

CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系抗氧化系统的影响

李仪曼¹, 贺新蕊¹, 李清明^{1,2,3,*}, 刘彬彬², 厉书豪¹, 艾希珍^{1,2}, 魏珉^{1,2,3}, 张大龙^{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, 采用营养液水培, 用聚乙二醇(PEG) 6000模拟干旱条件, 研究了CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系膜脂过氧化、活性氧(ROS)积累及其清除能力的影响。结果表明: 干旱胁迫降低根系生物量及根系活力, 提高根冠比, 增加丙二醛(MDA)含量, 促进ROS的累积, 提高脯氨酸(Pro)、还原型抗坏血酸(AsA)、还原型谷胱甘肽(GSH)含量及抗氧化酶活性; 而CO₂加富处理显著增加干旱胁迫下根系生物量, 提高根冠比, 促进根系活力增加, 降低超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性, 提高抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)活性, 提高AsA、GSH及Pro含量, 使得MDA含量以及ROS产生速率显著降低。综上所述, CO₂加富可提高干旱胁迫下黄瓜根系生物量及根系活力, 进而增强根系的吸收能力, 并能够在一定程度上激活根系抗氧化防御系统, 抑制ROS的积累, 防止膜脂过氧化, 从而缓解干旱胁迫对黄瓜幼苗根系造成的不利影响。

关键词: CO₂加富; 黄瓜根系; 干旱胁迫; 抗氧化系统

大气中CO₂浓度的快速增加被认为是当前全球气候变化的关键驱动因素, 目前大气CO₂浓度已经超过400 μmol·mol⁻¹, 预计到2050年CO₂浓度将上升到550 μmol·mol⁻¹左右, 而2100年将上升到730~1 020 μmol·mol⁻¹ (Kumar等2017)。CO₂浓度升高引起的温室效应对降水的空间分布产生极大的影响, 导致干旱面积逐年增加(白莉萍和林而达2003), 与此同时, 我国实际处于干旱半干旱地区的土地面积已经达到全国土地面积的一半以上, 水资源严重缺乏。而水分亏缺是限制植物生长的主要环境因素, 研究表明, 在干旱胁迫条件下, CO₂浓度升高可以通过提高植株光合速率、水分利用效率以及降低气孔导度, 来提高其生长速率和产量, 在一定程度上缓解植物受胁迫程度, 称之为“CO₂保护效应”或“CO₂缓解效应”(van der Kooi等2016; Pacholski等2015)。目前, CO₂浓度增加对植物影响的研究大都集中在地上部, 植物的光合作用与CO₂浓度的变化有着密不可分的联系, 核酮糖二磷酸羧化酶的催化方向及酶活性会因CO₂浓度升高而升高, 植物的光合速率也随之提高, 进而影响植物的生长发育进程(Bowes 1991)。但根系是陆地植物吸收水分和养分最重要的器官, 外界条件的变化势必会引起植物根系的变化, 影响植物生长。

尤其是黄瓜(*Cucumis sativus*)浅根性的生物学特性决定了其对土壤湿度条件要求较高, 在实际生产中经常会因栽培管理不善受到干旱胁迫的影响, 造成减产和品质下降。前人研究发现, 干旱胁迫下的植株细胞抗氧化能力提高, 在一定程度上能清除活性氧(reactive oxygen species, ROS)累积, 降低氧化胁迫带来的伤害(荣智媛等2013), 但干旱胁迫时间过长或程度过高会限制根系的养分吸收和向地上部的转运, 降低养分的可利用性并产生更多的ROS, 导致膜脂过氧化伤害, 而CO₂浓度升高会刺激根系生长, 获取更多地下土壤水分来减轻干旱对生长的影响(Uddin等2018), 同时调节抗氧化酶对氧化应激的反应, 减少植物细胞膜伤害程度(孙卫红等2013), 降低胁迫对植株带来的伤害(Yendrek等2015)。

但目前CO₂浓度增加对干旱胁迫下黄瓜根系

收稿 2018-12-12 修定 2019-06-12

资助 国家自然科学基金(31471918和31872154)、国家科技支撑计划项目(2014BAD05B03)、山东省重点研发计划项目(2017CXGC0201)、山东省农业重大应用技术创新项目(鲁财农指[2016]36号)和山东农业大学科技创新团队设施园艺优势团队项目(SYL2017YSTD07)。

* 共同通讯作者: 李清明(gslqm@sda.u.edu.cn)、张大龙(zdl0531@126.com)。

生长及ROS代谢方面的研究鲜见报道,因此,本实验以水培黄瓜幼苗为研究对象,用聚乙二醇(polyethylene glycol, PEG) 6000模拟根际干旱胁迫,对其根系生长以及抗氧化系统对高CO₂浓度的响应进行分析,以期为大气CO₂浓度升高缓解干旱胁迫的作物响应机制进行进一步的解析,为未来干旱胁迫等非生物胁迫下黄瓜的优质高效生产提供理论依据和技术参数。

1 材料与方法

1.1 材料培养与实验设计

实验时间为2018年3~5月,地点为山东农业大学园艺实验站,材料为‘津优35号’黄瓜(*Cucumis sativus* L.)。将颗粒饱满的种子清洗干净,浸泡6~8 h,置于28°C恒温箱催芽16~24 h,挑选露白一致的种子播种于装有泥炭、珍珠岩和蛭石体积比3:1:1混和基质的50孔穴盘中。待幼苗一叶一心时,将长势一致的幼苗定植于长宽高为37.5 cm×29 cm×12 cm的涂黑的塑料盆中进行水培,每盆6株。营养液用全浓度的日本山崎黄瓜专用配方,含0.5 mmol·L⁻¹ NH₄H₂PO₄、2.0 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂、3.2 mmol·L⁻¹ KNO₃和1.0 mmol·L⁻¹ MgSO₄,微量元素为一个剂量单位,pH调至6.8~7.0。实验期间,营养液用气泵通气,每3 min通气30 s,3 d更换一次营养液。

实验采用裂区设计,主区因素为CO₂浓度处理,设大气CO₂浓度(400 μmol·mol⁻¹,用A表示)和CO₂加富(800±40 μmol·mol⁻¹,用E表示) 2个CO₂浓度水平,裂区因素为水分处理,用PEG 6000模拟根际干旱胁迫,设对照(营养液,用0表示)、中度干旱胁迫[含质量分数5% PEG 6000营养液,渗透势(ψ_w)为-0.05 MPa,用1表示]和重度干旱胁迫(含质量分数10% PEG 6000营养液, ψ_w 为-0.15 MPa,用2表示) 3个水平,重复8次,每个重复1盆。待幼苗长至二叶一心时进行处理。实验在人工气候室内进行,内配有环境控制系统,使用液态CO₂钢瓶提供CO₂,浓度由自动控制系统(Auto 2000,北京奥托)控制,当CO₂低于目标浓度时,电磁阀自动开启,CO₂注入室内,浓度为800±40 μmol·mol⁻¹。

1.2 测定指标与方法

除根系活力在处理第2、4、6、8天取根系

相同部位进行测定外,其他各项生理指标均于处理5 d后取根系相同部位测定,重复3次。

根系活力:采用改良氯代三苯基四氮唑(triphenyl tetrazolium chloride, TTC)法(Min等2011)。

鲜干重测定:用去离子水将幼苗冲洗干净并吸干水分,从根茎结合处剪断,分别称得地上、地下部鲜重;105°C杀青15 min,80°C烘至恒重,称得干重。

抗氧化能力采用1,1-二苯基-2-三硝基苯肼(1,1-diphenyl-2-picrylhydrazyl radical, DPPH·)法测定(袁园等2017),超氧阴离子自由基(superoxide anion, O₂⁻)产生速率采用羟胺氧化法测定(王爱国和罗广华1990),脯氨酸(proline, Pro)含量采用茚三酮-磺基水杨酸法测定,丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量采用硫代巴比妥酸比色法测定,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性采用氮蓝四唑光还原法测定,过氧化物酶(peroxidase, POD)活性采用氧化愈创木酚比色法测定(李合生2000),过氧化氢酶(catalase, CAT)活性采用紫外吸收法测定(Chance和Maehly 1956),还原型抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)含量基于2,2'-联吡啶的比色法测定(Kampfenkel等1995),还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)含量基于5,5'-二硫代双(2-硝基苯甲酸)比色法测定(Anderson等1992),抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)活性、过氧化氢(hydrogen peroxide, H₂O₂)含量、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)活性以及总抗氧化能力(total antioxidant capacity, T-AOC)采用试剂盒(苏州科铭)测定。

1.3 数据处理

利用Microsoft Excel 2007和DPS 15.10软件对数据进行处理和显著性分析(Duncan's多重极差检验, $\alpha=0.05$),并采用SigmaPlot 12.0软件绘图。

2 实验结果

2.1 CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系生物量的影响

由表1可以看出,干旱胁迫明显抑制了黄瓜幼苗根系的生长。在大气CO₂浓度下,中度干旱胁迫处理使根系鲜、干重较对照分别降低了27.64%、

表1 CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗生长的影响Table 1 Effect of CO₂ enrichment on growth of cucumber seedlings under drought stresses

处理		鲜重/g·株 ⁻¹		干重/g·株 ⁻¹		根冠比
CO ₂ 浓度水平	干旱水平	地上部	地下部	地上部	地下部	
A	0	25.51±0.62 ^a	11.29±1.05 ^b	3.45±0.24 ^a	0.57±0.04 ^b	0.17±0.01 ^b
	1	12.42±0.78 ^{bc}	8.17±0.23 ^{cd}	1.87±0.12 ^b	0.35±0.04 ^c	0.19±0.03 ^b
	2	8.18±0.88 ^d	5.93±1.18 ^d	1.09±0.12 ^c	0.23±0.02 ^d	0.21±0.02 ^b
E	0	26.90±1.52 ^a	16.21±1.70 ^a	3.78±0.15 ^a	0.76±0.03 ^a	0.20±0.17 ^b
	1	14.03±0.62 ^b	9.43±0.43 ^{bc}	2.23±0.14 ^b	0.49±0.04 ^b	0.20±0.01 ^b
	2	10.60±0.77 ^c	7.74±0.82 ^{cd}	1.34±0.06 ^c	0.39±0.02 ^c	0.30±0.05 ^a

A: 大气CO₂浓度; E: CO₂加富; 0: 对照; 1: 中度干旱胁迫; 2: 重度干旱胁迫。同列数据用不同小写字母标识表示差异显著($P<0.05$)。

39.0%, 重度干旱胁迫处理使根系鲜、干重较对照分别降低了47.5%、59.6%; 而CO₂加富在一定程度上缓解了干旱胁迫对黄瓜幼苗根系生长的抑制作用, 中度干旱胁迫处理时, 其根系鲜、干重较大气CO₂浓度分别增加了15.4%、40.0%, 重度干旱胁迫处理时, 其根系鲜、干重较大气CO₂浓度分别增加了30.5%、69.6%, 其中根系干重差异达显著水平; 根冠比随干旱程度的增加而增加, CO₂加富促使根冠比增加, 中度干旱胁迫处理时根冠比提高5.2%, 重度干旱胁迫处理时增加42.85%, 其中重度干旱胁迫处理达显著性差异。

2.2 CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系活力的影响

由图1可以看出, 大气CO₂下, 中度干旱胁迫处理使黄瓜幼苗根系活力呈先上升后下降的趋势, 处理4 d根系活力达到最大值, 并显著高于对照, 而重度干旱胁迫处理下根系活力随时间延长显著下降; CO₂加富处理使得干旱胁迫下根系活力除2和6 d外均显著高于大气CO₂浓度处理, CO₂加富处理8 d时, 对照、中度和重度干旱胁迫下的根系活力分别比大气CO₂浓度处理高17.5%、45%、38.9%, 说明CO₂加富处理可缓解干旱胁迫造成的根系活力下降程度。

2.3 CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系Pro、MDA、O₂⁻和H₂O₂的影响

由图2可以看出, 干旱胁迫下黄瓜幼苗根系ROS、Pro和MDA含量显著升高, 而CO₂加富处理使重度干旱胁迫下Pro含量较大气CO₂浓度升高了26.1%, 且MDA和H₂O₂积累量及O₂⁻生成速率分别降

低了22.6%、11.0%、11.2%, 除O₂⁻生成速率外, 其他差异都达显著水平。说明CO₂加富可通过促进黄瓜幼苗根系Pro的积累, 降低MDA及ROS的积累, 从而减少膜脂过氧化, 提高黄瓜幼苗根系抗旱能力。

2.4 CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系抗氧化酶活性的影响

由图3可以看出, 大气CO₂浓度下, 中度干旱处理使其POD、CAT、SOD、APX、GR活性均显著提高, 而CO₂加富降低了干旱胁迫下POD、CAT、SOD活性, 同时提高了APX和GR活性, 中度干旱胁迫下POD、CAT、SOD活性较大气CO₂浓度下分别降低了12.2%、18.8%、14.0%, APX活性上升了

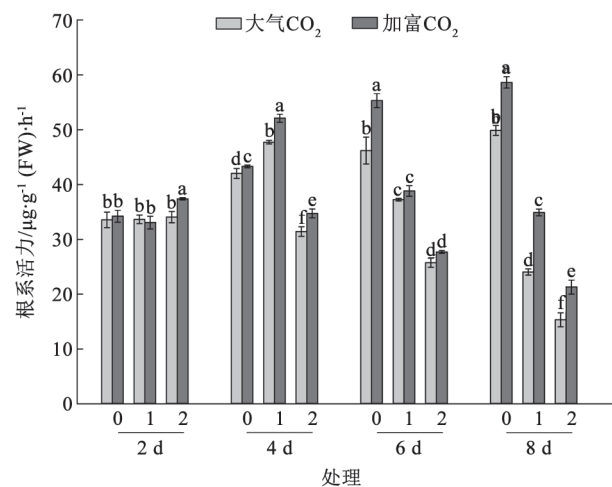


图1 CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系活力的影响
Fig.1 Effect of CO₂ enrichment on root activity in cucumber seedlings under drought stresses

0: 对照; 1: 中度干旱胁迫; 2: 重度干旱胁迫。图2~5同。同一处理时间的柱形上用不同小写字母标识表示差异显著($P<0.05$)。

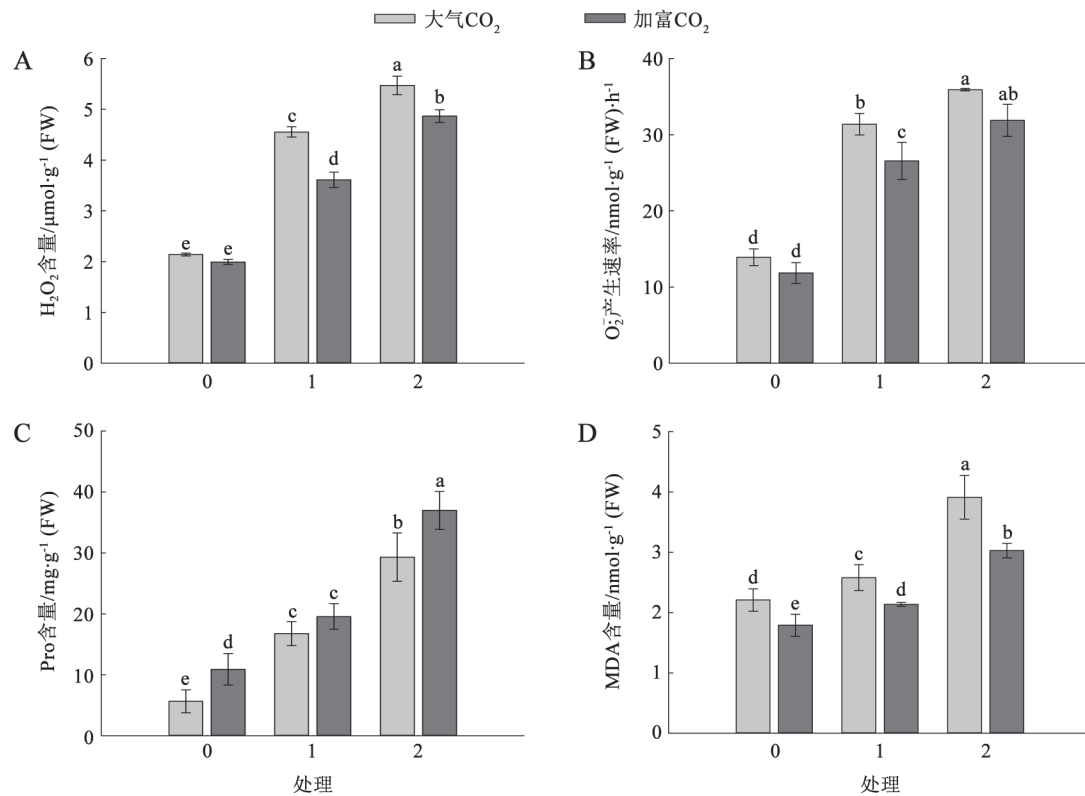


图2 CO₂加富对于干旱胁迫下黄瓜幼苗根系H₂O₂含量(A)、O₂⁻产生速率(B)、Pro含量(C)和MDA含量(D)的影响
Fig.2 Effect of CO₂ enrichment on H₂O₂ content (A), O₂⁻ production rate (B), Pro content (C) and MDA content (D) in cucumber seedling roots under drought stresses

柱形上用不同小写字母标识表示差异显著($P < 0.05$), 图3~5同。

23.4%, GR活性在重度干旱胁迫下上升了28.3%, 差异达显著水平。说明CO₂加富可在一定程度上调节黄瓜幼苗根系抗氧化酶活性, 清除ROS累积。

2.5 CO₂加富对于干旱胁迫下黄瓜幼苗根系抗氧化剂含量的影响

由图4可以看出, 大气CO₂浓度下, 中度干旱胁迫使其AsA、GSH含量较对照分别上升了77.6%、27.4%, 而CO₂加富进一步升高了干旱胁迫下2种抗氧化剂含量, 使AsA、GSH含量在中度干旱胁迫下较大气CO₂浓度分别升高了53.2%、3.7%, 差异达显著水平。说明CO₂加富可以通过提高黄瓜幼苗根系体内抗氧化物质AsA、GSH的含量来加强对H₂O₂的清除能力, 降低ROS伤害, 从而增强黄瓜幼苗根系抗旱性。

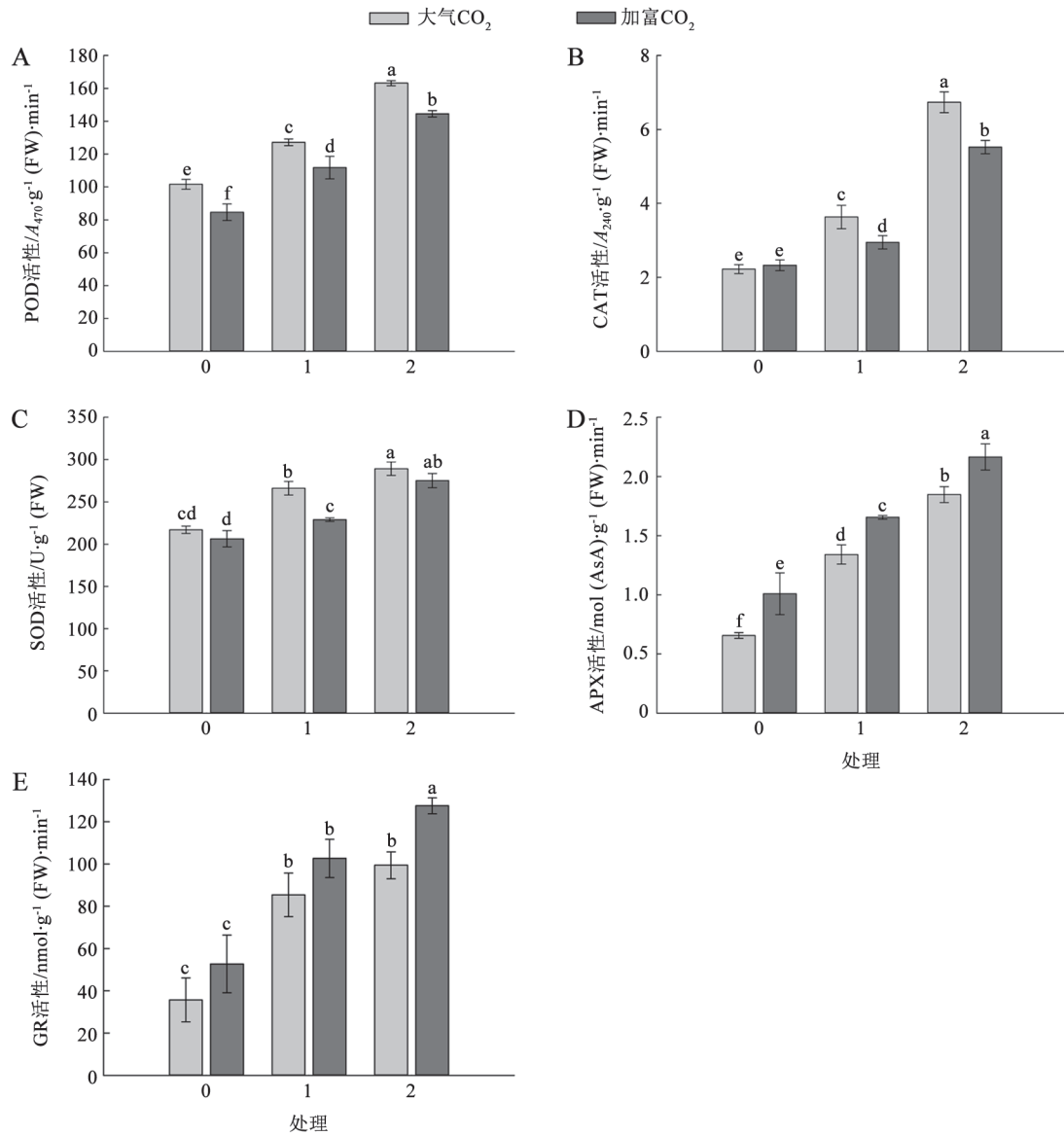
2.6 CO₂加富对于干旱胁迫下黄瓜幼苗根系总抗氧化能力的影响

由图5可以看出, 大气CO₂浓度下, 正常水分处

理的植株DPPH·清除率及总抗氧化能力比中度干旱胁迫处理分别低23.2%、57.7%, 而CO₂加富使其在中度干旱胁迫下较大气CO₂浓度分别升高了47.5%、34.2%, 差异达显著水平。说明CO₂加富可以提高黄瓜幼苗根系在干旱条件下的清除DPPH·及总抗氧化能力。

3 讨论

在植物生长发育过程中, 地上部生长和地下部生长是相互关联、相互制约的, 根冠比代表矿物质元素和养分在地上部和地下部的分配状况(牛耀芳等2011)。本实验结果表明, 干旱胁迫抑制植株生长, 提高根冠比, 而CO₂加富缓解了干旱胁迫对植株的抑制作用, 地上部及根部生物量增加, 进一步提高根冠比(表1)。说明根冠比增加是黄瓜适应干旱胁迫的一种重要的根系生长机制, 而CO₂加富

图3 CO₂加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系抗氧化酶活性的影响Fig.3 Effect of CO₂ enrichment on antioxidant enzyme activities in cucumber seedling roots under drought stresses

通过提高地上部净光合速率,使叶片合成更多光合产物,大量的光合产物进行分解以及不断向地下部转运,会促使根系生产量增加(Gorissen和Cotruffo 2000)。并且CO₂升高会刺激根系生长,促进根系向深层土壤生长,进而吸收更多的水分和养分以维持自身生长发育需求(Cassab等2013; Gagliano等2017),这与前人研究水稻(*Oryza sativa*)在大气CO₂浓度升高的条件下根系生物量的变化趋势一致(黄建晔等2005; 康辉2008; 牛耀芳等2011)。

根的生长情况和代谢水平即根系活力直接影响植物地上部的生长、营养状况以及产量,是植物生长的重要生理指标之一(Wang和Li 2004)。而TTC还原力反映细胞内总脱氢酶活性,是表示根系活力的一个重要指标(李品芳等2005)。本实验结果表明,黄瓜根系活力在一定程度的干旱胁迫处理下会有先上升后下降的趋势,超过一定的干旱程度会持续下降,在重度干旱条件下根系活力最弱,而CO₂加富处理对干旱条件下黄瓜根系的生长

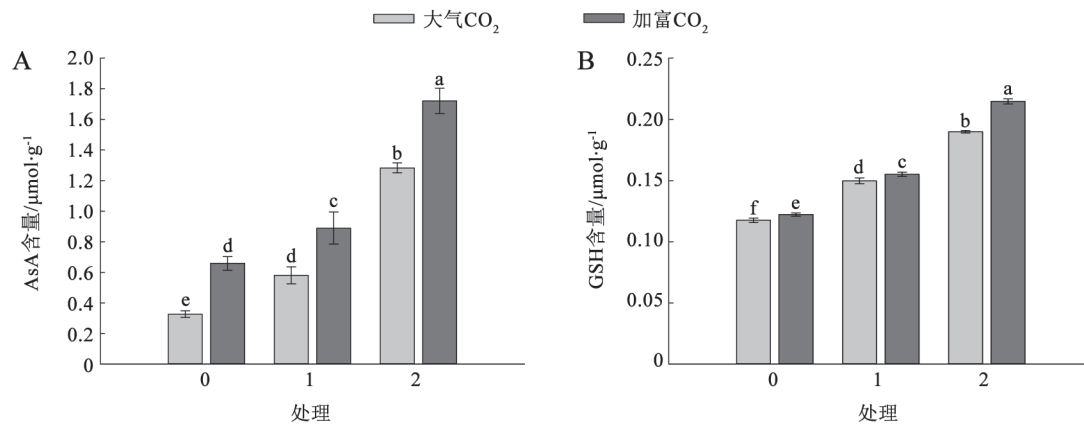


图4 CO_2 加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系AsA (A)及GSH (B)含量的影响

Fig.4 Effects of CO_2 enrichment on AsA (A) and GSH (B) contents in cucumber seedling roots under drought stresses

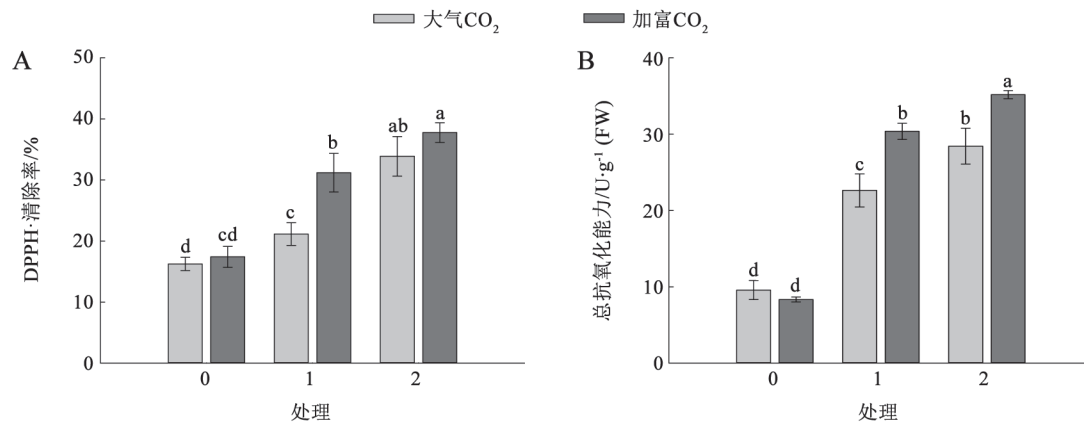


图5 CO_2 加富对干旱胁迫下黄瓜幼苗根系总抗氧化能力的影响

Fig.5 Effect of CO_2 enrichment on total antioxidant capacity in cucumber seedling roots under drought stresses

具有促进作用的同时也提高了根系吸收活力(图1)。研究表明根系在干旱胁迫初期,会通过提高呼吸强度来释放更多的能量,促使根系活力增加;而当根系活力达到一定的峰值以后出现的下降趋势,是因为过度或长期的干旱胁迫对植株造成不可逆转的伤害,使其彻底死亡(徐兴友等2007),而 CO_2 加富处理会促使根系生物量提高,进而使得根系吸收活力提高。

干旱胁迫诱发氧化胁迫,启动膜脂过氧化,促进膜磷脂脱酯化反应,加速膜结构和功能的破坏(李清明等2010)。Pro含量增加表明其可能是黄瓜在干旱胁迫时维持细胞膨压所需的一种主要的渗透调节物质,作为生物体内重要的渗透剂和有

效的羟基自由基清除剂,其能够保护植物免受氧化胁迫的损伤(Rejeb等2014),其含量是检测膜脂伤害程度的重要指标(李刚等2017)。本实验黄瓜根系的ROS含量的变化趋势与MDA含量一致,说明ROS产生与膜脂过氧化程度具有一定的相关性。 CO_2 加富条件下黄瓜根系的MDA含量比大气 CO_2 条件下含量要低,说明黄瓜根系膜系统在 CO_2 加富条件下受干旱胁迫的伤害较小,能够保持较高的细胞膜相对完整性,这与李清明等(2010)在黄瓜叶片上的研究结果类似。植物细胞中存在的抗氧化系统会使其产生与清除ROS的速率维持动态平衡,而干旱胁迫下植物体内ROS的累积超出ROS清除系统的能力范围时,氧自由基会大量累积,导

致生物膜脂过氧化, 进而使细胞膜透性增加, 细胞功能失常, 植物细胞遭受氧化胁迫(Griffiths和Parry 2002), 最终细胞的损伤程度由胁迫造成的ROS的增加量、抗氧化酶活性和非酶促抗氧化剂含量的变化决定。本实验结果表明, 干旱胁迫下, 黄瓜根系的SOD、CAT、POD、APX和GR等抗氧化酶活性以及AsA、GSH等抗氧化剂的含量随干旱程度的增加而增加(图3和4), 说明在干旱胁迫条件下, ROS的产生促使黄瓜根系抗氧化酶含量及抗氧化物质含量增加, 以此来维持ROS产生和清除之间的动态平衡, 进而避免干旱胁迫造成ROS的过量积累, 维持黄瓜幼苗的生长发育。而CO₂加富处理对黄瓜根系抗氧化酶活性及抗氧化剂含量的影响是复杂的, SOD、POD、CAT等酶活性下降原因可能是一方面CO₂加富处理促使CO₂同化增加, 减少因O₂作为电子受体而形成的ROS, 降低光呼吸形成的H₂O₂; 另一方面CO₂加富处理可能导致O₂的毒害减弱, 黄瓜根系细胞对抗氧化需求的减少(庄明浩等2012)。Nakano和Asada (1981)认为, APX在CAT活性降低、内源H₂O₂含量上升时为H₂O₂的主要清除剂(樊怀福等2007), 这也与我们的实验结果相符。GR活性上升会使细胞中的谷胱甘肽库处于还原态, 确保AsA还原再生有充足还原力, 为脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)提供充足GSH, 将脱氢抗坏血酸(dehydroascorbate, DHA)还原为AsA (Noctor和Foyer 1998)。CO₂加富条件下生长的植物能够调节光合电子传导系统并且合成更多的还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(reduced nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH), 合成的NADPH可参与AsA-GSH循环(Long等2004), 使植物体内的AsA和GSH保持高的还原状态, 从而可诱导SOD等抗氧化酶的活性(Foyer等1994)。在本实验中, CO₂加富处理使干旱胁迫处理的黄瓜幼苗根系APX和GR活性显著提高, AsA与GSH合成能力相应增强, 促使体内H₂O₂清除, 进而MDA含量显著下降, 从而可减轻干旱胁迫下黄瓜幼苗根系的膜脂过氧化程度, 说明在CO₂升高条件下生长的黄瓜幼苗根系比在正常CO₂浓度条件下生长能够清除更多的ROS, 即ROS代谢能力增强(忽雪琦等2018), 这意味着CO₂加富处理对

黄瓜根系的氧化损伤具有一定的缓解效应。

综上所述, CO₂加富处理提高了干旱胁迫下黄瓜根系生物量和根系活力, 进而增强根系的吸收能力, 能够一定程度上提高根系抗氧化酶活性从而提高抗氧化酶系统的防御能力, 抑制ROS的积累量, 防止膜脂过氧化, 从而缓解干旱胁迫对黄瓜幼苗根系造成的不利影响, 提高其耐旱能力。

参考文献(References)

- Anderson JV, Chevone BI, Hess JL (1992). Seasonal variation in the antioxidant system of eastern white pine needles. Evidence for thermal dependence. *Plant Physiol*, 98 (2): 501–508
- Bai LP, Lin ED (2003). The effects of CO₂ concentration enrichment and climate change on the agriculture. *Chin J Eco-Agr*, 11 (2): 132–134 (in Chinese with English abstract) [白莉萍, 林而达(2003). CO₂浓度升高与气候变化对农业的影响研究进展. *中国生态农业学报*, 11 (2): 132–134]
- Bowes G (1991). Growth at elevated CO₂: photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant Cell Environ*, 14 (8): 795–806
- Cassab GI, Eapen D, Campos ME (2013). Root hydrotropism: an update. *Am J Bot*, 100 (1): 14–24
- Chance B, Maehly AC (1956). Assay of catalases and peroxidases. *Method Enzymol*, 2: 764–775
- Fan HF, Li J, Guo SR, et al (2007). Effects of exogenous nitric oxide on growth and glutathione dependent antioxidative system in cucumber seedling roots under NaCl stress. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 27 (8): 1611–1618 (in Chinese with English abstract) [樊怀福, 李娟, 郭世荣等(2007). 外源NO对NaCl胁迫下黄瓜幼苗生长和根系谷胱甘肽抗氧化酶系统的影响. *西北植物学报*, 27 (8): 1611–1618]
- Foyer CH, Lelandais M, Kunert KJ (1994). Photooxidative stress in plants. *Physiol Plantarum*, 92 (4): 696–717
- Gagliano M, Grimmonprez M, Depczynski M, et al (2017). Tuned in: plant roots use sound to locate water. *Oecologia*, 184 (1): 151–160
- Gorissen A, Cotrufo MF (2000). Decomposition of leaf and root tissue of three perennial grass species grown at two levels of atmospheric CO₂ and N supply. *Plant Soil*, 224 (1): 75–84
- Griffiths H, Parry MAJ (2002). Plant responses to water stress. *Ann Bot*, 89 (7): 801–802
- Hu XQ, Li DY, Zhang SQ, et al (2018). Effects of exogenous methyl jasmonate on water absorption capacity of maize (*Zea mays* L.) seedling root under drought stress. *Plant*

- Physiol J, 54 (6): 991–998 (in Chinese with English abstract) [忽雪琦, 李东阳, 严加坤等(2018). 干旱胁迫下外源茉莉酸甲酯对玉米幼苗根系吸水的影响. 植物生理学报, 54 (6): 991–998]
- Huang JY, Yang LX, Yang HJ, et al (2005). Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on growth duration of rice (*Oryza sativa* L.) and its cause. Acta Agron Sin, 31 (7): 882–887 (in Chinese with English abstract) [黄建晔, 杨连新, 杨洪建等(2005). 开放式空气CO₂浓度增加对水稻生育期的影响及其原因分析. 作物学报, 31 (7): 882–887]
- Kampfenkel K, Van Montagu M, Inzé D (1995). Extraction and determination of ascorbate and dehydroascorbate from plant tissue. Anal Biochem, 225 (1): 165–167
- Kang H (2008). Study on effect of increasing CO₂ concentration of environment on plant growth. Anhui Agr Sci Bull, 14 (22): 42–44 (in Chinese with English abstract) [康辉 (2008). 环境CO₂浓度升高对植物的影响研究. 安徽农学通报, 14 (22): 42–44]
- Kumar A, Nayak AK, Sah RP, et al (2017). Effects of elevated CO₂ concentration on water productivity and antioxidant enzyme activities of rice (*Oryza sativa* L.) under water deficit stress. Field Crop Res, 212: 61–72
- LI G, Zhang FW, Yao CT, et al (2017). Effect of *S*-abscisic acid on growth and physiological function of maize (*Zea mays*) seedling under drought stress. Plant Physiol J, 53 (9): 1711–1716 (in Chinese with English abstract) [李刚, 张风文, 姚晨涛等(2017). 干旱胁迫下*S*-诱抗素对玉米幼苗生长及生理作用的影响. 植物生理学报, 53 (9): 1711–1716]
- Li H (2000). Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社]
- Li PF, Bai WB, Yang ZC (2005). Effects of NaCl stress on ions absorption and transportation and plant growth of tall fescue. Sci Agr Sin, 38 (7): 1458–1465 (in Chinese with English abstract) [李品芳, 白文波, 杨志成(2005). NaCl胁迫对苇状羊茅离子吸收与运输及其生长的影响. 中国农业科学, 38 (7): 1458–1465]
- Li Q, Liu B, Ai X (2010). Effects of doubled CO₂ concentration on lipid peroxidation and antioxidant system of cucumber seedlings under drought stresses. Acta Ecol Sin, 30 (22): 6063–6071 (in Chinese with English abstract) [李清明, 刘彬彬, 艾希珍(2010). CO₂浓度倍增对干旱胁迫下黄瓜幼苗膜脂过氧化及抗氧化系统的影响. 生态学报, 30 (22): 6063–6071]
- Long SP, Ainsworth EA, Rogers A, et al (2004). Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. Annu Rev Plant Biol, 55: 591–628
- Nakano Y, Asada K (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant Cell Physiol, 22 (5): 867–880
- Niu YF, Zong XB, Du ST, et al (2011). Effect of elevated CO₂ on morphology change of plant roots and its regulatory mechanism. Plant Nutr Fert Sci, 17 (1): 240–246 (in Chinese with English abstract) [牛耀芳, 宗晓波, 都韶婷等(2011). 大气CO₂浓度升高对植物根系形态的影响及其调控机理. 植物营养与肥料学报, 17 (1): 240–246]
- Noctor G, Foyer CH (1998). Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 49: 249–279
- Pacholski A, Manderscheid R, Weigel HJ (2015). Effects of free air CO₂ enrichment on root growth of barley, sugar beet and wheat grown in a rotation under different nitrogen supply. Eur J Agron, 63: 36–46
- Rejeb KB, Abdelly C, Saviouré A (2014). How reactive oxygen species and proline face stress together. Plant Physiol Bioch, 80: 278–284
- Rong ZY, Zhang XH, Yang SL, et al (2012). Involvement of antioxidant defense system in enhancement of drought resistance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plants through circular drought-hardening. Plant Physiol J, 48 (7): 705–713 (in Chinese with English abstract) [荣智媛, 张晓海, 杨双龙等(2012). 抗氧化系统参与循环干旱锻炼提高烟草植株抗旱性的形成. 植物生理学报, 48 (7): 705–713]
- Sun WH, Sun ZZ, Wu QX, et al (2013). Effects of elevated CO₂ concentration on drought tolerance in transgenic tomato plants under drought stress. Plant Physiol J, 49 (12): 1393–1399 (in Chinese with English abstract) [孙卫红, 孙祺祺, 吴秋霞等(2013). 干旱胁迫下CO₂浓度升高对转*SlAPX*番茄植株耐旱能力的影响. 植物生理学报, 49 (12): 1393–1399]
- Uddin S, Löw M, Parvin S, et al (2018). Elevated [CO₂] mitigates the effect of surface drought by stimulating root growth to access sub-soil water. PLoS ONE, 13 (6): e0198928.
- van der Kooi C, Reich M, Löw M, et al (2016). Growth and yield stimulation under elevated CO₂ and drought: a meta-analysis on crops. Environ Exp Bot, 122: 150–157
- Wang AG, Luo GH (1990). Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants. Plant Physiol Commun, (6): 55–57 (in Chinese) [王爱国, 罗广华(1990). 植物的超氧自由基与羟胺反应的定量关系. 植物生理学通讯, (6): 55–57]
- Wang Z, Li S (2004). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on plant growth and nitrate accumulation in vegetables. J Plant Nutr, 27 (3): 539–556
- Xu XY, ZHANG FJ, Long R, et al (2007). Responses of dehydration of leaves and water content and activity of root to drought-stress of six wild flowers. J Soil Water Conserv, 21 (1): 180–184 (in Chinese with English abstract) [徐兴友, 张凤娟, 龙茹等(2007). 6种野生耐旱花卉幼苗叶片

- 脱水 and 根系含水量与根系活力对干旱胁迫的反应. 水土保持学报, 21 (1): 180–184]
- Yendrek CR, Koester RP, Ainsworth EA (2015). A comparative analysis of transcriptomic, biochemical, and physiological responses to elevated ozone identifies species-specific mechanisms of resilience in legume crops. *J Exp Bot*, 66 (22): 7101–7112
- Yuan Y, Zhang X, Chen BQ, et al (2017). Extraction method and DPPH radical scavenging activity of flavonoids from *amomum tsaoko*. *Food Res Dev*, 38 (15): 63–68 (in Chinese with English abstract) [袁园, 张潇, 陈碧琼等(2017). 草果总黄酮的提取及DPPH自由基清除活性研究. *食品研究与开发*, 38 (15): 63–68]
- Zhuang MH, Li YC, Guo ZW, et al (2012). Effects of elevated atmospheric CO₂ on membrane lipid peroxidation and anti-oxidation system of *Phyllostachys edulis* leaves. *Chin J Ecol*, 31 (5): 1064–1069 (in Chinese with English abstract) [庄明浩, 李迎春, 郭子武等(2012). 大气CO₂浓度升高对毛竹叶片膜脂过氧化和抗氧化系统的影响. *生态学杂志*, 31 (5): 1064–1069]

Effect of CO₂ enrichment on antioxidant system in cucumber seedling root system under drought stress

LI Yi-Man¹, HE Xin-Rui¹, LI Qing-Ming^{1,2,3,*}, LIU Bin-Bin², LI Shu-Hao¹, AI Xi-Zhen^{1,2}, WEI Min^{1,2,3}, ZHANG Da-Long^{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: We used hydroponic ‘Jinyou 35’ cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings as materials to explore the effect of elevated CO₂ concentration on membrane lipid peroxidation, accumulation and removal rate of reactive oxygen species (ROS) under drought stress. The results show that drought stress could significantly reduce the biomass and activity of root, increase root/shoot ratio, accumulation of malondialdehyde (MDA) and ROS, contents of proline (Pro), ascorbic acid (AsA) and glutathione (GSH), and antioxidant enzyme activities. However, the elevated CO₂ concentration significantly enhanced the biomass and activity of root, improved the root/shoot ratio, reduced activities of superoxide dismutase, peroxidase and catalase, increased activities of ascorbate peroxidase and glutathione reductase as well as contents of AsA, GSH and Pro, and significantly reduced MDA content and ROS production rate under drought stress. In summary, elevated CO₂ concentration could increase biomass and activity of cucumber seedling roots, then enhance root absorption capacity, activate root antioxidant system to some extent, inhibit ROS accumulation and prevent membrane lipid peroxidation, and consequently alleviate the adverse effect of drought stress on cucumber seedling root.

Key words: CO₂ enrichment; cucumber root system; drought stress; antioxidant system

Received 2018-12-12 Accepted 2019-06-12

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31471918 and 31872154), National Science & Technology Support Program of China (2014BAD05B03), Shandong Key Research and Development Plan (2017CXGC0201), Shandong Agricultural Major Application Technology Innovation (2016-36), and Science and Technology Innovation Team of Shandong Agricultural University-Protected Horticulture Advantageous Team (SYL2017YSTD07).

*Co-corresponding authors: Li QM (gslqm@sdau.edu.cn), Zhang DL (zdl0531@126.com).