镉胁迫下外源 IAA 对栝楼生理变化和耐镉性的影响

张婷婷[1]，朱叶心怡[1]，吴玉环[2,3]，张 琪[1]，
叶 润[1]，崔乐怡[1]，陈 瑞[1]，陶 涛[1]，刘 鹏[1]

(1.浙江师范大学植物学实验室，浙江 金华 321004；2.杭州师范大学生命与环境科学学院，
杭州 310036；3.中国科学院沈阳应用生态研究所，沈阳 110016)

摘要：为探究 IAA 对镉胁迫下栝楼(*Trichosanthes kirilowii* Maxim.)生理响应及耐镉性的影响，以保定栝楼(耐镉品种)和浦江栝楼(镉敏感品种)为材料，进行土培试验，研究 800 μmol/L 镉胁迫下不同浓度 IAA (10，35，60 μmol/L)对 2 个栝楼品种的生长特性、光合特性、抗氧化酶活性及丙二醛(MDA)含量的影响。结果表明：(1)与 CK 组相比，800 μmol/L Cd 处理下，保定和浦江栝楼的平均根长、地下部分鲜重、超氧化物歧化酶(SOD)活性、叶绿素含量、最大光化学效率(F_v/F_m)和电子传递速率(ETR)明显降低，初始荧光(F_o)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性及 MDA 含量显著增高，细胞膜脂过氧化程度加深；(2)随 IAA 浓度升高，保定栝楼平均根长与地下部分鲜重持续增长，最大增幅为 24.83%和 40.55%，而浦江栝楼则由上升转为下降趋势；(3)外源 IAA 加入后，2 个栝楼品种幼叶叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量、叶绿素 a/b、叶绿素荧光参数中的 F_v/F_m、ETR 及抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性均呈现出先升后降的趋势，F_o和 MDA 含量先降后升，其中，35 μmol/L 的 IAA 使叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量、叶绿素 a/b、F_v/F_m、ETR 及 SOD、CAT 活性上升到峰值，而 MDA 含量降低 35.44%～43.23%，达到谷值；(4)由隶属函数均值耐镉性分析得知，不同浓度 IAA 对栝楼镉毒害的缓解程度为 35 μmol/L＞10 μmol/L＞60 μmol/L＞0 μmol/L。由此可见，外源 IAA 的施加对于缓解植物镉胁迫具有一定的应用前景。

关键词：IAA；镉胁迫；栝楼；生长特性；光合特性；抗氧化酶

中图分类号：S567.9；Q945.78　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1009-2242(2019)04-0335-07

DOI：10.13870/j.cnki.stbcxb.2019.04.047

Effects of Exogenous IAA on Physiological Changes and Cadmium Tolerance of *Trichosanthes kirilowii* Maxim. Under Cadmium Stress

ZHANG Tingting[1], ZHU Yexinyi[1], WU Yuhuan[2,3], ZHANG Qi[1],
YE Run[1], CUI Leyi[1], CHEN Rui[1], TAO Tao[1], LIU Peng[1]

(1.*Laboratory of Botany, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang* 321004; 2.*College of Life and Environmental Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou* 310036; 3. *Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang* 110016)

Abstract: In order to investigate the effects of IAA on physiological response and cadmium tolerance of *Trichosanthes kirilowii* Maxim. under cadmium stress, Baoding *T. kirilowii* (cadmium-tolerant) and Pujiang *T. kirilowii* were selected as experimental materials, and soil culture experiments were conducted to determine the effects of exogenous IAA (10, 35 and 60 μmol/L) on physiological changes, photosynthetic characteristics, antioxidant enzyme activity and malondialdehyde (MDA) content of these two varieties under 800 μmol/L cadmium stress. The results showed that: (1) Compared with the CK, the average root length, fresh weight of underground part, superoxide dismutase (SOD) activity, chlorophyll content, maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and electron transfer rate (ETR) of the two kinds of *T. kirilowii* significantly decreased under 800 μmol/L Cd treatment, while the initial fluorescence (F_o), peroxidase (POD) activity, catalase (CAT) activity and MDA content increased significantly, and the lipid peroxidation of cell membrane deepened. (2) With the increasing of IAA concentration, the average root length and fresh weight

收稿日期：2018-12-29
资助项目：国家自然科学基金项目(41571049，30540056)；浙江省公益技术农业项目(2011C22053)
第一作者：张婷婷(1997—)，女，浙江温州人，硕士研究生，主要从事逆境植物营养研究。E-mail：18329042022@163.com
通信作者：刘鹏(1965—)，男，湖南冷水江人，博士，教授，主要从事植物逆境生理、环境污染与保护、植物生理生态研究。E-mail：sky79@zjnu.cn

of underground part of Baoding *T. kirilowii* increased continuously, with the maximum increase of 24.83% and 40.55%, while those of Pujiang *T. kirilowii* changed from ascending to descending. (3) After the addition of IAA, the content of chlorophyll a, b, a+b and chlorophyll a/b, F_v/F_m, ETR, SOD, POD and CAT activities in the young leaves of the two varieties increased first and then decreased, while F_o and MDA content dropped firstly and then increased. The content of chlorophyll a, b, a+b, a/b, F_v/F_m, ETR, SOD and CAT increased to the peak values with the addition of IAA at 35 μmol/L, while MDA decreased by 35.44%～43.23%, reaching the valley value. (4) The analysis of membership function indicated that the ability of cadmium tolerance of different IAA concentrations was 35 μmol/L＞10 μmol/L＞60 μmol/L＞0 μmol/L. Therefore, applying exogenous IAA has a certain application prospect in alleviating cadmium stress in plants.

Keywords: IAA; cadmium stress; *Trichosanthes kirilowii* Maxim.; growth characteristics; photosynthetic characteristics; antioxidant enzyme

栝楼(*Trichosanthes kirilowii* Maxim.)作为一种重要的经济作物,在食品保健和药物资源等领域需求量日益增加,栝楼根可制天花粉,具有清热、生津等功效,而栝楼籽富含多种氨基酸,食用和保健价值较为突出[1]。镉是自然界中毒性极强的一种重金属,移动性大,且易被根系吸收,导致细胞超微结构受损和膜脂过氧化程度加深,抑制光合代谢、呼吸代谢及酶代谢等生理代谢,进而影响其整个生长发育过程[2-4]。当土壤中镉元素大量累积时,易经食物链进入人体,严重时可引发肝损害、糖尿病及骨痛病等多种疾病,甚至诱发癌症。据近几年资料[5]统计,我国农业用地中镉点位超标率达 7.0%,镉污染耕地面积超 1.33 万 hm^2,作物产量与品质严重下降,经济损失逐步加大。因此,寻找一种能有效缓解土壤镉污染对栝楼的毒害效应的方法以提高栝楼品质,具有十分重大的现实意义。

生长素(IAA)是一种重要的植物生长调节剂,在植株生长发育和生理生化过程中发挥着十分关键的作用。有研究[6]发现,外源 IAA 可通过调节光合色素含量和 PSII 光化学效率来促进茄子(*Solanum melongena* L.)的光合作用,从而缓解镉胁迫;Bashri 等[7]的试验表明,叶面喷施 10 μM IAA 能够显著降低镉的积累,减轻镉对葫芦巴(*Trigonella foenum-graecum* L.)幼苗叶绿素含量及抗氧化酶活性的影响,同时上调幼苗 AsA-GSH 循环水平来抑制对其的损伤作用,而 100 μM IAA 处理下镉胁迫进一步加剧。虽然前人关于 IAA 对镉胁迫的影响已有了初步的探索,但主要集中在水稻(*Oryza sativa* L.)、玉米(*Zea mays* L.)、茄子等粮食作物上,且品种不同耐性差异较大,同时极少对其进行对比性探讨。目前,关于外源 IAA 对镉胁迫下栝楼的响应机制还未见相关报道,因此本试验以耐镉型河北保定栝楼和镉敏感型浙江浦江栝楼作为对比试验材料,测定镉胁迫下施加不同浓度外源 IAA 时栝楼的根系特性、光合特性、抗氧化酶活性及 MDA 含量,为进一步探明重金属胁迫下外源 IAA 对栝楼的解毒机理奠定基础,也为 IAA 的农业生产应用和治理植物镉毒害提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

以河北保定和浙江浦江 2 个不同的栝楼品种为供试材料,并以红壤为供试土壤。选取健康饱满的栝楼种子,去壳后播种于供试土壤,培育 30 天后选取长至 16 cm左右的幼苗,栽种于装有 5 kg 供试土壤的 18 cm×23 cm塑料盆钵,每盆 3 株。移栽 3 天后进行培养处理:CK(蒸馏水);T1(800 μmol/L Cd);T2(800 μmol/L Cd,10 μmol/L IAA);T3(800 μmol/L Cd,35 μmol/L IAA);T4(800 μmol/L Cd,60 μmol/L IAA),其中 Cd 以 $CdCl_2 \cdot 2.5\ H_2O$ 的形式施加,每个处理设 3 次重复。在土壤中浇灌不同浓度镉溶液 30 mL,次日用不同浓度 IAA 溶液各 30 mL 喷洒栝楼叶片,24 h 后重复喷洒 1 次,7 天后对栝楼幼苗的根长、地下部分鲜重、叶绿素含量、叶绿素荧光参数、抗氧化酶活性和 MDA 含量进行测定。试验时间为 2018 年 7—10 月,试验地点为浙江师范大学植物学实验室。

1.2 测定方法

1.2.1 根系指标的测定 将栝楼幼苗从塑料盆中取出,用去离子水仔细清洗根部,结束后用吸水纸吸干根系残留的水分;再用电子天平和 Win RHIZO 系统分别对栝楼的地下部分鲜重和根长进行测量。

1.2.2 叶绿素含量及叶绿素荧光的测定 处理后第 7 天,在上午 8:00—12:00 间取从顶端数第 3～4 片成熟叶片,进行指标测定。叶绿素含量采用分光光度法[8]测定;叶绿素荧光参数采用便携式脉冲调制叶绿素荧光仪(PAM-210)测定:首先对栝楼叶片进行 10 min 的暗处理,再选取叶片中部区域,测定初始荧光(F_o)、最大光化学效率(F_v/F_m)和电子传递速率

(ETR)等叶绿素荧光参数。

1.2.3　抗氧化酶活性及 MDA 含量的测定　叶片抗氧化酶活性参照姚虹宇等[9]的方法测定:超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)法测定;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚显色法测定;过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外分光光度法测定;叶片丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法[10]测定。

1.3　数据处理

计算模糊隶属函数平均值,具体方法为:

$$Z_{ij}=\frac{x_{ij}-x_{j\min}}{x_{j\max}-x_{j\min}} \quad (1)$$

$$Z_{ij}=1-\frac{x_{ij}-x_{j\min}}{x_{j\max}-x_{j\min}} \quad (2)$$

$$Z_i=\frac{1}{n}\sum_{j-1}^{n}Z_{ij} \quad (3)$$

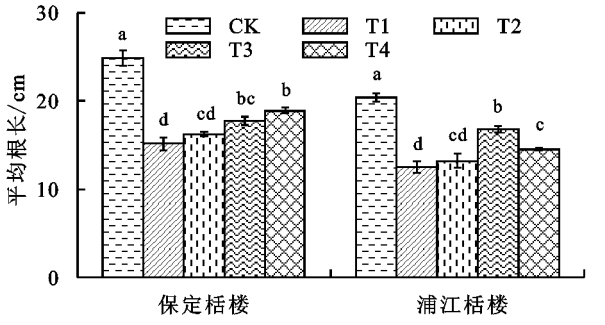
公式(1)和公式(2)表示 i 处理下 j 指标的耐镉隶属函数值;x_{ij} 为 i 处理下 j 指标的测定值;$x_{j\max}$、$x_{j\min}$ 表示该处理条件下指标最大值和最小值。在计算各项生理指标的耐镉系数隶属函数值时,若耐镉系数与镉胁迫呈正相关,则用公式(1)计算;若耐镉系数与镉胁迫呈负相关,则用公式(2)计算;公式(3)表示在 i 条件下耐镉隶属函数的平均值,n 为指标数。

试验数据采用 SPSS 21.0 统计软件通过单因素方差分析(one-way ANOVA)和 Duncan 法计算平均值和标准误,进行差异显著性分析,采用 Origin 8.5 软件作图。

2　结果与分析

2.1　外源 IAA 对镉胁迫下栝楼生长特性的影响

从图 1 可以看出,重金属镉对保定栝楼和浦江栝楼的平均根长均有一定的抑制作用,2 个栝楼品种的平均根长分别下降 39.01% 和 38.73%,差异显著($P<0.05$)。在 800 μmol/L 镉胁迫下,浦江栝楼平均根长随外源 IAA 浓度增大表现出低促高抑效应,于 35 μmol/L IAA 处理时达到最大值,较单镉处理组高 34.13%($P<0.05$)。而保定栝楼平均根长随 IAA 浓度变化呈现不断增长的趋势,增幅范围为 7.25%～24.83%。单镉处理下,2 个栝楼品种的地下部分鲜重较 CK 组明显降低(图 2)。随 IAA 浓度的上升,保定栝楼和浦江栝楼地下部分鲜重的变化趋势与根长趋于一致,浦江栝楼的地下部分鲜重呈先升后降趋势,其最大增长率达 36.10%($P<0.05$),而保定栝楼地下部分鲜重增长 16.36%～40.55%。由此可知,外源 IAA 的施加在一定程度上缓解了镉胁迫对栝楼根系生长的阻碍作用。



注:图中不同字母同一栝楼品种不同处理差异显著($P<0.05$)。下同。

图 1　不同浓度 IAA 对镉胁迫下栝楼平均根长的影响

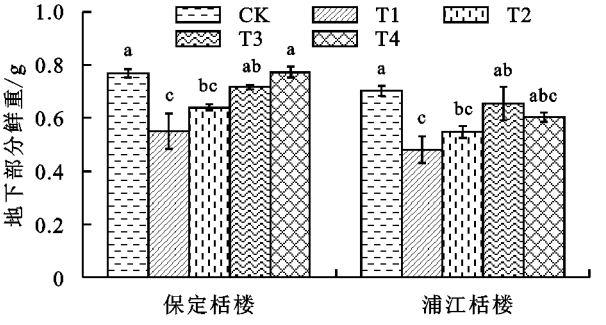


图 2　不同浓度 IAA 对镉胁迫下栝楼地下部分鲜重的影响

2.2　外源 IAA 对镉胁迫下栝楼光合特性的影响

2.2.1　外源 IAA 对镉胁迫下栝楼叶绿素含量的影响　叶绿素是光合作用的主要色素,其数值反映植株的光合能力,可以作为植物抗逆性评价的一项重要指标[11]。由表 1 可知,800 μmol/L 镉处理下,保定栝楼和浦江栝楼的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量、叶绿素 a/b 急剧降低,并与 CK 存在显著差异($P<0.05$),其中,保定栝楼叶绿素 a/b 含量较 CK 组降低 30.83%,浦江栝楼下降 24.51%,证实镉逆境下叶绿素 a、b 含量的变化情况存在差异,且栝楼叶绿素 a 含量较叶绿素 b 含量降低趋势更为明显。随 IAA 浓度升高,保定栝楼和浦江栝楼的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量和叶绿素 a/b 均呈现先升后降的趋势,保定栝楼的最大增幅分别达 73.52%,20.54%,52.99% 和 44.20%($P<0.05$),而浦江栝楼的变化幅度较小,其最大增长率分别为 31.73%,15.08%,25.62% 和 15.01%($P<0.05$),说明不同浓度 IAA 能显著影响栝楼叶绿素 a、b 含量及其比例变化,保定栝楼的光合作用能力较强,镉胁迫下 IAA 对其作用更加明显,有利于叶绿素 a、叶绿素 b 的合成,增大光合强度。

2.2.2　外源 IAA 对镉胁迫下栝楼叶绿素荧光参数的影响　叶绿素荧光是检测逆境对植物 PSII 反应中心损伤程度的灵敏探针,同时也是衡量光合作用强弱的主要指标之一[12]。从表 1 可以看出,镉胁迫下保定栝楼和浦江栝楼的初始荧光(F_o)较 CK 组显著升高($P<0.05$),增幅达 31.76% 和 43.78%,其中浦江栝楼的上升趋势更加明显,表现为一定的镉敏感性。

加入不同浓度 IAA 后，保定桔楼和浦江桔楼 F_o 均呈现出先降后升的变化趋势，保定桔楼减少 23.21%（$P<0.05$），而浦江桔楼降低 29.32%（$P<0.05$）。外源喷施 60 μmol/L IAA 时，2 个桔楼品种的 F_o 有所回升，且均不超过单镉的处理组，证明过量的外源 IAA 不会在一定程度上对桔楼叶片 PSII 开放程度产生抑制效果。随着不同浓度 IAA 的施加，保定桔楼和浦江桔楼 F_v/F_m 分别在 35，10 μmol/L IAA 达到最大值，分别增长 4.55%和 6.00%（$P<0.05$）。而 ETR 均于 3 5 μmol/L的 IAA 浓度下达到顶峰，增长 61.17%和 32.78%（$P<0.05$）。说明外源 IAA 主要通过增大桔楼叶片电子传递速率来缓解镉毒害，促进光合作用，其中保定桔楼受 IAA 影响更大，电子传递速率提升更为明显。

表 1 不同浓度 IAA 对镉胁迫下桔楼光合特性的影响

品种	编号	叶绿素 a 含量/(mg·g^{-1})	叶绿素 b 含量/(mg·g^{-1})	叶绿素 a+b 含量/(mg·g^{-1})	叶绿素 a/b	F_o	F_v/F_m	ETR
保定桔楼	CK	1.271±0.032a	0.563±0.021a	1.834±0.023a	2.267±0.135a	0.170±0.005b	0.767±0.008ab	16.233±0.240bc
	T1	0.695±0.017c	0.443±0.014d	1.138±0.031e	1.568±0.011b	0.224±0.006a	0.747±0.010b	14.767±0.384c
	T2	0.949±0.016b	0.473±0.017cd	1.422±0.021d	2.011±0.088a	0.185±0.006b	0.757±0.010ab	21.733±0.754ab
	T3	1.206±0.035a	0.534±0.014ab	1.741±0.038b	2.261±0.088a	0.172±0.007b	0.781±0.080a	23.800±3.700a
	T4	1.025±0.033b	0.505±0.017bc	1.530±0.025c	2.035±0.119a	0.233±0.015a	0.753±0.006ab	20.567±0.555ab
浦江桔楼	CK	1.081±0.023a	0.473±0.006a	1.554±0.022a	2.285±0.064a	0.185±0.003b	0.749±0.006ab	12.233±0.176ab
	T1	0.687±0.057c	0.398±0.010c	1.085±0.061c	1.725±0.131cd	0.266±0.007a	0.733±0.018b	10.267±0.233ab
	T2	0.778±0.053bc	0.430±0.006b	1.208±0.059c	1.805±0.098bc	0.188±0.004b	0.777±0.007a	10.933±1.622ab
	T3	0.905±0.041b	0.458±0.013ab	1.363±0.029b	1.984±0.144ab	0.193±0.006b	0.751±0.011ab	13.633±1.477a
	T4	0.696±0.015c	0.436±0.010b	1.132±0.022c	1.597±0.035d	0.253±0.009a	0.742±0.006ab	9.900±0.874b

注：表中数据为平均值±标准差；不同小写字母表示不同处理间差异显著（$P<0.05$）。

2.3 外源 IAA 对镉胁迫下桔楼抗氧化酶活性及 MDA 含量的影响

2.3.1 外源 IAA 对镉胁迫下桔楼抗氧化酶活性的影响 不良条件下植株体内活性氧自由基生成与清除的平衡易被打破，导致活性氧大量累积，膜系统完整性受损。此时植物会主动或被动地启动自身抗氧化防御系统，以缓解不良环境造成的损伤效应[13]。从图 3 可以看出，800 μmol/L 镉处理下，2 个桔楼品种 SOD 活性有所降低，与此同时，重金属镉使桔楼 POD、CAT 活性显著上升（$P<0.05$），其中保定桔楼升高 21.85%和 13.07%，浦江桔楼增长 65.86%和 18.81%。说明桔楼在镉胁迫下可通过提高 POD、CAT 活性来清除细胞内的活性氧物质，抑制细胞氧化损伤。浦江桔楼 POD 活性在镉处理下急剧升高，表明在镉逆境下 POD 是清除浦江桔楼活性氧分子的一种重要抗氧化酶。而施加 IAA 后，桔楼 SOD、POD 和 CAT 活性均显著增高，35 μmol/L IAA 浓度时，保定桔楼和浦江桔楼 SOD 活性较单镉处理分别增加 34.94%和26.73%（$P<0.05$），POD 活性分别升高 21.45%和 9.27%（$P>0.05$），CAT 活性分别增大 29.59%和 32.22%（$P<0.05$）。由此可见，IAA 主要通过诱导桔楼提高 SOD、POD 和 CAT 活性，以增强桔楼活性氧自由基清除能力，减轻镉毒造成的细胞膜脂过氧化。

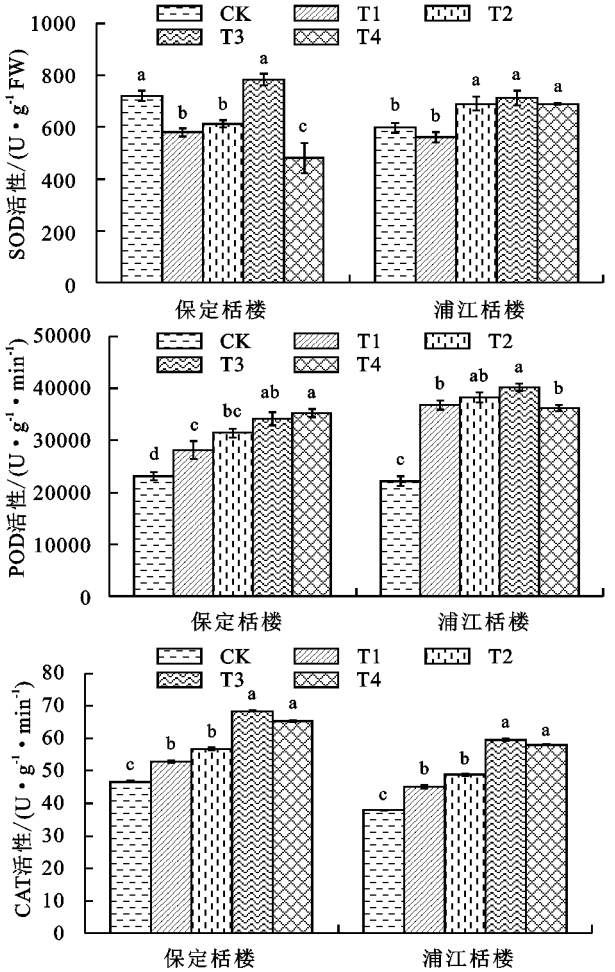


图 3 不同浓度 IAA 对镉胁迫下桔楼 SOD、POD 和 CAT 活性的影响

2.3.2　外源 IAA 对镉胁迫下栝楼丙二醛含量的影响　丙二醛(MDA)作为细胞膜脂过氧化产物,其含量在一定程度上反映细胞的膜损伤程度[14]。从图 4 可以看出,800 μmol/L 镉浓度下,保定栝楼和浦江栝楼叶片 MDA 含量较 CK 组显著提高($P<0.05$),涨幅分别为 73.24%和 103.87%,浦江栝楼 MDA 含量上升趋势更为明显,表现为较高的镉敏感性。镉胁迫下 2 个栝楼品种的 MDA 含量随 IAA 浓度变化呈现出先下降后升高的趋势,IAA 浓度为 10,35 μmol/L 时,保定栝楼 MDA 含量较单镉处理分别减少 16.65%和 35.44%,差异显著($P<0.05$),而浦江栝楼分别减小 22.75%和 43.23%,差异显著($P<0.05$);60 μmol/L IAA 使保定栝楼和浦江栝楼 MDA 含量有所回升,分别增大 14.14%和 24.85%($P<0.05$)。因而,IAA 对减缓栝楼叶片的膜脂过氧化程度有一定作用,而浓度过高时,其效果有所减弱。

2.4　隶属函数均值耐镉性分析

本试验利用隶属函数法对保定栝楼和浦江栝楼的根长、地下部分鲜重、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素 a+b 含量、叶绿素 a/b、F_o、F_v/F_m、ETR、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性及 MDA 含量 13 个生理指标进行系统性分析,综合评价不同浓度 IAA 对镉胁迫的缓解能力。从表 2 可以看出,保定栝楼的综合耐镉指标隶属函数值在各处理下较浦江栝楼的相关隶属函数值普遍高,这证明保定栝楼的耐镉性较浦江栝楼更强,在适应镉胁迫环境方面较具优势。不同浓度 IAA 在缓解保定栝楼和浦江栝楼镉毒害效果方面有显著差异,且均表现为 35 μmol/L>10 μmol/L>60 μmol/L>0 μmol/L。其中,35 μmol/L IAA 对 2 个栝楼品种的缓解效果均为最佳,其综合耐镉指标隶属函数值较单镉处理组显著增加,这表明 IAA 能有效缓解镉逆境对栝楼生理的不良影响,有利于栝楼的正常代谢和生长发育。

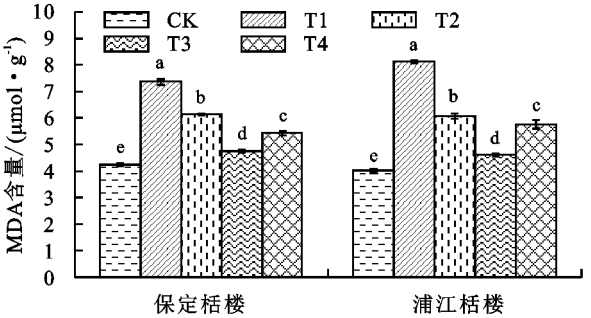


图 4　不同浓度 IAA 对镉胁迫下栝楼 MDA 含量的影响

表 2　栝楼耐镉指标隶属函数值及综合评价

指标	保定栝楼				浦江栝楼			
	T1	T2	T3	T4	T1	T2	T3	T4
根长	0	0.113	0.268	0.388	0	0.089	0.540	0.262
地下部分鲜重	0	0.404	0.753	1.000	0	0.291	0.791	0.550
叶绿素 a 含量	0	0.441	0.887	0.573	0	0.231	0.553	0.023
叶绿素 b 含量	0	0.275	0.758	0.505	0	0.427	0.800	0.507
叶绿素 a+b 含量	0	0.408	0.866	0.563	0	0.262	0.593	0.100
叶绿素 a/b	0.634	0.668	0.991	0	0	0.302	0.563	0.186
F_o	0.143	0.762	0.968	0	0	0.963	0.901	0.160
F_v/F_m	0	0.294	1.000	0.176	0	1.000	0.409	0.205
ETR	0.163	0.771	1.000	0.642	0.625	0.277	1.000	0
SOD 活性	0.331	0.439	1.000	0	0	0.856	1.000	0.849
POD 活性	0.413	0.683	0.907	1.000	0.811	0.894	1.000	0.783
CAT 活性	0.495	0.627	1.022	0.916	0.355	0.490	0.870	0.816
MDA 含量	0	0.627	0.838	0.622	0	0.498	0.853	0.575
平均值	0.168	0.501	0.866	0.491	0.138	0.506	0.759	0.386
排序	4	2	1	3	4	2	1	3

3　讨　论

当重金属镉含量增大时,根系作为最先感受到土壤胁迫信号的部位,在接收到信号后迅速作出反应[15],同时根系形态一般会发生变化以适应逆境条件。杨波等[16]关于镉对水稻种子的探究表明,重金属镉阻碍了种子的萌发和幼苗根系的伸长;而冯汉青等[17]以小麦(*Triticum aestivum* L.)幼根为材料,证实镉对根系的生长、地下部分生物量的累积起抑制作用。本试验中,重金属镉使保定栝楼和浦江栝楼的平均根长与地下部分鲜重显著减小,说明栝楼幼苗通过改变根系形态来适应镉环境,这与上述研究结果具有相似性。生长素(IAA)是植物体内具有调节生长发育功能的微量有机物,与抗逆性密切相关,能够减轻不利条件对植物体的伤害,促进其对严寒、高温、干旱

及重金属等非生物胁迫的适应[18]。而 IAA 的施加促进栝楼平均根长与地下部分鲜重的显著增加,反映出其对栝楼根系的保护作用,有利于营养物质和水分的吸收,为植株的各项生理活动提供物质来源。

前人[19-20]的探索阐明,在镉处理下,叶绿素荧光 F_v/F_m 与 ETR 呈显著下降趋势,F_o 则有所升高。何梨香等[21]指出,镉会抑制圆叶决明(*Chamaecrista rotundifolia* (Pers.) Greene)叶绿素 a、叶绿素 b 及其他光合色素的合成,且抑制效果随镉浓度上升而不断增强,这与本试验的结果相一致。镉胁迫下叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量、叶绿素 a/b 及 F_o 显著上升,叶绿素荧光参数 F_v/F_m 与 ETR 显著降低,这表明重金属镉减弱栝楼的叶绿素合成能力,降低其反应中心电子传递速率与原初光能转换效率,进而削弱光合同化力(ATP 和 NADPH)的生产及碳同化运转,使幼苗根长与地下部分鲜重的增长减慢。而外源 IAA 的施加明显缓解了镉对 2 个栝楼品种叶绿素含量以及叶绿素荧光的抑制作用,这与陈晶[22]对玉米幼苗的研究结果相符,说明 IAA 能减轻栝楼叶片 PSII 反应中心受损程度,提高光能转化效率与电子传递速率,从而提升光合速率。其中 35 μmol/L IAA 对栝楼光合作用具有显著的促进效果,保定栝楼叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量、叶绿素 a/b 以及叶绿素荧光参数 F_v/F_m、ETR 在 35 μmol/L IAA 时分别增大 73.53%,20.54%,52.99%,44.20%,4.55% 和 61.17%,而浦江栝楼则分别增高 31.73%,15.08%,25.62%,15.01%,2.46% 和 32.78%,保定和浦江栝楼 F_o 分别下降 23.21% 和 27.44%,这与根长和地下部分鲜重的趋势大致相似。IAA 恢复叶片光合作用能力,促进根系的不断生长和地下部分生物量的持续积累,也在一定程度上缓解镉对栝楼呼吸代谢、酶代谢等生理代谢的影响。

重金属镉会破坏植物体内活性氧产生与清除之间的动态平衡,造成活性氧物质大量积累,从而引起细胞氧化应激反应。同时也有研究[23]显示,活性氧分子会与 DNA、类脂化合物和蛋白质等物质结合以损伤细胞膜系统完整性,其中羟自由基(OH)作为活性最强的含氧物质,可以引发脂质过氧化,严重时甚至造成细胞死亡,因此植株对自由基的清除能力将直接决定其对不良环境的适应能力。在不利条件下,植物体 MDA 含量显著增高,诱导自身抗氧化酶 SOD、POD 及 CAT 活性升高以缓解活性氧累积和膜脂过氧化[24],上述规律与本试验的结果具有相似性。在镉处理下,栝楼 POD 和 CAT 活性显著上升,而 SOD 活性显著下降,其机理可能是镉胁迫下栝楼 H_2O_2 和 OH 快速累积,致使 Cu、Zn—SOD 的金属辅基丢失而失活,而 POD、CAT 活性增大以加强 AOS 清除能力。李亚萍等[25]发现,IAA 能够在不同程度上提高白三叶(*Trifolium repens* L.)幼苗 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性,清除过多的活性氧自由基,改善其抗逆性,本试验研究结果与其一致。本试验中,2 个栝楼品种叶片 SOD、POD 及 CAT 活性经 IAA 处理后均有显著提升,使 MDA 含量显著降低,其中 35 μmol/L 的 IAA 对抗氧化酶活性的促进效果最佳,有效地避免 MDA 含量的升高,缓解细胞膜脂过氧化。

重金属镉环境下,栝楼的根系生长受到阻碍,光合作用明显减弱,膜脂过氧化程度有所加深,体内抗氧化酶 SOD、POD、CAT 之间相互协调以适应不良环境。其中,保定栝楼耐镉性明显强于浦江栝楼,在镉胁迫下具有较强的光合能力和过氧离子清除能力,膜脂过氧化程度较低,且能保持一定的根系长度与生物量,其缓解自身受到镉毒害的能力较为突出。李丰涛[26]采用隶属函数对红麻(*Hibiscus cannabinus*)的耐性指标进行聚类分析,并将不同类型的红麻品种分为高耐型、中耐型和低耐型 3 类;而朱振华[27]以玉米品系"华糯二号""会单四号""瑶溪一号"为试验材料,指出 IAA 能在一定程度上缓解镉胁迫对玉米幼苗的伤害。在本试验中,外源 IAA 能够有效缓解镉对栝楼的生理影响。根据模糊隶属函数均值分析可知,本试验范围内 35 μmol/L 的 IAA 缓解 2 种栝楼镉毒害的效果最佳,能够显著提高栝楼抗氧化酶活性和叶绿素含量,对根长、地下部分鲜重、光化学转化效率和电子传递速率的抑制具有一定程度的缓解作用,使最初荧光与 MDA 含量明显下降,有利于增强栝楼对镉胁迫环境的适应性。

4 结 论

(1)800 μmol/L 重金属镉明显抑制栝楼的根系生长和光合作用,同时使幼苗 MDA 含量显著增高($P<0.05$),增幅达 73.24% 和 103.87%,细胞膜脂过氧化程度加深,此时栝楼主要通过增强 POD、CAT 活性等抗氧化酶活性来清除活性氧自由基,从而表现出抗逆性。其中保定栝楼耐镉性较浦江栝楼更强,在镉逆境中具有更为突出的种植优势。

(2)镉胁迫环境下,外源 IAA 能够促进栝楼叶绿素的合成并调节其叶绿素荧光参数来增强抗逆性。施加 IAA 后,栝楼叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量、叶绿素 a/b 及 F_v/F_m 和 ETR 显著升高($P<0.05$),最大增幅分别达 73.53%,20.54%,52.99%,

44.20%,4.55%和 61.17%,F_o下降 4.89%～29.32%。而栝楼光合作用强度的提升有利于自身有机物的积累,促进了植株根系伸长及生物量的积累。

(3)外源 IAA 能提高栝楼体内抗氧化酶活性以清除多余的活性氧自由基,缓解膜脂过氧化。其中 35 μmol/L 的 IAA 对栝楼镉毒害的缓解效果最佳,SOD、POD、CAT 活性分别提升 26.73%～34.94%,9.27%～21.45%和 29.59%～32.22%。因此栝楼抗氧化酶活性显著增强,避免了细胞内活性氧物质的大量累积,使 MDA 含量下降,膜脂过氧化程度减轻。

参考文献:

[1] 许文,吴献,黄鸣清,等.栝楼桂枝汤的血清药物化学研究[J].中草药,2017,48(10):2033-2043.

[2] 臧畅,吕志强,董莲春,等.不同性别桑树幼苗对镉与酸雨复合处理的生长响应及镉积累差异[J].应用生态学报,2018,29(3):969-975.

[3] 龙小林,向珣朝,徐艳芳,等.镉胁迫下籼稻和粳稻对镉的吸收、转移和分配研究[J].中国水稻科学,2014,28(2):177-184.

[4] 谢惠玲,陈爱萍,张凤英,等.紫苏对不同浓度镉胁迫的生理响应[J].中国生态农业学报,2011,19(3):672-675.

[5] 刘赛.土壤镉有效性与水稻镉含量的相关性分析[D].长沙:湖南师范大学,2016.

[6] Singh S, Prasad S M. IAA alleviates Cd toxicity on growth, photosynthesis and oxidative damages in eggplant seedlings[J]. Plant Growth Regulation, 2015, 77(1):87-98.

[7] Bashri G, Prasad S M. Exogenous IAA differentially affects growth, oxidative stress and antioxidants system in Cd stressed *Trigonella foenum-graecum* L. seedlings: Toxicity alleviation by up-regulation of ascorbate-glutathione cycle[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2016, 132:329-338.

[8] 任桂萍,王小菁,朱根发.不同光质的 LED 对蝴蝶兰组织培养增殖及生根的影响[J].植物学报,2016,51(1):81-88.

[9] 姚虹宇,刘亚敏,张盛楠,等.外源柠檬酸对铝胁迫下马尾松生理特性的影响[J].林业科学,2018,54(7):155-164.

[10] 许红梅,李进,张元明.水分条件对人工培养齿肋赤藓光化学效率及生理特性的影响[J].植物生态学报,2017,41(8):882-893.

[11] 刘兆新,刘妍,杨坚群,等.小麦花生一体化施肥对麦套花生生理特性及产量的影响[J].水土保持学报,2018,32(1):344-351.

[12] Chen L, Han Y, Jiang H, et al. Nitrogen nutrient status induces sexual differences in responses to cadmium in *Populus yunnanensis*[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(14):5037-5050.

[13] 闫玉静,白健,付春霞,等.根域蓄水调控对苹果叶片光合特性和抗氧化酶活性的影响[J].园艺学报,2015,42(5):817-825.

[14] 李雪凝,董守坤,刘丽君,等.干旱胁迫对春大豆超氧化物歧化酶活性和丙二醛含量的影响[J].中国农学通报,2016,32(15):93-97.

[15] Shi Q Y, Wang J R, Zou J H, et al. Cadmium localization and its toxic effects on root tips of barley[J]. Zemdirbyste Agriculture, 2016, 103(2):151-158.

[16] 杨波,何俊瑜,任艳芳,等.过氧化氢对镉胁迫下水稻种子萌发的缓解效应[J].植物生理学报,2018,54(6):1111-1118.

[17] 冯汉青,杜变变,王庆文,等.镉胁迫下活性炭对小麦幼根的保护作用[J].生态学报,2016,36(10):2962-2968.

[18] 梁虹,喻富根.1-萘氨甲酰苯甲酸、外源 IAA 和 GA_3 对拟南芥根的伸长和向重力性反应的影响[J].植物生理学通讯,2007,43(4):653-656.

[19] 徐小逊,董袁媛,邓玉兰,等.镉胁迫对稀莶生长及光合作用相关参数的影响[J].农业环境科学学报,2016,35(9):1672-1679.

[20] 朱建玲,徐志防,曹洪麟,等.镉对南美蟛蜞菊光合特性的影响[J].生态环境,2008,17(2):657-660.

[21] 何梨香,黄运湘,黄楚瑜,等.圆叶决明对镉胁迫的生理响应[J].草业学报,2016,25(2):198-204.

[22] 陈晶.生长素类物质对镉胁迫下玉米幼苗生长及生理特性的影响[D].重庆:西南大学,2016.

[23] 黄红英,邓斌,苏丽娟,等.黄体素和 β－胡萝卜素清除超氧阴离子和羟自由基能力的比较[J].植物生理学通报,2008,44(3):445-448.

[24] 吴永波,叶波.高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响[J].生态学报,2016,36(2):403-410.

[25] 李亚萍,彭燕.IAA 改善 PEG 处理下白三叶幼苗叶片抗氧化保护和渗透调节能力[J].草业科学,2017,34(11):2295-2302.

[26] 李丰涛.红麻对重金属的吸收特征及外源 GSH 缓解镉毒的机理研究[D].福州:福建农林大学,2013.

[27] 朱振华.施用吲哚乙酸对不同玉米品种幼苗镉吸收和生理生化的影响[D].昆明:昆明理工大学,2018.