

# S-腺苷甲硫氨酸对黄瓜断根扦插苗生长及生理代谢的影响

刘 鑫, 李晓彤, 荆 鑫, 王硕硕, 巩 彪, 魏 珉, 史庆华\*

(山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 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‘津研4号’黄瓜为试验材料, 研究了S-腺苷甲硫氨酸(SAM)对断根扦插后黄瓜苗期根系生长、植株生长和生理代谢的影响。结果表明, 断根幼苗基部用 $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  SAM溶液浸泡5 min, 能显著促进扦插苗根系的生长发育、叶绿素的积累、光合速率的增强以及提高植株对N、P、K的吸收能力, 促进幼苗的生长。进一步分析表明, SAM处理增加了黄瓜下胚轴内多胺和生长素的积累及其相关基因的表达, 可能是SAM促进黄瓜根系再生和幼苗生长发育的机理。

**关键词:** 黄瓜; S-腺苷甲硫氨酸; 扦插; 根系发生; 生理代谢

**中图分类号:** S 642.2

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2018) 08-1513-10

## Effect of S-adenosylmethionine on Growth and Physiological Metabolism of Cucumber Cutting Seedlings

LIU Xin, LI Xiaotong, JING Xin, WANG Shuoshuo, GONG Biao, WEI Min, and SHI Qinghua\*

(College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University; State Key Laboratory of Crop Biology; Scientific Observation and Experimental Station of Environment-Controlled Agricultural Engineering in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture, Tai'an, Shandong 271018, China)

**Abstract:** ‘Jinyan 4’ cucumber was used as experimental material to study the effect of exogenous S-adenosylmethionine (SAM) on root generation, seedling growth and physiological metabolism. The results showed that the root growth, chlorophyll accumulation, photosynthetic rate were significantly improved in cucumber cutting seedlings treated with  $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  SAM solution for 5 min, and N, P, K contents and cucumber seedlings growth were promoted. Further investigations indicated that SAM treatment up-regulated the expression of polyamines and auxin-related genes as well as polyamine and auxin accumulation in cucumber hypocotyls, which was the possible mechanism of SAM promoting root regeneration and plant growth of cucumber cutting seedlings.

**Keywords:** cucumber; S-adenosylmethionine; cutting; root generation; physiological metabolism

近年来, 由于在蔬菜生产中大量使用农药和化肥, 土壤肥力严重下降, 土壤结构遭到破坏, 土

收稿日期: 2018-03-01; 修回日期: 2018-08-01

基金项目: “十三五”国家重点研发项目(2017YFD0201600); 山东省现代农业产业技术体系项目(SDAIT-05-05); 山东省农业科学院农业科技创新工程项目(CXGC2016B06)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: qhshi@sdau.edu.cn)

传病害日益严重, 严重制约蔬菜产业的可持续发展(李世东 等, 2011)。人们在种植黄瓜等蔬菜时, 普遍采用嫁接的方式解决这一难题, 尤其是近几年瓜类蔬菜的双断根嫁接育苗推广面积日益增大, 人们对断根嫁接的研究也越来越深入。已有研究表明, 断根嫁接具有根系活力强, 嫁接苗健壮整齐, 嫁接效率高等优点, 因此断根嫁接越来越受工厂化育苗者的青睐(彭杏敏 等, 2010; 杨仕伟和罗庆熙, 2012)。研究表明, 与双断根嫁接类似, 黄瓜幼苗断根扦插后直根系发育成须根系, 进一步提高了根系吸收能力, 并促进黄瓜幼苗的生长势(李应超, 2011)。因此, 研究促进黄瓜扦插苗生根及生长的方法具有重要的意义。

在促进扦插生根方面, 人们普遍使用吲哚乙酸、萘乙酸等生长调节剂类物质, 但近年来植物生长调节剂残留导致的土壤资源和水资源污染问题, 以及对人们健康存在的潜在威胁, 使传统生长调节剂的应用存在较大的争议(潘瑞炽, 2002; 牟艳莉 等, 2013; 刘天龙 等, 2016)。因此, 研究开发安全有效的新型调节物质, 对农业的可持续生产非常重要。

S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosylmethionine, SAM)最早是由Cantoni(1952)发现, 在治疗肝病、抑郁症、胃癌等疾病上有显著效果(程兮 等, 2015; 张永斌, 2015)。它带有一个活化的甲基, 是一种重要的细胞代谢物。Fontecave 等(2004)提出 SAM 在生物中的利用程度仅次于 ATP, 参与细胞内许多不同的代谢反应, 例如, 可以通过转氨丙基过程, 在亚精胺合酶和精胺合酶作用下, 合成亚精胺和精胺; 在 ACC 合酶作用下合成 ACC, 进而合成乙烯; 同时也可以在腺苷高半胱氨酸水解酶、 $\gamma$ -谷氨酰半胱氨酸合成酶及谷胱甘肽合成酶作用下合成谷胱甘肽(罗赞星 等, 2006; 李昌澎 等, 2011)。研究表明, SAM 在调控植物对缺铁(Lan et al., 2011)、干旱(Mayne et al., 1996)和盐碱(Gong et al., 2016)的适应性以及在抵抗病原菌(Fujimoto et al., 2011)和衰老进程(Owiti et al., 2011)中发挥重要作用, 但在调控植物根系发育方面未见报道。本研究中以‘津研4号’黄瓜为试验材料, 研究了 SAM 对黄瓜断根扦插苗根系发育、植株生长和生理代谢的影响, 一方面可为黄瓜育苗新途径的研发提供技术支撑, 具有一定的应用价值, 另一方面对丰富 SAM 的生理功能具有一定的理论意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验于 2017 年 3—9 月在山东农业大学作物生物学国家重点实验室植物培养室内进行, 黄瓜品种‘津研4号’为天津市蔬菜研究所提供。挑选籽粒饱满的种子, 用 30℃左右的温水浸种, 6 h 后将种子捞出吸去表面水分, 用湿纱布包住, 放到 28℃培养箱中催芽, 待种子露白后播于盛有育苗基质(草炭:蛭石:珍珠岩 = 3:1:1)的 50 空穴盘中。植物培养室环境设定: 光周期 12 h/12 h, 昼夜温度 28℃/18℃, 白天光强  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 空气湿度 60%。

以自根苗作为对照, 扦插苗分为断根 + H<sub>2</sub>O 和断根 + SAM 两个处理, 断根 + H<sub>2</sub>O 处理为黄瓜子叶展平时, 选取长势一致的幼苗从下胚轴基部切除主根后, 将基部 1.5 cm 浸于去离子水中 5 min 后插于新的盛有相同育苗基质的穴盘中, 扦插深度为 1.5 cm; 断根 + SAM 处理中将断根 + H<sub>2</sub>O 中的去离子水换为  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 SAM, 其他与断根 + H<sub>2</sub>O 完全相同。将处理后的黄瓜幼苗放于原培养室内培养, 培养期间只浇清水, 不再添加肥料。

1.2 测定指标

植株生长：扦插 30 d 后，各处理随机选取 5 株幼苗作为 1 个重复，重复 3 次，用卷尺测量子叶节到生长点的长度为株高；用游标卡尺测量与子叶展开方向平行的子叶节的直径为茎粗；从根茎结合处剪断将地上部和地下部分开，用蒸馏水冲洗干净，吸干表面水分，称取幼苗地上部和地下部鲜质量，105 ℃杀青 15 min，75 ℃烘干，称取幼苗地上部和地下部干质量。

根系生长：分别在扦插后第 15 天和 30 天从茎基部剪下，进行根系扫描分析，所用彩色平台式扫描仪（产品型号：MRS-9600TFU2L）由上海中晶科技有限公司提供。

植株氮、磷、钾含量：氮含量采用凯氏定氮法（温云杰 等，2015）测定；磷含量采用分光光度计法（李合生 等，1999）测定；钾含量采用火焰分光光度计法（雷晶 等，2015）测定。

叶绿素含量：利用丙酮浸泡法（马宗琪 等，2016）测定。

光合速率：于上午 9: 00—11: 00 测定黄瓜第 2 片功能叶的净光合速率 ( $P_n$ )。测定仪器为 LI-6400 便携式光合仪（孙哲 等，2016）。测定环境条件：LED 光源，光强  $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，温度 28 ℃，空气湿度为 60%。

根系活力：采用 TTC 法（邹琦 等，2000）测定。

多胺含量：参照 Duan 等（2008）的方法提取样品多胺，采用高效液相色谱仪进行多胺含量测定，色谱柱为 Novapak C18 柱（250 mm × 4.6 mm，5  $\mu\text{m}$ ），流动相为甲醇和水，检测波长为 230 nm，流速为  $0.8\ \text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ ，柱温 30 ℃，进样量 10  $\mu\text{L}$ 。制作标准曲线所用 Put、Spd 和 Spm 标准品均为 Sigma 公司产品。

生长素含量：分别在幼苗断根扦插后 0、12、24 h 时，取下胚轴基部 1.5 cm 左右切断，液氮速冻后放于 - 80 ℃保存备用。采用酶联免疫法（Wang et al., 2012）测定。

基因表达量：黄瓜下胚轴总 RNA 提取采用 Trizol 法，RNA 浓度采用生物分光光度计（Biophotometer plus）检测。cDNA 第 1 链的合成参照 TaKaRa 公司 AMV 反转录试剂盒说明书，qRT-PCR 采用 ABI 的 Power SYBR Green PCR Master Mix，PCR 所需引物如表 1 所示。

表 1 qRT-PCR 所用引物  
Table 1 Primer sequences for the qRT-PCR

序列号 Accession No.	引物 Primer	序列 (5'-3') Sequence
AB010922	Actin	F: AGAGCCACTATCCGTTTTCG R: AATCTGGGTCGTCCCTTCCG
Csa015017	SAMDC	F: TCGCTGTCTCTTACTGTG R: GTTATTGCTTTGATTCCC
AY274822.2	ADC	F: TCGTCCTGTGGTTGGTAT R: CGAGCCTCATCGGTTAGC
AY646352	SPDS	F: TCATTCCGAAGCACTCCC R: CACCTCTCGCAACACACC
Csa3M396920.1	CsARL1	F: TCATATCTTTGCCCTCCAACAACAG R: TGGAGATCTTGGGGGTGAGAAG

采用 Microsoft Excel 2010 进行数据处理，SPSS 17.0 进行统计分析，采用 LSD 检测法进行差异显著性分析 ( $P < 0.05$ )。

2 结果与分析

2.1 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗生长的影响

扦插培养 30 d 后，与自根苗对照相比，断根 + H<sub>2</sub>O 处理的幼苗地上部鲜质量增加 28.4%，其他无显著性差异；断根 + SAM 处理的幼苗株高增加 28.22%，地上部鲜质量增加 44.51%，地上部干质

量增加了 13.16%，全株干质量增加 11.24%；各处理茎粗变化不显著（表 2）。

表 2 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗植株生长的影响  
Table 2 Effects of SAM on plant growth of cucumber cutting seedlings

处理 Treatment	株高/cm Plant height	茎粗/cm Stem diameter	地上部鲜质量/g FW of shoot	地上部干质量/g DW of shoot	全株干质量/g DW of shoot and root
自根（对照） Own-root（Control）	20.52 ± 2.95 b	4.83 ± 0.27 a	9.48 ± 1.02 c	0.76 ± 0.09 b	0.89 ± 0.08 b
断根 + H <sub>2</sub> O Root cutting + H <sub>2</sub> O	22.14 ± 1.62 b	4.53 ± 0.38 a	12.17 ± 0.16 b	0.75 ± 0.04 b	0.86 ± 0.05 b
断根 + SAM Root cutting + SAM	26.31 ± 2.37 a	4.99 ± 0.49 a	13.70 ± 0.26 a	0.87 ± 0.04 a	0.99 ± 0.06 a

注：不同小写字母表示不同处理间差异显著（ $P < 0.05$ ）。下同。  
Note: Different small letters indicate the significant differences among various treatments at  $P < 0.05$ . The same below.

2.2 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗植株叶片色素和净光合速率的影响

由表 3 可以看出，与对照相比，断根 + H<sub>2</sub>O 和断根 + SAM 处理的叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和净光合速率均显著提高，其中断根 + H<sub>2</sub>O 处理的分别提高了 47.33%、46.30%、36.00% 和 16.08%，断根 + SAM 处理分别提高了 51.91%、48.15%、36.00%和 38.92%。

表 3 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗植株叶片色素和净光合速率的影响  
Table 3 Effects of SAM on chlorophyll contents and photosynthesis of cucumber cutting seedlings

处理 Treatment	叶绿素 a/ (mg · g <sup>-1</sup> FW) Chlorophyll a	叶绿素 b/ (mg · g <sup>-1</sup> FW) Chlorophyll b	类胡萝卜素/ (mg · g <sup>-1</sup> FW) Carotenoids	净光合速率/ (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> ) P <sub>n</sub>
自根（对照） Own-root（Control）	1.31 ± 0.09 b	0.54 ± 0.04 b	0.25 ± 0.02 b	12.00 ± 0.30 c
断根 + H <sub>2</sub> O Root cutting + H <sub>2</sub> O	1.93 ± 0.01 a	0.79 ± 0.02 a	0.34 ± 0.03 a	13.93 ± 0.32 b
断根 + SAM Root cutting + SAM	1.99 ± 0.05 a	0.80 ± 0.03 a	0.34 ± 0.01 a	16.67 ± 0.21 a

2.3 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗植株氮、磷、钾含量的影响

由表 4 得出，与对照相比，断根扦插后的黄瓜幼苗植株氮、磷、钾含量均有不同程度的提高，且断根 + SAM 处理增加幅度更大。与对照相比，断根 + H<sub>2</sub>O 处理和断根 + SAM 处理地上部氮含量分别增加 11.60%和 32.15%，地下部氮含量分别增加 16.63%和 28.77%；地上部磷含量断根 + H<sub>2</sub>O 处理与对照差异不显著，断根 + SAM 相比对照增加 43.48%，地下部磷含量在 3 个处理间无显著差异；断根 + H<sub>2</sub>O 和断根 + SAM 处理地上部钾含量分别比对照增加 35.65%和 52.26%，地下部钾含量分别增加 17.66%和 19.65%。

表 4 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗植株全效氮、磷、钾元素含量的影响  
Table 4 Effects of SAM on N, P, K accumulation in cucumber cutting seedlings

处理 Treatment	N/ (mg · g <sup>-1</sup> DW)		P/ (mg · g <sup>-1</sup> DW)		K/ (mg · g <sup>-1</sup> DW)	
	地上部 Shoot	地下部 Root	地上部 Shoot	地下部 Root	地上部 Shoot	地下部 Root
自根（对照） Own-root（Control）	27.50 ± 0.59 c	24.12 ± 0.47 b	9.59 ± 0.98 b	8.80 ± 0.23 a	22.16 ± 0.79 b	13.08 ± 0.34 b
断根 + H <sub>2</sub> O Root cutting + H <sub>2</sub> O	30.69 ± 0.72 b	28.13 ± 2.42 a	10.46 ± 0.33 b	8.90 ± 0.41 a	30.06 ± 2.59 a	15.39 ± 0.11 a
断根 + SAM Root cutting + SAM	36.34 ± 0.77 a	31.06 ± 1.12 a	13.76 ± 0.53 a	8.97 ± 0.82 a	33.74 ± 1.78 a	15.65 ± 0.20 a

2.4 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗植株根系的影响

由表 5 得出，黄瓜幼苗断根扦插后根系得到快速生长，尤其是在 SAM 处理下根系生长速度和根系活力增幅更为显著。在断根扦插 15 d 时，断根 + H<sub>2</sub>O 和断根 + SAM 处理单株总根长分别为

66.64 和 108.52 cm, 断根 + SAM 处理的单株总根长比断根 + H<sub>2</sub>O 处理增长了 41.88 cm; 而 30 d 时分别为 670.58 cm 和 845.99 cm, 断根 + SAM 处理比断根 + H<sub>2</sub>O 处理增长了 175.41 cm。单株根系表面积与单株总根长类似。断根 + H<sub>2</sub>O 处理和断根 + SAM 处理根系活力在断根扦插 15 d 和 30 d 后均显著高于对照, 分别比对照增加 8.26%、31.15%和 9.35%、14.11%; 30 d 时相比 15 d, 各处理根系活力均呈现下降趋势, 这可能是因为穴盘空间限制了根系生长。在断根扦插后 30 d, 断根 + H<sub>2</sub>O 处理其根系鲜质量与对照无显著差异, 断根 + SAM 处理的根系鲜质量比对照增加了 12.12%; 各处理根系干质量无显著差异。

表 5 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗根系的影响  
Table 5 Effects of SAM on root of cucumber cutting seedlings

处理 Treatment	总根长/cm Total root length		表面积/cm <sup>2</sup> Total root area	
	15 d	30 d	15 d	30 d
自根 (对照) Own-root (Control)	169.65 ± 9.18 a	789.28 ± 37.56 a	48.55 ± 5.81 a	86.48 ± 2.95 a
断根 + H <sub>2</sub> O Root cutting + H <sub>2</sub> O	66.64 ± 3.65 c	670.58 ± 40.66 b	11.06 ± 1.50 c	71.41 ± 1.53 b
断根 + SAM Root cutting + SAM	108.52 ± 7.82 b	845.99 ± 21.27 a	20.72 ± 0.65 b	85.96 ± 3.42 a

处理 Treatment	根系活力/(μg · h <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> FW) Root activity		根鲜质量/g FW of root	根干质量/g DW of root
	15 d	30 d	30 d	30 d
自根 (对照) Own-root (Control)	65.34 ± 1.17 c	59.90 ± 1.76 b	1.32 ± 0.10 b	0.13 ± 0.09 a
断根 + H <sub>2</sub> O Root cutting + H <sub>2</sub> O	70.74 ± 1.40 b	65.50 ± 1.91 ab	1.31 ± 0.03 b	0.11 ± 0.04 a
断根 + SAM Root cutting + SAM	85.69 ± 3.96 a	68.35 ± 4.73 a	1.48 ± 0.10 a	0.12 ± 0.04 a

2.5 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗下胚轴多胺含量及相关基因表达量的影响

精氨酸脱羧酶基因 *ADC*、硫代腺苷甲硫氨酸脱羧酶基因 *SAMDC* 和亚精胺合酶基因 *SPDS* 是编码多胺合成关键酶的基因。由图 1 和图 2 可知, 黄瓜幼苗断根后, 下胚轴 *ADC* 的表达在 24 h 内不同程度下调, 腐胺含量也相应减少, 但两个处理之间差异不显著; *SAMDC* 和 *SPDS* 的表达受 SAM 诱导显著上调, 使亚精胺和精胺含量在处理 12 h 时显著增加。

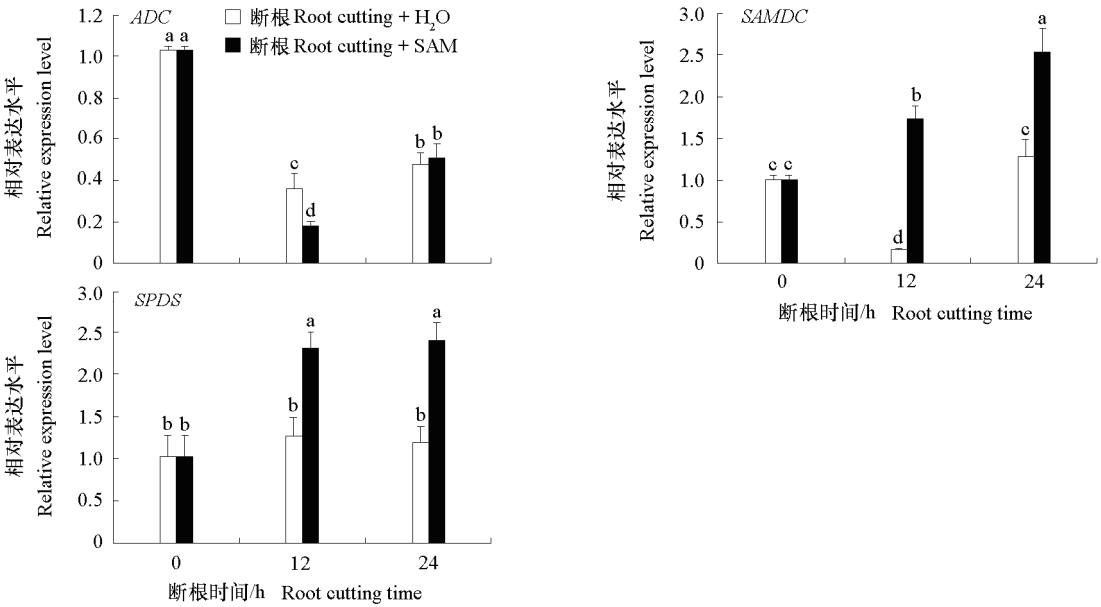


图 1 外源 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗下胚轴 *ADC*、*SAMDC* 和 *SPDS* 表达的影响

Fig. 1 Effects of exogenous SAM on the expression of *ADC*, *SAMDC* and *SPDS* in the hypocotyl of cucumber cutting seedlings

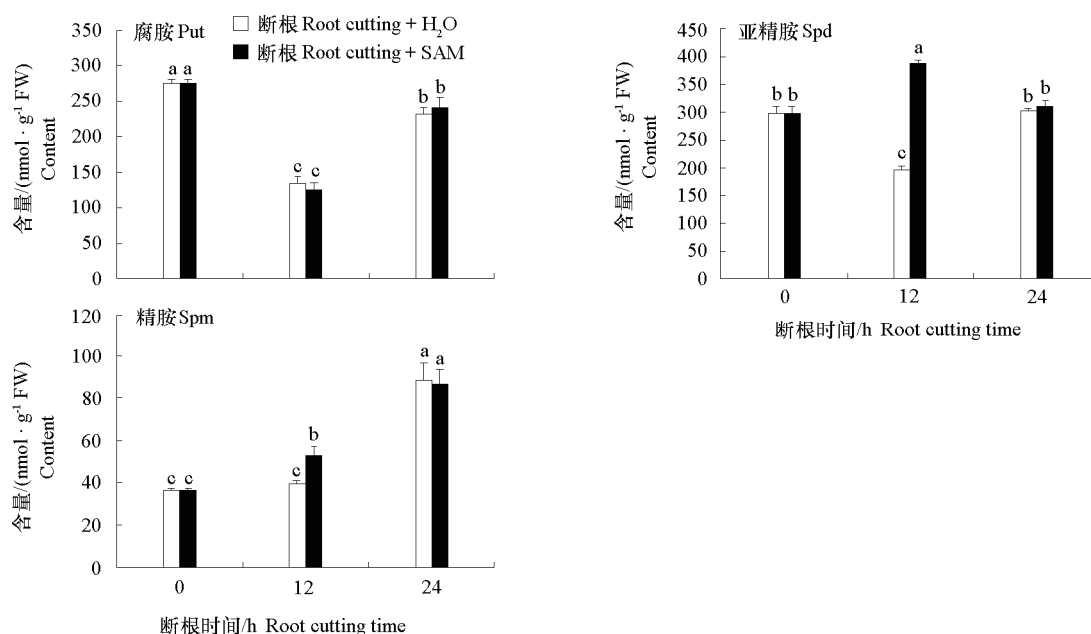


图2 外源 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗下胚轴游离态腐胺、亚精胺和精胺含量的影响  
Fig. 2 Effects of exogenous SAM on free Put, Spd and Spm content in cucumber cutting seedlings hypocotyls

## 2.6 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗下胚轴生长素含量及相关基因表达量的影响

*CsARL1* 为不定根特异表达基因。荧光定量 PCR 分析表明, SAM 处理显著诱导了 *CsARL1* 的表达, 尤其是断根处理后 12 h, SAM 处理下 *CsARL1* 表达量为 H<sub>2</sub>O 处理的 4.82 倍; 进一步测定黄瓜下胚轴基部生长素含量的变化, 在处理 12 h 时 SAM 处理使黄瓜下胚轴生长素积累量增加 31.01% (图 3)。

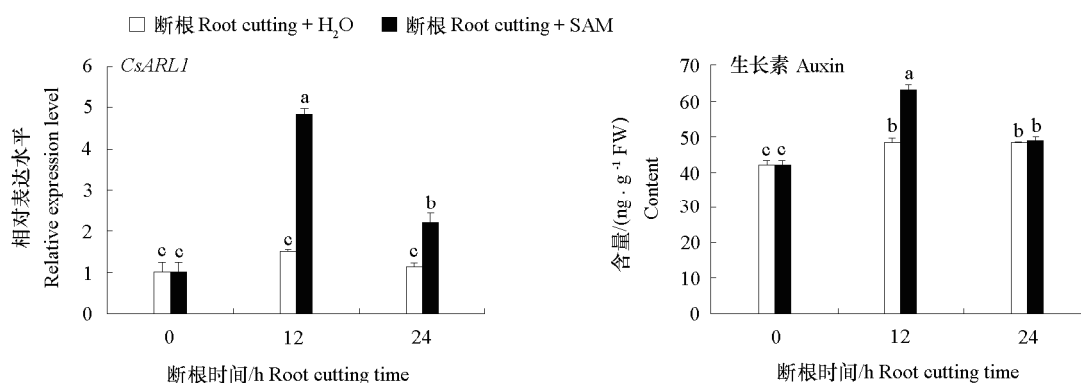


图3 外源 SAM 对黄瓜断根扦插幼苗下胚轴 *CsARL1* 表达水平及生长素含量的影响  
Fig. 3 Effects of exogenous SAM on *CsARL1* expression levels and auxin of cucumber cutting seedlings hypocotyls

## 3 讨论

植物根系主要包括主根、侧根和不定根。不定根是由下胚轴、叶、茎等组织形成, 不定根的形成有助于促进根系的固着能力和吸收能力。诱导不定根的发生, 在园艺作物扦插育苗中起着关键作

用 (Birnbbaum, 2016; 董春娟 等, 2016)。

SAM 是多胺、乙烯和谷胱甘肽等生物合成的前体 (Yang & Hoffman, 1984; 张以顺 等, 2004)。本试验结果表明, SAM 可有效促进黄瓜断根后不定根的生成。相比清水处理, SAM 处理 *ADC* 表达下降, 同时 SAM 处理上调了 *SAMDC* 和 *SPDS* 的表达。*SAMDC* 和 *SPDS* 的上调, 加速了 SAM 脱羧形成脱羧硫代腺苷甲硫氨酸 (dcSAM), 并与黄瓜下胚轴中氨丙基反应, 促进在亚精胺合酶和精胺合酶的作用下将腐胺转化为亚精胺和精胺的过程。有研究表明, 多胺可以促进番茄 (沈惠娟, 1990)、牡丹 (张颖星, 2008)、大豆 (徐港明 等, 2016) 等植物根系的生长发育。徐璐等 (2014) 的研究表明, 多胺可以促进生长素的积累, 而生长素是调控不定根发生最重要的激素, 它可诱导中柱鞘上的某些细胞分化及分裂, 并逐渐形成根原基, 最终形成侧根, 之后不再需要生长素的作用 (Rout, 2006)。本研究结果与其一致, 在不定根发生过程中, 黄瓜下胚轴生长素含量呈先升高后降低的趋势。在断根处理 12 和 24 h 时, SAM 处理使得黄瓜下胚轴生长素含量均比清水处理高, 尤其是 12 h 时的增加幅度最大, 调控生长素含量的 *CsARL1* 表达量可被 SAM 诱导, 可能是生长素增加的重要原因。

根系活力反映植物根系对水分和养分的吸收能力 (宁留芳 等, 2016; 侯梦媛 等, 2017)。SAM 促进了根系的生长及活力的提升, 从而促进黄瓜幼苗对氮、磷、钾的吸收及利用。氮是构成蛋白质的主要成分, 也是植物生长发育最重要的必需元素, 叶片中的氮含量与光合作用密切相关, 氮素含量会明显影响植物的光合速率, 从而影响植株生物量的大小 (Reich et al., 2006); 磷是组成细胞膜的主要元素之一, 在提高植物抗旱能力方面发挥重要作用 (赵海超 等, 2012), 同时磷的含量也与植物光合作用密切相关 (冯磊 等, 2014)。作为植物的另一种必需大量元素, 钾在叶片中可以通过影响 RuBP 羧化酶活性和气孔导度来影响光合速率, 钾元素含量低时, RuBP 羧化酶活性降低, 气孔阻力增加, 从而降低净光合速率 (陆志峰 等, 2016)。本研究中, SAM 有效提高了黄瓜幼苗植株氮、磷、钾的含量, 增加了黄瓜幼苗的叶绿素含量, 叶绿素含量在一定范围内的增加可以有效增强光合作用 (Yang et al., 2014; 顾骏飞 等, 2016)。光合作用的增强促进了光合产物向根部的供应 (邓宏中 等, 2013; 罗凡 等, 2014), 提高了根系活力和生长速率 (张玉姣 等, 2014), 发达的根系又反过来促进植物对养分的吸收, 从而促进了黄瓜幼苗的生长 (赵婧 等, 2012)。

由于在黄瓜幼苗整个培养期内, 未向基质中添加任何营养物质, 断根后的黄瓜幼苗, 尤其是添加 SAM 后, 植株根系生长旺, 根系活力强, 对营养元素吸收显著增加, 提高对养分的利用, 但由于 SAM 对植物生长发育调控的广泛性, 关于其促进不定根发生、幼苗生长以及营养元素吸收利用的机理还需进一步深入研究。

## References

- Birnbbaum K D. 2016. How many ways are there to make a root. *Current Opinion in Plant Biology*, 34: 61 - 67.
- Catoni G L. 1952. The nature of the active methyl donor formed enzymatically from l-methionine and adenosine triphosphate. *Journal of the American Chemical Society*, 74: 2942 - 2943.
- Cheng Xi, Yang Wei-ping, Ma Ding, Liu Xin-yu, Wang Bing-rui, Shen Bai-yong, Peng Cheng-hong, Qiu Wei-hua. 2015. Effect of S-adenosylmethionine on patients with hepatocellular carcinoma resection. *Journal of Surgery Concepts & Practice*, 20 (5): 403 - 407. (in Chinese)
- 程 兮, 杨卫平, 马 丁, 刘心玉, 汪炳瑞, 沈柏用, 彭承宏, 邱伟华. 2015. S-腺苷甲硫氨酸对肝细胞癌手术病人的疗效. *外科理论与实践*, 20 (5): 403 - 407.
- Deng Hong-zhong, Li Xin, Xu Ke-zhang, Li Da-yong, Sun Miao-miao, Zhang Zhi-an. 2013. The change of soluble sugar content in root bleeding sap and the correlation with leaf photosynthesis in soybean cultivars released in different years. *Journal of South China Agricultural University*, 34 (2): 197 - 202. (in Chinese)
- 邓宏中, 李 鑫, 徐克章, 李大勇, 孙苗苗, 张治安. 2013. 不同年代大豆品种根系伤流液中可溶性糖含量的变化及与叶片光合的关系.

- 华南农业大学学报, 34 (2): 197 - 202.
- Dong Chun-juan, Cao Ning, Wang Ling-ling, Zhang Huan-xin, Wang Hong-fei, Tai Lian-li, Shang Qing-mao. 2016. Regulatory roles of cotyledon-generated auxin in adventitious root formation on the hypocotyls of cucumber seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (10): 1929 - 1940. (in Chinese)
- 董春娟, 曹 宁, 王玲玲, 张焕欣, 王红飞, 台连丽, 尚庆茂. 2016. 黄瓜子叶源生长素对下胚轴不定根发生的调控作用. *园艺学报*, 43 (10): 1929 - 1940.
- Duan J J, Guo S R, Li J S, Kang Y Y. 2008. Exogenous spermidine affects polyamine metabolism in salinity-stressed *Cucumis sativus* roots and enhances short-term salinity tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 165 (15): 1620.
- Feng Lei, Liu Shi-qi, Cheng Bo, Wang Yue, Liu Qing, Ma Gui-qin, Li He. 2014. Effects of different phosphorus levels on yield, photosynthetic characteristics and quality of garlic under hydroponic culture. *Soil and Fertilizer Sciences*, (3): 38 - 43. (in Chinese)
- 冯 磊, 刘世琦, 成 波, 王 越, 刘 庆, 马桂芹, 李 贺. 2014. 不同水培磷素水平对大蒜产量、光合特性和品质的影响. *中国土壤与肥料*, (3): 38 - 43.
- Fontecave M, Atta M, Mulliez E. 2004. S-adenosylmethionine nothing goes to waste. *Trends in Biochemical Sciences*, 29: 1 - 4.
- Fujimoto T, Tomitaka Y, Abe H, Tsuda S, Futai K, Mizukubo T. 2011. Expression profile of jasmonic acid-induced genes and the induced resistance against the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in tomato plants (*Solanum lycopersicum*) after foliar treatment with methyl jasmonate. *Journal of Plant Physiology*, 168 (10): 1084 - 1097.
- Gong B, Wang X, Wei M, Yang F, Li Y, Shi Q. 2016. Overexpression of S-adenosyl-L-methionine synthetase 1 enhances tomato callus tolerance to alkali stress through polyamine and hydrogen peroxide cross-linked networks. *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 124 (2): 377 - 391.
- Gu Jun-fei, Zhou Zhen-xiang, Li Zhi-kang, Dai Qi-xing, Kong Xiang-sheng, Wang Zhi-qin, Yang Jian-chang. 2016. Effects of the mutant with low chlorophyll content on photosynthesis and yield in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 42 (4): 551 - 560. (in Chinese)
- 顾骏飞, 周振翔, 李志康, 戴琪星, 孔祥胜, 王志琴, 杨建昌. 2016. 水稻低叶绿素含量突变对光合作用及产量的影响. *作物学报*, 42 (4): 551 - 560.
- Hou Meng-yuan, Yang Zai-qiang, Zhang Man-yi. 2017. Effect of water stress on leaf senescence and root activity in fruiting period of greenhouse tomato. *Northern Horticulture*, (1): 52 - 57. (in Chinese)
- 侯梦媛, 杨再强, 张曼义. 2017. 水分胁迫对设施番茄结果期叶片衰老特性和根系活力的影响. *北方园艺*, (1): 52 - 57.
- Lan P, Li W, Wen T N, Shi J Y, Wu Y C, Lin W, Schmidt W. 2011. iTRAQ protein profile of *Arabidopsis* roots reveals new aspects critical for iron homeostasis. *Plant Physiology*, 155 (2): 821 - 834.
- Lei Jing, Hao Yan-shu, Wang Dian, Wu Xiu-wen, Jiang Cun-cang. 2015. Substitution effect of sodium and potassium on potassium use efficiency of different cotton genotypes. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 21 (4): 962 - 968. (in Chinese)
- 雷 晶, 郝艳淑, 王 典, 吴秀文, 姜存仓. 2015. 钠钾替代对不同基因型棉花钾利用效率的影响. *植物营养与肥料学报*, 21 (4): 962 - 968.
- Li Chang-peng, Zhou Lin-lin, Chen Liang, Huang Lin-zhou, Chen Xiao-jie, Wang Yu-shen, Hu Yin-gang. 2011. Expression of genes related to the S-adenosyl-L-methionine metabolic pathways during water stress in wheat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31 (6): 1120 - 1126. (in Chinese)
- 李昌澎, 周琳琳, 陈 亮, 黄林周, 陈晓杰, 王宇珅, 胡银岗. 2011. S - 腺苷甲硫氨酸代谢途径相关基因在小麦水分胁迫中的表达. *西北植物学报*, 31 (6): 1120 - 1126.
- Li He-sheng, Sun Qun, Zhao Shi-jie. 1999. The experiment principle and technique on plant physiology and biochemistry. Beijing: Higher Education Press. (in Chinese)
- 李合生, 孙 群, 赵世杰. 1999. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社.
- Li Shi-dong, Miao Zuo-qing, Gao Wei-dong. 2011. Challenges opportunities and obligations in management of soilborne plant diseases in China. *Chinese Journal of Biological Control*, 27 (4): 433 - 440. (in Chinese)
- 李世东, 缪作清, 高卫东. 2011. 我国农林园艺作物土传病害发生和防治现状及对策分析. *中国生物防治学报*, 27 (4): 433 - 440.
- Li Ying-chao. 2011. A cultivation method for cultivating strong root of cucumber seedlings: China, CN102138405A. 2011 - 08 - 03. (in Chinese)
- 李应超. 2011. 一种培育黄瓜实生苗强大根系的栽培方法: 中国, CN102138405A. 2011 - 08 - 03.
- Liu Tian-long, Yu Yi, Li Wen-hua, Sun Jun. 2016. Safety of anti season vegetables and technical measures for production. *Agriculture and*



- Technology, 36 (10): 42. (in Chinese)
- 刘天龙, 余 意, 李文华, 孙 君. 2016. 反季节蔬菜的安全性及生产技术措施. 农业与技术, 36 (10): 42.
- Luo Fan, Zhang Ting, Gong Xue-jiao, Du Xiao, Ma Wei-wei. 2014. Effects of different fertilization ways on the contents of N, P, K in new shoots and photo-biological characters of tea tree. Chinese Journal of Applied Ecology, 25 (12): 3499 - 3506. (in Chinese)
- 罗 凡, 张 厅, 龚雪蛟, 杜 晓, 马伟伟. 2014. 不同施肥方式对茶树新梢氮磷钾含量及光合生理的影响. 应用生态学报, 25 (12): 3499 - 3506.
- Luo Yun-xing, Zhao Fu-kun, Luo Gui-min, Yuan Zhong-yi. 2006. Research and development of S-adenosyl-L-methionine. Industrial Microbiology, (1): 54 - 59. (in Chinese)
- 罗赞星, 赵辅昆, 罗贵民, 袁中一. 2006. S-腺苷甲硫氨酸的细胞生物化学功能及其开发应用研究. 工业微生物, (1): 54 - 59.
- Lu Zhi-feng, Ren Tao, Lu Jian-wei, Li Xiao-kun, Cong Ri-huan, Pan Yong-hui, Li Kai-xu. 2016. Main factors and mechanism leading to the decrease of photosynthetic efficiency of oilseed rape exposure to potassium deficiency. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 22 (1): 122 - 131. (in Chinese)
- 陆志峰, 任 涛, 鲁剑巍, 李小坤, 丛日环, 潘勇辉, 李凯旭. 2016. 缺钾油菜叶片光合速率下降的主导因子及其机理. 植物营养与肥料学报, 22 (1): 122 - 131.
- Ma Zong-qi, Cui Jing, Wang Xiu, Diao Run-jie, Fu Yan-chun, Yang Wen, Wang Xiu-shun, Qiu Nian-wei. 2016. Comparative study on three methods of chlorophyll content determination of tree leaves. Forestry Science & Technology, 41 (5): 42 - 45. (in Chinese)
- 马宗琪, 崔 静, 王 秀, 刁润洁, 傅雁春, 杨 文, 王修顺, 邱念伟. 2016. 树木叶片叶绿素含量三种测定方法的比较. 林业科技, 41 (5): 42 - 45.
- Mayne M B, Coleman J R, Blumwald E. 1996. Differential expression during drought conditioning of a root-specific S-adenosylmethionine synthetase from jack pine (*Pinus banksiana* Lamb) seedlings. Plant Cell & Environment, 19 (8): 958 - 966.
- Mou Yan-li, Guo De-hua, Ding Zhuo-ping, Yin Xiong-hai. 2013. Determination of 11 kinds of plant growth regulator residues in fruits and melons by high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry. Chinese Journal of Analytical chemistry, 41 (11): 1640 - 1646. (in Chinese)
- 牟艳莉, 郭德华, 丁卓平, 伊雄海. 2013. 高效液相色谱-串联质谱法测定瓜果中 11 种植物生长调节剂的残留量. 分析化学, 41 (11): 1640 - 1646.
- Ning Liu-fang, Yang Hong-qiang, Cao Hui, Zhou Chun-ran, Zhang Wei-wei, Meng Fan-yao. 2016. Effect of fermented crumbs of branches on the root characteristic and leaf photosynthesis and transportation of young apple trees. Acta Horticulturae Sinica, 43 (10): 1989 - 1994. (in Chinese)
- 宁留芳, 杨洪强, 曹 辉, 周春然, 张玮玮, 孟凡尧. 2016. 发酵果树枝屑对苹果幼树根系特征及叶片光合蒸腾的影响. 园艺学报, 43 (10): 1989 - 1994.
- Owiti J, Grossmann J, Gehrig P, Dessimoz C, Laloi C, Hansen M B, Gruijssem W, Vanderschuren H. 2011. iTRAQ-based analysis of changes in the cassava root proteome reveals pathways associated with post-harvest physiological deterioration. Plant Journal, 67: 145 - 156.
- Pan Rui-chi. 2002. Pay great attention to the problem of residual plant growth regulators. Bulletin of Biology, (4): 4 - 7. (in Chinese)
- 潘瑞炽. 2002. 重视植物生长调节剂的残毒问题. 生物学通报, (4): 4 - 7.
- Peng Xing-min, Chen Zhi-qun, Shi Fang-hua, Wu Xiao-lei, Wang Yong-quan, Gao Li-hong. 2010. Effects of different grafting methods on growth and fruit quality of cucumber in solar greenhouse. Northern Horticulture, (15): 122 - 124. (in Chinese)
- 彭杏敏, 陈之群, 石芳华, 吴小磊, 王永泉, 高丽红. 2010. 不同嫁接方式对日光温室黄瓜生长及品质的影响. 北方园艺, (15): 122 - 124.
- Reich P B, Tjoelker M G, Machado J L, Oleksyn J. 2006. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. Nature, 439: 457 - 461.
- Rout G R. 2006. Effect of auxins on adventitious root development from single node cuttings of *Camellia sinensis* (L.) Kuntze and associated biochemical changes. Plant Growth Regulation, 48: 111 - 117.
- Shen Hui-juan. 1990. Effect of polyamine inhibitors on root elongation of tomato seedlings and seed germination of millets. Plant Physiology Communications, (1): 20 - 23. (in Chinese)
- 沈惠娟. 1990. 多胺生物合成抑制剂对番茄幼苗根伸长和小米种子发芽的影响. 植物生理学通讯, (1): 20 - 23.
- Sun Zhe, Shi Chun-yu, Liu Gui-ling, Gao Jun-jie, Liu hong-juan, Zheng Jian-li, Zhang Peng. 2016. Effect difference of potassium fertilizer on leaf photosynthetic characteristics and storage root yield of sweet potato under drought stress and normal water condition. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 22 (4): 1071 - 1078. (in Chinese)

- 孙 哲, 史春余, 刘桂玲, 高俊杰, 柳洪鹏, 郑建利, 张 鹏. 2016. 干旱胁迫与正常供水钾肥影响甘薯光合特性及块根产量的差异. 植物营养与肥料学报, 22 (4): 1071 - 1078.
- Wang Y, Li B, Du M, Eneji A E, Wang B, Duan L, Li Z, Tian X. 2012. Mechanism of phytohormone involvement in feedback regulation of cotton leaf senescence induced by potassium deficiency. Journal of Experimental Botany, 63 (16): 5887 - 5901.
- Wen Yun-jie, Li Gui-hua, Huang Jin-li, Liu Yun-xia, Gao Xiang, Wang Hong. 2015. Determination nitrogen in the Kjeldahl digests of plant samples by continuous flow analyzer in comparison with auto-mated distillation-titration in strumet. Soil and Fertilizer Sciences, (6): 146 - 151. (in Chinese)
- 温云杰, 李桂花, 黄金莉, 刘云霞, 高 翔, 汪 洪. 2015. 连续流动分析仪与自动凯氏定氮仪测定小麦秸秆全氮含量之比较. 中国土壤与肥料, (6): 146 - 151.
- Xu Gang-ming, Fu Xing, Feng Hua, Su Guo-xing. 2016. Changes of diamine oxidase gene expression and enzyme activity during regeneration of soybean hypocotyl adventitious roots promoted by exogenous polyamines. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 32 (6): 1237 - 1243. (in Chinese)
- 徐港明, 符 杏, 丰 华, 苏国兴. 2016. 多胺对大豆下胚轴不定根中二胺氧化酶基因表达和酶活性的影响. 江苏农业学报, 32 (6): 1237 - 1243.
- Xu Lu, Xing Shu-tang, Sun Xian-zhi, Guo Jun-e, Xu Dong-hua. 2014. Effects of polyamines on hormones contents and the relationship with the flower bud differentiation in chrysanthemum. Plant Physiology Journal, 50 (8): 1195 - 1202. (in Chinese)
- 徐 璐, 邢树堂, 孙宪芝, 郭俊娥, 徐东花. 2014. 多胺对菊花激素含量与花芽分化的影响. 植物生理学报, 50 (8): 1195 - 1202.
- Yang H, Li J, Yang J, Wang H, Zou J, He J. 2014. Effects of nitrogen application rate and leaf age on the distribution pattern of leaf SPAD readings in the rice canopy. PLoS ONE, 9 (2): e88421.
- Yang S F, Hoffman N E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. Annual Review of Plant Physiology, 35: 155 - 189.
- Yang Shi-wei, Luo Qing-xi. 2012. Research progress of root-cut-grafting technology in cucurbitaceous vegetable crops. Journal of Changjiang Vegetables, (10): 1 - 3. (in Chinese)
- 杨仕伟, 罗庆熙. 2012. 瓜类蔬菜断根嫁接研究进展. 长江蔬菜, (10): 1 - 3.
- Zhang Ying-xing. 2008. Study on the micropropagation of tree peony and the effect of polyamines on *in vitro* rooting [M. D. Dissertation]. Beijing: Beijing Forestry University. (in Chinese)
- 张颖星. 2008. 牡丹离体快繁及多胺对组培苗生根影响的研究 [硕士论文]. 北京: 北京林业大学.
- Zhang Yong-bin, Da Ming-xu, Yao Ji-bin, Duan Yao-xing. 2015. S-adenosylmethionine inhibits expression of vascular endothelial growth factor-C and cellular proliferation in gastric cancer. Journal of Sichuan University (Medical Science Edition), 46 (3): 384 - 388. (in Chinese)
- 张永斌, 达明绪, 姚继彬, 段耀星. 2015. S-腺苷蛋氨酸对 VEGF-C 表达及胃癌生长的影响. 四川大学学报 (医学版), 46 (3): 384 - 388.
- Zhang Yu-jiao, Xu Ke-zhang, Chen Zhan-yu, Li Da-yong, Zhao Xin-yu, Zhang Zhi-an. 2014. Changes of nitrogen compounds in root bleeding sap of soybean cultivars released in different years. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 36 (4): 469 - 475. (in Chinese)
- 张玉姣, 徐克章, 陈展宇, 李大勇, 赵新宇, 张治安. 2014. 不同年代大豆品种根系伤流液含氮化合物的变化. 中国油料作物学报, 36 (4): 469 - 475.
- Zhao Hai-chao, Gong Xue-chen, Kang Yan-hong, Tian Zai-min, Qiao Hai-ming, Guo Hong-wei. 2012. Effects of different phosphorus amounts on drought-resistance of potato in seedling stage. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 40 (6): 3314 - 3316, 3338. (in Chinese)
- 赵海超, 龚学臣, 抗艳红, 田再民, 乔海明, 郭洪伟. 2012. 不同施磷量对马铃薯苗期抗旱性的影响. 安徽农业科学, 40 (6): 3314 - 3316, 3338.
- Zhao Jing, Zhang Wei, Qiu Qiang, Zhang Ming-hao, Zhang Ji-xuan, Yan Xiao-yan. 2012. Changes of photosynthetic characters and canopy agronomic traits among different maturity groups in soybean genetic improvement. Soybean Science, 31 (4): 568 - 574. (in Chinese)
- 赵 婧, 张 伟, 邱 强, 张鸣浩, 张吉选, 闫晓艳. 2012. 不同成熟大豆品种遗传改良过程中光合特性和冠层农艺性状的变化. 大豆科学, 31 (4): 568 - 574.
- Zhang Yi-shun, Xiang Xu, Fu Jia-rui, Huang Shang-zhi. 2004. Full-length amplifying and sequencing of S-adenosylmethionine synthetase gene in litchi aborted-embryo of 'Guiwei'. Acta Horticulturae Sinica, 31 (2): 160 - 164. (in Chinese)
- 张以顺, 向 旭, 傅家瑞, 黄上志. 2004. 荔枝败育胚 S-腺苷甲硫氨酸合成酶基因的全长扩增和序列分析. 园艺学报, 31 (2): 160 - 164.
- Zou Qi. 2000. Experimental guidance on plant physiology and Biochemistry. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 邹 琦. 2000. 植物生理生化实验指导. 北京: 中国农业出版社.