

CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜叶片碳氮代谢及其关键酶活性的影响

李曼¹, 董彦红¹, 崔青青¹, 张文东¹, 艾希珍^{1,2}, 刘彬彬^{2*}, 李清明^{1,2,3,*}

¹山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安271018; ²作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018; ³农业部黄淮海设施农业工程科学观测实验站, 山东泰安271018

摘要: 以‘津优35号’黄瓜(*Cucumis sativus*)为试材, 采用三裂区裂区试验设计, 研究了CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜叶片碳、氮代谢及其关键酶活性的影响。主区因素为CO₂浓度, 设大气CO₂浓度(400 μmol·mol⁻¹)和加倍CO₂浓度[(800±20) μmol·mol⁻¹]两个水平; 裂区因素为水分处理, 设无干旱胁迫(灌水上限为田间持水量的95%)和干旱胁迫(灌水上限为田间持水量的75%)两个水平; 再裂区因素为施氮量, 设施氮量450 kg·hm⁻² (低氮)和900 kg·hm⁻² (高氮)两个水平。结果表明: (1) CO₂浓度加倍提高了干旱和高氮条件下黄瓜的株高, 且使高氮下的叶面积显著增加。(2) CO₂浓度加倍显著提高了黄瓜叶片蔗糖、淀粉、还原糖含量, 蔗糖合成酶(SS)的活性显著增加; 高氮显著增加了CO₂浓度加倍条件下SS和蔗糖磷酸合成酶(PPS)活性, 促进蔗糖积累和淀粉分解。干旱胁迫使SS活性显著增加, PPS活性显著降低, CO₂浓度加倍显著提高了干旱胁迫下SS和PPS活性以及蔗糖和还原糖含量, 且SS和PPS活性以及蔗糖含量随氮素的增加而显著增加。(3) CO₂浓度加倍显著提高了硝酸还原酶(NR)活性, 但是谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合酶(GOGAT)活性并未同步增加。在CO₂浓度加倍条件下, 高氮使干旱胁迫的黄瓜叶片NR和GOGAT活性显著提高, GS活性的降低得到缓解。(4)加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮处理下产量最高, 其次是加倍CO₂浓度、干旱胁迫、高氮处理。在大气CO₂浓度和干旱条件下, 低氮处理产量最大, 继续增施氮肥产量无显著差异, 而在CO₂浓度加倍和干旱条件下, 增施氮肥黄瓜产量则显著上升。因此, 在CO₂浓度加倍条件下高氮促进了干旱胁迫的光合产物转化, 使氮同化能力的降低得到缓解或改变, 促进干旱胁迫下黄瓜叶片的碳氮代谢, 能在一定程度上缓解干旱胁迫造成的不利影响, 从而提高黄瓜生长量和产量, 可为设施黄瓜CO₂施肥及水分亏缺等逆境下水氮科学管理提供理论依据和技术参数。

关键词: 黄瓜; CO₂浓度加倍; 水氮耦合; 碳氮代谢

随着世界人口持续增长和经济活动的增加, 大量消耗化石燃料排放CO₂, 大气CO₂浓度逐年增加。目前大气CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹, 预测2050年将达到550 μmol·mol⁻¹, 2100年将上升至730~1 020 μmol·mol⁻¹ (杨连新等2010)。CO₂升高对作物生态系统的影响近年来一直是国内外生态和农业领域的研究热点(Ziska 2013)。目前认为CO₂浓度升高主要导致C₃植物核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)羧化反应速率的提高, 同时抑制加氧反应, 导致净光合作用提高和碳增加(Stitt和Krapp 1999)。对C₃植物而言, 最适CO₂浓度为1 000 μmol·mol⁻¹左右, 而目前CO₂浓度未达到作物光合作用的饱和点, 因此全球大气CO₂浓度升高可促进植物的光合作用, 具有显著的“CO₂施肥效应”。

CO₂浓度升高对植物和生态系统的影响并非独立的, 水分、养分等环境因子都对植物和生态系统产生重要影响(Sicher 2013)。CO₂浓度升高能够减缓干旱胁迫对植物的影响, 提高水分利用效率(李清明等2011; O'Leary等2014)。CO₂浓度升高影响了陆地生态系统碳贮量和碳通量, 同时碳贮

量和碳通量又受氮循环的密切调控(Vitousek和Howarth 1991)。关于碳氮代谢的研究表明, CO₂浓度升高加强了植物的碳代谢, 使得植物可利用的有效碳增加, 并导致氮素供应相对不足, 影响了碳和氮代谢之间的协调性(Paul和Foyer 2001)。在大气CO₂浓度增加的情况下, 大部分陆地生态系统均表现为氮匮乏(任书杰等2006)。而设施蔬菜生产中普遍存在氮素施用过量的现象, 每生长季氮肥施用量一般超过植株需求量的几倍(Chen等2004), 造成氮的吸收利用率低。

近年来, 关于CO₂浓度升高(高凯敏等2015)、干旱胁迫和氮素效应(熊炳霖等2016)的研究有很多报道, 但是关于三者之间的互作效应对植物碳和氮代谢的影响鲜见报道。黄瓜(*Cucumis sativus*)是我国设施栽培面积最大的蔬菜作物之一, 需水大、喜肥, 且氮素是限制其生长的首要因素。本

收稿 2017-04-05 修定 2017-08-28

资助 国家自然科学基金(31471918)、山东省自然科学基金(ZR2013CM008)和山东省农业重大应用技术创新项目(鲁财农指[2016]36号)。

* 共同通讯作者(E-mail: lbroom@163.com; gslqm@sdau.edu.cn)。

试验以黄瓜为试材,从叶片碳氮代谢及其关键酶活性角度研究CO₂浓度加倍下黄瓜的水氮耦合效应,以期设施黄瓜CO₂施肥及水氮科学管理提供理论依据和技术参数。

材料与方 法

1 植物材料与试验设计

试验于2014年2~6月在山东农业大学园艺实验站进行。供试黄瓜(*Cucumis sativus* L.)品种为‘津优35号’(天津科润黄瓜研究所),采用10 cm×10 cm营养钵育苗,2月27日浸种催芽,3月25日定植,6月20日拉秧,期间对黄瓜进行常规管理。本试验是用盆栽法,每盆栽1株,所用陶盆高20 cm,上底直径30 cm,下底直径20 cm。盆栽土壤碱解氮含量97.7 mg·kg⁻¹,速效磷含量30.5 mg·kg⁻¹,速效钾含量207 mg·kg⁻¹,有机质含量31.8 g·kg⁻¹,田间持水量40%,土壤容重1.22 g·cm⁻³。

采用三裂式裂区试验设计,重复2次。CO₂浓度为主区因素,设大气CO₂浓度(400 μmol·mol⁻¹)和加倍CO₂浓度[(800±20) μmol·mol⁻¹]两个水平,在4个自行设计的塑料拱棚(长6.0 m,宽6.0 m,脊高2.6 m,肩高1.5 m)内进行处理,加倍的CO₂由压缩CO₂钢瓶供给,其浓度由Auto-2000自动控制系统(北京奥托)控制。水分处理为裂区因素,设无干旱胁迫(灌水上限为田间持水量的95%)和干旱胁迫(灌水上限为田间持水量的75%)两个水平,土壤灌溉水分下限为田间最大持水量的65%,当含水量降至或接近该处理水分下限即进行灌水,分别灌水至设置田间持水量。灌水量按公式计算: $M=r \times p \times h \times \theta_i \times (q_1 - q_2) / \eta$ 。式中, r 为土壤容重; p 为土壤湿润比,取100%; h 为灌水计划湿润层,取0.4 m; θ_i 为田间持水量; q_1 和 q_2 分别为土壤水分上下限; η 为水分利用系数,取0.9。CO₂浓度和水分处理在黄瓜第6片真叶展开时开始至拉秧时结束。施氮量为再裂区因素,设施氮量450 kg·hm⁻²(低氮)和900 kg·hm⁻²(高氮)两个水平,试验所用化肥为尿素(含氮46%),分3次在初花期、结果初期和结果盛期施入。

2 测定项目与方法

2.1 形态指标的测定

在试验处理前开始测定生长指标,之后每隔10 d测定一次,共计4次,测定时每处理选取9株。株高为茎基部到生长点的距离,用卷尺进行测量;

茎粗为子叶基部下胚轴的直径,用游标卡尺进行测量;单株叶面积为从下往上数第6叶起至初生平展叶的叶面积之和,单叶叶面积= L_L^2 (龚建华和向军2001), L_L 为叶长,用直尺测量。

2.2 淀粉、还原糖和蔗糖含量以及蔗糖合成酶(sucrose synthetase, SS)和蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)活性的测定

于结果盛期每处理选取5株黄瓜的功能叶混合,用于碳氮代谢及其相关酶活性的测定。用蒽酮比色法测定淀粉含量,3,5-二硝基比色法测定还原糖含量(高俊凤2006),间苯二酚比色法测定蔗糖含量(薛应龙1985)。按南京建成生物工程研究所生产的试剂盒说明书测定SPS活性,以生成1 μmol·mg⁻¹·min⁻¹蔗糖为1个酶活力单位(U)。SS分解方向的活性测定参照赵智中等(2001)的方法。

2.3 全氮和可溶性蛋白质含量的测定

黄瓜叶片全氮含量的测定参照鲍士旦(2000)的方法,可溶性蛋白质含量用考马斯亮蓝G-250染色法测定(王学奎2006)。

2.4 硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)、谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)、谷氨酸合酶(glutamate synthase, GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)活性测定

NR活性参照Ferrario-Méry等(1998)方法测定,GS活性参照周忠新等(2004)的方法测定,GDH活性参照Frank等(1996)的方法测定,GOGAT活性参照王小纯等(2005)的方法测定。

2.5 黄瓜产量的测定

产量按小区记录每次采收的果数和重量,拉秧后统计总产量,并且换算成经济产量(kg·m⁻²)。

3 数据分析及处理

采用Excel 2003软件处理数据, SigmaPlot 10.0软件作图, DPS软件对数据进行方差分析,用Duncan新复极差法对显著性差异($P < 0.05$)进行多重比较。

实验结果

1 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜形态指标的影响

黄瓜属无限生长型作物,其株高、茎粗、叶面积随生育期推进而增加。由图1可知,在初期不同处理间黄瓜植株株高、茎粗、叶面积差异小,且处理间差异不显著,随着处理时间和生育期的延长出现显著性差异。从4月25日到5月15日为黄

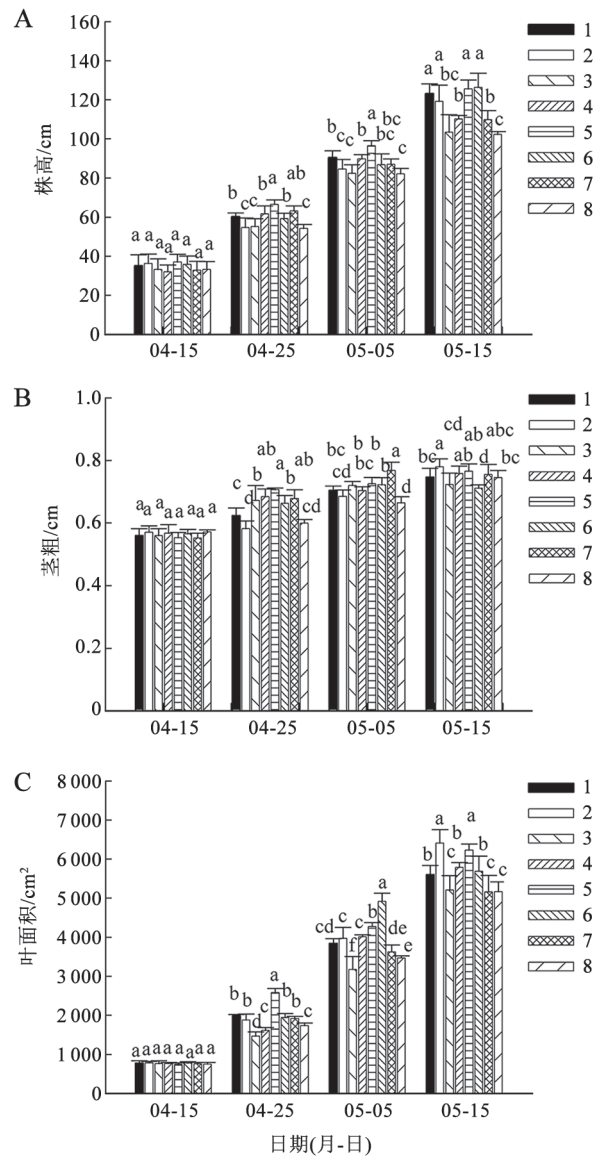


图1 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜株高(A)、茎粗(B)、叶面积(C)的影响

Fig.1 Effects of water-nitrogen coupling on plant height (A), stem diameter (B) and leaf area (C) of cucumber under doubled CO₂ concentration

1: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 2: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 3: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 4: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、高氮; 5: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 6: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 7: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 8: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、高氮。同一时期数据柱上的不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。

瓜快速生长期, 植株生长量迅速增加, 各处理间差异增大。到5月15日, 在CO₂浓度加倍条件下, 干旱胁迫和高氮处理的株高显著大于大气CO₂浓度下的, 其他处理则差异不显著(图1-A); 无论何种水分

处理, CO₂浓度加倍均使高氮下的叶面积显著增加, 但使正常灌溉低氮下的叶面积显著减低(图1-C); 各处理间茎粗差异不显著(图1-B)。

2 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜叶片糖含量及其代谢关键酶活性的影响

2.1 对黄瓜叶片糖含量的影响

由图2可以看出, 与大气CO₂浓度相比, CO₂浓

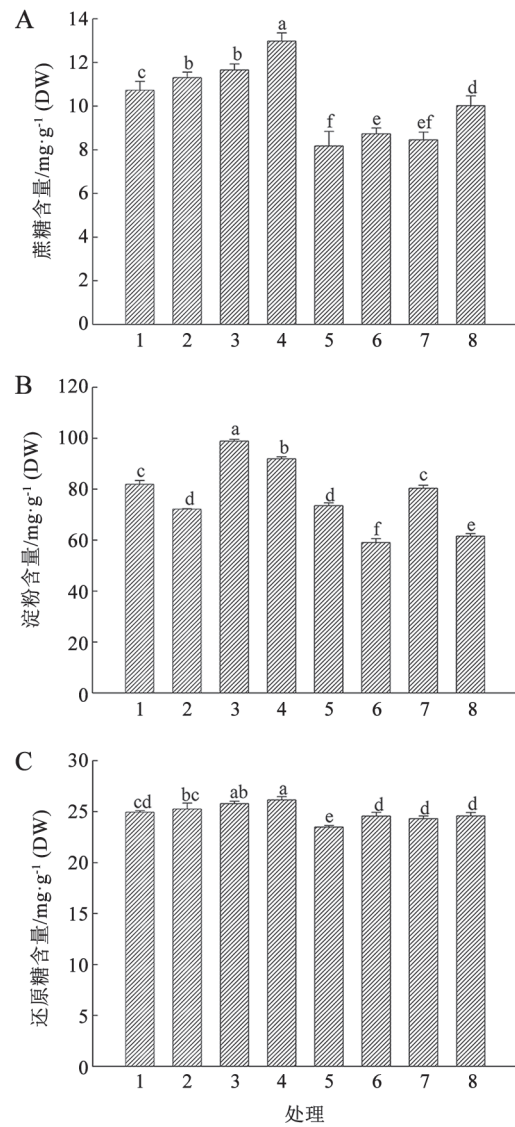


图2 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜叶片糖含量的影响
Fig.2 Effects of water-nitrogen coupling on sugar content in cucumber leaves under doubled CO₂ concentration

1: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 2: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 3: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 4: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、高氮; 5: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 6: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 7: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 8: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、高氮。不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。

度加倍显著提高了黄瓜叶片蔗糖、淀粉、还原糖含量。黄瓜叶片中蔗糖含量在同一CO₂浓度和水分条件下,随着施氮量的增加而显著增加(图2-A),而淀粉含量随着施氮量的增加而显著减少(图2-B)。干旱胁迫条件下叶片中的蔗糖和还原糖含量均有不同程度的提高(图2-A和C)。高氮显著提高了CO₂浓度加倍对蔗糖含量积累的促进作用,显著降低了淀粉含量(图2-A和B)。CO₂浓度加倍显著增加了干旱胁迫下蔗糖和还原糖的积累(图2-A和C)。

2.2 对黄瓜叶片SS和SPS活性的影响

由图3可以看出,CO₂浓度加倍对SS活性的促进作用在各处理间差异均达显著水平(图3-A),在CO₂浓度加倍下除无干旱胁迫的高氮处理外SPS活性均显著提高(图3-B)。在相同CO₂浓度和水分条件下,高氮处理的SS和SPS酶活性显著高于低氮处理的。在相同CO₂浓度和氮素水平下,干旱处理的SS活性均显著高于正常灌溉的,而SPS则相反。CO₂浓度加倍显著提高了干旱胁迫的SS和SPS活性,且SS和SPS活性都随氮素的增加而显著增加。

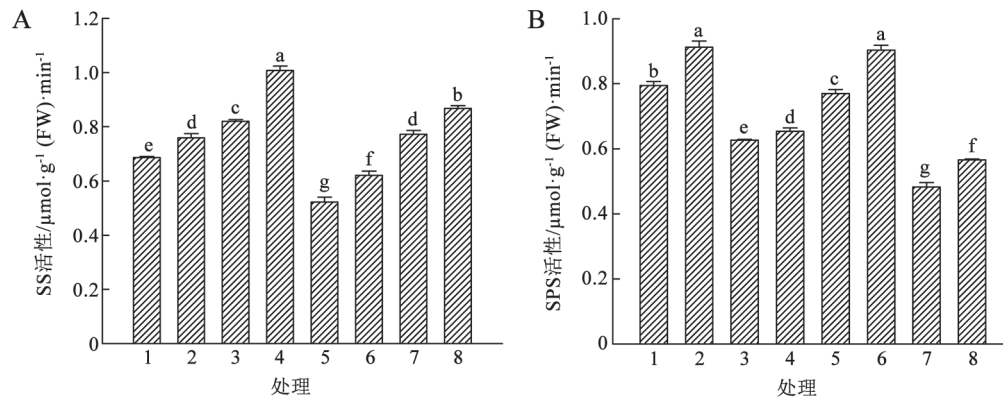


图3 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜叶片SS (A)和SPS (B)活性的影响

Fig.3 Effects of water-nitrogen coupling on the SS (A) and SPS (B) activities in cucumber leaves under doubled CO₂ concentration

1: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 2: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 3: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 4: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、高氮; 5: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 6: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 7: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 8: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、高氮。不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。

3 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜叶片氮含量及其代谢关键酶活性的影响

3.1 对黄瓜叶片全氮和可溶性蛋白质含量的影响

由图4-A可知,除干旱胁迫下的高氮处理外,CO₂浓度加倍显著降低了叶片全氮含量。相同CO₂浓度下,正常灌溉和高氮处理的叶片全氮含量显著高于其他处理,说明施氮条件下充分供水,氮肥效应得到充分发挥,提高了叶片的氮素积累量。图4-B显示,CO₂浓度加倍显著提高了可溶性蛋白质含量。在相同CO₂浓度和氮素水平下,干旱处理的蛋白质含量显著高于正常灌溉处理。CO₂浓度加倍显著增加了干旱处理下可溶性蛋白质的含量。

3.2 对黄瓜叶片氮代谢关键酶活性的影响

由图5-A可知,CO₂浓度加倍显著提高了NR活性,说明其对NO₃⁻-N的利用效率较高。在相同CO₂

浓度和水分条件下,NR活性随着施氮量的增加而显著增强。在相同CO₂浓度和氮素水平下,干旱处理显著降低了NR活性。在CO₂浓度加倍条件下,随着施氮量的提高,黄瓜叶片NR活性提高。CO₂浓度加倍显著提高了干旱胁迫的NR活性,且NR活性随着氮素的增加而显著增加。

除干旱胁迫下的高氮处理外,CO₂浓度加倍显著降低了GOGAT的活性(图5-D)。在正常灌溉的高氮处理和干旱胁迫下的低氮处理下,CO₂浓度加倍显著降低了GS的活性,其他处理差异不显著(图5-C)。而当正常灌溉的高氮处理和干旱胁迫下的低氮处理时,CO₂浓度加倍显著提高了GDH的活性(图5-B)。相同CO₂浓度和水分条件下,除大气CO₂浓度下的干旱胁迫处理外,高氮处理显著提高了GOGAT的活性;大气CO₂浓度下正常灌溉和高氮处理GS活性最高,差异达显著水平。除大气CO₂浓

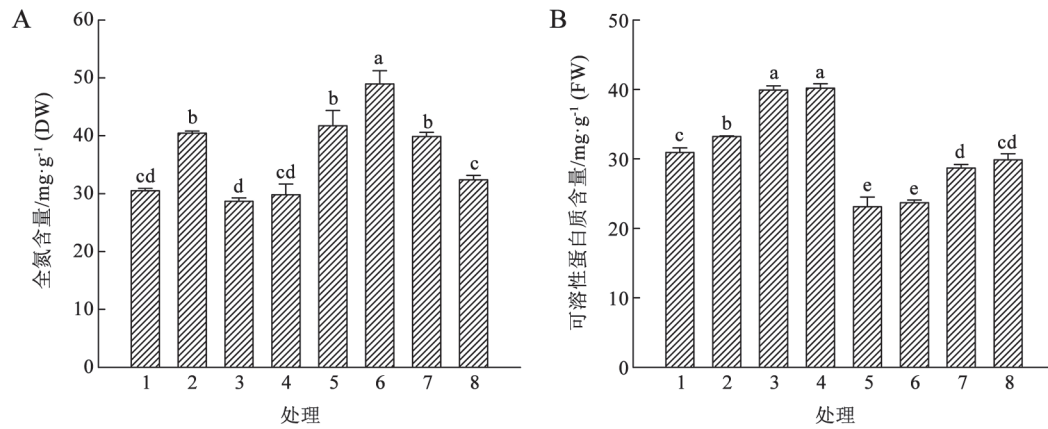


图4 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜叶片全氮含量(A)和可溶性蛋白质含量(B)的影响
Fig.4 Effects of water-nitrogen coupling on total nitrogen (A) and soluble protein (B) contents in cucumber leaves under doubled CO₂ concentration

1: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 2: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 3: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 4: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、高氮; 5: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 6: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 7: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 8: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、高氮。不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。

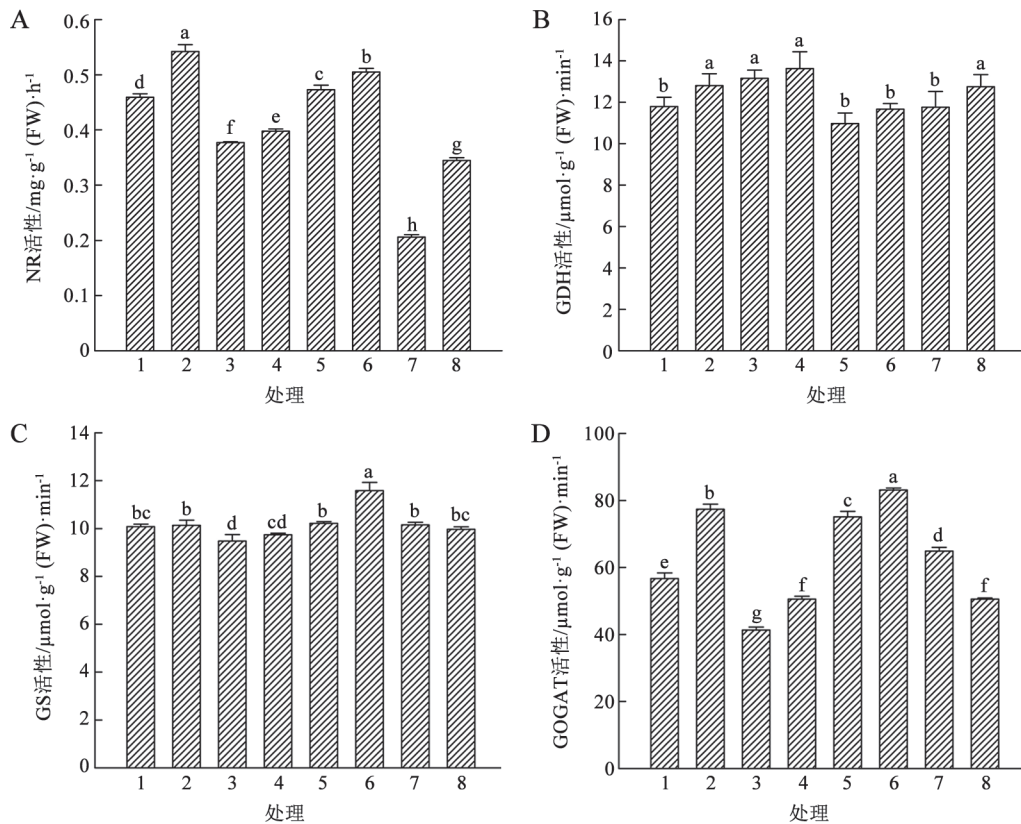


图5 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜叶片氮代谢酶活性的影响
Fig.5 Effects of water-nitrogen coupling on activities of nitrogen metabolism enzymes in cucumber leaves under doubled CO₂ concentration

1: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 2: 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 3: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 4: 加倍CO₂浓度、干旱胁迫、高氮; 5: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、低氮; 6: 大气CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮; 7: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、低氮; 8: 大气CO₂浓度、干旱胁迫、高氮。不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。

度下低氮处理外, 干旱处理显著降低了GS的活性; 干旱处理也显著降低了GOGAT的活性。在CO₂浓度加倍条件下, 与正常灌溉相比, 高氮使干旱胁迫下GS活性的降低程度得到了缓解; 在CO₂浓度加倍条件下, 无论何种水分处理, 高氮均显著提高了黄瓜叶片GOGAT的活性(图5-C和D)。

4 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜产量的影响

从表1可以看出, 加倍CO₂浓度、无干旱胁迫、高氮处理下黄瓜的产量最高, 其次是加倍CO₂浓度、干旱胁迫、高氮处理。经正常灌溉的高氮处理和干旱胁迫下的高氮处理, CO₂浓度加倍显著提高黄瓜产量。除大气CO₂浓度下干旱胁迫处理外, 无论CO₂浓度高低, 随着施氮量的增加, 黄瓜产量显著提高。在大气CO₂浓度和干旱条件下, 低氮处理的黄瓜产量最大, 继续增施氮肥对产量无显著影响; 而在CO₂浓度加倍的干旱条件下, 增施氮肥则显著提高产量。

表1 CO₂浓度加倍下水氮耦合对黄瓜产量的影响

Table 1 Effects of water-nitrogen coupling on cucumber yield under doubled CO₂ concentration

CO ₂ 浓度	处理		小区产量/g	产量/kg·m ⁻²
	干旱胁迫	施氮量		
加倍	无	低	5762 ^{cd}	5.88 ^{cd}
		高	7115 ^a	7.26 ^a
	胁迫	低	5645 ^{cde}	5.76 ^{cde}
		高	6249 ^b	6.38 ^b
大气浓度	无	低	5469 ^{de}	5.58 ^{de}
		高	6057 ^{bc}	6.18 ^{bc}
	胁迫	低	5224 ^{ef}	5.33 ^{ef}
		高	4888 ^f	4.99 ^f

同列不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。

讨 论

碳氮代谢在植株体内的动态变化直接影响着光合产物的形成、转化以及矿质营养的吸收、蛋白质的合成等(宁宇等2015)。碳代谢为氮代谢提供代谢需要的碳源和能量, 而氮代谢又为碳代谢提供酶和光合色素, 且两者需要共同的还原力和ATP、碳骨架等(申丽霞和王璞2009)。在黄瓜各种代谢过程中, 碳氮代谢是最基本和最重要的代谢, 其代谢强度和协调程度对黄瓜的生长发育有重要

影响, 直接或间接关系到黄瓜产量和品质的形成及提高。

SPS是影响大豆叶片中蔗糖合成的关键酶, 其活力的大小与蔗糖形成呈正相关(周平等2006), 而烟草叶片内SPS活性和淀粉积累速度呈负相关(左天觉1993)。本研究结果表明, 干旱胁迫使SS活性增加, SPS活性降低, 而CO₂浓度加倍下SPS活性明显升高, 说明CO₂浓度加倍可促进蔗糖的合成, CO₂浓度加倍同时提高了SS活性(董彦红等2015), 从而促进蔗糖的分解代谢, 提高还原糖的积累, 降低细胞渗透势, 促进细胞吸水。增施氮肥可提高番茄果实SS活性, 从而影响果实的蔗糖代谢(袁野等2009)。姜东等(2002)对小麦的研究结果表明, 增加施氮量可提高旗叶中SPS的活性, 促进光合作用产物向蔗糖的转化, 旗叶光合产物供应增强。本试验中, CO₂浓度加倍显著提高干旱胁迫下的SS和SPS活性, 且SS和SPS活性随氮素的增加而显著增加, 这有利于干旱胁迫下黄瓜叶片光合产物的转化, 促进蔗糖合成, 同时蔗糖的分解代谢也提高, 增加还原糖的积累, 降低细胞渗透势, 促进细胞吸水。

糖在调控植物生长发育、逆境响应和生物防御反应等生理过程中发挥重要作用(何亚飞等2016)。叶片中的可溶性糖是植物体内的一种渗透调节物质, 而淀粉是高等植物主要的碳水化合物贮存形态, 可溶性糖和淀粉会因环境因子的改变而发生转化作用(李天红和李绍华2002), 干旱胁迫通常会造叶片蔗糖合成增加, 淀粉合成减少。尽管干旱胁迫下碳素同化总量下降, 但可溶性碳水化合物的含量增加, 这可提高细胞的渗透调节能力(Quick等1992)。杜启燃等(2014)研究发现, CO₂浓度升高使栓皮栎幼苗叶片可溶性糖显著增加, 可能是因为CO₂浓度升高使光合同化能力增强, 导致叶片中糖含量增加。本试验研究结果表明, 干旱条件下, 黄瓜叶片中蔗糖、还原糖含量增加, 也可能是由于干旱胁迫导致叶片渗透势下降, 光合产物向叶片外运输受阻, 蔗糖等糖类主动水解或干旱胁迫对植物造成的伤害使相关生理反应不能正常进行, 从而导致可溶性糖的积累(柴成林等2001)。本研究结果还表明, CO₂浓度加倍提高了干旱胁迫下黄瓜叶片中蔗糖的含量, 且随氮素增加而增加, 从而降低了细胞的渗透势, 以维持细胞

膨压, 增强了黄瓜对干旱胁迫的抵御能力; 这与吴洋等(2008)和张放等(2003)的研究结果一致。非洲菊叶片中可溶性糖和淀粉含量在CO₂浓度加倍条件下显著增加, 氮的增加降低了CO₂浓度加倍对非洲菊叶片淀粉积累的促进作用(许申平等2016), 烤烟中部叶淀粉含量随施氮量增加而减少(邓云龙等2001), 高氮处理减少了CO₂浓度加倍条件下黄瓜叶片淀粉粒数量(崔青青等2017), 导致高氮条件下淀粉含量的降低, 均与本试验研究结果一致。

植物对氮素的吸收与同化需要氮代谢关键酶的参与, NO₃⁻被作物根系吸收后在NR及亚硝酸还原酶的作用下被还原为NH₄⁺, 然后在GOGAT及GS等酶的作用下被进一步同化为酰胺态氮。叶片中NR活性的高低控制着整个同化过程, 其强弱在一定程度上反映了光合作用、呼吸作用及蛋白质合成和氮代谢活性(岳红宾2007)。GS在高等植物的各个发育阶段氮的同化及氮素的利用中起着重要的作用, GOGAT和GS构成的循环反应是高等植物氮同化的主要途径(滕祥勇等2012)。门中华和李生秀(2005)研究发现, CO₂浓度升高可以明显提高小麦根部NR活性, 促进小麦对氮素的同化。曹翠玲和李生秀(2004)研究发现, 水分和氮素亏缺均导致小麦叶片NR活性降低, 这与本试验研究结果一致。干旱条件下黄瓜叶片NR活性下降, 原因可能是干旱胁迫抑制光合作用和呼吸作用, 导致烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(nicotinamide adenine dinucleotide, NADH)水平降低, 而在NO₃⁻的还原过程中需要NADH提供电子, 其水平的降低必会导致NR活性的下降; 这与蕙玉琴等(1996)在大田中的试验结果一致。王亮等(2008)研究发现, 高CO₂浓度下叶片的GS活性下降, 这将导致叶片同化铵离子的能力下降。植株的GS活性随土壤氮素水平的提高而升高(王东和于振文2007)。GDH在NH₄⁺的合成及谷氨酸合成循环中起补充作用, 并且在高氮、逆境以及碳氮比较低时, GDH的活性会增加(Oaks等1980)。

本试验中CO₂浓度加倍提高了NR活性, 但是GS和GOGAT活性并未同步增加, GDH虽有所增加, 但是在NH₄⁺同化中只是起补充作用, 其增加幅度也有限, 所以NH₄⁺不能及时转化为蛋白质, 并且NH₄⁺不会以离子的形式存在于体内, 可能会转移

到其他组织, 甚至以气体的形式排出体外。有研究表明, NH₄⁺的同化或许是一个生化机制, 避免其在植物体内的毒害作用, 但是需要氮代谢同化酶和碳补偿的协调配合(Vega-Mas等2015)。本试验在CO₂浓度加倍条件下, 高氮显著提高干旱胁迫的NR和GOGAT活性, 缓解了干旱胁迫GS活性的降低, 因此在CO₂浓度加倍条件下高氮使干旱胁迫氮同化能力的降低得到缓解或改变, 而低氮会限制黄瓜对CO₂浓度升高的响应。蛋白质不仅作为氮素代谢的终极产物, 与植株品质呈正相关关系, 而且它还是一种重要的渗透调节物质。冯淑华等(2011)和张建新等(2015)的研究表明, 随着水分胁迫程度的加深, 可溶性蛋白质含量持续上升。可溶性蛋白质除降低渗透势外, 还可提供碳素和氮素, 以及提供物质和能量, 以利于干旱胁迫下植物的生存。本试验结果表明, 干旱胁迫下黄瓜叶片有大量的可溶性蛋白质的积累, 而高CO₂浓度进一步促进了干旱胁迫条件下可溶性蛋白质的积累, 从而可在一定程度上减轻干旱胁迫带来的负面影响, 维持叶片正常的生理功能。

施氮对提高蔬菜产品的产量有较大影响(刘学娜等2016)。本试验结果表明, 在大气CO₂浓度和干旱条件下, 低氮处理的黄瓜产量最大, 继续增施氮肥产量无显著变化, 而在CO₂浓度加倍和干旱条件下, 增施氮肥则产量显著增加, 说明黄瓜没有因为高浓度的氮肥而受到抑制, 一方面可能是增施CO₂使黄瓜生长加快, 增加了对氮素的需要, 另一方面是CO₂缓解了干旱胁迫对黄瓜的伤害。

综上所述, CO₂浓度加倍提高了干旱胁迫下黄瓜叶片中SS和SPS活性、蔗糖含量, 且随氮素增加而增加, CO₂浓度加倍和高氮促进干旱胁迫的光合产物转化, 增强黄瓜对干旱胁迫的抵御能力; 在CO₂浓度加倍条件下, 高氮显著提高干旱胁迫的NR和GOGAT活性, 缓解了干旱胁迫后GS活性的降低, 在CO₂浓度加倍条件下, 高氮使干旱胁迫氮同化能力的降低得到缓解或改变。因此, 在CO₂浓度加倍下, 高氮促进了干旱胁迫黄瓜叶片的碳氮代谢, 能在一定程度上缓解干旱胁迫造成的不利影响, 从而提高黄瓜生长量和产量, 可为设施黄瓜CO₂施肥及水分亏缺等逆境下水氮科学管理提供理论依据和技术参数。

参考文献

- Bao SD (2000). Agricultural Chemistry Analysis of Soil. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 263–268 (in Chinese) [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 263–268]
- Cao CL, Li SX (2004). Effect of water stress and nitrogen on some physiological characteristics at tilling stage of wheat. *J Nucl Agric Sci*, 18 (5): 402–405, 401 (in Chinese with English abstract) [曹翠玲, 李生秀 (2004). 水分胁迫下氮素对分蘖期小麦某些生理特性的影响. *核农学报*, 18 (5): 402–405, 401]
- Chai CL, Li SH, Xu YC (2001). Carbohydrate metabolism in peach leaves during water stress and after stress relief. *Plant Physiol Commun*, 37 (6): 495–498 (in Chinese with English abstract) [柴成林, 李绍华, 徐迎春 (2001). 水分胁迫期间及胁迫解除后桃树叶片的碳水化合物代谢. *植物生理学通讯*, 37 (6): 495–498]
- Chen Q, Zhang XS, Zhang HY (2004). Evaluation of current fertilizer practice and soil fertility in vegetable production in Beijing region. *Nutr Cycl Agroecosyst*, 69 (1): 51–58
- Cui QQ, Dong YH, Li M, Zhang WD, Liu BB, Ai XZ, Bi HG, Li QM (2017). Effect of water-nitrogen coupling on photosynthesis and ultrastructure of cucumber leaves under CO₂ enrichment. *Chin J Appl Ecol*, 28 (4): 1237–1245 (in Chinese with English abstract) [崔青青, 董彦红, 李曼, 张文东, 刘彬彬, 艾希珍, 毕焕改, 李清明 (2017). CO₂加富下水氮耦合对黄瓜叶片光合作用和超微结构的影响. *应用生态学报*, 28 (4): 1237–1245]
- Deng YL, Kong GH, Wu JH, Lu XP, Cui GM (2001). Effect of nitrogen nutrition on starch accumulation and activity of SPS and diastase in tobacco leaves. *Tob Sci Technol*, (11): 34–37 (in Chinese with English abstract) [邓云龙, 孔光辉, 武锦坤, 卢秀萍, 崔国明 (2001). 氮素营养对烤烟叶片淀粉积累及SPS、淀粉酶活性的影响. *烟草科技*, (11): 34–37]
- Dong YH, Liu BB, Zhang X, Liu XN, Ai XZ, Li QM (2015). Responses of non-structural carbohydrate metabolism of cucumber seedlings to drought stress and doubled CO₂ concentration. *Chin J Appl Ecol*, 26 (1): 53–60 (in Chinese with English abstract) [董彦红, 刘彬彬, 张旭, 刘学娜, 艾希珍, 李清明 (2015). 黄瓜幼苗非结构性碳水化合物代谢对干旱胁迫与CO₂倍增的响应. *应用生态学报*, 26 (1): 53–60]
- Du QR, Lei JP, Liu JF, Wang PC, Xiao WF, Fan L (2014). Eco-physiological response of *Quercus variabilis* seedlings to increased atmospheric CO₂ and N supply. *Chin J Appl Ecol*, 25 (1): 24–30 (in Chinese with English abstract) [杜启燃, 雷静品, 刘建锋, 王鹏程, 肖文发, 潘磊 (2014). CO₂浓度增加和施氮对栓皮栎幼苗生理生态特征的影响. *应用生态学报*, 25 (1): 24–30]
- Feng SH, Chen YJ, Zhou Y (2011). Correlation analysis between dynamic change of osmoregulation substance and moisture in leaves of clovers under drought stress. *Chin J Grassland*, 33 (6): 69–74 (in Chinese with English abstract) [冯淑华, 陈雅君, 周阳 (2011). 干旱胁迫下三叶草渗透调节物质动态及与叶片水分的相关性. *中国草地学报*, 33 (6): 69–74]
- Ferrario-Méry S, Valadier M, Foyer CH (1998). Overexpression of nitrate reductase in tobacco delays drought-induced decreases in nitrate reductase activity and mRNA. *Plant Physiol*, 117: 293–302
- Frank JT, Alph D, Abha U (1996). Purification of mitochondrial glutamate dehydrogenase from dark-grown soybean seedlings. *Plant Physiol*, 112: 1357–1364
- Gao JF (2006). *Plant Physiology Experiment Instruction*. Beijing: Higher Education Press, 144–148 (in Chinese) [高俊凤 (2006). *植物生理学实验指导*. 北京: 高等教育出版社, 144–148]
- Gao KM, Liu JC, Liang QH, Temme AA, Cornelissen JHC (2015). Growth responses to the interaction of elevated CO₂ and drought stress in six annual species. *Acta Ecol Sin*, 35 (18): 6110–6119 (in Chinese with English abstract) [高凯敏, 刘锦春, 梁千慧, Andries A. Temme, Johannes H. C. Cornelissen (2015). 6种草本植物对干旱胁迫和CO₂浓度升高交互作用的生长响应. *生态学报*, 35 (18): 6110–6119]
- Gong JH, Xiang J (2001). Studies on a quick intact measurement to cucumber colony's leaf area. *China Veg*, (4): 7–9 (in Chinese with English abstract) [龚建华, 向军 (2001). 黄瓜群体叶面积无破坏性速测方法研究. *中国蔬菜*, (4): 7–9]
- He YF, Li X, Xie YF (2016). Research progress in sugar signal and its regulation of stress in plants. *Plant Physiol J*, 52 (3): 241–249 (in Chinese with English abstract) [何亚飞, 李霞, 谢寅峰 (2016). 植物中糖信号及其对逆境调控的研究进展. *植物生理学报*, 52 (3): 241–249]
- Jiang D, Yu ZW, Li YG (2002). Effects of different nitrogen application levels on changes of sucrose content in leaf, culm, grain and photosynthate distribution and grain starch accumulation of winter wheat. *Sci Agric Sin*, 35 (2): 157–162 (in Chinese with English abstract) [姜东, 于振文, 李永庚 (2002). 施氮水平对高产小麦蔗糖含量和光合产物分配及籽粒淀粉积累的影响. *中国农业科学*, 35 (2): 157–162]
- Li QM, Liu BB, Zou ZR (2011). Effects of doubled CO₂ concentration on photosynthetic characteristics of cucumber seedlings under drought stresses. *Sci Agric Sin*, 44 (5): 963–971 (in Chinese with English abstract) [李清明, 刘彬彬, 邹志荣 (2011). CO₂浓度倍增对干旱胁迫下黄瓜幼苗光合特性的影响. *中国农业科学*, 44 (5): 963–971]
- Li TH, Li SH (2002). Effects of water deficiency stresses on components and contents of the non-structured carbohydrates in the tissue-cultured apple seedlings. *Chin Agric Sci Bull*, 18 (4): 35–39 (in Chinese with English abstract) [李天红, 李绍华 (2002). 水分胁迫对苹果苗非结构性碳水化合物组分及含量的影响. *中国农学通报*, 18 (4): 35–39]
- Liu XN, Liu BB, Cui QQ, Zhang WD, Li M, Ai XZ, Bi HG, Li QM (2016). Effects of alternative drip irrigation and nitrogen fertilization on growth, photosynthesis, yield, and water-nitrogen use efficiency of cucumbers in solar greenhouse. *Plant Physiol J*, 52 (6): 905–916 (in Chinese with English abstract) [刘学娜, 刘彬彬, 崔青青, 张文东, 李曼, 艾希珍, 毕焕改, 李清明 (2016). 交替滴灌施氮对日光温室黄瓜生长、光合特性、产量及水氮利用效率的影响. *植物生理学报*, 52 (6): 905–916]
- Men ZH, Li SX (2005). Effect of CO₂ concentration on nitrogen metabolism of winter wheat. *Sci Agric Sin*, 38 (2): 320–326 (in Chinese with English abstract) [门中华, 李生秀 (2005). CO₂浓度对小麦氮代谢的影响. *中国农业科学*, 38 (2): 320–326]

- Ning Y, Deng HH, Li QM, Mi QH, Han B, Ai XZ (2015). Effects of red and blue light quality on the metabolites and key enzyme activities of carbon-nitrogen metabolism in celery. *Plant Physiol J*, 51 (1): 112–118 (in Chinese with English abstract) [宁宇, 邓惠惠, 李清明, 米庆华, 韩宾, 艾希珍(2015). 红蓝光质对芹菜碳氮代谢及其关键酶活性的影响. *植物生理学报*, 51 (1): 112–118]
- Oaks A, Stulen I, Jones K, Winspear MJ, Misra S, Boesel IL (1980). Enzymes of nitrogen assimilation in maize roots. *Planta*, 148: 477–484
- O'Leary GJ, Christy B, Nuttall J, Huth N, Cammarano D, Stöckle C, Basso B, Shcherbak I, Fitzgerald G, Luo Q, et al (2014). Response of wheat growth, grain yield and water use to elevated CO₂ under a Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) experiment and modelling in a semi-arid environment. *Global Change Biol*, 21 (7): 2670–2686
- Paul MJ, Foyer CH (2001). Sink regulation of photosynthesis. *J Exp Bot*, 52 (360): 1383–1400
- Quick WP, Chaves MM, Wendle R, David M, Rodrigues ML, Passarinho JA, Pereira JS, Adcock MD, Leegood RC, Stitt M (1992). The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant Cell Environ*, 15: 25–35
- Ren SJ, Cao MK, Tao B (2006). The effects of nitrogen limitation on terrestrial ecosystem carbon cycle: a review. *Prog Geogr*, 25 (4): 58–67 (in Chinese with English abstract) [任书杰, 曹明奎, 陶波(2006). 陆地生态系统氮状态对碳循环的限制作用研究进展. *地理科学进展*, 25 (4): 58–67]
- Shen LX, Wang P (2009). Determination of C-N metabolism indices in ear-leaf of maize (*Zea mays* L.). *Chin Agric Sci Bull*, 25 (24): 155–157 (in Chinese with English abstract) [申丽霞, 王璞(2009). 玉米穗位叶碳氮代谢的关键指标测定. *中国农学通报*, 25 (24): 155–157]
- Sicher R (2013). Combined effects of CO₂ enrichment and elevated growth temperatures on metabolites in soybean leaflets: evidence for dynamic changes of TCA cycle intermediates. *Planta*, 238: 369–380
- Stitt M, Krapp A (1999). The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. *Plant Cell Environ*, 22: 583–621
- Teng XY, Li CF, Gu W, Zhang YF, Wang NB, Liu Y, Zhang XX (2012). Correlation analysis of glutamate synthase, activity with root yield and rate of sugar content in sugar beet. *Soil Fert Sci China*, (3): 65–69 (in Chinese with English abstract) [滕祥勇, 李彩凤, 谷维, 张翼飞, 王南博, 刘洋, 张晓旭(2012). 甜菜谷氨酸合成酶活性与块根产量、含糖率的相关性分析. *中国土壤与肥料*, (3): 65–69]
- Vega-Mas I, Marino D, Sánchez-Zabala J, González-Murua C, Estavillo JM, González-Moro MB (2015). CO₂ enrichment modulates ammonium nutrition in tomato adjusting carbon and nitrogen metabolism to stomatal conductance. *Plant Sci*, 241: 32–44
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, 13 (2): 87–115
- Wang D, Yu ZW (2007). Effect of nitrogen application levels on nitrogen assimilation and grain protein components accumulation in strong gluten wheat. *J Soil Water Conserv*, 21 (5): 147–150 (in Chinese with English abstract) [王东, 于振文(2007). 施氮水平对强筋小麦氮素同化及籽粒蛋白质组分积累的影响. *水土保持学报*, 21 (5): 147–150]
- Wang L, Zhu JG, Zhu CW (2008). Relationship between decrease in nitrogen content and activities of key enzymes related to nitrogen metabolism in rice leaves under elevated CO₂ concentration. *Chin J Rice Sci*, 22 (5): 499–506 (in Chinese with English abstract) [王亮, 朱建国, 朱春梧(2008). 高浓度CO₂条件下水稻叶片氮含量下降与氮代谢关键酶活性的关系. *中国水稻科学*, 22 (5): 499–506]
- Wang XC, Xiong SP, Ma XM, Zhang JJ, Wang ZQ (2005). Effects of different nitrogen forms on key enzyme activity involved in nitrogen metabolism and grain protein content in speciality wheat cultivars. *Acta Ecol Sin*, 25 (4): 802–807 (in Chinese with English abstract) [王小纯, 熊淑萍, 马新明, 张娟娟, 王志强(2005). 不同形态氮素对专用型小麦花后氮代谢关键酶活性及籽粒蛋白质含量的影响. *生态学报*, 25 (4): 802–807]
- Wang XK (2006). *Principle and Techniques of Plant Physiology and Biochemical Experiments*. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 190–199 (in Chinese) [王学奎(2006). *植物生理生化实验原理和技术*. 第3版. 北京: 高等教育出版社, 190–199]
- Wu Y, Li QM, Zou ZR, Deng YL (2008). Effects of doubled CO₂ concentration and water stresses on invertase activities and carbohydrate metabolism in leaves of cucumber seedlings. *J Northwest Sci-Tech Univ Agric For (Nat Sci Ed)*, 36 (10): 121–126 (in Chinese with English abstract) [吴洋, 李清明, 邹志荣, 邓永玲(2008). CO₂浓度倍增和干旱胁迫对黄瓜幼苗叶片转化酶活性及糖代谢的影响. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 36 (10): 121–126]
- Xi YQ, Zhang JW, Niu JY (1996). Effects of sulphate, 6-benzylaminopurine, moisture and temperature on NRA in spring wheat. *J Gansu Agric Univ*, 31 (3): 42–46 (in Chinese with English abstract) [惠玉琴, 张金文, 牛俊义(1996). 硫、6-BA、水分和温度对春小麦硝酸还原酶活性的影响. *甘肃农业大学学报*, 31 (3): 42–46]
- Xiong BL, Wang SW, Wang XY, Chen DQ, Yin YN, Deng XP (2016). Effects of nitrogenous fertilizer on leaf senescence of maize and the associate with carbon / nitrogen balance under drought stress. *J Maize Sci*, 24 (3): 138–146 (in Chinese with English abstract) [熊炳霖, 王仕稳, 王鑫月, 陈道钳, 殷俐娜, 邓西平(2016). 干旱胁迫下氮肥对玉米叶片衰老影响及与碳氮平衡的关系. *玉米科学*, 24 (3): 138–146]
- Xu SP, Wang F, Ye QS (2016). Interactive effects of elevated CO₂ and two nitrogen levels supply on photosynthetic physiology and plant growth in *Gerbera jamesonii*. *Plant Physiol J*, 52 (4): 533–542 (in Chinese with English abstract) [许申平, 王芳, 叶庆生(2016). CO₂加富与两种供N水平对非洲菊光合生理及生长发育的影响. *植物生理学报*, 52 (4): 533–542]
- Xue YL (1985). *The Handbook of Plant Physiology Experiment*. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 135–138 (in Chinese) [薛应龙(1985). *植物生理学实验手册*. 上海:

- 上海科学技术出版社, 135–138]
- Yang LX, Wang YX, Zhu JG, Hasegawa T, Wang YL (2010). What have we learned from 10 years of free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments on rice? Growth and development. *Acta Ecol Sin*, 30 (6): 1573–1585 (in Chinese with English abstract) [杨连新, 王云霞, 朱建国, Toshihiro Hasegawa, 王余龙(2010). 开放式空气中CO₂浓度增高(FACE)对水稻生长和发育的影响. *生态学报*, 30 (6): 1573–1585]
- Yuan Y, Wu FZ, Zhou XG (2009). Interactive effects of light intensity and nitrogen supply on sugar accumulation and activities of enzymes related to sucrose metabolism in tomato fruits. *Sci Agric Sin*, 42 (4): 1331–1338 (in Chinese with English abstract) [袁野, 吴凤芝, 周新刚(2009). 光氮互作对番茄果实糖积累及蔗糖代谢相关酶活性的影响. *中国农业科学*, 42 (4): 1331–1338]
- Yue HB (2007). Effects of various nitrogen levels on key enzymes activeness of flue-cured tobacco leaves in carbon and nitrogen metabolism. *Chin Tob Sci*, 28 (1): 18–20 (in Chinese with English abstract) [岳红宾(2007). 不同氮素水平对烟草碳氮代谢关键酶活性的影响. *中国烟草科学*, 28 (1): 18–20]
- Zhang F, Chen D, Zhang SL (2003). Physiological effects of elevated CO₂ on loquat trees (*Eriobotrya japonica* Lindl.) under water stress. *Acta Horti Sin*, 30 (6): 647–652 (in Chinese with English abstract) [张放, 陈丹, 张士良(2003). 高浓度CO₂对不同水分条件下枇杷生理的影响. *园艺学报*, 30 (6): 647–652]
- Zhang JX, Ge SF, Wu YH, Yang YF, Xu GD, Liu P (2015). Effects of drought stress on carbon and nitrogen metabolism of *Ardisia japonica* leaves. *J Soil Water Conserv*, 29 (2): 278–282 (in Chinese with English abstract) [张建新, 葛淑芳, 吴玉环, 杨云峰, 徐根娣, 刘鹏(2015). 干旱胁迫对紫金牛叶片碳氮代谢的影响. *水土保持学报*, 29 (2): 278–282]
- Zhao ZZ, Zhang SL, Xu CJ, Chen KS, Liu ST (2001). Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in satsuma mandarin fruit. *Acta Horti Sin*, 28 (2): 112–118 (in Chinese with English abstract) [赵智中, 张上隆, 徐昌杰, 陈昆松, 刘拴桃(2001). 蔗糖代谢相关酶在温州蜜柑果实糖积累中的作用. *园艺学报*, 28 (2): 112–118]
- Zhou P, Ye BY, Chen YQ, Chen RK (2006). The recent advances on sucrose phosphate synthase. *Lett Biotechnol*, 17 (6): 1001–1003 (in Chinese with English abstract) [周平, 叶冰莹, 陈由强, 陈如凯(2006). 蔗糖磷酸合成酶研究的新进展. *生物技术通讯*, 17 (6): 1001–1003]
- Zhou ZX, Wang YH, Zhang CF, Yuan YZ, Ma JK (2004). Two isozymes of glutamine synthetase observed in spinach leaves. *J Wuhan Bot Res*, 22 (6): 572–574 (in Chinese with English abstract) [周忠新, 王云华, 张楚富, 袁永泽, 马敬坤(2004). 菠菜叶中存在两种谷氨酰胺合成酶同工酶. *武汉植物学研究*, 22 (6): 572–574]
- Ziska L (2013). Observed changes in soyabean growth and seed yield from *Abutilon theophrasti* competition as a function of carbon dioxide concentration. *Weed Res*, 53 (2): 140–145
- Zuo TJ (1993). *Production, Physiology, and Biochemistry of Tobacco Plant*. Shanghai: Shanghai Far East Publishers, 367–374 (in Chinese) [左天觉(1993). 烟草的生产、生理和生物化学. 上海: 上海远东出版社, 367–374]

Effects of water-nitrogen coupling on the metabolites and key enzyme activities of carbon and nitrogen metabolism in cucumber leaves under doubled CO₂ concentration

LI Man¹, DONG Yan-Hong¹, CUI Qing-Qing¹, ZHANG Wen-Dong¹, AI Xi-Zhen^{1,2}, LIU Bin-Bin^{2,*}, LI Qing-Ming^{1,2,3,*}

¹College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China; ²State Key Laboratory of Crop Biology, Taian, Shandong 271018, China; ³Scientific Observing and Experimental Station of Environment Controlled Agricultural Engineering in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture, Taian, Shandong 271018, China

Abstract: Using three-factor split-plot design, effects of water-nitrogen coupling on the metabolites and key enzyme activities of carbon and nitrogen metabolism in cucumber (*Cucumis sativus*) cv. 'Jinyou No. 35' under doubled CO₂ concentration were investigated. The main plot factor was CO₂ concentrations: ambient CO₂ concentration (400 μmol·mol⁻¹) and doubled CO₂ concentration [(800±20) μmol·mol⁻¹]. The split plot factor was water treatments: no drought stress (95% of field capacity) and drought stress (75% of field capacity). The split-split plot factor was nitrogen application rate: low nitrogen (450 kg·hm⁻²) and high nitrogen (900 kg·hm⁻²). The results showed that: (1) Under the condition of drought stress and high nitrogen, doubled CO₂ concentration enhanced the plant height of cucumber, and no matter what kind of water condition, doubled CO₂ concentration significantly increased the leaf area under high nitrogen. (2) Doubled CO₂ concentration remarkably increased sucrose, starch and reducing sugar contents, as well as sucrose synthetase (SS) activity. Under doubled CO₂ concentration, high nitrogen remarkably increased the activities of SS and sucrose phosphate synthase (SPS), which led to accumulation of sucrose and decomposition of starch. Drought stress significantly improved SS activity, but decreased SPS activity, while doubled CO₂ concentration significantly improved the activities of SS and SPS, and contents of sucrose and reducing sugar under drought stress. High nitrogen enhanced SS and SPS activities, and sucrose content. (3) Doubled CO₂ concentration significantly improved the activity of nitrate reductase (NR), but not activities of glutamine synthetase (GS) and glutamate synthase (GOGAT). Under doubled CO₂ concentration, high nitrogen remarkably improved NR and GOGAT activities, and alleviated the decline of GS activity. (4) The yield of cucumber under doubled CO₂ concentration, no drought stress, and high nitrogen was highest, followed by under doubled CO₂ concentration, drought stress, and high nitrogen. Under the condition of ambient CO₂ concentration and drought stress, the yield of cucumber showed no significant difference between low and high nitrogen conditions, however, high nitrogen significantly improved the yield of cucumber under doubled CO₂ concentration and drought stress. In conclusion, under the condition of doubled CO₂ concentration and drought stress, high nitrogen improved photosynthate conversion in cucumber leaves, alleviated the decline of the nitrogen assimilation capacity, improved the carbon and nitrogen metabolism of cucumber leaves, and mitigated the negative effects of drought stress to some extent, therefore promoted the growth and yield of cucumber. The results of the study may provide theoretical basis and technical parameters for CO₂ fertilization and water-nitrogen management of cucumber under water deficit.

Key words: cucumber; doubled CO₂ concentration; water-nitrogen coupling; carbon and nitrogen metabolism

Received 2017-04-05 Accepted 2017-08-28

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31471918), Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2013CM008), and Programs of Shandong Province Agricultural Major Application Technology Innovation (Grant No. 2016-36).

*Co-corresponding authors (E-mail: lbroom@163.com; gslqm@sdau.edu.cn).