

交替滴灌对日光温室黄瓜光合作用及抗氧化酶活性的影响

张文东¹, 赵志成¹, 李曼¹, 崔青青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, ²作物生物学国家重点实验室, 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3号’黄瓜(*Cucumis sativus*)为研究对象, 采用完全随机区组设计, 研究了交替滴灌、分根滴灌和对照3种滴灌方式对日光温室黄瓜光合作用及抗氧化酶活性的影响, 结果表明: (1)交替滴灌可以显著降低黄瓜的株高和叶面积, 显著提高黄瓜根系的活力, 但黄瓜产量并未显著降低。(2)与对照相比, 虽然交替滴灌下黄瓜叶片的叶绿素含量显著下降, 但叶绿素 a/b 值没有差异, 交替滴灌黄瓜叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)均显著低于对照, 但显著高于分根滴灌; 与对照相比, 交替滴灌和分根滴灌下黄瓜叶片中光系统II (PSII)非光化学淬灭(NPQ)上升显著。(3)交替滴灌显著提高黄瓜叶片的可溶性蛋白含量, 丙二醛(MDA)含量显著低于分根滴灌, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性显著高于对照。综上所述, 交替滴灌能有效抑制黄瓜植株冗余生长, 提高黄瓜根系活力, 降低蒸腾耗水。交替滴灌通过提高黄瓜叶片可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性、降低MDA含量来减轻膜脂过氧化作用, 是其节水耐旱的重要机理之一。交替滴灌可作为日光温室黄瓜节水高效栽培的灌溉模式。

关键词: 交替滴灌; 黄瓜; 光合作用; 抗氧化酶活性

据国家统计局统计, 连续多年我国的农业耗水量占到总供水量的60%以上(<http://data.stats.gov.cn/easyquery.htm?cn=C01>)。由于设施生产无法有效利用降水, 且蔬菜栽培耗水量大, 提高水分利用效率、减少水资源消耗、发展节水设施农业已成为必然趋势。近年来, 控制性交替滴灌(康绍忠等1997)、调亏灌溉(Sissoko等2013; 银敏华等2015)、局部根区灌溉(祝鹏飞等2013)等节水灌溉方式已逐渐应用, 这些非充分灌溉方式能给予作物根系适当干旱刺激, 一是调节气孔开闭, 降低蒸腾作用, 降低水分消耗, 提高水分利用效率(李平等2009; 梁继华等2006; 刘永贤等2009), 优化光合产物分配, 减少冗余生长(孙华银等2008); 二是促进植株根系的生长, 增大根际范围, 提高植株对水肥的利用效率(Affi等2013; 杜太生等2005; 孟兆江等2010)。

黄瓜(*Cucumis sativus*)作为设施栽培的主要蔬菜作物之一, 耗水量大且对水分状况比较敏感。我们的研究表明, 交替滴灌可以显著提高黄瓜根系活力、光合性能、水分利用效率等(董彦红等; 刘学娜等2016; 赵志成等2014), 但其是否引起体内抗氧化酶活性变化还不清楚。据报道干旱胁迫下植物体内渗透调节物质发生变化, 膜脂过氧化作用加强, 抗氧化系统代谢改变(丁红等2013; 井大炜等2013; 潘昕等2014; 裴斌等2013; 任磊等2015), 而在黄瓜上表现如何未见报道。因此, 本试验以黄瓜为研究对象, 在日光温室栽培条件下探

究交替滴灌方式对其光合作用及抗氧化酶活性的影响, 以期对日光温室黄瓜节水高效栽培提供技术支持和理论参考。

材料与方法

1 试验材料

试验材料为黄瓜(*Cucumis sativus* L.) ‘津优3号’。

2 试验设计

试验在山东农业大学科技创新园3号日光温室内进行。2013年1月26日使用10 cm×12 cm营养钵播种育苗, 3月16日定植, 6月20日拉秧, 双行栽培, 大行距为120 cm, 小行距为30 cm, 株距为30 cm; 为防止水分侧向运移, 各小区中间下埋50 cm塑料布。两行黄瓜铺设3根滴灌管, 设交替滴灌、分根滴灌和对照3种滴灌方式, 交替滴灌又分为两种方式, 即使用3根滴灌管中间一根或两侧的两根, 两种方式交替进行; 分根滴灌只使用3根滴灌管中间一根; 对照(CK)则使用全部3根滴灌管。试验采用完全随机区组设计, 除滴灌方式外其他日常管理均相同, 每处理设3次重复。灌水量依公式 $M_{\text{滴灌}}(\text{m}^3) = rps\theta_1(q_1 - q_2)/\eta$ 计算(李清明等2005), 式中 r 为土壤

收稿 2017-05-22 修定 2017-09-22

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)。

容重($1.17 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$), p 为土壤湿润比(取100%), s 为湿润面积(单位为 m^2), h 为灌水计划湿润层(取0.4 m), θ_f 为田间最大持水量(40%), q_1 和 q_2 分别为灌溉上限和下限(q_1 为田间持水量的90%, q_2 为田间持水量的65%), η 为水分利用系数(滴灌取0.95)。

3 测定项目与方法

3.1 土壤体积含水量

采用HOBO Weather Station (Onset Computer Corporation)结合烘干法测定土壤体积含水量, 灌水量用机械水表控制, 精度为0.1 L, 灌溉处理于2013年4月12日开始。

3.2 黄瓜生长指标和根系活力

从4月12日起测定黄瓜植株的生长指标, 每处理选取15株, 连续测定4次, 每次间隔10 d。株高用皮尺测定, 为黄瓜茎基部到生长点的绝对高度。茎粗用数显百分尺测定, 选取黄瓜植株第5~6节节间中点处为测量点。单株叶面积为第6叶起至初生展平叶叶面积之和; 单叶叶面积(single leaf area, S_L)采用直尺测定其叶宽(W)与叶长(L), 依公式 $S_L = 0.5WL + 0.25W^2$ 计算(张亚红等2003); S_L 的单位为 cm^2 , W 和 L 的单位均为 cm 。叶片数为单株展平叶之和。根系活力采用氯化三苯基四氮唑(triphenyltetrazolium chloride, TTC)法测定(李合生2002)。

3.3 黄瓜叶片色素含量

采用80%丙酮浸提法测定黄瓜叶片色素含量(李合生2002)。

3.4 黄瓜叶片光合参数

用光合仪(CIRAS-1, PP System, USA)在晴天的9:30~11:00测定光合气体交换参数: 从上往下选取第4~6片功能叶测定, 测定时光强为 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 气源为室外大气 CO_2 。用荧光仪(FMS-2, Hansatech, UK)测定黄瓜叶片叶绿素荧光参数, 光反应参数均在光强 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时测定, 暗适应30 min后进行暗反应参数的测定。用Handy-PEA植物效率分析仪(Hansatech, UK)暗适应30 min后测定黄瓜叶片叶绿素荧光诱导动力学曲线。

3.5 黄瓜叶片丙二醛含量与抗氧化酶活性

采用硫代巴比妥酸显示法(李合生2002)测定黄瓜叶片丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量。采用考马斯亮兰G-250比色法(李合生2002)测定可溶性蛋白含量。分别用愈创木酚氧化比色法、氮蓝

四唑光化还原法和紫外吸收法(李合生2002)测定过氧化物酶(peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶(hydrogen peroxidase, CAT)活性。

3.6 日光温室内环境

采用HOBO温湿度采集器(Onset, USA)连续监测日光温室内环境变化, 选取每日12:00的温度和空气相对湿度数据作图(图1)。

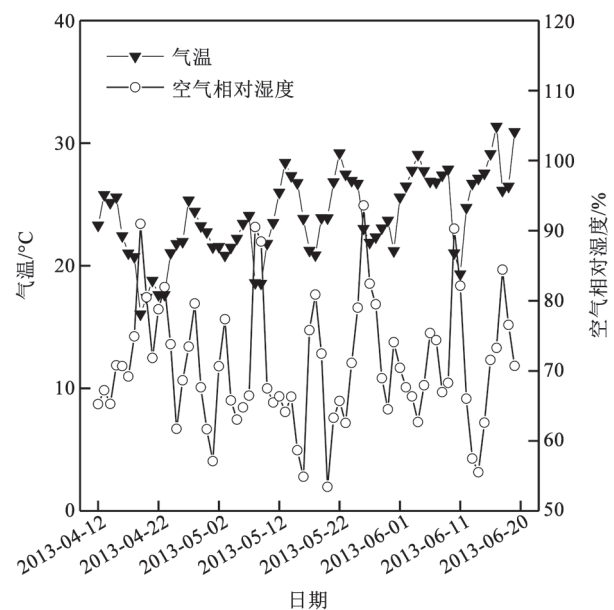


图1 日光温室内环境条件

Fig.1 Environmental conditions in solar greenhouse

4 数据处理方法

采用Excel 2010整理数据, 用DPS对数据进行Duncan检验(显著性差异为 $P < 0.05$), 用OriginPro 2017作图。

实验结果

1 交替滴灌对黄瓜生长指标、根系活力及产量的影响

由图2可以看出, 对照的各项指标都显著高于交替滴灌和分根滴灌, 交替滴灌介于对照和分根滴灌之间。在黄瓜生长后期, 3种处理间叶面积出现显著差异(图2-D), 与对照处理相比, 最终交替滴灌处理和分根滴灌处理的叶面积分别减小了12.1%和22.0%, 可见这两种滴灌方式都对黄瓜叶面积的增长有明显的抑制作用, 分根滴灌处理的抑制作用更大。

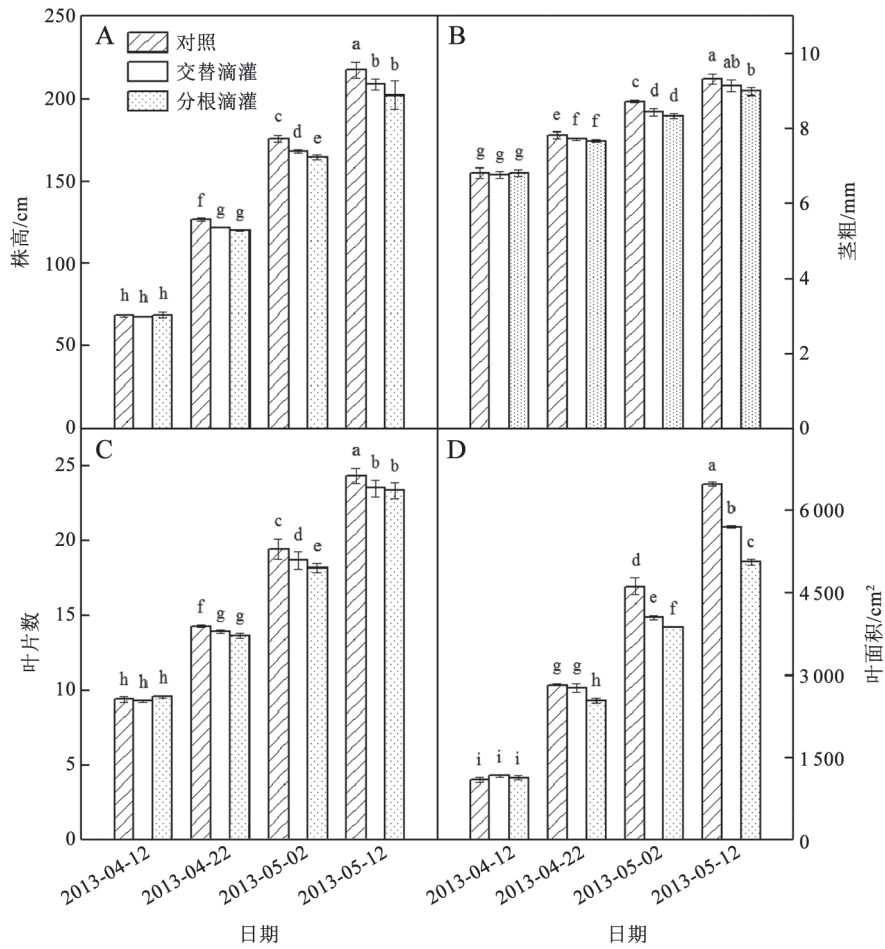


图2 滴灌方式对黄瓜生长指标的影响

Fig.2 Effects of drip irrigations on growth indices of cucumber

同一图中不同柱形上用不同小写字母标识表示差异显著(P<0.05), 图3~5和7~9同。

由图3可以看出, 不同滴灌方式对黄瓜根系活力(TTC还原强度)的影响显著, 交替滴灌下黄瓜根系活力最高, 分根滴灌下黄瓜根系活力最低; 与对照处理相比, 交替滴灌下黄瓜的根系活力显著提高了4.8%, 分根滴灌处理黄瓜的根系活力显著降低了11.5%, 说明交替滴灌产生的干湿交替的根系土壤环境有利于提高黄瓜的根系活力。

如图4所示, 与对照相比, 交替滴灌的产量稍有下降, 但没有显著差异, 但分根滴灌的产量显著下降29.2%。

2 交替滴灌对黄瓜叶片色素含量和光合气体交换参数的影响

由表1可知, 3种处理的黄瓜叶片色素(叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素)含量存在明显的差异,

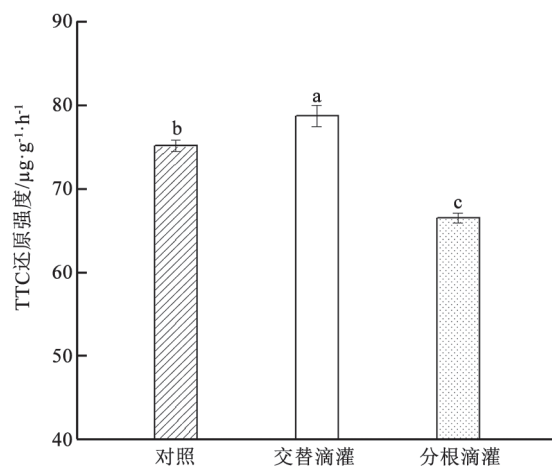


图3 滴灌方式对黄瓜根系活力的影响

Fig.3 Effects of drip irrigations on root activity of cucumber

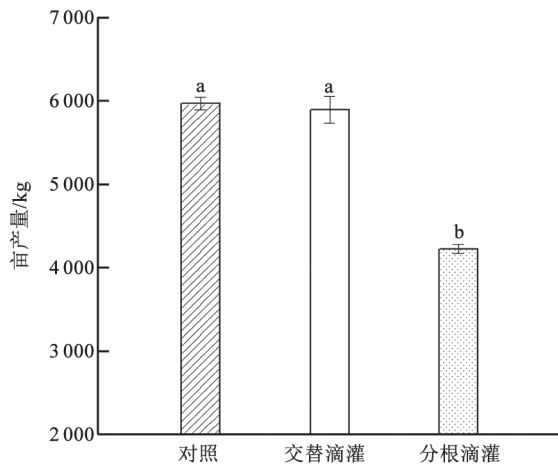


图4 滴灌方式对黄瓜产量的影响

Fig.4 Effects of drip irrigations on yield of cucumber

分根滴灌下黄瓜叶片中含量均最高, 交替滴灌下均次之, 对照均最低; 但是叶绿素 a/b 值以对照最高, 交替滴灌和对照之间差异不显著; 与对照相比, 分根滴灌显著降低1.6%。

从图5可以看出, 随着黄瓜生长发育和灌溉处理次数的增加, 不同处理的黄瓜叶片光合气体交换参数出现显著差异, 在黄瓜生长期后期, 对照在光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)上均显著高于同期的交替滴灌和分根滴灌, 交替滴灌处理介于对照处理和分根滴灌处理之间。与对照处理相比, 交替滴灌和分根滴灌处理的 T_r 和 G_s 较低, 且 C_i 也较低, 可见, 分根灌溉方式引起黄瓜 P_n 降低的主要原因是气孔限制。

表1 滴灌方式对黄瓜叶片色素的影响

Table 1 Effects of drip irrigations on pigments in cucumber leaves

处理	含量/ $mg \cdot g^{-1}$			叶绿素 a/b
	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素	
对照	1.628 ± 0.028^c	0.429 ± 0.009^c	0.555 ± 0.015^c	3.792 ± 0.018^a
交替滴灌	1.679 ± 0.008^b	0.447 ± 0.002^b	0.614 ± 0.001^b	3.758 ± 0.016^{ab}
分根滴灌	1.966 ± 0.020^a	0.527 ± 0.007^a	0.644 ± 0.008^a	3.731 ± 0.017^b

同一指标数据用不同小写字母标识表示差异显著($P < 0.05$), 下表同。

3 交替滴灌对黄瓜叶片叶绿素荧光参数和快速荧光诱导动力学曲线的影响

由表2可以看出, 各处理间最大光化学效率(F_v/F_m)没有显著差异, 分根滴灌下叶片在PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)以及电子传递速率(ETR)上显著低于对照; 对照叶片在非光化学淬灭(NPQ)上显著低于其他两组。

图6为标准化后的快速荧光诱导动力学曲线(OJIP曲线)。从图6中可以看出, 交替滴灌和分根滴灌下黄瓜叶片OJIP曲线的J点明显高于对照, J点表示PSII反应中心电子受体 Q_A 第一次被完全还原时的荧光相对强度, 交替滴灌和分根滴灌在J点处明显较对照高, 说明交替滴灌和分根滴灌的 Q_A 库减少, 电子从 Q_A 向 Q_B 的传递受阻; 交替滴灌和分根滴灌下黄瓜叶片OJIP曲线的I点较对照也有所提高, I点反映了质体醌(plastoquinone, PQ)库的异质性, 即快还原型PQ库和慢还原型PQ库的大小, 交替滴灌和分根滴灌下I点上升, 说明两种非充分滴

灌方式下黄瓜叶片PSII反应中心的慢还原型PQ的比例增大。

4 交替滴灌对黄瓜叶片MDA和可溶性蛋白含量的影响

从图7可以看出, 与对照相比, 分根滴灌和交替滴灌都显著增强了黄瓜叶片中MDA含量, 且分根滴灌增加幅度大于交替滴灌。与对照相比, 交替滴灌和分根滴灌的MDA含量分别增加了17.1%和36.4%, 说明交替滴灌和分根滴灌都对黄瓜叶片产生了一定的伤害, 但交替滴灌产生的伤害较轻, 说明交替滴灌方式可以在一定程度上减轻膜脂过氧化作用。

从图8可以看出, 不同滴灌方式下的可溶性蛋白含量差异显著, 分根滴灌最低, 交替滴灌最高。与对照相比, 交替滴灌下黄瓜叶片可溶性蛋白含量提高了4.3%, 分根滴灌下黄瓜叶片可溶性蛋白含量降低了7.6%, 说明在干旱胁迫下, 交替滴灌方式通过增加黄瓜叶片中的可溶性蛋白含量的方式,

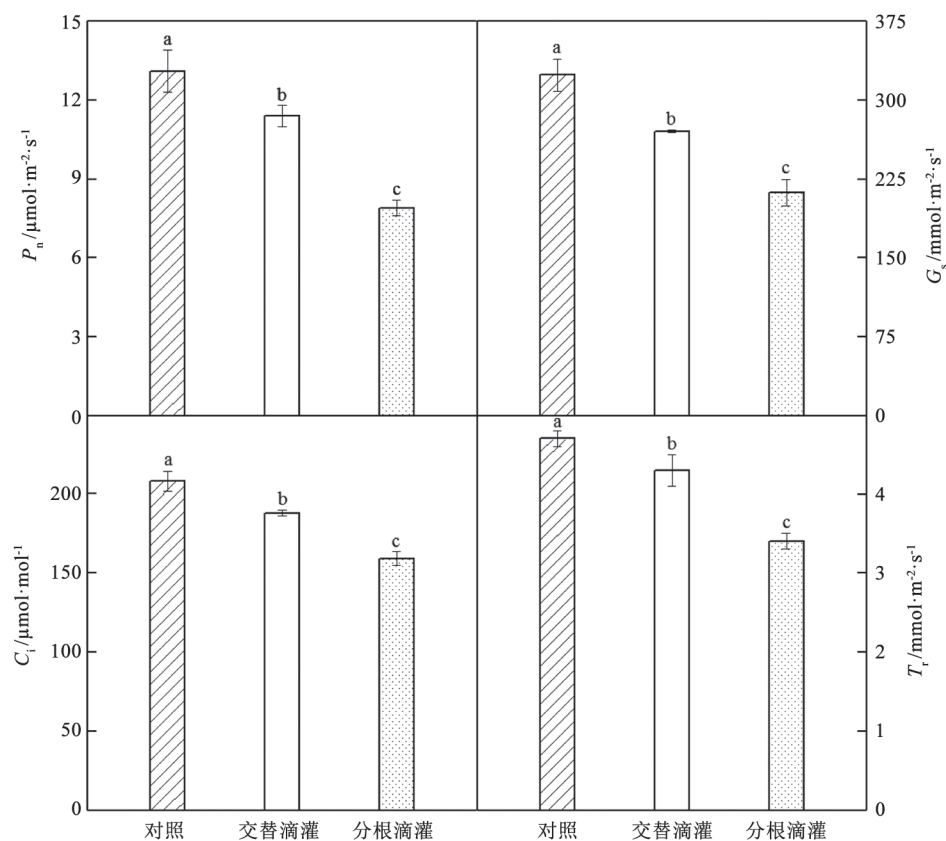


图5 滴灌方式对黄瓜叶片光合气体交换参数的影响

Fig.5 Effects of drip irrigations on photosynthetic gas exchange parameters of cucumber leaves

表2 滴灌方式对黄瓜叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of drip irrigations on chlorophyll fluorescence parameters of cucumber leaves

处理	F_v/F_m	Φ_{PSII}	q_p	NPQ	ETR
对照	0.832±0.009 ^a	0.537±0.060 ^a	0.786±0.068 ^a	0.542±0.134 ^b	180.33±20.11 ^a
交替滴灌	0.827±0.007 ^a	0.504±0.052 ^{ab}	0.797±0.049 ^{ab}	0.761±0.215 ^a	169.41±17.40 ^{ab}
分根滴灌	0.830±0.007 ^a	0.451±0.083 ^b	0.694±0.097 ^b	0.779±0.283 ^a	151.37±27.84 ^b

提高黄瓜的渗透调节能力,从而保证了在干旱胁迫下黄瓜的正常代谢水平。

5 交替滴灌对黄瓜叶片抗氧化酶活性的影响

清除植株体内过量的活性氧对于维持植株正常的生理代谢具有重要价值,植株体内的抗氧化酶活性越高,其抗逆性越强(Bowler等1992)。由图9可知,与对照相比,分根滴灌和交替滴灌下黄瓜叶片中SOD、POD和CAT的活性均显著提高,且分根滴灌的酶活提高幅度均大于交替滴灌。相比对照,交替滴灌和分根滴灌下黄瓜叶片的SOD活性分别增加了10.3%和71.4%,POD活性分别增加了

5.8%和33.9%,CAT活性分别增加了17.9%和34.8%,说明两种非充分滴灌方式都对黄瓜产生了一定的伤害,使黄瓜叶片的抗氧化酶活性提高,活性氧清除能力增强,从而减轻由于干旱胁迫引起的膜脂过氧化伤害,这可能是其耐旱性增强的重要机理之一。

讨 论

水分是植物正常生长的重要限制因素,水分条件的变化能明显影响植物的生长特性和生理过程。交替滴灌提高了黄瓜根系活力,董彦红等(2016)、刘

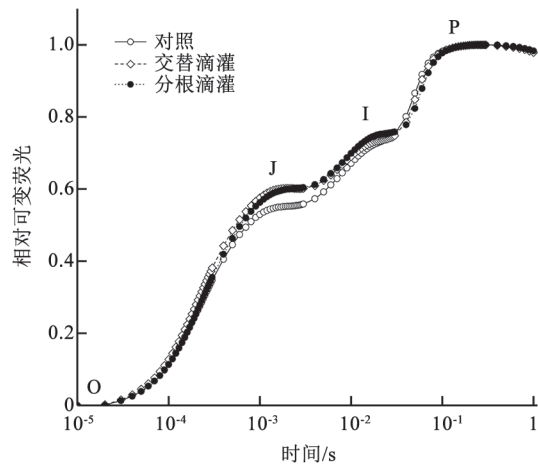


图6 OJIP标准化曲线

Fig.6 OJIP normalized curve

O: 初始相对荧光; J: 2 ms时相对荧光; I: 30 ms时相对荧光; P: 相对荧光峰值。

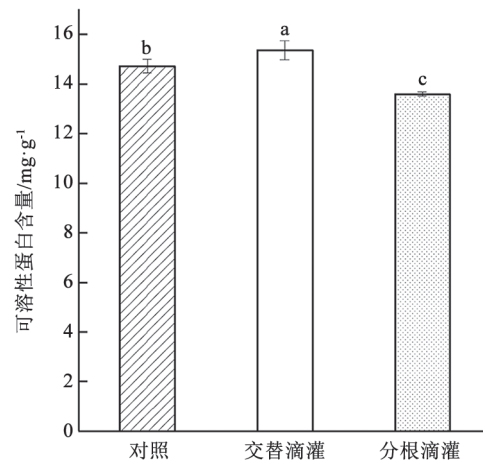


图8 滴灌方式对黄瓜叶片可溶性蛋白含量的影响

Fig.8 Effects of drip irrigations on soluble protein content in cucumber leaves

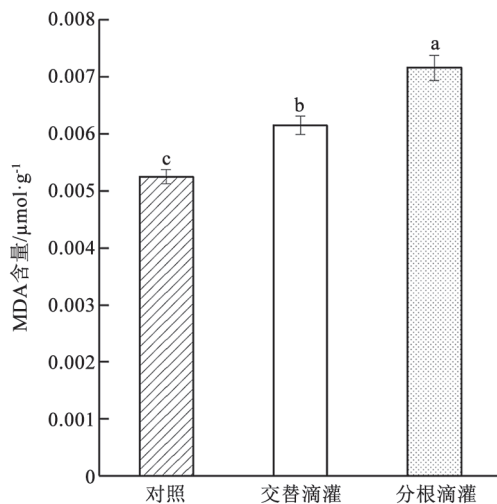


图7 滴灌方式对黄瓜叶片MDA含量的影响

Fig.7 Effects of drip irrigations on MDA content in cucumber leaves

学娜等(2016)的研究表明交替灌溉技术能显著提高黄瓜根系活力,与本文结果相同。植物根系生长有向水性(Rellán-Álvarez等2016),交替滴灌方式利于植株根际产生干湿交替的环境条件,不断刺激根尖生长,使根系活力提高;但土壤水分过高或者过低都不利于黄瓜根系的生长(孔祥悦等2012。张宪法等2002),分根滴灌处理下,由于黄瓜一侧根系长期处于干旱胁迫状态,最终导致其根系活力降低。

从本试验结果中看到,在黄瓜生长后期交替滴灌及分根滴灌的蒸腾作用是显著低于对照的,因而有效降低了水分消耗,但我们也看到随着蒸腾作用的降低光合作用也显著降低,交替滴灌和分根滴灌的 G_s 和 C_i 同时下降,分析是气孔因素限制了其光合碳同化过程,导致了 P_n 的降低,而且分根滴灌处理下降的程度更加明显。由于交替滴灌与分根滴灌处理下碳同化过程受阻,会导致NADPH和ATP的积累,最终造成非环式电子传递链受阻,过剩的激发能必须通过其他途径去激发。从叶绿素荧光数据看出,与对照相比,分根滴灌的ETR和 Φ_{PSII} 显著降低,NPQ显著提高,交替滴灌也有相同趋势但没有达到显著程度,说明交替滴灌和分根滴灌影响了黄瓜叶片中叶绿体PSII的实际光化学效率和电子传递,过多的激发能通过热耗散的途径去激发。从OJIP曲线看,交替滴灌与分根滴灌处理在J点处都明显上升,说明交替滴灌与分根滴灌处理导致其PSII Q_A 库的降低和PSII反应中心关闭加快。根据前人研究,植物叶片中叶绿素含量在干旱胁迫下会显著提高(董彦红等2016;赵青松等2011),本试验结果也表明分根滴灌处理下叶绿素含量较高,但是 P_n 显著降低,说明植株叶片的叶绿素含量并不是降低光合作用的唯一因素。叶绿素 a/b 值对照最高,交替滴灌和对照之间差异不显著,分析可能是交替滴灌和对照黄瓜的叶片含水量减小,叶片中叶绿素“浓缩”所致;叶绿素 a/b 值的

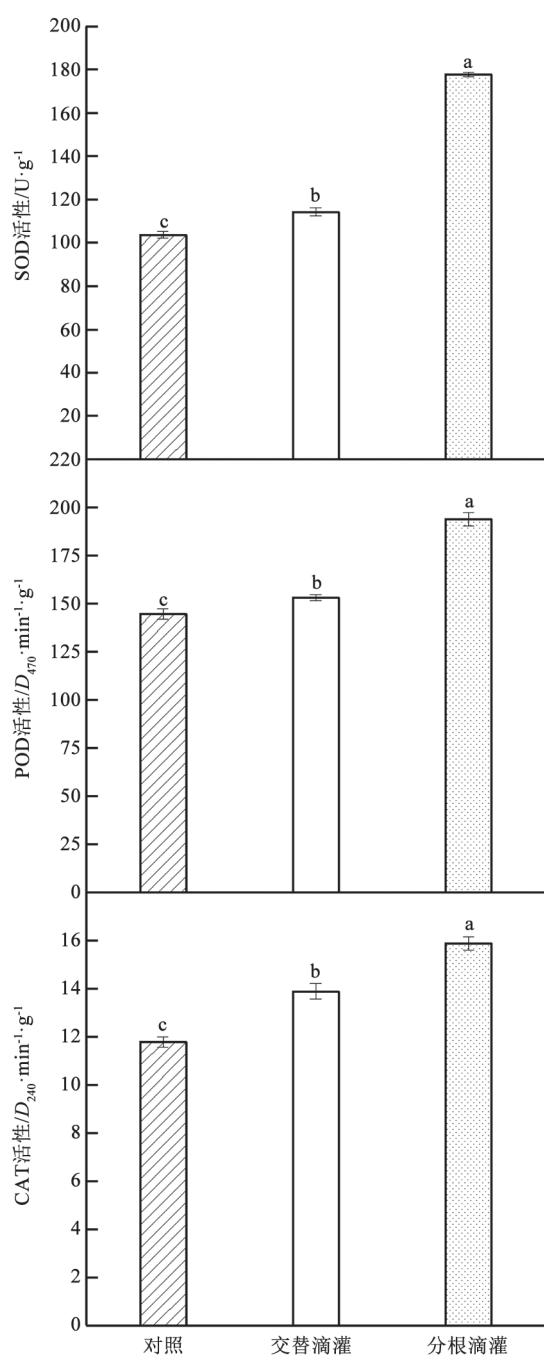


图9 滴灌方式对黄瓜叶片抗氧化酶活性的影响
Fig.9 Effects of drip irrigations on antioxidant enzyme activities in cucumber leaves

大小反映了植物光能利用能力的强弱, 分根滴灌下叶绿素 a/b 值的下降表明分根滴灌下黄瓜叶片光能利用能力的降低, 叶绿素 a/b 值更能反映光合作用的实际高低。

植物光合作用和蒸腾耗水都与气孔导度呈正

相关, 但在适当降低气孔导度的情况下, 可以在较弱影响光合作用的基础上, 显著降低蒸腾耗水。而且我们只能说蒸腾作用降低会有光合作用也降低的趋势, 但不能说明光合速率的绝对值一定降低, 光合速率的大小与温湿度、光强、生育期等诸多因素有关。结果表明, 交替滴灌的产量与对照相比, 并没有显著降低, 基本持平, 与前人(董彦红等2016; 刘学娜等2016; 赵青松等2011)“黄瓜在光合速率减低情况下产量没有显著降低”的结果相同。

植物在逆境下活性氧大量累积, MDA等过氧化产物含量上升, 胞内电解质外渗, 代谢紊乱, DNA等生物大分子被破坏, 严重时细胞死亡(Kanazawa等2001; 刘婧等2015; 周超凡等2016)。本研究表明, 水分胁迫下MDA含量显著增加, 且分根滴灌处理增加幅度更大, 可见分根滴灌的方式对植物的伤害更大, 交替滴灌的方式可以减缓这种伤害。

SOD、POD、CAT等抗氧化酶可以清除植株在水分胁迫下产生的过量氧自由基(时丽冉和刘志华2010), 同时植株在胁迫下可溶性蛋白含量不断增加(冯淑华等2011; 时丽冉和刘志华2010), 交替滴灌和分根滴灌的可溶性蛋白含量与对照相比差异显著, 交替滴灌可溶性蛋白含量最高; 与分根滴灌相比, 其黄瓜叶片中MDA含量显著较低。有关研究表明: 植物的可溶性蛋白参与其自身渗透调节过程, 可溶性蛋白含量的提高可以帮助植株抵御逆境伤害(冯彩平等1995; 韩冰等2010; 张慧和汪沛洪1991; 赵青松等2011), 这与本试验的结果相符。

综上所述, 交替滴灌能有效抑制黄瓜植株冗余生长, 提高黄瓜根系活力, 降低蒸腾耗水。交替滴灌通过提高黄瓜叶片可溶性蛋白含量和抗氧化酶活性、降低MDA含量来减轻膜脂过氧化作用, 是其节水耐旱的重要机理之一。交替滴灌可作为日光温室黄瓜节水高效栽培的灌溉模式。

参考文献

- Affi N, El Fadl A, Otmani ME, Benismail MC, Idrissi LM, Salghi R, Abouatallah A, Bouzerda A, Rahhaoui Z (2013). Does partial rootzone drying alternation frequency enhance water stress resistance and improve water saving? *J Mater Environ Sci*, 4 (3): 468-473
- Bowler C, Van Montagu M, Inzé D (1992). Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 43 (1): 83-116
- Ding H, Zhang ZM, Dai LX, Kang T, Ci DW, Song WW (2013). Ef-

- fects of drought stress on the root growth and development and physiological characteristics of peanut. *Chin J Appl Ecol*, 24 (6): 1586–1592 (in Chinese with English abstract) [丁红, 张智猛, 戴良香, 康涛, 慈敦伟, 宋文武(2013). 干旱胁迫对花生根系生长发育和生理特性的影响. *应用生态学报*, 24 (6): 1586–1592]
- Dong YH, Zhang ZC, Zhang X, Liu XN, Li QM (2016). Improvement of alternate partial root-zone drip irrigation on photosynthesis and water use efficiency of cucumbers. *Plant Nutr Fert Sci*, 22 (1): 269–276 (in Chinese with English abstract) [董彦红, 赵志成, 张旭, 刘学娜, 李清明(2016). 分根交替滴灌对管栽黄瓜光合作用及水分利用效率的影响. *植物营养与肥料学报*, 22 (1): 269–276]
- Du T, Kang S, Hu S, Zhang F, Gong D (2005). Research progress of alternate partial rootzone irrigation on fruit tree. *Trans Chin Soc Agr Eng*, 21 (2): 172–178 (in Chinese with English abstract) [杜太生, 康绍忠, 胡笑涛, 张富仓, 龚道枝(2005). 果树根系分区交替灌溉研究进展. *农业工程学报*, 21 (2): 172–178]
- Feng C, Xue S, Zhang D (1995). Relationship between water stress and plant nitrogen metabolism. III. Effects of water and high temperature stresses upon protein component-I in millet leaves. *Agr Res Arid Areas*, 13 (2): 88–92 (in Chinese with English abstract) [冯彩平, 薛崧, 张殿忠(1995). 水分胁迫与植物氮代谢的关系. III. 水分和高温胁迫对谷子叶片组分I蛋白的影响. *干旱地区农业研究*, 13 (2): 88–92]
- 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 Grassl*, 33 (6): 70–74 (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): 70–74]
- Han B, Sun J, Guo SR, Jin CY (2010). Effects of calcium on antioxidant enzymes activities of cucumber seedlings under salt stress. *Acta Horti Sin*, 37 (12): 1937–1943 (in Chinese with English abstract) [韩冰, 孙锦, 郭世荣, 金春燕(2010). 钙对盐胁迫下黄瓜幼苗抗氧化系统的影响. *园艺学报*, 37 (12): 1937–1943]
- Jing DW, Xing SJ, Du ZY, Liu FC (2013). Effects of drought stress on the growth, photosynthetic characteristics, and active oxygen metabolism of poplar seedlings. *Chin J Appl Ecol*, 24 (7): 1809–1816 (in Chinese with English abstract) [井大炜, 邢尚军, 杜振宇, 刘方春(2013). 干旱胁迫对杨树幼苗生长、光合特性及活性氧代谢的影响. *应用生态学报*, 24 (7): 1809–1816]
- Kanazawa S, Sano S, Koshiba T, Ushimaru T (2001). Changes in antioxidative enzymes in cucumber cotyledons during natural senescence: comparison with those during dark-induced senescence. *Physiol Plant*, 109 (2): 211–216
- Kang S, Zhang J, Liang Z, Hu X, Cai H (1997). The controlled alternative irrigation — a new approach for water saving regulation in farmland. *Agr Res Arid Areas*, 15 (1): 4–9 (in Chinese with English abstract) [康绍忠, 张建华, 梁宗锁, 胡笑涛, 蔡焕杰(1997). 控制性交替灌溉——一种新的农田节水调控思路. *干旱地区农业研究*, 15 (1): 4–9]
- Kong XY, Wang YQ, Gui XL, Zhang ZX, Gao LH (2012). Effects of irrigation on roots distribution and water use efficiency of own-rooted and grafted cucumber in solar greenhouse. *Acta Horti Sin*, 39 (10): 1928–1936 (in Chinese with English abstract) [孔祥悦, 王永泉, 睦晓蕾, 张振贤, 高丽红(2012). 灌水量对温室自根与嫁接黄瓜根系分布及水分利用效率的影响. *园艺学报*, 39 (10): 1928–1936]
- Li H (2002). *Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments*. Beijing: Higher Education Press, (in Chinese with English abstract) [李合生(2002). *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社]
- Li P, Qi X, Pan X, Wu H, Qiao D, Pan T, Zhao Z, Huang Z, Zhu D (2009). Effect of alternate partial root-zone irrigation on nitrogen and water use efficiency of potato. *Trans Chin Soc Agr Eng*, 25 (6): 92–95 (in Chinese with English abstract) [李平, 齐学斌, 樊向阳, 吴海卿, 乔冬梅, 樊涛, 赵志娟, 黄仲冬, 朱东海(2009). 分根区交替灌溉对马铃薯水氮利用效率的影响. *农业工程学报*, 25 (6): 92–95]
- Li Q, Zou Z, Guo X, Cai H, Zhang X (2005). Effect of different irrigation maximums on growth dynamics, yield and quality of greenhouse cucumber during initial bloom stage. *J Northwest Sci-Tech Univ Agr For-Nat Sci*, 33 (4): 47–51, 56 (in Chinese with English abstract) [李清明, 邹志荣, 郭晓冬, 蔡焕杰, 张西平(2005). 不同灌溉上限对温室黄瓜初花期生长动态、产量及品质的影响. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 33 (4): 47–51, 56]
- Liang JH, Li FS, Tang M, Feng Y (2006). Effects of alternate partial root-zone irrigation on water and nitrogen utilization of pot-grown sweet corn. *Trans Chin Soc Agr Eng*, 22 (10): 68–72 (in Chinese with English abstract) [梁继华, 李伏生, 唐梅, 冯毅(2006). 分根区交替灌溉对盆栽甜玉米水分及氮素利用的影响. *农业工程学报*, 22 (10): 68–72]
- Liu HF, Gao YB, Zhang Q, Li X, Li CL (2004). Physio-ecological responses and their adaptation of different geographic *Leymus chinensis* populations to soil drought stress. *Aata Sci Nat Univ Nankaiensis*, 37 (4): 105–110 (in Chinese with English abstract) [刘惠芬, 高玉葆, 张强, 李欣, 李长林(2004). 不同种群羊草幼苗对土壤干旱胁迫的生理生态响应. *南开大学学报(自然科学版)*, 37 (4): 105–110]
- Liu J, Bi HG, Li QM, Ai XZ (2015). Effect of soil moisture on photosynthesis and antioxidant enzyme activities in cucumber seedlings under chilling stress. *Plant Physiol J*, 51 (12): 2247–2254 (in Chinese with English abstract) [刘婧, 毕焕改, 李清明, 艾希珍(2015). 土壤湿度对低温下黄瓜幼苗光合作用及抗氧化酶活性的影响. *植物生理学报*, 51 (12): 2247–2254]
- 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]
- Liu YX, Li FS, Nong ML (2009). Effects of alternate partial root-zone irrigation on water saving and quality regulating of flue-cured tobacco at different growth stages. *Trans Chin Soc Agr Eng*, 25 (1): 16–20 (in Chinese with English abstract) [刘永贤, 李伏生,

- 农梦玲(2009). 烤烟不同生育时期分根区交替灌溉的节水调质效应. 农业工程学报, 25 (1): 16–20]
- Meng ZJ, Sun JS, Duan AW, Liu ZG, Wang HZ (2010). Grain filling characteristics of winter wheat with regulated deficit irrigation and its simulation models. *Trans Chin Soc Agr Eng*, 26 (1): 18–23 (in Chinese with English abstract) [孟兆江, 孙景生, 段爱旺, 刘祖贵, 王和洲(2010). 调亏灌溉条件下冬小麦籽粒灌浆特征及其模拟模型. 农业工程学报, 26 (1): 18–23]
- Pan X, Qiu Q, Li JY, Wang JH, He Q, Su Y, Ma JW, Du K (2014). Physiological indexes of six plant species from the Tibetan plateau under drought stress. *Acta Ecol Sin*, 34 (13): 3558–3567 (in Chinese with English abstract) [潘昕, 邱权, 李吉跃, 王军辉, 何茜, 苏艳, 马建伟, 杜坤(2014). 干旱胁迫对青藏高原6种植物生理指标的影响. 生态学报, 34 (13): 3558–3567]
- Pei B, Zhang GC, Zhang SY, Wu Q, Xu ZQ, Xu P (2013). Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings. *Acta Ecol Sin*, 33 (5): 1386–1396 (in Chinese with English abstract) [裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍(2013). 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. 生态学报, 33 (5): 1386–1396]
- Rellán-Álvarez R, Lobet G, Dinneny JR (2016). Environmental control of root system biology. *Annu Rev Plant Biol*, 67 (1): 1–26
- Ren L, Zhao XL, Xu J, Zhang HY, Guo YH, Huo FL, Zhang CL, Lü JH (2015). Varied morphological and physiological responses to drought stress among four tea *Chrysanthemum* cultivars. *Acta Ecol Sin*, 35 (15): 5131–5139 (in Chinese with English abstract) [任磊, 赵夏陆, 许靖, 张宏毅, 郭彦宏, 郭福龙, 张春来, 吕晋慧(2015). 4种茶菊对干旱胁迫的形态和生理响应. 生态学报, 35 (15): 5131–5139]
- Shi LR, Liu ZH (2010). Influences of drought stress on antioxidative activity and osmoregulation substance of *Sonchus brachyotus* DC. *Acta Agrestia Sin*, 18 (5): 673–677 (in Chinese with English abstract) [时丽冉, 刘志华(2010). 干旱胁迫对苣荬菜抗氧化酶和渗透调节物质的影响. 草地学报, 18 (5): 673–677]
- Sissoko F, Affholder F, Autfray P, Wery J, Rapidel B (2013). Wet years and farmers' practices may offset the benefits of residue retention on runoff and yield in cotton fields in the Sudan-Saharan zone. *Agr Water Manag*, 119: 89–99
- Sun HY, Kang SZ, Hu ST, Li ZJ (2008). Response of greenhouse sweet pepper under alternate partial root-zone irrigation to different irrigation low limits. *Trans Chin Soc Agr Eng*, 24 (6): 78–84 (in Chinese with English abstract) [孙华银, 康绍忠, 胡笑涛, 李志军(2008). 根系分区交替灌溉对温室甜椒不同灌水下限的响应. 农业工程学报, 24 (6): 78–84]
- Yin MH, Li YN, Zhou CM, Gu XB, Zhang TL, Yang D, Wu GJ (2015). Compensation effects of regulated deficit irrigation and tillering interference to winter wheat. *Chin J Appl Ecol*, 26 (10): 3011–3019 (in Chinese with English abstract) [银敏华, 李援农, 周昌明, 谷晓博, 张天乐, 杨丹, 吴国军(2015). 调亏灌溉和分蘖干扰对冬小麦生长的补偿效应. 应用生态学报, 26 (10): 3011–3019]
- Zhang H, Wang PH (1991). A tracer study of protein synthesis and degradation in wheat leaves during osmotic stress. *Acta Phytophysiol Sin*, 17 (3): 259–266 (in Chinese with English abstract) [张慧, 汪沛洪(1991). 渗透胁迫下小麦叶片蛋白质合成与降解的示踪研究. 植物生理学报, 17 (3): 259–266]
- Zhang XF, Yu XC, Zhang ZX (2002). Effect of soil water on the growth and physiological characteristics of grafted and non-grafted cucumber in greenhouse. *Chin J Appl Ecol*, 13 (11): 1399–1402 (in Chinese with English abstract) [张宪法, 于贤昌, 张振贤(2002). 土壤水分对温室嫁接和非嫁接黄瓜生长与生理特性的影响. 应用生态学报, 13 (11): 1399–1402]
- Zhang YH, Chen RS, Huang WH (2003). Analysis of architectural parameters and solar radiation distribution in cucumber canopy in sun light greenhouse. *Trans Chin Soc Agr Eng*, 19 (1): 172–176 (in Chinese with English abstract) [张亚红, 陈端生, 黄晚华(2003). 日光温室黄瓜群体结构参数及群体内辐射分布分析. 农业工程学报, 19 (1): 172–176]
- Zhao QS, Li PP, Wang JZ, Gao B (2011). Effects of irrigation threshold on growth and physiological characteristics of cucumber plug seedlings. *Trans Chin Soc Agr Eng*, 27 (6): 31–35 (in Chinese with English abstract) [赵青松, 李萍萍, 王纪章, 高蓓(2011). 不同灌水下限对黄瓜穴盘苗生长及生理指标的影响. 农业工程学报, 27 (6): 31–35]
- Zhao ZC, Yang XH, Li QM, Liu BB, Yang ZC (2014). Effects of different drip irrigation methods under plastic film on physiological characteristics and water use efficiency of protected cucumber. *Acta Ecol Sin*, 34 (22): 6597–6605 (in Chinese with English abstract) [赵志成, 杨显贺, 李清明, 刘彬彬, 杨振超(2014). 不同膜下滴灌方式对设施黄瓜生理特性及水分利用效率的影响. 生态学报, 34 (22): 6597–6605]
- Zhou CF, Wu GX, Li T, Bi HG, Li QM, Ai XZ (2016). Effect of exogenous hydrogen sulfide on photosynthesis and antioxidant system of cucumber leaves under low temperature in solar-greenhouse. *Acta Horti Sin*, 43 (3): 462–472 (in Chinese with English abstract) [周超凡, 吴帼秀, 李婷, 毕焕改, 李清明, 艾希珍(2016). 外源H₂S对低温下日光温室黄瓜光合作用及抗氧化系统的影响. 园艺学报, 43 (3): 462–472]
- Zhu PF, Wu S, Shu LZ, Liu F, Zhu KY, Guo JX (2013). Coupling effects of water and nitrogen application with partial root-zone irrigation on growth of cucumber and nitrate nitrogen distribution in soil. *Bull Soil Water Conserv*, 33 (2): 6–10 (in Chinese with English abstract) [祝鹏飞, 武燊, 束良佐, 刘飞, 朱克亚, 郭加汛(2013). 局部根区灌溉水氮耦合对设施黄瓜生长及土壤中硝态氮分布的影响. 水土保持通报, 33 (2): 6–10]

Effect of alternate drip irrigation on photosynthesis and antioxidant enzyme activities in cucumber in solar greenhouse

ZHANG Wen-Dong¹, ZHAO Zhi-Cheng¹, LI Man¹, CUI Qing-Qing¹, AI Xi-Zhen^{1,2}, LIU Bin-Bin^{2,*}, LI Qing-Ming^{1,2,3,*}

¹College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University; ²State Key Laboratory of Crop Biology;

³Scientific Observing and Experimental Station of Environment-Controlled Agricultural Engineering in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture, Taian, Shandong 271018, China

Abstract: Effect of alternate drip irrigation (ADI), partial root-zone drip irrigation (PDI) and conventional irrigation (CK) on photosynthesis and antioxidant enzyme activities in cucumber (*Cucumis sativus*) 'Jinyou No.3' in greenhouse were investigated using completely randomized block design. The results show that: (1) ADI significantly reduced the plant height and leaf area, while improved the root activity of cucumber, and cucumber yield did not decrease significantly. (2) The chlorophyll content of cucumber leaves under ADI was significantly lower than that of CK, but chlorophyll *a/b* was not significantly decreased; the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ concentration (C_i) and transpiration rate (T_r) of cucumber leaves under ADI were significantly lower than those of CK, but significantly higher than those under PDI; the non-photochemical quenching (NPQ) of photosystem II in cucumber leaves under ADI and PDI significantly increased. (3) The soluble protein content in cucumber leaves under ADI was significantly higher than that of other treatments, malondialdehyde (MDA) content was significantly lower than that under PDI, superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) activities were significantly higher than that of CK. Therefore, ADI treatment can effectively inhibit the excessive growth of cucumber plants, increase the root activity and reduce the water consumption, as well as the content of soluble protein and the activities of antioxidant enzymes, and reduce the content of malondialdehyde (MDA), which is one of the important mechanisms of drought tolerant and water saving for ADI. Therefore, ADI treatment can be used as a water-saving irrigation pattern for cucumber cultivation in solar greenhouse.

Key words: alternate drip irrigation; cucumber; photosynthesis; antioxidant enzyme activity

Received 2017-05-22 Accepted 2017-09-22

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

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