

# 黄瓜异根嫁接植株抗逆性变化研究进展

尚小红<sup>1</sup> 周生茂<sup>1\*</sup> 郭元元<sup>1</sup> 黄皓<sup>1</sup> 班美玲<sup>2</sup> 王玲平<sup>3</sup> 文俊丽<sup>1</sup> 梁任繁<sup>1</sup> 黄如葵<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>广西农业科学院蔬菜研究所, 南宁 530007; <sup>2</sup>广西环境科学保护研究院, 南宁 530022;

<sup>3</sup>浙江省农业科学院蔬菜研究所, 杭州 310021)

**摘要** 黄瓜是世界上最为重要的一种瓜类蔬菜, 生产时常受逆境胁迫的影响, 限制了黄瓜的生长和产量。嫁接是目前缓解或解除植物逆境胁迫最为简单、环境友好和有效的技术, 已经得到了广泛应用。该文从黄瓜异根嫁接植株的农艺学、生理生化和分子水平综述了近来一些黄瓜抗逆性对异根嫁接的响应及其机理的文献。综合研究结果显示, 嫁接为砧木和接穗互惠的过程, 在逆境胁迫下, 黄瓜异根嫁接植株激发抗逆性增强的响应机制, 使黄瓜许多农艺性状、生理生化物质和基因表达发生变化, 如根枝比率增大, 渗透物质、脱落酸(abscisic acid, ABA)、多胺及抗氧化物质增加, 增强解毒和保护功能, 稳定酶蛋白和膜结构, 提高光合作用等, 最终促进了异根嫁接黄瓜植株生长和产量。但是, 异根嫁接黄瓜植株抗逆性提高的分子机理尤其异根嫁接后砧穗联合体表观遗传学机理研究需要加强, 同时与黄瓜接穗相容的多抗性砧木的筛选也要重点开展研究。

**关键词** 黄瓜(*Cucumis sativus* L.); 异根嫁接; 抗逆性; 响应机理

## Advances in Stress-Resistant Changes in Hetero-Grafting Cucumber (*Cucumis sativus* L.) Plant

Shang Xiaohong<sup>1</sup>, Zhou Shengmao<sup>1\*</sup>, Guo Yuanyuan<sup>1</sup>, Huang Hao<sup>1</sup>, Ban Meiling<sup>2</sup>,  
Wang Lingping<sup>3</sup>, Wen Junli<sup>1</sup>, Liang Renfan<sup>1</sup>, Huang Rukui<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Vegetable Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China;

<sup>2</sup>Guangxi Academy of Environment and Protection Sciences, Nanning 530022, China;

<sup>3</sup>Vegetable Research Institute, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China)

**Abstract** Cucumber (*Cucumis sativus* L.) as one of the most important cucurbits vegetables around the world, is frequently affected by adverse environmental stresses during its production. These stress factors lead to both stunted growth and severe loss in fruit yield of cucumber. Grafting is regarded as the simplest, environmental-friendliest, and most effective technique that ameliorated or relieved environmental stresses for plant, and has been widely applied. This review gives an actual overview of the recent literatures on the stress-resistant responses to hetero-grafting in cucumber and the mechanisms on stress-resistant responses in hetero-grafted cucumber plants at agronomical, physiological, biochemical and molecular levels. Combined considerations of the results in these

收稿时期: 2016-10-08 接受时期: 2016-11-30

广西科技计划项目(批准号: 桂科攻1598006-3-2、桂科能1346007-03)、广西自然科学基金项目(批准号: 2012GXNSFAA053061、2016GXNSFBA380212)、广西农科院优势学科研究团队基金项目(批准号: 2015YT69)、广西农科院科技发展重点基金项目(批准号: 桂农科2013JZ03)和广西农业科学院基本科研业务专项项目(批准号: 桂农科2014YQ18)资助的课题

\*通讯作者。Tel: 0771-3247318, E-mail: maoma Zhou70@gxaas.net

Received: October 8, 2016 Accepted: November 30, 2016

The work was supported by the Science and Technology Planning Project of Guangxi Province (Grant No.1598006-3-2, 1346007-03), the Natural Science Foundation of Guangxi Province (Grant No.2012GXNSFAA053061, 2016GXNSFBA380212), the Foundation for Predominant Research Groups of Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Grant No.2015YT69), Key Program of Science and Technology Development Foundation of Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Grant No.2013JZ03) and the Special Funds of Basic Scientific Research Foundation of Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Grant No.2014YQ18)

\*Corresponding author. Tel: +86-771-3247318, E-mail: maoma Zhou70@gxaas.net

网络出版时间: 2017-02-27 15:29:56 URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20170227.1529.012.html>

literatures showed that, in comparisons with both ungrafted and autografted controls, hetero-grafting as a reciprocal process of scion-rootstock could activate the mechanisms on stress-resistant responses in hetero-grafted cucumber plants under unfavorable environmental conditions, such as changemnets of a large varieties of agronomical characteristics, physio-biochemical substances and gene expressions of cucumber, especially, enlargements of root-to-shoot ratios, increments of osmolytes, ABA (abscisic acid), polyamines, and antioxidant substances, and strenthenments of detoxifications and protection, stabilizations of enzyme proteins and cell membrane structures, enhancements of photosynthetic capacity, and so on. Finally, both plant growth and fruit yield were not decreased in hetero-grafted cucumber. However, the molecular mechanisms on stress-resistant responses of hetero-grafted cucumber plants will be further researched, in particular, at the aspects of epigenetics. Simultaneously, the selections of multi-resistant rootstocks for cucumber will also be predominantly carried out in the future.

**Keywords** cucumber (*Cucumis sativus* L.); hetero-grafting; stress resistance; responsive mechanism

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是全球最为重要的瓜类蔬菜之一,在世界各地广泛种植,其中我国生产面积最大、总产量最高<sup>[1]</sup>,对促进我国农民增收、农业增效、农村繁荣发挥了重要作用。近年来,为了满足人们对安全黄瓜产品的需求,尤其高温时段黄瓜生产淡季的消费,黄瓜种植逐渐朝着设施化、基地化、规模化、专业化的方向发展。但是,由于世界可耕地少,用于蔬菜轮作的土地有限,所以蔬菜常常在不适环境下种植<sup>[2]</sup>,不适环境的胁迫对瓜类蔬菜的产量和品质造成了严重影响。

黄瓜等瓜类蔬菜生长遭受环境胁迫的主要因子有病虫害等生物因子和水分、温度、光照、氧气、营养元素、金属离子、土壤盐分、有机污染物等非生物因子<sup>[2-3]</sup>。为了缓解和消除这些胁迫因子对黄瓜等瓜类蔬菜的危害,可以通过选育和应用抗性品种起到一定的作用,但是育种时间长、连作和病原生理小种抗性的增强或病原新生理小种产生而导致的品种退化等问题,严重制约了抗性品种的实际应用。所以,栽培技术的改进和应用依然是提高黄瓜等瓜类蔬菜抗逆性的重要举措,其中,嫁接被当作目前黄瓜等瓜类蔬菜抗逆性提高的最简便有效且环境友好的栽培技术<sup>[4-5]</sup>。

蔬菜嫁接栽培在我国至少有3 000年历史,公元前100年就有嫁接种植瓠瓜的记载<sup>[6]</sup>。但是,现代蔬菜嫁接研究始于20世纪20年代的日本和朝鲜<sup>[7]</sup>,我国在20世纪70年代引进现代嫁接技术,到80年代随着北方地区日光温室黄瓜越冬栽培的发展而广泛应用,至今山东省日光温室越冬栽培的黄瓜几乎全部采用了嫁接技术<sup>[8]</sup>。嫁接起初目的主要用来防治西瓜枯萎病,逐渐用于葫芦科和茄科等蔬菜的许多土传性病的防治<sup>[9]</sup>,现在已普遍用于作物生产的综合

防治体系中,不仅使蔬菜的抗病性得到了提高,而且大大增强了蔬菜对非生物因子胁迫的抗性,蔬菜产品的品质也得到了相当大的提升<sup>[5]</sup>。许多研究表明,蔬菜嫁接植株的抗逆性提高主要归因于砧木的根系结构和根细胞吸收能力以及库容和库需信号的遗传调控<sup>[2]</sup>。因此,本文从农艺学、生理生化和分子水平综述黄瓜抗逆性对异根嫁接的响应及其机理,并对该领域未来研究作一些展望,进一步促进黄瓜嫁接机理的研究和应用。

## 1 黄瓜抗病性的响应

病害是限制黄瓜生产的主要生物胁迫因子之一,其中除霜霉病和白粉病等少数病害是借助气流和人们的农事活动传播外,大多数真菌性、细菌性和部分病毒性病害的病原存在于土壤中,从根系经茎输入危害。目前,危害黄瓜生长发育的土传性病害主要有6种(表1)<sup>[9-10]</sup>,常引起根、茎、叶的生长发育受阻,进而降低黄瓜的产量和品质。传统上主要通过黄瓜抗病品种和化学农药的应用来控制上述病害的发生,但是病原新生理小种的出现,使得原有的品种和农药常难担重任。随着嫁接技术的发明,其在黄瓜土传性病害抗性研究上的应用逐渐开展,并且取得了显著成效。王汉荣等<sup>[10]</sup>发现,以圆瓠瓜、黑籽南瓜和冬瓜为砧木的黄瓜异根嫁接植株抗疫病和枯萎病的能力强于自根植株,且异根嫁接黄瓜果实产量显著增加而品质无影响。黄瓜嫁接到黑籽南瓜上后,与自根黄瓜相比,异根嫁接黄瓜根部无根结线虫,根系白根多且粗壮,生长前期效果尤为明显,显著提高了异根嫁接黄瓜的产量<sup>[11-12]</sup>。与自根植株相比,黄瓜异根嫁接植株的抗黑根腐病能力也明显增强<sup>[9]</sup>;此外,黄瓜异根嫁接植

表1 黄瓜生长中的主要土传性病害

Table 1 Main soil-borne diseases of cucumber during growth

病害 Disease	病原生物 Pathogenic organism	参考文献 References
Fusarium wilt	<i>Fusarium oxysporum</i>	[9]
Phytophthora blight	<i>Phytophthora capsici</i>	[9-10]
Root-knot nematodes	<i>Meloidogyne</i> spp.	[9]
Verticillium wilt	<i>Verticillium dahliae</i>	[9]
Target leaf spot	<i>Corynespora cassicola</i>	[9]
Black root rot	<i>Phomopsis sclerotiodes</i>	[9]

株的病毒病、霜霉病、白粉病和灰霉病等非土传性病的病情指数和发病率也均低于自根植株<sup>[13-14]</sup>。

黄瓜与适宜砧木嫁接后,其嫁接植株的抗病性之所以得到提高,是因为砧木根系结构及其分泌物不利于病原生物的存活和侵入,从而让黄瓜嫁接植株表现出抗病性。黄瓜通过嫁接换根,使得黄瓜嫁接植株如砧木一样具有强大的根系结构,促进植株养分吸收、增强代谢,为提高抗病能力打下较好的物质基础<sup>[9]</sup>。黄瓜高抗线虫的砧木根系分泌物对南方根结线虫卵的孵化具有明显的抑制作用,显著降低线虫在其根内及根际的生长,从而避免了线虫危害<sup>[15]</sup>。其次,黄瓜嫁接植株对病原侵入响应在生理生化水平上不同于自根植株,细胞膜稳定性和抗逆相关的酶活性得到增强。李华等<sup>[16]</sup>发现,在根结线虫侵染后,黄瓜异根嫁接苗根系超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)活性均高于自根苗,而电解质渗漏率和丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量低于自根苗。此外,与自根植株相比,黄瓜异根嫁接植株叶片新产生能提高抗病能力的R蛋白(RGC693蛋白)和促进萜烯类物质合成的鲨烯合酶,从而促进叶绿体合成辅酶和叶绿素a/b结合蛋白,提高嫁接植株光合能力,光能利用率则优于自根苗<sup>[17]</sup>。

## 2 黄瓜非生物抗性的响应

### 2.1 温度胁迫

2.1.1 低温 黄瓜生长发育的最低温度为8~12 °C,若低于该温度阈值,黄瓜植株生长发育受阻,植株萎焉和坏死,果实成熟延迟<sup>[3]</sup>。但是,以能忍耐5~6 °C

低温的黑籽南瓜为砧木嫁接黄瓜,黄瓜生长受低温的限制就会得到缓解<sup>[18]</sup>,季俊杰等<sup>[19]</sup>利用黑籽南瓜作砧木嫁接黄瓜,嫁接苗的耐寒性显著高于自根苗。而Zhou等<sup>[20]</sup>也证实黑籽南瓜作砧木能促进黄瓜在低温条件下的营养生长和早期产量。

低温条件下,黄瓜异根嫁接植株吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)合成增加,并向砧木根系运输,在激素信号引导下,砧木根系在生理生化和分子水平上发生相应变化,异根嫁接植株根系的长度和活力得到提高,使得植株库强增加,既增强了营养元素、水分的吸收和移动,又促进源的光合能力。Zhou等<sup>[20]</sup>以黑籽南瓜为砧木生产的黄瓜异根嫁接苗在低温胁迫下,嫁接苗叶片、根系和伤流液中脱落酸(abscisic acid, ABA)、IAA和细胞分裂素(cytokinin, CTK)含量高于自根苗,赤霉素(gibberellin, GA)含量低于自根苗,说明较高的ABA水平和较低的GA水平及较高的ABA/GA比值是嫁接苗抗冷的内在原因。在相应激素信号调控下,黄瓜异根嫁接植株与光合作用相关的叶绿素含量、气孔导度、胞间CO<sub>2</sub>浓度、光通量密度、表观量子效率、光合速率和蒸腾速率和RUBP酶等各项指标均优于自根植株<sup>[20]</sup>。丙二醛(MDA)、脯氨酸(Pro)、维生素和可溶性糖等生理指标可维持细胞的完整性,促进根伸长和维持细胞壁膨压,使黄瓜异根嫁接植株要好于自根植株<sup>[3]</sup>。同时,与自根植株相比,黄瓜异根嫁接植株的POD、SOD、APX和CAT等酶的含量和活性也明显得到提高<sup>[21-22]</sup>,提高了抗氧化能力和降低了细胞膜的脂质过氧化。此外,黄瓜异根嫁接苗根系产生植物激素提高水通道蛋白和H<sup>+</sup>-ATPase的活性强于自根苗,从而更有利于水分吸收<sup>[23]</sup>。还有黄瓜异根嫁接植株可能也像其他园艺作物的嫁接植株一样,在砧木与接穗间除植

物激素充当信号分子外,一些砧-穗间流动的特异RNA分子也起到信号作用<sup>[24]</sup>,从而驱动黄瓜异根嫁接植株耐低温能力增强。但是,抑制黄瓜根系细胞伸长的关键生理机理还不清楚<sup>[3]</sup>,尚不能从反面给予证据阐明嫁接植株耐低温胁迫的机理。

**2.1.2 高温** 在全球温室效应日渐明显和黄瓜大棚设施栽培面积不断扩大的情况下,高温限制黄瓜生长表现日益突出,气温超过35℃导致植株前期徒长、早熟,后期早衰、化瓜、果畸形,结瓜率低,产量和品质严重降低,若遇到50℃左右的温度更是造成植株不可逆转的坏死<sup>[25]</sup>。嫁接可以提高蔬菜的耐热性,缓解热胁迫对黄瓜等瓜类蔬菜生长及果实品质的负作用<sup>[26]</sup>。皇甫伟国等<sup>[27]</sup>筛选出浙江宁波地区黄瓜秋栽耐热的嫁接砧木材料,且该砧木嫁接对黄瓜品质无明显影响,嫁接后不产生蜡粉,外观亦佳,产量也有所增加。

黄瓜异根嫁接苗对高温抗性的增强可能与光合机构保护和抗氧化酶活性、细胞膜透性的物质稳定等增强有关。郝婷<sup>[28]</sup>和王平等<sup>[29]</sup>发现,以“五叶香”丝瓜为砧木的黄瓜异根嫁接苗叶片相对叶绿素含量(relative chlorophyll content, SPAD)、PSII反应中心的激发能捕获效率( $F_v'/F_m'$ )、PSII的光化学量子效率( $\Phi_{PSII}$ )、净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)、蒸腾速率(transpiration rate, Tr)、光化学猝灭系数(photochemical quenching coefficient, qP)都大于黄瓜自根嫁接苗,而且丝瓜砧嫁接苗根系中MDA减少,脯氨酸增加。张珂珂<sup>[30]</sup>发现,在高温条件下,黄瓜异根嫁接苗的抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性也极显著增强,电导率显著下降。这些结果说明,黄瓜耐热能力提高可能是通过光合性能和抗氧化系统增强而实现。

## 2.2 水分胁迫

**2.2.1 干旱** 随着农业、工业和城市消费等用水竞争的加剧,水日渐成为稀缺资源,黄瓜等蔬菜种植灌溉用水的质和量越来越难以保障。为了提高作物产量和减少农业对水资源的依赖,除培育耐旱作物品种<sup>[31]</sup>外,就高产基因型蔬菜而言,将其嫁接到耐干旱胁迫的砧木上是减少黄瓜等蔬菜生产用水量及提高用水效率的最可行方法之一<sup>[3]</sup>。张晓英等<sup>[32]</sup>发现,在水分亏缺时,异根嫁接明显促进黄瓜异根嫁接苗根系生长,根系表面积、根干重和水分利用效率提高,果实品质有所改善,而且黄瓜异根嫁接苗的株

高、茎粗、叶面积和干鲜重等也有提高。

干旱条件下,异根嫁接提高了黄瓜嫁接苗叶片叶绿素和水分含量,降低了质膜相对透性和MDA含量,增加了可溶性蛋白质和脯氨酸的含量,且极显著增强了SOD、POD、CAT等保护系统酶的活性,由此增强了黄瓜异根嫁接苗的抗旱能力<sup>[30]</sup>。李超汉<sup>[32]</sup>发现,miRNA和一些基因参与了黄瓜异根嫁接苗对干旱胁迫的响应,与黄瓜自根嫁接苗相比,黄瓜异根嫁接苗在干旱3 h后叶片中多数miRNA水平下调,8 h和24 h后明显上调;在干旱1 h后根中多数miRNA水平下调,3 h和8 h后明显上调,24 h后下调;叶片中多数靶基因表达水平在干旱3 h后明显上调,8 h和24 h后下调;根中多数靶基因表达水平在干旱胁迫下明显上调。这些变化表明,异根嫁接在黄瓜抗干旱胁迫中发挥了重要的作用,异根嫁接可以提高黄瓜水分利用效率,是黄瓜生产节水和抗旱的最重要措施之一。

**2.2.2 洪涝** 洪涝严重限制水涝敏感蔬菜作物生长和产量,这主要是因植株周围的氧亏缺而影响植株根系及微生物的存活所致。通常可通过种植耐涝品种和将涝敏感的作物嫁接到耐涝作物上来缓解洪涝对作物的影响<sup>[3]</sup>。Kato等<sup>[33]</sup>发现,在洪涝条件下,将黄瓜嫁接到南瓜上,黄瓜异根嫁接苗叶片的叶绿素含量得到提高,这与异根嫁接苦瓜、西瓜等瓜类蔬菜<sup>[3]</sup>的表现不同。张健等<sup>[34]</sup>以丝瓜为砧木嫁接黄瓜发现,与自根苗相比,洪涝时黄瓜异根嫁接苗能维持较高的根系活力与较高的叶片叶绿素含量,根系SOD、POD和CAT等保护酶活性也高,但是根系电解质渗出率、丙二醛(MDA)含量和超氧阴离子自由基的含量则显著低,说明丝瓜作砧木可以提高黄瓜嫁接苗的耐涝性。

## 2.3 盐分胁迫

随着降水减少、蒸发加大、灌溉缺乏及大量化学肥料的滥用,世界上有超过6%的耕地(8亿公顷)受到盐分危害,导致植株根际盐分浓度加重,限制了植物生长和产量增加<sup>[35]</sup>。在我国蔬菜设施栽培面积不断扩大的情况下,设施地盐分积累越来越突出,严重危害了黄瓜等设施栽培蔬菜的生长和生产。

$Na^+$ 是盐胁迫下对黄瓜植株产生毒害的最初离子,而 $Cl^-$ 在渗透调节上扮演重要作用<sup>[35-36]</sup>。研究发现,盐胁迫下黄瓜异根嫁接植株与非嫁接和自嫁接的黄瓜植株相比,根长、根干重和根系活力有所提高,茎增粗,株高、展叶和叶面积抑制率小,根枝比率更大,

产量要好<sup>[35,37-38]</sup>。同时,净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)、气孔导度(stomatal conductance, Gs)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(intercellular CO<sub>2</sub> concentration, Ci)和叶绿素含量等也高,叶片光合作用增强<sup>[36,39-40]</sup>。另外,异根嫁接苗的伤流量、脯氨酸(proline, Pro)、渗透压、饱和脂肪酸、维生素C(vitamin C, VC)、可溶性糖和可溶性蛋白等相容性渗透物的含量明显增加<sup>[37,41-42]</sup>,而电解质渗漏率和MDA含量低于自根苗<sup>[37,41]</sup>。除此之外,盐胁迫下异根嫁接苗的抗坏血酸(ascorbic acid, ASA)和谷胱甘肽(glutathione, GSH)等抗氧化物质的含量、脱落酸(abscisic acid, ABA)和由腐胺(putrescine, Put)、亚精胺(spermidine, Spd)、精胺(spermine, Spm)组成的多胺含量变高,而且(Spd+Spm)/Put比值也是如此<sup>[35]</sup>,同时,光合作用相关的酶活性增强<sup>[43-44]</sup>。SOD、POD、CAT、APX和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)等抗氧化酶活性都增高<sup>[35,37,41-42,45-46]</sup>,这些变化使细胞膜更稳定,起到缓解盐胁迫伤害的作用。异根嫁接苗具有更强的耐盐性,一方面归结于植株内部生理指标的变化,另一方面是盐胁迫下异根砧木对Na<sup>+</sup>的有效隔离。研究表明,砧木异根嫁接苗根系对K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mn<sup>2+</sup>和Mg<sup>2+</sup>等吸收多,抑制了Na<sup>+</sup>运输到叶片,使叶片获得较多的K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mn<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>,具有较高的K<sup>+</sup>含量和K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>比,接穗枝条中Na<sup>+</sup>和Cl<sup>-</sup>积累也减少,无机渗透能力增强<sup>[37,45,47]</sup>。目前,异根嫁接提高作物耐盐性的分子生物学机制的研究报道还很少,异根嫁接植株在盐胁迫光合作用相关基因的表达量<sup>[45-46]</sup>与Cu/Zn-SOD mRNA、Mn-SOD mRNA和CAT mRNA的水平均提高<sup>[42]</sup>,从而增强了植株的耐盐性。李超汉<sup>[32]</sup>发现,与黄瓜自根嫁接苗相比,黄瓜异根嫁接苗叶片的多数miRNA水平在盐胁迫2 h后下调,6 h和24 h后上调,叶片中多数靶基因表达在盐胁迫24 h后明显下调,根中多数miRNA水平在盐胁迫下明显上调,根中多数靶基因表达在盐胁迫下明显上调,证明miRNA参与了黄瓜异根嫁接苗对盐胁迫的响应<sup>[32]</sup>。这些结果说明,在盐胁迫下,黄瓜异根嫁接植株通过器官分化、细胞稳定物质生成、光合性能提高和抗氧化能力增强等一系列过程来改善抗盐胁迫的能力。此外,黄瓜异根嫁接苗经换根改变了盐胁迫下的根际环境,进一步影响土壤微生物群落大小和结构多样化及土壤酶活性,改变了土壤微生物数量和丰富度,反过来影响自身的耐盐特性<sup>[48]</sup>。

## 2.4 养分盈亏胁迫

**2.4.1 养分过多** 化学物质滥用、废水灌溉、城市污泥或土壤改良剂的利用以及其他的人为活动显著增加了露地和设施栽培土壤中NO<sub>3</sub><sup>-</sup>、SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>、H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>、K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>、Mn<sup>2+</sup>等离子含量,这些离子过多对黄瓜所带来的影响不同于NaCl浓度过高而造成严重后果<sup>[2]</sup>,常会导致植株中毒死亡。Huang等<sup>[45]</sup>发现,黑籽南瓜的黄瓜嫁接植株可通过促进接穗生长、提高可溶性糖含量及SOD、POD的活性、降低电解质渗透率和MDA含量来增强植株对养分过多胁迫的耐性。此外,尽管在黄瓜上未见有通过异根嫁接减少诸如Mg、B、Zn等大量营养元素过多引起的毒害,但是在番茄上就有成功案例报道,而且异根嫁接苗减少过多营养元素的毒害不但与砧木基因型有关,而且与接穗基因型相关<sup>[2]</sup>。

**2.4.2 养分亏缺** 许多研究揭示,一些异根嫁接植株吸收和转运N、P、K、Ca、Mg、Fe或其他微量元素等养分到枝条上比非异根嫁接植株更有效<sup>[2]</sup>。黄瓜等葫芦科植株异根嫁接到一些砧木上特别有助于N营养的吸收,在异根嫁接植株中通常有机N高、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>低、固氮酶(nitrogenase, NRA)活性高、游离氨基酸高、可溶性蛋白质多和产量高,这可能与异根嫁接和非异根嫁接之间的N利用和吸收存在差异有关<sup>[2]</sup>。异根嫁接有些也可提高异根嫁接植株对P的吸收,有些却降低,这主要取决于砧木的基因型<sup>[49]</sup>,可能与根系的结构和密度有关,由于P流动性低,根系活力强和须根密度高增加了植株根吸收P<sup>[2]</sup>。除根系结构外,根系调控的其他机制也可能涉及促进异根嫁接植株对P的吸收<sup>[2]</sup>,因为根系分泌有机酸促进了P的吸收。Gent等<sup>[50]</sup>报道,水培营养液中P的消耗促使更多柠檬酸和琥珀酸分泌,而且植株田间生长随着土壤P的消耗,植株积累更多无机养分(P、K和Zn),分泌更多有机酸尤其柠檬酸等<sup>[2]</sup>。Zhu等<sup>[51]</sup>报道,黄瓜异根嫁接植株提高了K的吸收,虽说这个机理仍不清楚,但是因为K流动是通过扩散实现的,故根系活力增强有助于改善根际K吸收和利用的效率。而且Albacete等<sup>[52]</sup>报道,K吸收和利用效率的提高与根系分泌的细胞分裂素调控有关。尽管异根嫁接能提高番茄等茄科嫁接植株的Ca吸收,但是黄瓜等葫芦科作物异根嫁接植株的Ca吸收并没有增加<sup>[45,53]</sup>。Mg的吸收很大程度取决于砧木的基因型<sup>[2]</sup>。尽管异根嫁接植株对微量元素吸收通常没有影响,但是一些

砧木似乎也能提高黄瓜异根嫁接植株对Fe和Mn的吸收和转运效率<sup>[2]</sup>。这些研究结果是在基本营养元素保证下获得的, 若在基本营养元素不足下也能实现, 说明异根嫁接植株确实能提高养分过少时的吸收和利用效率, 那么黄瓜等葫芦科作物异根嫁接植株就可降低贫瘠土地上低养分胁迫造成的损失。

## 2.5 重金属胁迫

重金属是指密度在5 g/cm<sup>3</sup>以上的金属。就环境污染而言, 主要包括汞(Hg)、镉(Cd)、铅(Pb)、铬(Cr)及类金属砷(As)等生物毒性显著的重金属, 也包括具有一定毒性的锌(Zn)、铜(Cu)、钴(Co)、镍(Ni)、锡(Sn)等一般重金属。工业“三废”、交通尾气和生活垃圾的排放, 导致土、水、气中的重金属大量累积, 不仅对作物生长和产量造成严重威胁, 而且还给环境和人类健康带来了严重危害。蔬菜是大众不可或缺的农副产品, 其生长发育最易受环境影响, 因蔬菜产区多临近人活动密集地, 而且设施栽培越来越多, 重金属污染更为容易, 所以蔬菜生长及产品受重金属污染首当其冲。

目前, 除通过环境治理和耐性品种利用等措施减少重金属对蔬菜产品污染外, 异根嫁接也能一定程度上缓解重金属对蔬菜生长和产量的限制, 但是其具体机理尚不完全了解<sup>[2]</sup>。异根嫁接改变了重金属胁迫下黄瓜异根嫁接植株对离子的吸收, 而且砧木可阻止B、Zn、Sr、Mn、Cu、Ti、Cr、Ni、Pb和Cd等营养性和非营养性重金属在嫁接植株根和上部接穗之间的迁移, 且存在基因型差异<sup>[2]</sup>。有研究表明, 黄瓜异根嫁接苗通过亚细胞区域化作用, 将Cd、Cu大量积累在根系内, 以减缓重金属对叶片的损伤, 而叶片中N、K、Ca和Fe可移动, 使幼苗处于较好的营养状态<sup>[45,53-55]</sup>, 从而使异根嫁接植株叶片中叶绿素含量、类胡萝卜素含量、Gs和Ci均显著高于自根苗, 因而具有较高的Pn, 能够正常进行光合作用及生长发育<sup>[55-56]</sup>, 这可能是异根嫁接缓解黄瓜重金属危害的一个重要机制。李华<sup>[55]</sup>研究发现, Cu胁迫下, 异根嫁接苗IAA、ABA和ABA/GA比值显著高于自根苗, 这也可能是嫁接苗耐Cu胁迫能力提高的内在原因之一。此外, 异根嫁接苗根系分泌物通过螯合、络合、沉淀等作用将Cu滞留在根外土壤中, 降低其毒性。异根嫁接还可以使Cu胁迫下黄瓜根际土壤微生物环境和酶活性得到改善和提高, 从而提高黄瓜植株对Cu胁迫的抵抗力<sup>[57]</sup>。

## 2.6 有机污染物胁迫

奥尔德林(aldrin)、狄氏剂(dieldrin)、异狄氏剂(endrin)、灭蚁灵(mirex)、滴滴涕(dichlorodiphenyltrichloroethane, DDT)等有机氯农药因在环境中具有高毒、高残留而被归为持久性有机污染物<sup>[3]</sup>。这些有机污染物常通过污染土壤而危害黄瓜生长, 进而污染黄瓜。为了减少土壤有机污染物对黄瓜生长的影响, Otani等<sup>[58]</sup>利用南瓜(*Cucurbita* spp.)为砧木创制了黄瓜异根嫁接苗, 与黄瓜和南瓜各自的自根嫁接苗一起种植在狄氏剂和异狄氏剂污染的土壤里, 发现黄瓜异根嫁接苗地上部所含狄氏剂和异狄氏剂的量主要受砧木品种影响, 但影响程度因有机污染物种类而异。将黄瓜分别嫁接到三种南瓜砧木(Yuyuikki-black、Shintosa-1gou、Hikaripower-gold)上, 黄瓜与Yuyuikki-black的嫁接植株比黄瓜与Shintosa-1gou的嫁接植株在果实中积累狄氏剂量要少50%~70%, 比黄瓜与Hikaripower-gold的嫁接植株的要少30%~50%<sup>[58]</sup>。因此, 在有机污染物所侵蚀的土壤上, 选择有机污染物吸收少的砧木生产黄瓜异根嫁接苗可减少黄瓜果实中有机污染物的积累, 这将是减少黄瓜果实有机污染物含量的有前途的实用技术。

## 3 结论与展望

黄瓜是一种世界性蔬菜, 在当前全球可耕地有限、蔬菜淡季需求量大和轮作受限的精耕细作等情况下, 通常种植在生物因子和非生物因子等逆境胁迫的露地和设施的土地上, 生长发育经常受限, 导致一系列复杂的农艺学特性、生理生化和分子机理发生变化, 表现为生长减少、光合速率降低、呼吸增加、向果实分配的同化物减少、渗透性和氧化性损伤、减少水分和离子吸收或移动、细胞脱水和中毒死亡等, 最终阻滞黄瓜植株生长和产量形成。尽管通过抗逆性品种的选育及应用可一定程度上缓解逆境的危害, 而且利用一些栽培措施也能降低损害, 但是在综合防控系统中, 只有异根嫁接才是提高黄瓜抗逆性的简便、环境友好和低成本的有效技术。虽然嫁接技术发端于亚洲, 但是已经在欧洲和美洲等世界上许多地方受到欢迎并予以推广应用, 而且逐渐延伸到除茄科和葫芦科以外的其他蔬菜作物, 用来防治病害、温度、水分、盐分、养分盈亏、重金属、有机污染物等因子的胁迫。

一系列成功实践证明, 异根嫁接植株抗逆性增强主要是接穗和砧木共同作用的结果。在农艺学特性上, 黄瓜异根嫁接植株地下根系结构和根际环境微生物菌落及数量发生变化, 而且地上部分嫩枝组分也发生变化。在生理生化上, 黄瓜异根嫁接植株根系吸收能力和叶片光合性能得到提高、渗透物质含量得到增加、抗氧化系统得到加强、激素等应答的信号物质产生等增强了抗逆性。在分子水平上, 砧木-接穗互作后, 黄瓜异根嫁接植株的许多基因表达有所加强, 启动抗逆响应蛋白质的合成(如热击蛋白), 增强解毒和保护的功能, 稳定酶蛋白和膜结构, 从而使植株抗逆性因异根嫁接而得到增强。通过上述黄瓜异根嫁接植株抗逆性机理由宏观到微观的研究来看, 涉及嫁接植株抗逆性的生理生化方面研究已有很多, 但是在分子水平上的机理研究仍较少, 尤其嫁接后砧穗联合体的表观遗传学层次上的研究尚未有报道, 值得进一步研究。此外, 砧穗联合体的信号转导还需深入研究, 与黄瓜接穗相容的多抗性砧木的筛选需要加强。只有如此, 才能更好地将嫁接技术广泛应用于黄瓜生产。

### 参考文献 (References)

- 1 车江旅, 周生茂, 尚小红, 米军红, 刘文君, 梁任繁, 等. 黄瓜种质资源耐热性鉴定. 浙江农业学报(Che Jianglü, Zhou Shengmao, Shang Xiaohong, Mi Junhong, Liu Wenjun, Liang Renfan, *et al.* Identification of heat tolerance in cucumber. *Acta Agric Zhejiangensis*) 2012; 24(5): 808-13.
- 2 Savvas D, Colla G, Roupheal Y, Schwarz D. Amelioration of heavy metal and nutrient stress in fruit vegetables by grafting. *Sci Hort* 2010; 127(2): 156-61.
- 3 Schwarz D, Roupheal Y, Colla G, Venema JH. Grafting as a tool to improve tolerance of vegetables to abiotic stresses: Thermal stress, water stress and organic pollutants. *Sci Hort* 2010; 127(2): 162-71.
- 4 Flores FB, Sanchez-Bel P, Estan MT, Martínez-Rodrigue, MM, Moyano E, Morales B, *et al.* The effectiveness of grafting to improve tomato fruit quality. *Sci Hort* 2010; 125(3): 211-7.
- 5 Roupheal Y, Cardarelli M, Rea E, Colla G. Improving melon and cucumber photosynthetic activity, mineral composition, and growth performance under salinity stress by grafting onto *Cucurbita* hybrid rootstocks. *Photosynthetica* 2012; 50(2): 180-8.
- 6 蒋有条, 张明方, 孙利祥. 我国瓜类嫁接栽培进展及展望. 长江蔬菜(Jiang Youtiao, Zhang Mingfang, Sun Lixiang. Progress and prospect in cucurbits culture by grafting in China. *J Changjiang Veg*) 1998; (6): 1-4.
- 7 Lee JM, Kubota C, Tsao SJ, Bie Z, Echevarria PH, Morra L, *et al.* Current status of vegetable grafting: Diffusion, grafting techniques, automation. *Sci Hort* 2010; 127(2): 93-105.
- 8 于贤昌, 邢禹贤, 马红, 魏珉, 冯焱. 黄瓜嫁接苗抗冷特性研究. 园艺学报(Yu Xianchang, Xing Yuxian, Ma Hong, Wei Min, Feng Xin. Study on low temperature tolerance in grafted cucumber seedlings. *Acta Hort* Sin) 1997; 24(4): 348-52.
- 9 King SR, Davis AR, Liu W, Levi A. Grafting for disease resistance. *Hortscience* 2008; 43(6): 1673-6.
- 10 王汉荣, 茹水江, 王连平, 冯忠民. 黄瓜嫁接防治枯萎病和疫病技术的研究. 浙江农业学报(Wang Hanrong, Ru Shuijiang, Wang Lianping, Feng Zhongmin. Study on the control of fusarium wilt and phytophthora blight in cucumber by grafting. *Acta Agric Zhejiangensis*) 2004; 16(5): 336-9.
- 11 Giannakou IO, Karpouzas DG. Evaluation of chemical and integrated strategies as alternatives to methyl bromide for the control of root-knot nematodes in Greece. *Pest Manag Sci* 2003; 59(8): 883-92.
- 12 李磊, 王佩圣, 周英, 郝俊杰, 梁朋, 陈振德. 耐根结线虫病黄瓜砧木的筛选. 山东农业科学(Li Lei, Wang Peisheng, Zhou Ying, Hao Junjie, Liang Peng, Chen Zhende. Screening of cucumber rootstocks resistant to root-knot nematode. *Shandong Agric Sci*) 2014; 46(10): 110-2.
- 13 郑群, 宋维慧. 国内外蔬菜嫁接技术研究进展. 长江蔬菜(Zheng Qun, Song Weihui. Research progress of vegetable graft technique in the world. *J Changjiang Veg*) 2000; (9): 1-4.
- 14 曾义安, 朱月林, 黄保健, 杨立飞. 黑籽南瓜砧木对黄瓜生长结实、抗病性及营养元素含量的影响. 植物资源与环境学报(Zeng Yian, Zhu Yuelin, Huang Baojian, Yang Lifei. Effects of *Cucurbita ficifolia* as rootstock on growth, fruit setting, disease resistance and leaf nutrient element contents in *Cucumis sativus*. *J Plant Resour Environ*) 2004; 13(4): 15-9.
- 15 王艳艳, 辛国凤, 魏珉, 李岩, 王秀峰, 史庆华, 等. 黄瓜砧木对南方根结线虫生长发育的影响及其与根系分泌物的关系. 中国生态农业学报(Wang Yanyan, Xin Guofeng, Wei Min, Li Yan, Wang Xiufeng, Shi Qinghua, *et al.* Effect of cucumber stock on growth and propagation of *Meloidogyne incognita* and its relation with root exudates. *Chin J Eco-Agric*) 2015; 23(7): 900-5.
- 16 李华, 贺洪军, 高凤菊, 张自坤. 根结线虫对不同砧木黄瓜嫁接苗根系生理生化指标的影响. 中国农学通报(Li Hua, He Hongjun, Gao Fengju, Zhang Zikun. Effects of root-knot nematode on the physiological and biochemical indexes in cucumber seedling grafted on different rootstocks. *Chin Agric Bull*) 2010; 26(11): 250-3.
- 17 李跃建, 梁根云, 刘小俊, 刘独臣, 房超. 黄瓜嫁接苗和自根苗的蛋白质组学研究. 园艺学报[Li Yuejian, Liang Genyun, Liu Xiaojun, Liu Duchun, Fang Chao. Proteomic study on grafted and non-grafted cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Acta Horticulturae Sinica*] 2009; 36(8): 1147-52.
- 18 Rivero RM, Ruiz JM, Romero L, Dris R, Niskanen R. Role of grafting in horticultural plants under stress conditions. *J Food Agric Environ* 2003; 1(1): 70-4.
- 19 季俊杰, 朱月林, 胡春梅, 杨立飞, 皇娟. 云南黑籽南瓜砧木对低温下嫁接黄瓜生理特性的影响. 植物资源与环境学报(Ji Junjie, Zhu Yuelin, Hu Chunmei, Yang Lifei, Huang Juan. Effect of figleaf gourd as stock on physiological characteristics of grafted cucumber under low temperature. *J Plant Resour Environ*) 2007; 16(2): 48-52.
- 20 Zhou YH, Huang LF, Zhang YL, Shi K, Yu JQ, Salvador N. Chill-induced decrease in capacity of RuBP carboxylation and associated H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> accumulation in cucumber leaves are alleviated

- by grafting onto figleaf gourd. *Ann Bot* 2007; 100(4): 839-48.
- 21 高俊杰, 秦爱国, 于贤昌. 低温胁迫对嫁接黄瓜叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响. *园艺学报*(Gao Junjie, Qin Aiguo, Yu Xianchang. Effects of low-temperature stress on the ascorbate-glutathione cycle in the grafted cucumber leaves. *Acta Horticult Sin*) 2009; 36(2): 215-20.
- 22 王昶童. 低温胁迫下嫁接黄瓜耐低温性双向电泳分析(硕士论文). 郑州大学(Wang Changtong. Proteomic analysis of grafted cucumber under cold stress for cold resistance mechanism. Zhengzhou University), 2014.
- 23 Rhee JY, Lee SH, Singh AP, Chung GC, Ahn SJ. Detoxification of hydrogen peroxide maintains the water transport activity in figleaf gourd (*Cucurbita ficifolia*) root system exposed to low temperature. *Physiol Plantarum* 2007; 130(2): 177-84.
- 24 Harada T. Grafting and RNA transport via phloem tissue in horticultural plants. *Sci Hortic* 2010; 125(4): 545-50.
- 25 孙玉河, 李文琴, 马德华. 我国黄瓜生产的现状、问题和发展趋势. *天津农业科学*(Sun Yuhe, Li Wengqin, Ma Dehua. Present status problems and development tendency of cucumber production in China. *Tianjin Agric Sci*) 2003; 9(3): 54-6.
- 26 董明伟, 李晓慧. 嫁接对蔬菜抗逆性影响的研究进展. *长江蔬菜*(Dong Mingwei, Li Xiaohui. Progress of research on the influence of grafting in vegetable resistance. *J Changjiang Veg*) 2009; (20): 9-12.
- 27 皇甫伟国, 王毓洪, 应泉盛, 王迎儿, 黄芸萍, 张华峰. 秋季黄瓜耐热嫁接砧木材料筛选试验. *中国瓜菜*(Huangfu Weiguo, Wang Yuhong, Ying Quansheng, Wang Yinger, Huang Yunping, Zhang Huafeng. Screening of cucumber rootstocks for autumn cultivation. *Chin Cucurbit Veg*) 2010; 23(5): 12-4.
- 28 郝婷. 不同砧木对嫁接黄瓜缓解高温胁迫的生理机制研究(硕士论文). 南京农业大学(Hao Ting. Study on physiological mechanism of different rootstocks relieving heat stress of grafted cucumber. Nanjing Agricultural University), 2014.
- 29 王平, 郝婷, 张红梅, 金海军, 丁小涛, 余纪柱. 高温下丝瓜砧木对嫁接黄瓜生长、产量及果实品质的影响. *中国瓜菜*(Wang Ping, Hao Ting, Zhang Hongmei, Jin Haijun, Ding Xiaotao, Yu Jizhu. Effects of luffa rootstock on growth, yield and fruit quality of cucumber under high temperature. *Chin Cucurbit Veg*) 2016; 29(5): 14-8.
- 30 张珂珂. 嫁接黄瓜幼苗对高温、干旱的生理反应及适应性研究(硕士论文). 西南大学(Zhang Keke. Study on the physiology response and adaptability of cucumber grafted seedlings under heat and drought resistance. Southwest China University), 2010.
- 31 Xiong L, Wang RG, Mao G, Koczan JM. Identification of drought tolerance determinants by genetic analysis of root response to drought stress and abscisic acid. *Plant Physiol* 2006; 142(3): 1065-74.
- 32 张晓英, 梁新书, 张振贤, 高丽红. 亏缺灌溉下异根嫁接提高黄瓜产量和水分利用效率. *农业工程学报*(Zhang Xiaoying, Liang Xinshu, Zhang Zhenxian, Gao Lihong. Improving cucumber yield and water use efficiency by different-root grafting under water-deficient condition. *Transactions of the CSAE*) 2013; 29(2): 117-24.
- 32 李超汉. 黄瓜嫁接苗microRNA鉴定及对非生物胁迫的应答(博士论文). 中国农业科学院(Li Chaohan. Identification of microRNAs in grafted cucumber seedlings and its response to abiotic stresses. Chinese Academy of Agricultural Sciences), 2014.
- 33 Kato C, Ohshima N, Kamada H, Satoh S. Enhancement of the inhibitory activity for greening in xylem sap of squash root with waterlogging. *Plant Physiol Bioch* 2001; 39(6): 513-9.
- 34 张健, 刘美艳, 肖炜. 丝瓜作砧木提高黄瓜耐涝性的研究. *植物学通报*(Zang Jian, Liu Meiyan, Xiao Wei. Study on enhancement of waterlogging tolerance of cucumber seedlings with loofah as stock. *Chin Bull Bot*) 2003; 20(1): 85-9.
- 35 Colla G, Roupahel Y, Leonardi C, Bie Z. Role of grafting in vegetable crops grown under saline conditions. *Sci Hortic* 2010; 127(2): 147-55.
- 36 Colla G, Roupahel Y, Rea E, Cardarelli M. Grafting cucumber plants enhance tolerance to sodium chloride and sulfate salinization. *Sci Hortic* 2012; 135(1): 177-85.
- 37 朱进, 别之龙, 黄远. 不同耐盐性的黄瓜接穗嫁接后在NaCl胁迫下的生理响应. *华中农业大学学报*(Zhu Jin, Bie Zhilong, Huang Yuan. Physiological response of two grafted cucumber scion under NaCl stress. *J Huazhong Agric Univ*) 2009; 28(4): 467-71.
- 38 杨秀玲. 黄瓜嫁接幼苗耐盐光合特性和WSC代谢生理调控研究(博士论文). 甘肃农业大学(Yang Xiuling. Physiological regulation of salt tolerance on photosynthesis and WSC metabolism in grafted cucumber seedlings. Gansu Agricultural University), 2015.
- 39 Huang Y, Bie ZL, Liu ZX, Zhen A, Jiao XR. Improving cucumber photosynthetic capacity under NaCl stress by grafting onto two salt-tolerant pumpkin rootstocks. *Biol Plantarum* 2011; 55(2): 285-90.
- 40 刘燕, 王秀峰, 杨凤娟, 魏珉, 史庆华. NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫对黄瓜嫁接苗生长及光合特性的影响. *山东农业大学学报(自然科学版)* [Liu Yan, Wang Xiufeng, Yang Fengjuan, Wei Min, Shi Qinghua. Effects of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> stress on photosynthesis characteristic of grafted seedlings. *J Shandong Agric Univ (Nat Sci)*] 2011; 42(1): 54-8.
- 41 田雪梅, 魏珉, 刘青, 董传迁, 王秀峰, 史庆华, 等. 不同抗性砧木嫁接黄瓜幼苗对NaCl胁迫的生理响应. *应用生态学报*(Tian Xuemei, Wei Min, Liu Qing, Dong Chuanqian, Wang Xiufeng, Shi Qinghua, et al. Physiological responses of cucumber seedlings grafted on different salt-tolerant rootstocks to NaCl stress. *Chin J Appl Ecol*) 2012; 23(1): 147-53.
- 42 王丽萍, 孙锦, 郭世荣, 田婧, 阳燕娟. 白籽南瓜嫁接对不同盐胁迫下黄瓜幼苗氮代谢和蛋白表达的影响. *植物营养与肥料学报*(Wang Liping, Sun Jin, Guo Shirong, Tian Jing, Yang Yanjuan. Effects of graft with pumpkin rootstock on nitrogen metabolism and protein expression in the cucumber seedlings under iso-osmotic Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> or NaCl stress. *Plant Nutr Fert Sci*) 2012; 18(3): 689-98.
- 43 Liu ZX, Bie ZL, Huang Y, Zhen A, Lei B, Zhang HY. Grafting onto cucurbita moschata rootstock alleviates salt stress in cucumber plants by delaying photoinhibition. *Photosynthetica* 2012; 50(1): 152-60.
- 44 Liu ZX, Bie ZL, Huang Y, Zhen A, Niu ML, Lei B. Rootstocks improve cucumber photosynthesis through nitrogen metabolism regulation under salt stress. *Acta Physiol Plant* 2013; 35(7): 2259-67.
- 45 Huang Y, Bie ZL, He S. Improving cucumber tolerance to major nutrients induced salinity by grafting onto *Cucurbita ficifolia*. *Environ Exp Bot* 2010; 69(1): 32-8.



- 46 Zhen A, Bie ZL, Huang Y, Liu ZX, Li Q. Effects of scion and rootstock genotypes on the anti-oxidant defense systems of grafted cucumber seedlings under NaCl stress. *Soil Sci Plant Nutr* 2010; 56(2): 263-71.
- 47 Lei B, Huang Y, Xie JJ, Liu ZX, Zhen A, Fan ML, *et al.* Increased cucumber salt tolerance by grafting on pumpkin rootstock and after application of calcium. *Biol Plantarum* 2014; 58(1): 179-84.
- 48 赵源. 耐盐碱黄瓜嫁接砧木筛选及其土壤微生物群落结构特征(硕士论文). 东北农业大学(Zhao Yuan. Selection of the saline resistance of different cucumber rootstocks and root zoot soil micro-ecosystem features. Northwest Agricultural University), 2014.
- 49 Kawaguchi M, Taji A, Backhouse D, Oda M, Anatomy and physiology of graft incompatibility in solanaceous plants. *J Hortic Sci Biot* 2015; 83(5): 581-8.
- 50 Gent MPN, Parrish ZD, White JC. Nutrient uptake among subspecies of *Cucurbita pepo* L. is related to exudation of citric acid. *J Am Soc Hortic Sci* 2005; 130(5): 782-8.
- 51 Zhu J, Bie Z, Huang Y, Han X. Effect of grafting on the growth and ion concentrations of cucumber seedlings under NaCl stress. *Soil Sci Plant Nutr* 2008; 54(6): 895-902.
- 52 Albacete A, Martínez-Andújar C, Ghanem ME, Acosta M, Sánchez-Bravo J, Asins MJ, *et al.* Rootstock-mediated changes in xylem ionic and hormonal status are correlated with delayed leaf senescence, and increased leaf area and crop productivity in salinized tomato. *Plant Cell Environ* 2009; 32(7): 928-38.
- 53 Roupael Y, Cardarellia M, Reab E, Colla G. Grafting of cucumber as a means to minimize copper toxicity. *Environ Exp Bot* 2008; 63(1/2/3): 49-58.
- 54 张媛媛. 重金属镉对黄瓜幼苗生理特性的影响及嫁接缓解镉毒害的生理机制研究(硕士论文). 华中农业大学(Zhang Yuanyuan. Effect of cadmium on physiological characteristics of cucumber seedlings and physiological mechanisms of grafting to alleviate cadmium toxicity. Huazhong Agricultural University), 2009.
- 55 李华. 嫁接对Cu胁迫下黄瓜幼苗生理生化指标和根系分泌物的影响(硕士论文). 山东农业大学(Li Hua. Effects of grafting on physiological and biochemical index of cucumber seedling and root exudates under copper stress. Shandong Agricultural University), 2013.
- 56 姜自红, 刘中良. 嫁接对铜胁迫下黄瓜幼苗生长和光合特性的影响. 江苏农业科学(Jiang Zihong, Liu Zhongliang. Effects of grafting on seedling growth and photosynthesis characteristics of cucumber under Cu stress. *Jiangsu Agric Sci*) 2016; 44(4): 201-3.
- 57 张自坤, 刘世琦, 刘素慧, 张宇, 陈昆, 黄治军. 嫁接对铜胁迫下黄瓜幼苗根系多胺代谢的影响. 应用生态学报(Zhang Zikun, Liu Shiqi, Liu Suhui, Zhang Yu, Chen Kun, Huang Zhijun. Effects of grafting on root polyamine metabolism of cucumber seedlings under copper stress. *Chin J Appl Ecol*) 2010; 21(8): 2051-6.
- 58 Otani T, Seike N. Rootstock control of fruit dieldrin concentration in grafted cucumber (*Cucumis sativus* L.). *J Pestic Sci* 2007; 32(3): 235-42.