

钙对淹水胁迫下辣椒幼苗根系生长和呼吸代谢的影响

张恩让*, 任媛媛, 胡华群, 刘昱卉, 陈珊珊

(贵州大学农学院, 贵阳 550025)

摘要: 以‘花溪’辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 为试材, 研究淹水胁迫不同时间 (0、3、6、9、12 d), Ca^{2+} 对辣椒幼苗根系生长和呼吸代谢相关酶活性的影响。结果表明: 外源 Ca^{2+} 浸种处理对淹水胁迫下幼苗的伤害有显著的缓解效应, 可改善根系的生长状况, 根系总长度、总表面积、体积、根尖数和平均直径等都显著高于单纯淹水胁迫; 与单纯淹水胁迫相比, 外源 Ca^{2+} 处理能够提高根系活力, 降低根系电解质渗出率, 提高 ADH 活性, 降低 LDH 活性, 避免乳酸和乙醛的积累, 同时使根系保持较高的 MDH 和 SDH 活性, 进行一定的有氧呼吸代谢。以上结果表明, 外源 Ca^{2+} 可通过调节辣椒幼苗根系内呼吸代谢来缓解淹水胁迫对植株的伤害。

关键词: 辣椒; 钙; 淹水胁迫; 根系; 生长; 呼吸代谢

中图分类号: S 641.3; Q 945.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2009) 12-1749-06

Effects of Calcium on Growth and Respiratory Metabolism of Hot Pepper Seedling Roots Under Flood Stress

ZHANG En-rang*, REN Yuan-yuan, HU Hua-qun, LIU Yu-hui, and CHEN Shan-shan

(College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: Hot pepper variety ‘Huaxi’ was used to study the effects of Ca^{2+} on the growth and enzyme activities related to respiratory metabolism of hot pepper seedling root at different time (0, 3, 6, 9 and 12 d) after flood stress. The results showed that exogenous Ca^{2+} could significantly reduce damage under flood stress. The root growth of hot pepper could be improved, and total length, total surface area, total volume, root hair number and root diameter were significantly larger than those of flood stress. Exogenous Ca^{2+} increased root activity, decreased electrolyte leakage, enhanced ADH activity, reduced LDH activity, compared to those of flood stress, which avoided the accumulation of lactic acid and acetaldehyde, kept higher MDH and SDH activities and a certain level of aerobic respiration. Exogenous Ca^{2+} might alleviate damage to the seedling root of hot pepper under flood stress by regulating respiratory metabolism.

Key words: pepper; Ca^{2+} ; flood stress; root; growth; respiratory metabolism

Ca^{2+} 作为植物生长所必需的大量元素和偶联胞外信号与胞内生理反应的第二信使, 在调节植物细胞对逆境反应和逆境适应性过程中发挥着重要作用 (Xiong et al, 2002)。研究表明 Ca^{2+} 处理提高了茄子幼苗抗氧化酶活性和细胞膜脂的不饱和度, 增强了植株的抗冷力 (高洪波等, 2004); Gong 和 Li (1997) 用 Ca^{2+} 浸种处理提高了玉米的抗氧化酶活性, 增强了玉米植株的抗热能力。胡晓辉等 (2006, 2007) 研究表明, 根际低氧逆境下黄瓜植株生长发育受阻, 呼吸代谢的差异是黄瓜耐低氧能力存在差异的主要原因之一。高洪波等 (2002, 2004, 2005a, 2005b) 研究表明, 低氧胁迫下, 叶面

收稿日期: 2009 - 06 - 27; 修回日期: 2009 - 11 - 23

基金项目: 贵州省科技攻关项目 (黔科合 N 字 [2005] 3010-Z3); 贵州省科学技术基金项目 (黔科合 J 字 [2008] 2067 号); 贵阳市科学技术计划项目 ([2008] 筑科农合同字第 13-3 号)

* E-mail: gzzer@126.com

喷 Ca^{2+} 处理可以提高网纹甜瓜幼苗的耐低氧能力。关于 Ca^{2+} 对根际淹水胁迫下辣椒幼苗呼吸代谢的影响至今尚未见报道。本试验中以‘花溪’辣椒为试材,通过 Ca^{2+} 浸种处理,研究根际淹水胁迫下, Ca^{2+} 对辣椒幼苗根系生长和呼吸代谢关键酶活性的影响,探讨 Ca^{2+} 减轻辣椒淹水胁迫伤害的生理作用和机制,为通过人工措施缓解淹水胁迫伤害提供理论依据。

1 材料与方法

试验材料为‘花溪’辣椒,来自贵州大学辣椒课题组。试验于 2006 年 10—12 月和 2007 年 3—5 月在贵州大学农学院进行。

单纯水淹处理:种子用清水浸种 12 h,于 28℃ 培养箱中催芽 72 h,然后播于育苗盘中,一叶一心时分苗移入营养钵 (7 cm × 7 cm) 中,每钵一苗,当幼苗 5 片真叶展平时,选择生长一致的幼苗 (每处理 90 株),带钵放入水池中,水面保持在土壤表面 2 cm 以上,进行淹水胁迫。钙浸种加淹水处理:种子用 CaCl_2 溶液 (折算 Ca^{2+} 浓度为 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浸种 12 h,其余方法同前。以正常条件 (清水浸种不淹水) 下生长的幼苗为对照。每个处理 3 次重复。

于胁迫 0、3、6、9、12 d 时上午 9:00 随机抽取各处理的 3 株幼苗,进行根系生长状况、根系活力和根系质膜透性的测定;其余根系用液氮冷冻贮存于 -80°C 超低温冰箱中待测呼吸代谢相关酶活性。每个处理 3 次重复,结果采用 DPS 软件 Duncan's 多重比较法进行统计分析。

用台式扫描仪 (EPSON EXPERS SDN 4990 PHOTO) 将幼苗根系图像扫描存入电脑,再用图像分析软件 WinRHIZO (加拿大 Regent Instruments 公司) 分析总根系长度、总表面积、体积和根尖数。

根系活力测定参照郝建军等 (2006) 的方法,取中部根系 0.5 g,放入 25 mL 大试管中,加 0.4% TTC 和 1/15 PBS 各 5 mL,黑暗下 37℃ 保温 1.5 h,然后加 $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{SO}_4$ 中止反应。取出材料,用吸水纸吸干水分后加入乙酸乙酯研磨,取红色浸提液,定容至 10 mL,以空白试验作对照,测定 OD_{485} 。根据标准曲线即可求出四氮唑还原量。根系活力用单位质量鲜根的四氮唑还原强度表示,即四氮唑还原量 / (根鲜样质量 × 时间),用 $\text{mg} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 表示。

根系质膜透性测定参照郝建军等 (2006) 的方法进行。取植株中部根系 0.5 g,用去离子水冲洗 2 次后,剪成 1 cm 长的小段,放入内有 20 mL 去离子水的试管中,置于 30℃ 水浴中保温 2 h,然后用 DDS-11C 型电导率仪测定溶液电导率,此电导率为初电导率,用 S_1 表示;然后将试管转入沸水浴中煮 15 min,再次测定电导率,此电导率为终电导率,用 S_2 表示,电解质渗出率 (%) = $S_1/S_2 \times 100$,用电质渗出率来表示质膜透性。

称取 0.5 g 中部根系于研钵中,加入 1.5 mL 预冷的 Tris-HCl (pH 6.8) 提取液,内含 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{MgCl}_2$ 、 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ β-巯基乙醇、15% 甘油、 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA、 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EGTA 和 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ PMSF。冰浴下研磨,4℃, $12\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 20 min,上清液即是粗酶液。

用试剂盒 (购于南京建成生物公司) 测定酶活性,比色波长分别为:乳酸脱氢酶 (LDH) 440 nm,乙醇脱氢酶 (ADH) 和苹果酸脱氢酶 (MDH) 340 nm,琥珀酸脱氢酶 (SDH) 600 nm,每分钟的吸光值变化 0.01 为一个酶活力单位 ($\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$)。

2 结果与分析

2.1 Ca^{2+} 对淹水胁迫下辣椒幼苗根系生长的影响

从表 1 中可以看出,与对照相比,淹水胁迫下两个处理幼苗根系的总长度、总表面积、总体积、根尖数、直径都有明显的下降趋势。处理 3 d 后,各指标都表现出急剧下降,6 d 时,根系总长度、根尖数、平均直径表现出回升趋势,9~12 d 又缓慢下降,这可能与次生根生长,老根逐渐死亡有关;而根系总表面积、总体积从淹水处理开始后一直表现缓慢下降趋势。经过 Ca^{2+} 浸种处理的幼苗,

在整个淹水处理期间表现都好于单纯淹水处理。

表 1 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗根系生长状况的影响

Table 1 Effect of calcium on growth status of pepper seedling roots under flood stress

处理时间 /d Time of treatment	处理 Treatment	总根长 /cm Total length of roots	总表面积 /cm ² Total surface area	体积 /cm ³ Volume	根尖数 Total roots tip amount	平均直径 /mm Average diameter
0	对照 Control	368.41 ±38.29a	58.84 ±4.97a	0.761 ±0.067a	311.25 ±27.69a	0.512 ±0.080a
	淹水胁迫 Flood	368.41 ±38.29a	58.84 ±4.97a	0.761 ±0.067a	311.25 ±27.69a	0.512 ±0.080a
	钙+淹水 Ca+Flood	378.39 ±45.56a	59.48 ±7.96a	0.774 ±0.042a	375.50 ±34.65a	0.516 ±0.011a
3	对照 Control	403.90 ±28.66a	63.01 ±3.47a	0.789 ±0.066a	377.75 ±42.93a	0.533 ±0.046a
	淹水胁迫 Flood	158.80 ±28.40c	26.54 ±3.63c	0.354 ±0.035c	174.50 ±18.17c	0.235 ±0.023c
	钙+淹水 Ca+Flood	226.64 ±14.11b	37.63 ±7.42b	0.499 ±0.015b	285.50 ±13.47b	0.334 ±0.031b
6	对照 Control	439.95 ±56.85a	68.95 ±10.51a	0.804 ±0.094a	424.75 ±23.41a	0.563 ±0.076a
	淹水胁迫 Flood	229.21 ±45.06b	24.35 ±6.49c	0.317 ±0.075c	255.50 ±31.14b	0.288 ±0.020c
	钙+淹水 Ca+Flood	283.87 ±40.26b	34.31 ±6.27b	0.408 ±0.081b	280.50 ±23.02b	0.372 ±0.033b
9	对照 Control	475.34 ±48.46a	72.20 ±2.63a	0.866 ±0.042a	462.75 ±17.90a	0.579 ±0.019a
	淹水胁迫 Flood	143.74 ±26.09b	20.95 ±8.96c	0.276 ±0.029c	205.25 ±35.79b	0.245 ±0.010c
	钙+淹水 Ca+Flood	181.37 ±15.14b	31.37 ±5.04b	0.395 ±0.019b	237.25 ±39.08b	0.336 ±0.081b
12	对照 Control	501.08 ±67.63a	74.33 ±2.27a	0.912 ±0.049a	501.75 ±22.15a	0.580 ±0.051a
	淹水胁迫 Flood	112.50 ±17.19c	19.61 ±4.46c	0.238 ±0.079c	149.25 ±29.29b	0.215 ±0.081c
	钙+淹水 Ca+Flood	133.91 ±34.48b	28.65 ±1.63b	0.332 ±0.096b	183.25 ±28.58b	0.308 ±0.046b

注: 每组数据均为 15 株幼苗的平均值 ±标准误 (SE)。同列相同字母表示处理间无显著差异 ($P < 0.05$)。

Note: Each number is the mean of 15 replicates with standard error (SE). Values within the same column followed by the same letters show no significant difference ($P < 0.05$).

2.2 Ca^{2+} 对淹水胁迫下辣椒幼苗根系活力的影响

图 1 表明, 淹水胁迫处理 0~12 d, 对照的根系活力变化不大, 而单纯淹水胁迫和钙浸种加淹水处理在淹水胁迫后 3 d 时根系活力快速提高, 6 d 达最大值, 9 d 降到对照水平和接近对照水平, 12 d 已显著低于对照和接近对照水平; 在相同的处理时间内, 单纯淹水胁迫低于钙浸种加淹水处理。

2.3 Ca^{2+} 对淹水胁迫下辣椒幼苗根系质膜透性的影响

由图 2 可以看出, 与对照相比, 淹水胁迫后单纯水淹胁迫和钙浸种加淹水处理的幼苗根系质膜透性均显著增加, 6 d 时达到最高值, 随着处理时间的延长, 钙浸种加淹水处理的幼苗根系质膜透性降低, 与对照相比无明显差异; 而纯淹水胁迫处理的幼苗根系在处理 9 d 时虽有所下降, 但仍高于对照, 在处理 12 d 时又增加, 显著高于对照。表明钙处理可以缓解淹水胁迫对辣椒幼苗根系质膜的伤害。

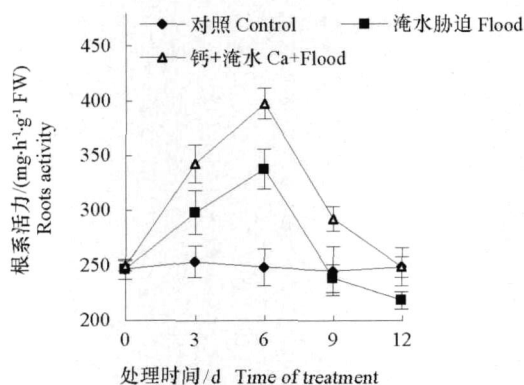


图 1 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗根系活力的影响

Fig. 1 Effect of calcium on roots activity of pepper seedlings under flood stress

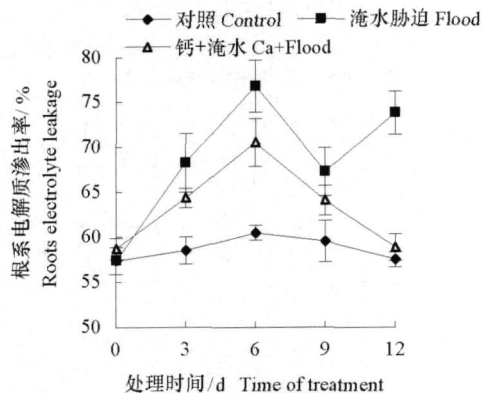


图 2 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗根系质膜透性的影响

Fig. 2 Effect of calcium on plasma membrane leakage in roots of pepper seedlings under flood stress

2.4 Ca^{2+} 对淹水胁迫下辣椒幼苗根系呼吸代谢相关酶活性的影响

2.4.1 无氧呼吸关键酶乳酸脱氢酶 (LDH) 和乙醇脱氢酶 (ADH) 由图 3可以看出, 对照处理的辣椒幼苗根系 LDH活性处在一个较稳定的水平, 淹水胁迫下两个处理均表现出提高的趋势, 且单纯淹水胁迫处理高于钙浸种加淹水处理。淹水胁迫 12 d时, 钙浸种加淹水处理根系 LDH活性迅速下降, 与对照相比差异不显著; 而单纯淹水胁迫处理降幅不大, 仍显著高于对照。

根系 ADH活性对照维持在一个较低的水平, 淹水胁迫处理显著提高, 且钙浸种加淹水处理的活性高于单纯淹水处理。淹水胁迫呈现先增高后降低的趋势, 在胁迫 6 d时达最大值。钙浸种加淹水处理明显大于单纯淹水处理, 表明 Ca^{2+} 的影响显著。淹水胁迫 6 d时, 单纯淹水胁迫处理为对照的 1.70倍, 而钙浸种加淹水处理为对照的 2.02倍; 12 d时分别为对照的 1.29倍和 1.66倍 (图 4)。

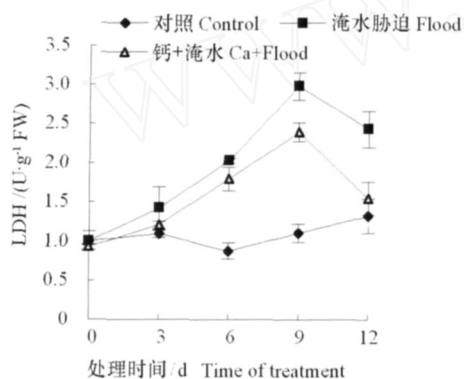


图 3 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗 LDH活性的影响

Fig. 3 Effect of calcium on LDH activity of pepper seedlings under flood stress

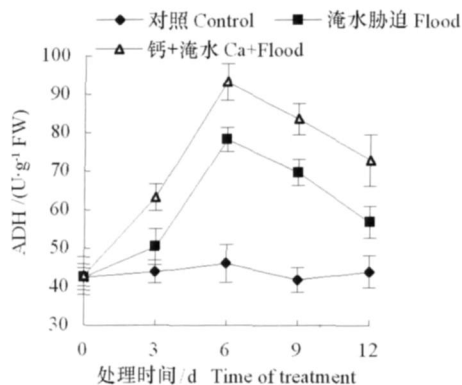


图 4 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗 ADH活性的影响

Fig. 4 Effect of calcium on ADH activity of pepper seedlings under flood stress

2.4.2 有氧呼吸关键酶苹果酸脱氢酶 (MDH) 和琥珀酸脱氢酶 (SDH) 对照的幼苗根系 MDH活性水平较稳定, 两个淹水胁迫处理均显著低于对照。淹水胁迫 3 d后, 钙浸种加淹水处理的 MDH活性降低幅度低于单纯水淹; 12 d时, 单纯淹水处理较对照降低 37.65%, 钙浸种加淹水处理较对照降低 26.53% (图 5)。

图 6表明, 淹水胁迫下辣椒幼苗根系 SDH活性均降低, 显著低于对照处理。钙浸种加淹水处理降低幅度较小, 而单纯淹水处理降低幅度较大, 始终低于钙浸种加淹水处理。12 d时, 单纯水淹处理较对照降低 53.79%, 钙浸种加淹水处理较对照降低 43.18%。

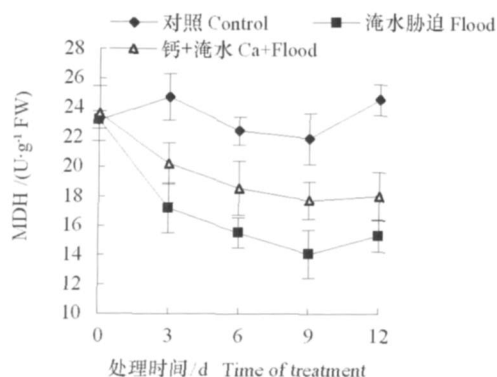


图 5 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗 MDH活性的影响

Fig. 5 Effect of calcium on MDH activity of pepper seedlings under flood stress

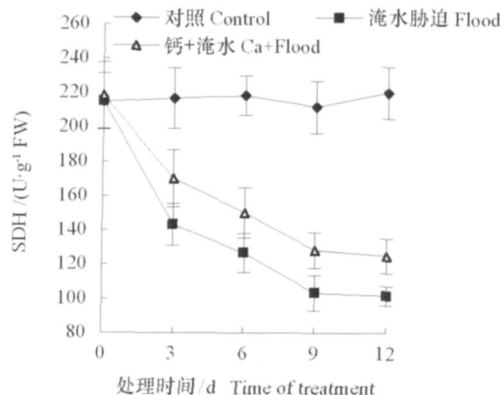


图 6 钙对淹水胁迫下辣椒幼苗 SDH活性的影响

Fig. 6 Effect of calcium on SDH activity of pepper seedlings under flood stress

3 讨论

本试验中淹水胁迫下辣椒幼苗根系生长受到明显抑制, 表现为根长、根总表面积、根体积降低, 单纯淹水胁迫的幼苗根系生长受抑制的程度要明显大于外源钙处理。

本试验中淹水胁迫处理的幼苗根系 LDH 和 ADH 活性增加, 这与前人在番茄 (Guo et al, 1999)、莴苣 (Ismond et al, 2003) 和拟南芥 (Fukao et al, 2003) 等作物上的研究结果一致。与单纯淹水胁迫的相比, 钙浸种加淹水处理的根系 LDH 活性增加缓慢, 并且增加幅度较小, 而 ADH 活性增加幅度较大。表明淹水胁迫下, 单纯淹水胁迫处理的幼苗体内乳酸代谢显著增加, 乳酸积累较多, 降低了对淹水胁迫的耐性; 而钙浸种加淹水处理的幼苗根系产生乳酸较少, 细胞质酸化程度较弱, 乙醇发酵能力增强, 提高了对淹水胁迫的耐性。与单纯淹水胁迫处理相比, 钙浸种加淹水处理能显著提高幼苗根系 ADH 活性, 降低 LDH 活性。由此说明, 淹水胁迫下, 增加 Ca^{2+} $10 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 可以提高幼苗根系乙醇发酵能力, 避免乳酸和乙醛大量积累对植物的伤害, 进而提高植物对水淹胁迫的耐性。Perata 和 Alpi (1993) 研究表明, 真正造成植物伤害的是乙醛而不是乙醇, 而 ADH 活性的增加可以减少乙醛和乳酸积累造成的伤害。本试验的研究结果与此吻合。

在逆境胁迫下细胞外 Ca^{2+} 通过质膜上的 Ca^{2+} 通道和 Ca^{2+} 泵迅速进入细胞, 使细胞内 Ca^{2+} 浓度快速提高, 细胞内游离 Ca^{2+} 浓度的变化可以直接影响到细胞的生理代谢 (Pandey et al, 2000)。氧不足破坏细胞内离子平衡, 幼苗根系细胞质内 Ca^{2+} 浓度升高, 作为一种信号刺激基因表达, 参与了诱导厌氧蛋白基因表达的信号传导过程 (Wang et al, 2002; Subbaish & Sachs, 2003)。Subbaish 和 Sachs (2003) 研究表明, 细胞外 Ca^{2+} 进入细胞是低氧下诱导 Ca^{2+} 浓度增加和产生植株早期抗性所必需的。 Ca^{2+} 可以作为根系低氧的信号分子, 诱导无氧基因表达, 改变植物的生理代谢, 短时间内维持细胞生长 (Subbaish et al, 1998)。用细胞膜 Ca^{2+} 抑制剂处理后, 玉米 (Subbaish & Sachs, 2001) 和拟南芥 (Chung & Ferl, 1999) 的低氧诱导基因表达受抑制, 降低了植株对低氧胁迫的抗性, 当加入外源 Ca^{2+} 后, 可以消除此抑制作用, 促进厌氧蛋白基因的正常表达, 提高植株的抗性。Wang 等 (2002) 研究表明, 在缺氧的早期阶段, MDH 和 SDH 基因的激活和表达需要 Ca^{2+} , 而 Ca^{2+} 抑制剂可以抑制细胞内 Ca^{2+} 浓度的增加, 从而抑制 MDH 和 SDH 基因的表达。在本试验中, 单纯淹水胁迫处理的辣椒幼苗根系有氧呼吸代谢能力减弱, 表现为 MDH 和 SDH 活性降低, 显著低于对照处理。与单纯淹水胁迫相比, 钙浸种加淹水处理能够使辣椒幼苗维持较高的 MDH 和 SDH 活性, 保持一定的有氧呼吸能力, 这也是 Ca^{2+} 增强辣椒植株抗淹水能力的原因之一。

References

- Biemelt B, Keetman U, Albrecht G. 1998. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. *Plant Physiol*, 116: 651 - 658.
- Chung H J, Ferl R J. 1999. *Anabidopsis* alcohol dehydrogenase expression in both shoots and roots is conditioned by root growth environment. *Plant Physiol*, 121: 429 - 436.
- Drew M C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 48: 223 - 250.
- Fukao T, Kennedy R A, Yamasue Y, Rumpho M E. 2003. Genetic and biochemical analysis of anaerobically induced enzymes during seed germination of *Echinochloa crus-galli* varieties tolerant and intolerant of anoxia. *Exp Botany*, 54 (386): 1421 - 1429.
- Gao Hong-bo, Chen Gui-lin. 2002. The effect of calmodulin antagonist and calcium on resistance of eggplant seedling. *Acta Horticulturae Sinica*, 29 (3): 243 - 246. (in Chinese)
- 高洪波, 陈贵林. 2002. 钙调素拮抗剂与 Ca^{2+} 对茄子幼苗抗冷性的影响. *园艺学报*, 29 (3): 243 - 246.
- Gao Hong-bo, Liu Yan-hong, Guo Shi-rong, Sun Yan-jun. 2005a. Effect of calcium on polyamine content and polyamines oxidase active in muskmelon seedlings under hypoxia stress. *Acta Phytocologica Sinica*, 29 (4): 652 - 658. (in Chinese)
- 高洪波, 刘艳红, 郭世荣, 孙艳军. 2005a. 低氧胁迫下钙对网纹甜瓜幼苗多胺含量及多胺氧化酶活性的影响. *植物生态学报*, 29

(4): 652 - 658.

- Gao Hong-bo, Guo Shi-rong, Liu Yan-hong, Wang Tian, Sun Yan-jun, Hu Xiao-hui. 2005b. Effect of Ca^{2+} , La^{3+} and EGTA on reactive oxygen species metabolism in muskmelon seedlings under hypoxia stress. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 28 (2): 17 - 21. (in Chinese)
- 高洪波, 郭世荣, 刘艳红, 汪天, 孙艳军, 胡晓辉. 2005b. 低氧胁迫下 Ca^{2+} 、 La^{3+} 和 EGTA 对网纹甜瓜幼苗活性氧代谢的影响. *南京农业大学学报*, 28 (2): 17 - 21.
- Gao Hong-bo, Guo Shi-rong, Wang Tian. 2004. Effect of root-zone hypoxia on NO_3^- , NH_4^+ and protein contents of muskmelon seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 31 (2): 236 - 238. (in Chinese)
- 高洪波, 郭世荣, 汪天. 2004. 根际低氧胁迫对网纹甜瓜硝态氮、铵态氮和蛋白质含量的影响. *园艺学报*, 31 (2): 236 - 238.
- Germain V, Ricard B, Raymond P, Saglio P H. 1997. The role of sugars, hexokinase, and sucrose synthase in the determination of hypoxically induced tolerance to anoxia in tomato roots. *Plant Physiol*, 114: 167 - 175.
- Gong M, Li Z G. 1995. Calmodulin-binding proteins from *Zea mays* germs. *Phytochemistry*, 40 (5): 1335 - 1339.
- Guo S R, Nada K, Katoh H, Tachibana S. 1999. Differences between tomato and cucumber in ethanol, lactate and malate metabolisms and cell sap pH of roots under hypoxia. *Japan Soc Hort Sci*, 68 (1): 152 - 159.
- Hao Jian-jun, Kang Zong-li, Yu Yang. 2006. *Plant physiology experiment*. Beijing: Beijing Industry Press: 12. (in Chinese)
- 郝建军, 康宗利, 于洋. 2006. *植物生理学实验技术*. 北京: 北京工业出版社: 12.
- Hu Xiao-hui, Li Juan, Guo Shi-rong, Li Jing. 2006. Effects of Ca^{2+} on respiratory metabolism in roots of cucumber seedlings under root-zone hypoxia stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (5): 1113 - 1116. (in Chinese)
- 胡晓辉, 李娟, 郭世荣, 李璟. 2006. 钙对根际低氧胁迫下黄瓜幼苗根系呼吸代谢的影响. *园艺学报*, 33 (5): 1113 - 1116.
- Hu Xiao-hui, Guo Shi-rong, Li Jing, Wang Su-ping, Jiao Yan-sheng. 2007. Effects of calmodulin antagonist on polyamine content and respiratory metabolism in cucumber seedling roots under hypoxia stress. *Chinese Appl & Environ Bio*, 13 (4): 475 - 480. (in Chinese)
- 胡晓辉, 郭世荣, 李璟, 王素平, 焦彦生. 2007. 低氧胁迫下钙调素拮抗剂对黄瓜幼苗根系多胺含量和呼吸代谢的影响. *应用与环境生物学报*, 13 (4): 475 - 480.
- Ismond K P, Dolferus R, Pauw M D, Dennis E S, Good A G. 2003. Enhanced low oxygen survival in arabidopsis through increased metabolic flux in the fermentative pathway. *Plant Physiol*, 132: 1292 - 1302.
- Jackson M B, Ricard B. 2003. Physiology, biochemistry and molecular biology of plant root systems subjected to flooding of the soil. Hans de Kroon, Eric J W Visser. *Ecological Studies* 168. Berlin: Springer: 193 - 213.
- McKevlin M R, Hook P D, Rozelle A A. 1998. Adaptation of plants to flooding and soilwaterlogging (A). Messina M G, Conner W H. *Southern Forested Wetlands: Ecology and management*. New York: Lewis Publishers: 173 - 204.
- Muench D G, Archibald O W, Good A G. 1993. Hypoxic metabolism in wild rice (*Zizania palustris*): Enzyme induction and metabolite production. *Physiol Planta*, 89: 165 - 171.
- Pandey O P, Asha K, Haque H. 2000. NAD-alcohol dehydrogenase and superoxide dismutase activity in *Zea mays* under hypoxic and post-hypoxic stress regime. *Plant Biol*, 27 (1): 71 - 73.
- Perata P, Alpi A. 1993. Plant response to anaerobiosis. *Plant Sci*, 93: 1 - 7.
- Rivol J, Hanson A D. 1994. Metabolic control of anaerobic glycolysis-overexpression of lactate dehydrogenase in transgenic tomato roots supports the davies-roberts hypothesis and points to a critical role for lactate secretion. *Plant Physiol*, 106: 1179 - 1185.
- Subbaish C C, Bush D S, Sachs M M. 1998. Mitochondrial contribution to the anoxic Ca^{2+} signal in maize suspension-cultured cells. *Plant Physiol*, 118: 759 - 771.
- Subbaish C C, Sachs M M. 2001. Altered patterns of sucrose synthase phosphorylation and localization precede callose induction and root tip death in anoxic maize seedlings. *Plant Physiol*, 125: 585 - 594.
- Subchana C, Rao T F V S, Savithramma N. 2002. Effect of calcium on water stress amelioration through calmodulin and scavenging enzymes in groundnut. *Indian Plant Physiol*, 7: 152 - 158.
- Subbaish C C, Sachs M M. 2003. Molecular and cellular adaptations maize to flooding stress. *Annu Bot*, 91: 119 - 127.
- Wang Q, Splund R, Shih M C. 2002. Involvement of calcium in the anoxia-signaling pathway of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol Mol Biol*, 28 (6): 441 - 448.
- Wu Lin, Li Ya-dong. 1996. Effect of water stress and flooding on growth and photosynthesis of sea-buckthorn. *Journal of Jilin Agricultural University*, 18 (4): 45 - 49. (in Chinese)
- 吴林, 李亚东. 1996. 水分逆境对沙棘生长和叶片光合作用的影响. *吉林农业大学学报*, 18 (4): 45 - 49.
- Xiong L M, Schumaker K S, Zhu J K. 2002. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell*, 14: 165 - 183.