

镁对红肉火龙果生长及景天酸代谢相关酶活性的影响

胡静雯^{1,2,3,4}, 胡文斌^{2,3,4}, 陈 晖¹, 张惠明¹, 曾祥阳^{1,2,3,4}, 杨福孙^{1*}, 李洪立^{2,3,4*}

1. 海南大学热带农林学院, 海南海口 570228; 2. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海南海口 571101;
3. 农业农村部华南作物基因资源与种质创制重点实验室, 海南海口 571101; 4. 海南省热带作物资源遗传改良与创新
重点实验室, 海南海口 571101

摘 要: 火龙果是海南省的特色热带水果, 主要种植于海南省红壤中, 其交换性镁常年流失, 导致一些果园出现镁缺乏现象, 影响火龙果生长及产量。镁参与了光合作用及其他代谢过程, 为此本研究以国内主要火龙果品种大红为试验材料, 采用水培试验, 设置 0、0.5、2.0、4.0 mmol/L 4 个镁浓度梯度, 测定镁对火龙果表观形态、生物量以及景天酸代谢相关酶活性变化。结果表明: (1) 不同镁浓度处理对火龙果嫩茎长度、宽度、厚度、茎粗和鲜质量产生很大影响, 缺镁或镁过量时嫩茎长度、宽度、厚度、茎粗和鲜重均显著小于 2.0 mmol/L 镁处理, 其中缺镁会使火龙果长度、宽度、厚度、茎粗和鲜质量明显下降, 以 2.0 mmol/L 镁浓度条件最适合植株生长; (2) 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 PEPC 活性随着镁浓度增加呈先增后降趋势, 4.0 mmol/L 镁浓度处理 PEPC 活性低于 2.0 mmol/L 处理, 但活性高于 0.5、0 mmol/L 处理。在第 84 天, 2.0 mmol/L 镁浓度下, 嫩茎和老茎 PEPC 活性较其他处理最高分别为 90.44 ± 1.40 、 92.77 ± 0.67 nmol/(min·g), 其初步固定 CO₂ 的能力远高于其他处理; 苹果酸脱氢酶 NAD-MDH 活性在嫩茎中随镁浓度增加而呈下降趋势, 随着处理时间的延长, 镁浓度对 NAD-MDH 的影响逐渐显现, 首先在嫩茎中观察到, 然后逐渐影响老茎。在第 84 天, 缺镁处理嫩茎和老茎活性最大分别为 (12631.82 ± 286.04) nmol/(min·g)、 (10500.16 ± 108.34) nmol/(min·g); 在 2.0 mmol/L 镁浓度处理下火龙果嫩茎和老茎的苹果酸酶 NAD-ME 活性均维持较高水平, 总体平均达到 28.41~65.87 nmol/(min·g)。(3) 缺镁对嫩茎 PEPC 和 NAD-MDH 活性影响有显著差异, 缺镁降低了 PEPC 活性, 导致草酰乙酸含量减少, 限制了 CO₂ 转化为苹果酸的过程。夜间苹果酸积累减少, 白天光合作用的原料不足, 从而降低了有机物的积累能力。因此, 国内红肉火龙果培养中最佳镁浓度为 2.0 mmol/L, 当前火龙果种植区土壤中镁浓度低于此值, 因此建议在火龙果种植时合理增施镁肥。

关键词: 镁; 火龙果; 苹果酸酶; 苹果酸脱氢酶; 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶

中图分类号: S31 **文献标志码:** A

The Influence of Magnesium on the Growth of Red Pitaya and the Activity of Enzymes Related to Citric Acid Metabolism

HU Jingwen^{1,2,3,4}, HU Wenbin^{2,3,4}, CHEN Hui¹, ZHANG Huiming¹, ZENG Xiangyang^{1,2,3,4}, YANG Fusun^{1*}, LI Hongli^{2,3,4*}

1. School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China; 2. Tropical Crop Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China; 3. Key Laboratory of Crop Gene Resources and Germplasm Enhancement in Southern China, Ministry of Agriculture and Affairs, Haikou, Hainan 571101, China; 4. Key Laboratory of Tropical Crops Germplasm Resources Genetic Improvement and Innovation of Hainan Province, Haikou, Hainan 571101, China

Abstract: Pitaya fruit is a characteristic tropical fruit of Hainan province, mainly cultivated in the red soil of Hainan

收稿日期 2024-07-15; **修回日期** 2024-07-26

基金项目 2024 年海南省育种联合攻关项目“国家火龙果育种联合攻关”; 海南省重大科技计划项目“热带果树种质资源精准评价与创新利用”(No. ZDKJ2021014); 国家科技资源共享服务平台项目“国家热带植物种质资源库”。

作者简介 胡静雯(1997—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 作物栽培。*通信作者(Corresponding author): 杨福孙(YANG Fusun), E-mail: fsyang1590@163.com; 李洪立(LI Hongli), E-mail: lihongli29@163.com。

province. The exchangeable magnesium is lost throughout the year, leading to magnesium deficiency in some orchards, which affects the growth and yield of pitaya fruit. Magnesium is involved in photosynthesis and other metabolic processes. Therefore, this study took the main domestic variety of pitaya Dahong as the experimental material, using hydroponic experiments, set four magnesium concentration gradients of 0, 0.5, 2.0, 4.0 mmol/L, to determine the changes in the apparent morphology, biomass, and the activity of enzymes related to crassulacean acid metabolism in pitaya fruit. The results showed: (1) Different magnesium concentration treatments had a significant impact on the length, width, thickness, stem thickness, and fresh weight of the tender stems of pitaya fruit. When magnesium is deficient or excessive, the length, width, thickness, stem thickness, and fresh weight of the tender stems are also significantly less than those treated with 2.0 mmol/L. Magnesium deficiency can significantly reduce the length, width, thickness, stem thickness, and fresh weight of pitaya fruit. The condition of 2.0 mmol/L magnesium concentration is most suitable for plant growth; (2) The activity of PEPC first increased and then decreased with the increase of magnesium concentration. The activity of PEPC at 4 mmol/L magnesium concentration was lower than at 2.0 mmol/L but higher than at 0.5 mmol/L and 0 mmol/L treatments. after 84 days, under the condition of 2.0 mmol/L magnesium concentration, the PEPC activity in tender and old stems was the highest among other treatments, at 90.44 ± 1.40 and 92.77 ± 0.67 nmol/(min·g), respectively, and its initial CO₂ fixation ability was much higher than other treatments; The activity of NAD-MDH in tender stems decreased with the increase of magnesium concentration. With the extension of treatment time, the impact of magnesium concentration on NAD-MDH gradually appeared, first observed in tender stems and then gradually affected the old stems. The maximum activity of tender and old stems treated with magnesium deficiency after 84 days was (12631.82 ± 286.04) nmol/(min·g), and (10500.16 ± 108.34) nmol/(min·g), respectively; Under the treatment of 2.0 mmol/L magnesium concentration, the activity of NAD-ME in both tender and old stems of pitaya fruit was maintained at a high level, with an overall average of 28.41~65.87 nmol/min/g. (3) Magnesium deficiency had a significant effect on the enzyme activities of PEPC and NAD-MDH in tender stems. Magnesium deficiency reduced the activity of PEPC, leading to a decrease in oxaloacetic acid content, limiting the process of CO₂ conversion to malate. The accumulation of malate at night is reduced, and the raw materials for photosynthesis are insufficient during the day, thereby reducing the accumulation capacity of organic matter. Conclusion: The optimal magnesium concentration for the cultivation of domestic red-fleshed pitaya is 2.0 mmol/L. The magnesium concentration in the soil of the current pitaya planting area is lower than this value, so it is recommended to reasonably increase the application of magnesium fertilizer during the planting of pitaya.

Keywords: magnesium; pitaya; malic enzyme; malate dehydrogenase; phosphoenolpyruvate carboxylase

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.12.013

作物生长需 17 种必需元素^[1], 保证所有必需元素的平衡供应才能实现作物高产高质目标。长期以来, 在国内外生产中, 大量施用氮磷钾化肥而忽视其他养分投入的现象普遍存在。连续大量、甚至过量施用氮磷钾化肥导致养分投入不平衡, 不但影响作物产量和品质、降低肥料利用率, 还会增加生产成本、浪费资源, 并带来一系列环境问题。然而, 镁作为植物生长所必需的中量元素, 在维持作物正常生长发育方面发挥着不可替代的作用^[2-3]。然而在过去几十年生产中一直忽视了镁营养投入^[4-6]。镁在国内外现代农业生产中不受重视已普遍存在^[7], 导致实际生产中, 作物缺镁现象极为普遍且严重影响作物的产量与品质。

当前我国 21% 土壤有效镁含量严重缺乏, 尤其是福建、云南、海南、广西四省(区)低于 60 mg/kg^[8], 每年需要补充 984 万 t MgO^[9]。海南省为水力侵蚀较严重的南方红壤区, 部分果园水

土流失严重, 加速了土壤中交换性镁的流失, 使镁含量逐年降低^[10-11]。据调查, 火龙果软枝大红园区对交换镁含量需求较大, 而土壤中可利用 Mg²⁺较少, 植株生长受到抑制, 衰老加速, 造成生产力和质量下降^[12]。火龙果作为海南省的特色热带水果, 种植面积逐年扩大^[13]。因此, 关注镁对火龙果生长的影响, 对于保障火龙果的产量和品质具有重要意义。

火龙果 (pitaya) 属于仙人掌科 (Cactaceae) 多年生攀缘植物, 是典型的景天酸代谢途径 (CAM) 植物^[14-15]。在 CAM 中, 夜间 CO₂ 由磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 (PEPC) 催化完成, 固定碳以苹果酸的形式短暂储存在液泡中, 在光照期间脱羧^[16]。CAM 植物的储备碳水化合物和可滴定酸度每天都会出现巨大的波动。PEPC 反应生成草酰乙酸 (OAA), 在苹果酸脱氢酶 (NAD-MDH) 的催化下将其还原为苹果酸。然后苹果酸被输送

到液泡中。白天, 苹果酸从液泡中流出, 为脱羧反应提供底物, 产生 CO_2 被送入还原性磷酸戊糖途径。在苹果酸酶型 CAM 植物中, 苹果酸在脱羧期间被 NAD 依赖性苹果酸酶(NAD-ME)脱羧, 生成丙酮酸和 CO_2 。因此, PEPC、NAD-MDH、NAD-ME 是火龙果光合作用关键酶。这些酶在火龙果植物的碳代谢中发挥关键作用^[17], 并提高光合作用效率 and 水分利用效率^[18]。镁是构成叶绿素的中心组成部分, 对维持叶绿体结构和功能发挥着不可替代的作用^[19], 对植物的光合作用、呼吸作用、糖酵解以及三羧酸循环等关键生理过程至关重要^[20]。植物细胞中镁的浓度在叶绿体中最高^[21], 而叶绿体是发生光合作用的细胞器。据报道, 在镁供应不足的情况下, CO_2 同化率降低^[22-24]。

科学家对烟草、巴西蕉、马铃薯等多数 C_3 和 C_4 作物因镁的缺失或不足造成的作物形态特征、生理生化变化等进行了深入研究^[25-28]。而对火龙果这种景天酸代谢途径作物研究不够深入, 因此本研究通过水培试验, 采用不同镁浓度处理, 测定火龙果植株的生长形态、生物量以及景天酸代谢相关酶活性等指标变化规律, 以揭示镁对火龙果光合作用关键酶(PEPC、NAD-MDH、NAD-ME)活性的影响。分析出镁元素在火龙果生长发育中的作用机制, 为合理施用镁肥, 提高作物产量和品质, 推动农业绿色可持续发展提供实践支持。

1 材料与方法

1.1 材料

于 2023 年 10 月在海南省儋州市中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所火龙果展示基地(110°73'37.32"E, 19°54'37.21"N)进行试验, 供试火龙果品种为大红, 选取 184 株长势一致的火龙果幼苗, 杀菌风干后移植于 Hoagland 营养液中进行前期培养, 待植株生长状况稳定 75 d 后进行镁浓度梯度试验。

试验采用营养液水培方式, 营养液为 Hoagland 溶液^[22], 营养液中的镁为 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 镁浓度设为 0、0.5、2.0、4.0 mmol/L 4 个处理, 并通过添加 Na_2SO_4 保持各个处理之间的 SO_4^{2-} 浓度平衡, 进行单因素随机区组试验, 4 个处理, 2 次重复, 共 8 个区。营养液每 30 d 更新 1 次, 电导度(EC)控制在 2.1 ms/cm, 并 24 h 不间断充气供氧。

1.2 方法

1.2.1 植株表型观察及生物量测定 在处理 14、28、48、84 d 取样。再分别用不同供镁浓度处理, 拍照记录植株表型, 采用卷尺、直尺测定嫩茎长度、宽度、茎粗。植株生物量测定: 收获时沿茎基部剪下地上部, 105 °C 杀青 30 min 后 60 °C 烘干至恒重, 用万分之一天平准确称取地上部干质量。

1.2.2 光合色素含量测定 不同时间取样, 测定老茎和嫩茎的叶绿素, 叶绿素含量测定参照 95% 无水乙醇浸提法^[29]进行, 暗处放置 12~24 h, 叶片全部变白后测定叶绿素含量。

1.2.3 景天酸代谢相关酶活性测定 不同时间取样, 切块液氮速冻。将老茎和嫩茎打磨成粉, 保存于 50 mL 离心管中, 置于 -80 °C 超低温冰箱保持备用。按照酶试剂盒说明书测定植株的苹果酸酶(NAD-ME)、苹果酸脱氢酶(NAD-MDH)和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)活性, 重复 3 次, 测定均使用苏州科铭生物技术有限公司试剂盒。

1.3 数据处理

采用 Excel 2021 软件进行数据整理, 不同镁浓度水平处理间植株形态、地上部生物量和酶活性均使用 SPSS 27.0 软件进行分析, 并利用 Origin 9.0 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 不同镁处理对火龙果生长和生物量的影响

通过持续监测火龙果表型, 发现 84 d 缺镁处理比前几次采样症状较为明显, 其大小、分枝、长势、生物量有较大的差异。同一采样时间、不同镁浓度处理后火龙果嫩茎长度、宽度、厚度、茎粗和鲜重均呈先升高后降低的趋势, 且在 2.0 mmol/L 处理下最大(表 1), 较其余处理增幅分别为 19.38%~52.02%、14.69%~42.50%、47.01%~185.08%、8.78%~15.03%和 5.41%~42.97%, 其嫩茎的厚度与其他处理达显著水平。缺镁和高浓度镁均显著抑制火龙果嫩茎的生长, 但缺镁对火龙果嫩茎的生长抑制程度明显强于高浓度镁。

火龙果嫩茎和老茎的生物量随镁浓度的增加均呈先升高后降低的变化趋势(表 2), 在 0 mmol/L 和 4.0 mmol/L 处理下火龙果生物量显著降低, 以 2.0 mmol/L 处理嫩茎的生物量最高, 与其他处理差异达显著水平, 较 0 mmol/L 处理增加

41.25%，较 4.0 mmol/L 处理增加 35.72%；老茎在 2.0 mmol/L 处理下生物量最高，较 4.0 mmol/L 处理增加 25.02%，同时 4.0 mmol/L 处理下老茎较其余处理差异明显。

2.2 不同镁浓度处理对火龙果光合色素含量的影响

随着处理时间的延长，0 mmol/L 和 0.5 mmol/L 处理下嫩茎中叶绿素 b 含量均呈下降趋势，2.0 mmol/L 处理下嫩茎中叶绿素 b 含量却呈平缓

上升趋势，在第 84 天，叶绿素 b 含量达到最高，与其他处理差异显著，较 0 mmol/L 处理增加 21.29%，较 0.5 mmol/L 处理增加 21.10%，较 4.0 mmol/L 处理增加 11.97%（图 1A）。

在第 84 天，2.0mmol/L 处理下老茎的叶绿素 b 含量显著高于其他处理，较 0 mmol/L 处理增加 11.02%，较 0.5 mmol/L 处理增加 6.64%，较 4.0 mmol/L 处理增加 21.80%（图 1B），且差异均达显著水平。

表 1 在第 84 天不同镁浓度对火龙果嫩茎生长的影响
Tab. 1 Effects of different magnesium concentrations on the growth of tender stems of pitaya fruit on day 84

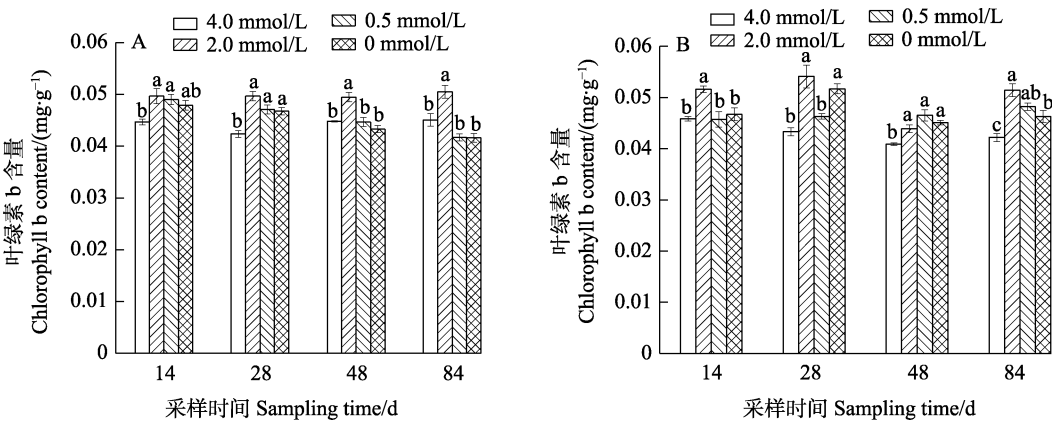
镁浓度 Mg concentration/(mmol·L ⁻¹)	长度 Length/cm	宽度 Width/cm	厚度 Thickness/mm	茎粗 Stem diameter/cm	鲜质量 Fresh weight/g
0	55.08±2.98 ^c	4.00±0.26 ^c	1.81±0.07 ^d	14.97±0.21 ^b	519.57±20.64 ^b
0.5	65.53±1.31 ^b	4.50±0.22 ^{bc}	2.69±0.13 ^c	15.83±0.18 ^b	704.70±44.10 ^a
2.0	83.73±3.19 ^a	5.70±0.16 ^a	5.16±0.09 ^a	17.22±0.07 ^a	742.83±37.18 ^a
4.0	70.14±2.28 ^b	4.97±0.19 ^b	3.51±0.14 ^b	15.82±0.55 ^b	526.77±10.70 ^b

注：同列不同小写字母表示差异显著（*P*<0.05）。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference (*P*<0.05).

表 2 在第 84 天不同镁浓度对火龙果生物量的影响
Tab. 2 Effects of different magnesium concentrations on the biomass of pitaya fruit on day 84

镁浓度 Mg concentration/ (mmol·L ⁻¹)	嫩茎 Tender stem		老茎 Old stem	
	干质量 Dry matter/g	含水率 Moisture content/%	干质量/g	含水率 Moisture content/%
0	36.61±1.85 ^b	92.94±0.34 ^b	39.81±1.00 ^a	93.31±0.34 ^a
0.5	43.73±2.11 ^b	93.78±0.10 ^a	41.37±2.09 ^a	93.35±0.31 ^a
2.0	51.71±3.15 ^a	93.05±0.08 ^b	42.63±1.55 ^a	93.07±0.30 ^a
4.0	38.10±0.86 ^b	92.77±0.07 ^b	34.10±0.89 ^b	93.01±0.46 ^a

注：同列不同小写字母表示差异显著（*P*<0.05）。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference (*P*<0.05).



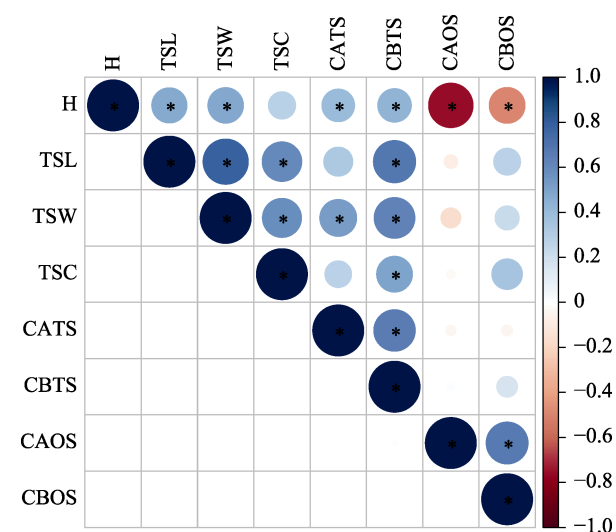
不同小写字母代表处理间差异显著（*P*<0.05）。
Different lowercase letters indicate significant difference between treatments (*P*<0.05).

图 1 不同镁浓度下火龙果嫩茎（A）和老茎（B）叶绿素 b 含量

Fig. 1 Chlorophyll b activity in the tender stem (A) and old stem (B) of pitaya at different magnesium concentrations

2.3 不同镁浓度处理对火龙果生理影响的相关性分析

不同镁浓度处理对火龙果植株表型性状、光合色素含量间相关性较高,嫩茎的长度、宽度与镁浓度呈显著正相关,嫩茎的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量与镁浓度呈显著正相关,而老茎的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量与镁浓度呈显著负相关(图 2)。镁浓度对火龙果植株的表型性状和光合色素含量具有显著影响。不同浓度的镁处理会显著改变植株的嫩茎长度和宽度,同时对嫩茎和老茎的叶绿素含量产生相反的影响。



H 为处理; TSL 为嫩茎长度; TSW 为嫩茎宽度; CATS 为嫩茎叶绿素 a; CBTS 为嫩茎叶绿素 b; CAOS 为老茎叶绿素 a; CBOS 为老茎叶绿素 b; * 为显著相关。

H stands for processing; TSL is the length of tender stem. TSW is the width of tender stem; CATS is chlorophyll a in tender stem; CBTS is chlorophyll b in tender stem; CAOS is old stem chlorophyll a; CBOS is old stem chlorophyll b; * is significant correlation.

图 2 在第 84 天不同镁浓度处理对火龙果表型及叶绿素影响的相关性

Fig. 2 Correlation of physiological effects of different magnesium concentrations on pitaya on day 84

2.4 不同镁浓度处理对火龙果景天酸代谢相关酶活性影响

2.4.1 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPC) 活性 不同镁浓度处理下嫩茎和老茎中 PEPC 活性存在显著差异,总体呈现先上升后下降的变化趋势。在第 84 天,2.0 mmol/L 处理下嫩茎中 PEPC 活性最高,达 $(90.44 \pm 1.40) \text{ nmol}/(\text{min} \cdot \text{g})$,较其他处理增幅为 33.84%~313.47%。在不同采样时间内,0 mmol/L 处理下嫩茎中 PEPC 活性始终保持最低

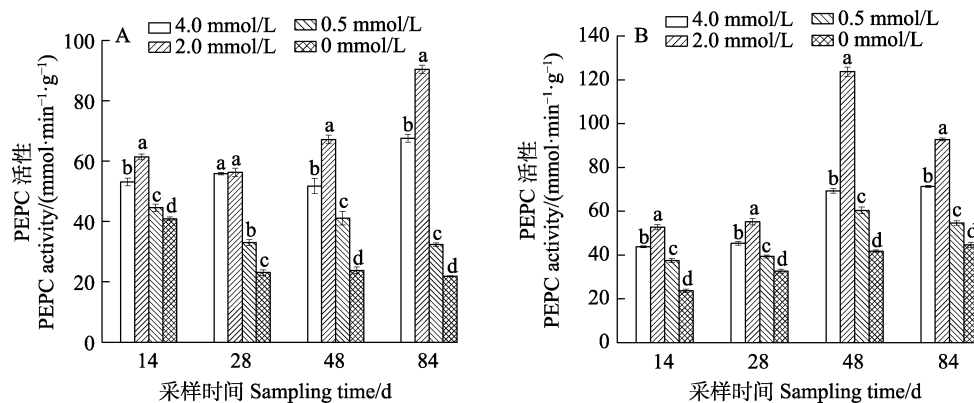
水平,2.0 mmol/L 处理下嫩茎中 PEPC 活性相对稳定(图 3A)。随处理时间的延长,在第 48 天,2.0 mmol/L 处理下老茎的 PEPC 活性到达最高,达 $(123.78 \pm 2.15) \text{ nmol}/(\text{min} \cdot \text{g})$,较其他处理增幅为 78.42%~196.15%(图 3B)。

火龙果嫩茎和老茎对镁浓度的响应呈现动态变化的趋势,显示出植物在不同生长阶段可能对镁浓度有不同的需求和适应能力。适中的镁浓度(2.0 mmol/L)有助于提高嫩茎和老茎中 PEPC 的活性,从而促进二氧化碳的固定和代谢过程。

2.4.2 苹果酸脱氢酶 (NAD-MDH) 活性 夜间 NAD-MDH 的催化 OAA 还原为苹果酸送到液泡中储藏。在不同采样时间内,火龙果嫩茎和老茎中 NAD-MDH 活性与镁浓度之间存在显著性差异。嫩茎和老茎的 NAD-MDH 活性随着镁浓度的增加呈下降的趋势。在 4.0 mmol/L 处理下,嫩茎和老茎中 NAD-MDH 活性最低,0 mmol/L 处理下嫩茎和老茎中 NAD-MDH 活性最高分别为 (12631.82 ± 286.04) 、 $(10500.16 \pm 108.34) \text{ nmol}/(\text{min} \cdot \text{g})$ (图 4A、4B)。在第 14 天,嫩茎 4 个镁浓度处理 NAD-MDH 活性存在显著差异,而老茎 NAD-MDH 活性差异相对较小均超过 10 000 nmol/(min·g),随着镁浓度处理时间延长,NAD-MDH 受影响逐渐明显,先体现在嫩茎后逐渐影响老茎。

2.4.3 苹果酸酶 (NAD-ME) 活性 不同镁浓度处理嫩茎 NAD-ME 活性在不同采样时间内均存在显著性差异。0、0.5、4.0 mmol/L 处理的嫩茎 NAD-ME 活性整体呈先上升后下降的趋势,而 2.0 mmol/L 处理的嫩茎 NAD-ME 活性则表现为降-升-降模式,在第 48 天,2.0 mmol/L 处理的嫩茎 NAD-ME 活性达到最高,达 $(65.87 \pm 1.51) \text{ nmol}/(\text{min} \cdot \text{g})$ (图 5A)。

采样时间在 14、28、48d,不同镁浓度处理老茎中 NAD-ME 活性也存在显著性差异,不同镁浓度处理下的老茎 NAD-ME 活性均呈现下降趋势,其中 2.0 mmol/L 处理时老茎的 NAD-ME 活性保持在较高水平,而 0.5 mmol/L 处理时老茎的 NAD-ME 活性则相对较低(图 5B)。4 个采样时间的嫩茎和老茎 NAD-ME 活性均维持较高水平,总体平均达到 28.41~65.87 nmol/(min·g)。适中的镁浓度(2.0 mmol/L)有助于提高嫩茎和老茎中 NAD-ME 的活性,从而促进苹果酸的分解和二氧化碳的生成,有利于光合作用。

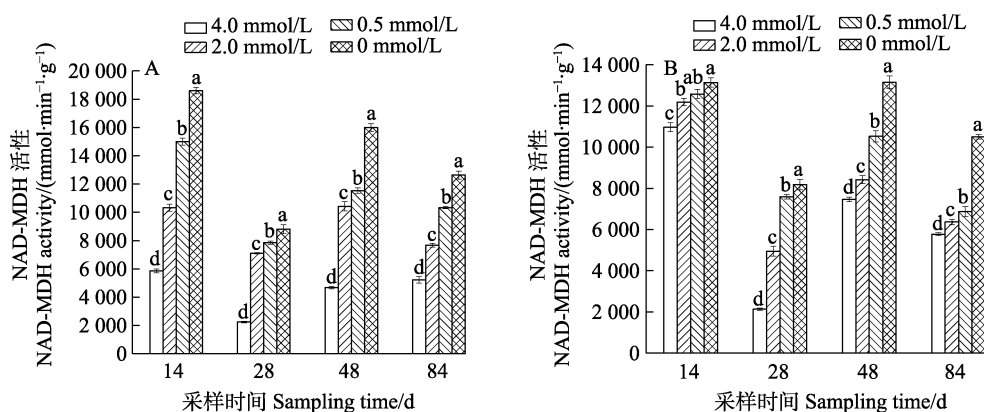


不同小写字母代表处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($P<0.05$).

图 3 不同镁浓度下火龙果嫩茎 (A) 和老茎 (B) PEPC 活性

Fig. 3 PEPC activity in the tender stem (A) and old stem (B) of pitaya at different magnesium concentrations

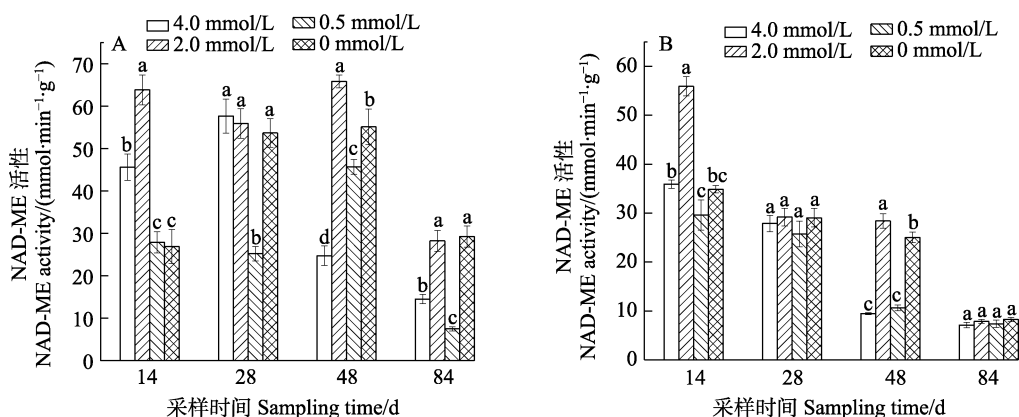


不同小写字母代表处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($P<0.05$).

图 4 不同镁浓度下火龙果嫩茎 (A) 和老茎 (B) NAD-MDH 活性

Fig. 4 NAD-MDH activity of the tender stems (A) and old stem (B) of pitaya at different magnesium concentrations



不同小写字母代表处理间差异显著 ($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($P<0.05$).

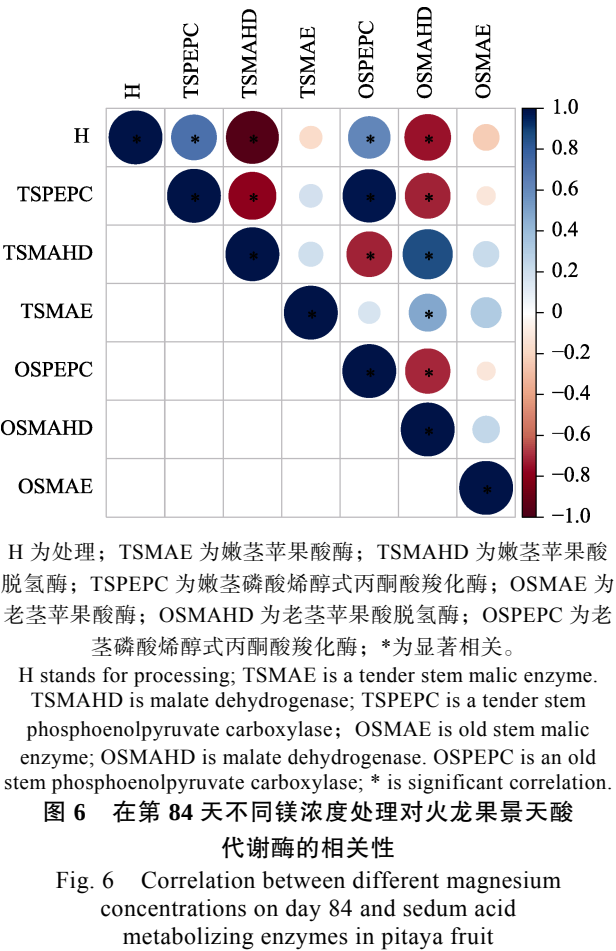
图 5 不同镁浓度下火龙果嫩茎 (A) 和老茎 (B) NAD-ME 活性

Fig. 5 NAD-ME activity of the tender stems (A) and old stem (B) of pitaya at different magnesium concentrations

2.4.4 景天酸代谢关键酶活相关性 不同镁浓度处理对火龙果植株景天酸代谢关键酶活性间相关性较高, 镁浓度与嫩茎、老茎的 PEPC 活性均呈

显著正相关; 嫩茎和老茎的 NAD-MDH 活性与镁浓度均呈显著负相关, 嫩茎的 NAD-ME 和老茎的 NAD-MDH 活性呈显著正相关, 而老茎 PEPC 活

性和嫩茎的 NAD-ME 活性、老茎的 NAD-MDH 活性均呈显著负相关（图 6）。



3 讨论

已有研究表明，镁缺乏不仅会抑制植株的生长，减少分枝数和冠幅，而且会显著降低植株的光合能力^[30]。在草莓植株中，镁缺乏会导致老叶边缘和叶脉失绿，随着症状的恶化，株高、叶面积、根长和单株重量均减少^[31]。黄瓜苗期施用镁肥能促进生长，花期施用对株高、叶面积和花序数有显著影响，而在收获期施用则能减少次果率^[32]。而火龙果植株在镁浓度为 2.0 mmol/L 时，生长状态良好，长势明显优于其余处理，缺镁时火龙果植株茎厚度明显变薄，出现枝条卷曲等症状。同时，生物量是反映植物体有机物积累状况的主要指标，常被用来评估植物的生长状况^[33]。对苦瓜进行的研究显示，缺乏或高浓度的镁都会导致干物质显著降低，这表明镁对苦瓜的生长有重要影响^[34]。本研究，在缺镁处理下火龙果植株生物量显著降低，植株明显瘦弱，且 4.0 mmol/L 镁处

理的生物量明显低于 2.0 mmol/L 镁处理。这说明镁缺乏或镁浓度过高均会显著影响火龙果嫩茎长度、宽度、厚度和生物量等各项参数。

镁是叶绿素分子中唯一的金属元素，参与叶绿素和色素的组成，约有 10% 的镁结合在叶绿素 a 和叶绿体 b 中^[35]。叶绿素作为植物进行光合作用的主要色素，其含量通常与光合作用呈正相关^[36]，而缺乏镁则会导致植物叶绿素含量下降^[37]。火龙果植株在 2.0 mmol/L 镁处理中，嫩茎和老茎的叶绿素 b 含量最高，显著高于缺镁和高镁，同时缺镁时，火龙果嫩茎失绿明显，表明适当的镁浓度可以提高火龙果的光合色素含量，从而增强光合速率，促进植株生长，但缺镁或高镁会导致光合色素含量降低。

此外，镁还是许多酶的辅助因子，几乎所有的激酶和磷酸酶都需要镁来活化^[38]。火龙果通过景天酸代谢（CAM）途径来同化 CO₂ 和 H₂O 生成碳水化合物，在这个过程中，NAD-ME、NAD-MDH 发挥催化作用^[39]。PEPC 主要催化磷酸烯醇式丙酮酸（PEP）生成 OAA 和无机磷^[40]，而 NAD-MDH 则将 OAA 氧化成苹果酸，从而迅速降低 OAA 的量^[41]；缺镁条件下通过增加 NAD-MDH 合成量来参与苹果酸的合成是植物为了适应环境压力和维持代谢平衡，NAD-ME 则主要催化苹果酸生成丙酮酸，促进苹果酸的降解，成熟苹果果实中 NAD-ME 活性的增加能够减少有机酸的量^[42]。本研究发现，不同镁浓度处理对景天酸代谢相关酶活性有不同程度的影响。火龙果嫩茎和老茎在 2.0 mmol/L 镁浓度下 NAD-ME 活性相对较高，在 4.0 mmol/L 镁浓度下，嫩茎和老茎的 NAD-MDH 活性最低。火龙果嫩茎的 PEPC 活性在缺镁处理下始终保持最低水平，在 2.0 mmol/L 镁浓度下 PEPC 活性最高。

4 结论

在水培条件下，不同镁浓度处理对火龙果植株的生长形态、生理过程存在明显的相关性，即 2.0 mmol/L 镁浓度条件下，火龙果植株的生长性状和光合色素含量明显提高，显著高于缺镁和高镁，长势最佳；同时不同镁浓度处理对火龙果植株景天酸代谢关键酶活性间相关性较高，嫩茎和老茎的 NAD-MDH 活性与镁浓度均呈显著负相关。火龙果植株在不同镁浓度下 NAD-ME 和

PEPC 活性均存在显著差异, 且 2.0 mmol/L 镁浓度下 NAD-ME 活性和 PEPC 活性最高。综合考虑火龙果的生长特性和景天酸代谢相关酶的活性, 得出火龙果在 2.0 mmol/L 镁浓度中生长最佳。

参考文献

- [1] MEHARG A. Marschner's mineral nutrition of higher plants[J]. *Experimental Agriculture*, 2012, 48(2): 305-305.
- [2] GUO W. Magnesium homeostasis mechanisms and magnesium use efficiency in plants[M]//Plant macronutrient use efficiency. New York: Academic Press, 2017: 197-213.
- [3] KISTERS K, GRÖBER U. Magnesium in health and disease[J]. *Plant and Soil*, 2013, 368(1/2): 155-165.
- [4] CAKMAK I, YAZICI A M. Magnesium: a forgotten element in crop production[J]. *Better Crops*, 2010, 94(2): 23-25.
- [5] ROSANOFF A, WEAVER C M, RUDE R K. Suboptimal magnesium status in the United States: are the health consequences underestimated?[J]. *Nutrition Reviews*, 2012, 70(3): 153-164.
- [6] SHAUL O. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg[J]. *Biometals*, 2002, 15: 307-321.
- [7] 王正. 镁肥对我国经济作物提质增效的效果评价[D]. 北京: 中国农业大学, 2020.
WANG Z. Evaluation of the effect of magnesium fertilizer on quality improvement and efficiency increase of economic crops[D]. Beijing: China Agricultural University, 2020. (in Chinese)
- [8] 李春俭, 王正, 张福锁. 镁肥在我国主要作物上的提质增效作用[J]. *中国土壤与肥料*, 2022(3): 1-6.
LI C J, WANG Z, ZHANG F S. Effect of magnesium fertilizer on quality improvement and efficiency increase of major crops in China[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2022(3): 1-6. (in Chinese)
- [9] 白由路, 金继运, 杨俐苹. 我国土壤有效镁含量及分布状况与含镁肥料的应用前景研究[J]. *土壤肥料*, 2004(2): 3-5.
BAI Y L, JIN J Y, YANG L P. Study on the effective magnesium content and distribution status of soils in China and the application prospect of magnesium-containing fertilizers[J]. *Soil and Fertilizer*, 2004(2): 3-5. (in Chinese)
- [10] 张瀚, 杨福孙, 胡文斌, 孙会举, 李洪立. 海南省不同火龙果园区土壤养分含量变化[J]. *安徽农业科学*, 2022, 50(17): 132-137.
ZHANG H, YANG F S, HU W B, SUN H J, LI H L. Changes in soil nutrient content in different pitaya orchards in Hainan province[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, 50(17): 132-137. (in Chinese)
- [11] 周兆禧, 林兴娥, 刘永霞, 王必遵, 明建鸿, 高宏茂, 毛海涛, 许方瑜. 海南荔枝果园土壤存在的问题及提肥增效措施[J]. *中国热带农业*, 2018(5): 23-24.
ZHOU Z X, LIN X E, LIU Y X, WANG B Z, MING J H, GAO H M, MAO H T, XU F Y. Problems in the soil of litchi orchards in Hainan and measures to improve fertilizer efficiency[J]. *China Tropical Agriculture*, 2018(5): 23-24. (in Chinese)
- [12] VERBRUGGEN N, HERMANS C. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants[J]. *Plant and Soil*, 2013, 368: 87-99.
- [13] 韩冰, 韩剑. 海南省火龙果产业发展形势及其建议[J]. *中国南方果树*, 2015, 44(5): 156-158.
HAN B, HAN J. Development situation and suggestions of pitaya industry in Hainan province[J]. *South China Fruits*, 2015, 44(5): 156-158. (in Chinese)
- [14] 李洪立, 胡文斌, 洪青梅, 何云, 濮文辉, 李琼. 30 份火龙果种质资源收集保存与初步鉴定评价[J]. *热带作物学报*, 2017, 38(11): 2034-2039.
LI H L, HU W B, HONG Q M, HE Y, PU W H, LI Q. Collection, preservation and preliminary identification of 30 pitaya germplasm resources[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2017, 38(11): 2034-2039. (in Chinese)
- [15] 黄凤珠, 陆贵锋, 武志江, 邓海燕, 黄黎芳, 梁桂东, 李祯英. 火龙果种质资源果实品质性状多样性分析[J]. *中国南方果树*, 2019, 48(6): 46-52, 58.
HUANG F Z, LU G F, WU Z J, DENG H Y, HUANG L F, LIANG G D, LI Z Y. Diversity analysis of fruit quality traits of pitaya germplasm resources[J]. *South China Fruits*, 2019, 48(6): 46-52, 58. (in Chinese)
- [16] TRÍPODI K E J, PODESTÁ F E. Purification and characterization of an NAD-dependent malate dehydrogenase from leaves of the crassulacean acid metabolism plant *Aptenia cordifolia*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2003, 41(2): 97-105.
- [17] MASUMOTO C, MIYAZAWA S, OHKAWA H, FUKUDA T, TANIGUCHI Y, MURAYAMA S, KUSANO M, SAITO K, FUKAYAMA H, MIYAO M. Phospho enol pyruvate carboxylase intrinsically located in the chloroplast of rice plays a crucial role in ammonium assimilation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(11): 5226-5231.
- [18] DRIEVER S M, KROMDIJK J. Will C3 crops enhanced with the C4 CO₂-concentrating mechanism live up to their full potential (yield)?[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(13): 3925-3935.
- [19] 郑重禄. 缺镁胁迫对柑橘的影响研究综述(2)-缺镁对柑橘光合作用及相关生理生化的影响[J]. *浙江柑橘*, 2015, 32(3): 2-8.
ZHENG Z L. Review of magnesium deficiency stress on citrus (2): effects of magnesium deficiency on photosynthesis and related physiological and biochemical processes in

- citrus[J]. Zhejiang Ganju, 2015, 32(3): 2-8. (in Chinese)
- [20] 李合生. 现代植物营养学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- LI H S. Modern plant nutrition[M]. Beijing: Higher Education Press, 2002. (in Chinese)
- [21] KARLEY A J, WHITE P J. Moving cationic minerals to edible tissues: potassium, magnesium, calcium[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(3): 291-298.
- [22] LASA B, FRECHILLA S, ALEU M, GONZÁLEZ-MORO B, LAMSFUS C, APARICIO-TEJO P M. Effects of low and high levels of magnesium on the response of sunflower plants grown with ammonium and nitrate[J]. Plant and Soil, 2000, 225: 167-174.
- [23] JEZEK M, GEILFUS C M, BAYER A, MÜHLING K H. Photosynthetic capacity, nutrient status, and growth of maize (*Zea mays* L.) upon $MgSO_4$ leaf-application[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 5: 111460.
- [24] TRÄNKNER M, JÁKLI B, TAVAKOL E, GEILFUS C M, CAKMAK I, DITTEK K, SENBAYRAM M. Magnesium deficiency decreases biomass water-use efficiency and increases leaf water-use efficiency and oxidative stress in barley plants[J]. Plant and Soil, 2016, 406: 409-423.
- [25] 赵永秀. 不同品种马铃薯吸收镁规律的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2006.
- ZHAO Y X. Study on magnesium absorption characteristics of different potato varieties[D]. Beijing: China Agricultural University, 2006. (in Chinese)
- [26] 张国, 赵松义, 相智华, 关广晟, 朱列书, 朱英华. 湖南烤烟烟叶中镁与土壤交换性镁含量的特征及关系分析[J]. 中国烟草科学, 2009, 30(4): 52-55.
- ZHANG G, ZHAO S Y, XIANG Z H, GUAN G S, ZHU L S, ZHU Y H. Characteristics and relationship analysis of magnesium and exchangeable magnesium content in tobacco leaves and soils in Hunan[J]. Chinese Tobacco Science, 2009, 30(4): 52-55. (in Chinese)
- [27] 姚丽贤, 周修冲, 彭志平, 陈婉珍. 巴西蕉的营养特性及钾镁肥配施技术研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(1): 116-121.
- YAO L X, ZHOU X C, PENG Z P, CHEN W Z. Nutritional characteristics of banana and research on potassium-magnesium fertilizer application technology[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2005, 11(1): 116-121. (in Chinese)
- [28] FARHAT N, ELKHOUNI A, ZORRIG W, SMAOUI A, ABDELLY C, RABHI M. Effects of magnesium deficiency on photosynthesis and carbohydrate partitioning[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(6): 1-10.
- [29] 胡秉芬, 黄华梨, 季元祖, 赵晓芳, 戚建莉, 张露荷, 张广忠. 分光光度法测定叶绿素含量的提取液的适宜浓度[J]. 草业科学, 2018, 35(8): 1965-1974.
- HU B F, HUANG H L, JI Y Z, ZHAO X F, QI J L, ZHANG L H, ZHANG G Z. Suitable concentration of extractant for determining chlorophyll content by spectrophotometry[J]. Pratacultural Science, 2018, 35(8): 1965-1974. (in Chinese)
- [30] 杜玉霞, 李晶, 刘红明, 付小猛, 龙春瑞, 高俊燕, 李丹萍, 李进学. 低镁胁迫对不同品种柠檬生长、光合特性和镁元素吸收的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2020(5): 196-201.
- DU Y X, LI J, LIU H M, FU X M, LONG C R, GAO J Y, LI D P, LI J X. Effects of low magnesium stress on growth, photosynthetic characteristics and magnesium absorption of different lemon varieties[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2020(5): 196-201. (in Chinese)
- [31] 王纪忠, 潘国庆, 周青, 蒋婷婷, 吴娟. 缺镁胁迫对草莓苗生理特性的影响[J]. 北方园艺, 2013(1): 8-10
- WANG J Z, PAN G Q, ZHOU Q, JIANG T T, WU J. Effects of magnesium deficiency stress on physiological characteristics of strawberry seedlings[J]. Northern Horticulture, 2013(1): 8-10. (in Chinese)
- [32] 何尧. 硫酸镁在设施栽培黄瓜上的应用技术探究[D]. 沈阳: 沈阳农业学, 2020.
- HE Y. Application technology of magnesium sulfate in facility cultivated cucumbers[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020. (in Chinese)
- [33] 童贯和, 肖家军, 孙坤. 不同供镁水平对不同时期小麦幼苗生长速率的影响[J]. 中国农学通报, 2008(11): 132-138.
- TONG G H, XIAO J J, SUN K. Effects of different magnesium supply levels on growth rate of wheat seedlings at different stages[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2008(11): 132-138. (in Chinese)
- [34] 孙青慧. 苦瓜镁素营养生理的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2010.
- SUN Q H. Study on nutritional physiology of magnesium in bitter melon[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2010. (in Chinese)
- [35] AKANUMA G, YAMAZAKI K, YAGISHI Y, IIZUKA Y, ISHIZUKA M, KAWAMURA F, KATO-YAMADA Y. Magnesium suppresses defects in the formation of 70s ribosomes as well as in sporulation caused by lack of several individual ribosomal proteins[J]. Journal of Bacteriology, 2018, 200(18): e00212-18.
- [36] 邵玺文, 韩梅, 韩忠明, 孔伟伟, 杨利民. 不同生境条件下黄芩光合日变化与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1470-1477.
- SHAO X W, HAN M, HAN Z M, KONG W W, YANG L M. Diurnal variation of photosynthesis and its relationship with environmental factors in *Scutellaria baicalensis* under different habitat conditions[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1470-1477. (in Chinese)
- [37] GERENDÁS J, FÜHRH H. The significance of magnesium for crop quality[J]. Plant and Soil, 2013, 368: 101-128.
- [38] YIN S, ZE Y, LIU C, LI N, ZHOU M, DUAN Y, HONG F. Cerium relieves the inhibition of nitrogen metabolism of

- spinach caused by magnesium deficiency[J]. *Biological Trace Element Research*, 2009, 132: 247-258.
- [39] 李明启. 景天科酸代谢的碳途径-植物代谢多条途径观点的一个典型例子[J]. *植物生理学通讯*, 1994(4): 286-290.
- LI M Q. Carbon pathways of organic acid metabolism in Crassulacean acid metabolism plants: a typical example of multiple metabolic pathways in plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 1994(4): 286-290. (in Chinese)
- [40] BOUARGALNE Y, MRID R B, E L OMARI R, NHIRI M. Phosphoenolpyruvate carboxylase during maturation and germination sorghum seeds: enzyme activity and regulation[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2018, 65: 824-832.
- [41] ŠUKALOVIĆ V H, VULETIĆ M, MARKOVIĆ K, VUČINIĆ Ž. Cell wall-associated malate dehydrogenase activity from maize roots[J]. *Plant Science*, 2011, 181(4): 465-470.
- [42] 姚玉新, 李明, 由春香, 刘志, 王冬梅, 郝玉金. 苹果果实中苹果酸代谢关键酶与苹果酸和可溶性糖积累的关系[J]. *园艺学报*, 2010(1): 1-8.
- YAO Y X, LI M, YOU C X, LIU Z, WANG D M, HAO Y J. Relationship between key enzymes of malic acid metabolism and accumulation of malic acid and soluble sugars in apple fruits[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010(1): 1-8. (in Chinese)