

外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗生长及抗氧化系统的影响

陈晶^{1,2}, 庞思琪^{1,2}, 赵秀兰^{1,2,*}

¹西南大学资源环境学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆400715; ²重庆市农业资源与环境研究重点实验室, 重庆400716

摘要: 采用水培试验, 研究了0.5 mg·L⁻¹ Cd胁迫下添加10 μmol·L⁻¹ 吲哚-3-乙酸(IAA)、吲哚丁酸(IBA)和萘乙酸(NAA) 3种外源生长素对玉米幼苗生长、镉吸收、丙二醛(MDA)、脯氨酸(Pro)和谷胱甘肽(GSH)含量及抗氧化酶活性的影响。结果表明, 镉胁迫下, IAA和IBA能显著提高玉米幼苗根和地上部生物量, 显著降低叶片MDA和GSH含量, IAA使玉米幼苗叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性显著提高, 但IBA和NAA使上述3种酶活性显著降低。IAA对玉米幼苗根镉含量的影响不显著, 却使地上部镉含量显著降低, IBA使玉米幼苗根和地上部镉含量均显著提高。NAA使玉米幼苗根和地上部的生物量、镉含量、GSH含量和3种酶活性显著降低, 使玉米幼苗叶片MDA显著提高。3种外源生长素均可提高玉米幼苗叶片脯氨酸含量。说明10 μmol·L⁻¹ 不同外源生长素对玉米幼苗生长及抗氧化系统的影响不同。IAA和IBA可通过减轻膜脂过氧化程度来缓解镉对玉米幼苗的伤害, 而NAA却加剧了玉米幼苗受到的伤害。相关分析显示, 玉米幼苗叶片MDA含量与3种酶活性及Pro含量的相关性不显著, 但与GSH含量显著相关, 表明GSH在镉胁迫下玉米幼苗抗氧化系统中起作十分重要的作用。

关键词: 生长素; 镉胁迫; 玉米幼苗; 抗氧化系统

随着工业“三废”排放日益增加, 农业中化肥和农药的大量施用以及含镉(Cd)产品的广泛应用, 土壤镉污染已成为当今社会普遍关注的问题(刘柿良等2014)。土壤中镉极易被植物根吸收, 且具有很强的生物毒性, 在极低浓度时就对植物产生毒害作用(吴伦忠等2008)。镉对植物的毒害作用表现在抑制植物根系的生长和发育, 破坏根系对水分和矿质元素的吸收, 减少营养物质进入根内及向地上部的运输, 进而影响地上部分的生长和发育(Guo等2007); 镉还使植物体内形成过多的活性氧, 产生氧化胁迫, 从而引起膜脂过氧化, 导致细胞膜破坏, 影响植物代谢, 也会抑制植物的生长, 导致生物量下降, 甚至死亡(Clemens 2006; 刘俊等2010)。

生长素是植物体内合成的对植物生长发育和生理生化有着重要影响的微量有机质, 能促进细胞分裂和伸长以及新器官的分化和形成, 对植物的生长发育和生理生化有着重要影响。研究发现, 作为重要的植物生长调节剂, 吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、吲哚丁酸(indole butyric acid, IBA)和萘乙酸(1-naphthylacetic acid, NAA)不仅参与了植物生长和发育的诸多过程, 如根和茎的生长, 维管束组织的形成和分化, 细胞分裂等(李旭等2008), 还可使植株叶片维持较高超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)活性, 减少丙二醛(malodialdehyde, MDA)的

积累, 防止膜脂过氧化, 减轻逆境条件下自由基活性氧对植物的伤害, 增强植物对严寒、干旱、高温等非生物胁迫的适应性(Park等2007)。此外, 研究还发现, 生长素类物质可缓解重金属对植物毒害的作用, 能促进植物生长, 在增加生物量的同时, 影响植物对铝(任晓燕等2014)、铅(López等2005)和镉(蔡悦2010)等重金属的吸收和富集能力。目前, 国内外关于外源生长素对植物富集重金属的研究已有很多报道, 但关于不同的生长素类物质在重金属胁迫下对植物吸收和忍耐重金属的作用机制尚不明确。玉米对重金属具有一定的吸收、富集和转化能力, 且生物量大, 易于收获, 在镉污染土壤的生物修复中具有很大的应用潜力(黄辉等2010; 李希良等2013)。因此, 本研究以玉米幼苗为材料, 采用水培试验通过测定植物生物量、镉含量、MDA含量、及抗氧化酶(SOD、POD、CAT)的活性和抗氧化物质脯氨酸(proline, Pro)和谷胱甘肽(glutathione, GSH)含量, 比较镉胁迫下外源IAA、IBA和NAA对玉米幼苗生长、镉吸收、氧化-抗氧化系统的影响, 探讨不同外源生长素对镉胁迫下植物生理生化的影响, 为植物修复技术的发展提供理论依据。

收稿 2016-03-05 修定 2016-07-16

资助 国家自然科学基金(41471272)。

* 通讯作者(E-mail: zxl@swu.edu.cn)。

材料与方法

1 供试材料

供试植物为玉米(*Zea mays* L.)幼苗, 品种名为‘京科糯2000’。

2 试验设计

水培试验于2015年4月1日至5月3日在西南大学南区温室进行。选择饱满、均一的玉米种子, 经75%乙醇消毒20 min后, 用去离子水反复冲洗, 浸种12 h, 转入洁净的白瓷盘中, 黑暗萌发, 种子露白后播于洗净消毒的蛭石中。待种子发芽, 长至2叶期(约10 d), 选长势一致玉米幼苗移至温室内不含镉的2.5 L 1/2Hoagland营养液(调节营养液pH至6.0)的塑料盆中培养3 d, 通气。

以Hoagland营养液为基础营养液, 营养液中Cd和生长素添加浓度由预备试验的结果确定。镉以CdCl₂·5H₂O形式加入, 生长素有IAA、IBA和NAA。试验设计为: (1)对照: 不添加Cd和生长素; (2) 0.5 mg·L⁻¹ Cd; (3) 10 μmol·L⁻¹ IAA+0.5 mg·L⁻¹ Cd; (4) 10 μmol·L⁻¹ IBA+0.5 mg·L⁻¹ Cd; (5) 10 μmol·L⁻¹ NAA+0.5 mg·L⁻¹ Cd, 共5个处理, 每处理重复3次, 每3 d更换1次处理液, 处理20 d时取样分别测定各生长和生理指标。

3 指标测定

3.1 植株干重及测定

培养20 d后收获, 样品用自来水冲洗后, 用20 mmol·L⁻¹乙二胺四乙酸钠(edetate disodium, EDTA-2Na)浸泡样品根部15 min以去除根表面残留的重金属, 再用去离子水反复冲洗干净, 分成根和地上部, 于恒温干燥箱105°C杀青0.5 h, 80°C下烘干至恒重, 分别称其干重。

3.2 镉含量和转运系数的测定

将烘干的玉米幼苗根和地上部分样品粉碎, 经HNO₃-HClO₄消煮后, 由原子吸收分光光度计法测定消解液中的镉浓度。转运系数(translocation factor, TF)=地上部分Cd含量/根部Cd含量。

3.3 氧化胁迫及抗氧化系统相关指标的测定

参照《植物生理学实验指导》(高俊风2006)测定。SOD活性采用氮兰四唑(nitro-blue tetrazolium, NBT)光化学还原法, 在560 nm下测定光密度, 以抑制NBT光还原反应50%时所需的酶量为1个酶单位, 用U·g⁻¹ (FW)表示。POD活性采用愈创木酚

(guaiacol, Gua)氧化、分光光度法测定, 以470 nm波长下光密度每分钟升高1.0为1个酶单位, 用U·g⁻¹ (FW)·min⁻¹表示。CAT活性采用紫外分光光度法测定, 以240 nm波长下光密度每分钟降低0.1为1个酶单位, 用U·g⁻¹ (FW)·min⁻¹表示。MDA含量采用0.05 mol·L⁻¹的磷酸缓冲液(pH 7.8)研磨提取, 硫代巴比妥酸(thiobarbituric acid, TBA)显色法测定, 以每单位中含有MDA的量表示, 即mmol·g⁻¹ (FW)。Pro含量采用3%的磺基水杨酸(5-sulfosalicylic acid dihydrate, SAD)提取、酸性茚三酮(triketohydrindene hydrate, TH)显色后加入甲苯(toluene, Tol)萃取、分光光度法测定, 以每单位中含有Pro的量表示, 即μg·g⁻¹ (FW)。GSH含量采用5 mmol·L⁻¹乙二胺四乙酸-三氯乙酸(ethylene diamine tetraacetic acid-three chloride acetic acid, EDTA-TCA)研磨提取, 二硫代双-二硝基苯甲酸[5,5'-dithiobis (2-nitrobenzoic acid), DTNB]显色法测定, 以每单位中含有谷胱甘肽的量表示, 即μg·g⁻¹ (FW)。

4 数据分析

所有试验数据均通过Microsoft Office Excel 2013和SPSS 17.0软件进行统计分析, 多重比较采用Duncan法, 文中所有表中数据均为3次重复的平均值。

实验结果

1 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗生长的影响

由表1看出, 0.5 mg·L⁻¹ Cd处理显著降低玉米幼苗根和地上部的生物量, 降幅分别为38.9%和46.8% ($P<0.05$), 表明镉胁迫抑制了玉米幼苗的生长。与单独镉处理相比, IAA+Cd和IBA+Cd处理使

表1 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗生长的影响

Table 1 Effects of different exogenous auxins on the growth of maize seedlings under Cd stress

处理	生物量(DW)/g·株 ⁻¹	
	根	地上部
对照	0.208±0.01 ^a	0.805±0.03 ^a
Cd	0.127±0.01 ^c	0.428±0.01 ^c
IAA+Cd	0.163±0.02 ^b	0.608±0.07 ^b
IBA+Cd	0.207±0.01 ^a	0.567±0.04 ^b
NAA+Cd	0.151±0.00 ^{bc}	0.245±0.01 ^d

表中数值为平均值±标准误($n=3$), 同列数据不同小写字母表示差异达 $P<0.05$ 水平。下表同此。

玉米幼苗根生物量分别提高28.3%和63.0%,使地上部生物量分别提高42.1%和32.5%,均达显著水平;而NAA+Cd处理对玉米幼苗根生物量影响不显著,却显著降低地上部生物量。说明镉胁迫下,IAA和IBA均能促进玉米幼苗的生长,缓解镉对玉米幼苗的毒害作用,提高玉米幼苗对耐镉能力,而NAA却进一步抑制了玉米幼苗的生长。

2 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗镉吸收和转运的影响

由表2看出,0.5 mg·L⁻¹ Cd处理显著增加根和地上部镉含量,与单独镉处理相比,IAA+Cd处理对玉米幼苗根镉含量无显著影响,却显著降低玉米幼苗地上部镉含量;IBA+Cd处理显著提高玉米幼苗根和地上部镉含量;但NAA+Cd显著降低玉米幼苗根和地上部镉含量。说明镉胁迫下,IBA能够促进玉米幼苗对镉的吸收,而IAA和NAA则抑制玉米幼苗对镉的吸收。

表2 不同外源生长素对玉米幼苗镉吸收和转运的影响
Table 2 Effects of different exogenous auxins on Cd uptake and translocation in maize seedlings

处理	镉含量/mg·kg ⁻¹		TF
	根	地上部	
对照	3.33±0.06 ^c	1.11±0.01 ^e	0.333±0.01 ^a
Cd	333.10±0.06 ^b	72.22±0.15 ^b	0.217±0.01 ^b
IAA+Cd	334.67±0.08 ^b	54.31±0.58 ^c	0.162±0.01 ^c
IBA+Cd	698.20±0.12 ^a	78.21±0.12 ^a	0.112±0.01 ^d
NAA+Cd	125.32±0.17 ^c	13.10±0.06 ^d	0.105±0.01 ^d

转运系数(TF)是植物转运重金属能力的重要指标,转运系数越大,说明植物将根部吸收的重金属转移到地上部的能力越强,地上部积累重金属能力越强(徐稳定2014)。由表2看出,Cd处理下,大部分Cd富集在玉米幼苗根部,迁移至地上部较少,与单独镉处理相比,IAA+Cd、IBA+Cd和NAA+Cd处理均显著降低玉米幼苗镉的TF,下降幅度为NAA>IBA>IAA。说明浓度为10 μmol·L⁻¹的3种生长素均可抑制镉在玉米幼苗中转运,其中以NAA的抑制程度最大。

3 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗叶片丙二醛含量的影响

丙二醛(MDA)是植物组织在逆境下遭受氧化胁迫发生膜脂过氧化的产物,其含量高低反映膜

受损程度。由图1看出,0.5 mg·L⁻¹ Cd处理显著提高玉米幼苗叶片MDA含量,推测镉胁迫使玉米幼苗受到了膜脂过氧化伤害。与单独镉处理相比,IAA+Cd和IBA+Cd均显著降低玉米幼苗MDA含量,而NAA+Cd处理略提高玉米幼苗叶片MDA含量。说明10 μmol·L⁻¹ IAA和IBA可减缓镉胁迫对玉米幼苗脂质氧化程度,而10 μmol·L⁻¹ NAA加重了镉胁迫对玉米幼苗脂质氧化程度。

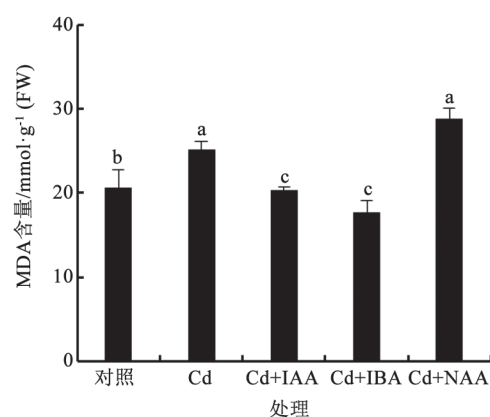


图1 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗MDA含量的影响
Fig.1 Effects of different exogenous auxins on MDA content in maize seedlings under Cd stress
不同小写字母表示差异达显著水平($P<0.05$)。下同同此。

4 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

SOD、POD和CAT等抗氧化酶是植物体活性氧清除系统的重要组成部分。由表3看出,Cd处理显著提高玉米幼苗叶片SOD和CAT活性,却显著降低POD活性。与单独镉处理相比,IAA+Cd处理显著提高玉米幼苗叶片SOD、POD和CAT活性,但IBA+Cd处理却显著降低上述3种酶活性;而NAA+Cd处理显著降低玉米幼苗叶片SOD、POD活性,但对CAT活性影响不显著。说明镉胁迫下不同生长素对玉米幼苗3种抗氧化酶活性的影响不尽相同。

5 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗叶片脯氨酸和谷胱甘肽含量的影响

植物在逆境下积累脯氨酸具有一定普遍性,其含量的增加可以提高细胞的抗逆能力,增加细胞对不良环境的适应性。由图2-A可看出,Cd处理略降低玉米幼苗叶片Pro含量,但与单独镉处理相比,IAA+Cd、IBA+Cd和NAA+Cd处理均显著提高

表3 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗抗氧化酶活性的影响

Table 3 Effects of different exogenous auxins on antioxidant enzyme activities in maize seedlings under Cd stress

处理	SOD活性/ $U \cdot g^{-1}$ (FW)	POD活性/ $U \cdot g^{-1}$ (FW)·min ⁻¹	CAT活性/ $U \cdot g^{-1}$ (FW)·min ⁻¹
对照	609.52±52.79 ^c	100.67±2.86 ^a	30.28±2.82 ^c
Cd	655.24±114.37 ^b	77.50±1.15 ^b	52.14±18.45 ^b
IAA+Cd	831.49±42.07 ^a	102.67±3.38 ^a	66.60±18.10 ^a
IBA+Cd	358.10±30.79 ^d	39.73±1.99 ^c	21.10±0.35 ^c
NAA+Cd	617.14±13.20 ^c	34.13±4.47 ^c	52.91±15.54 ^b

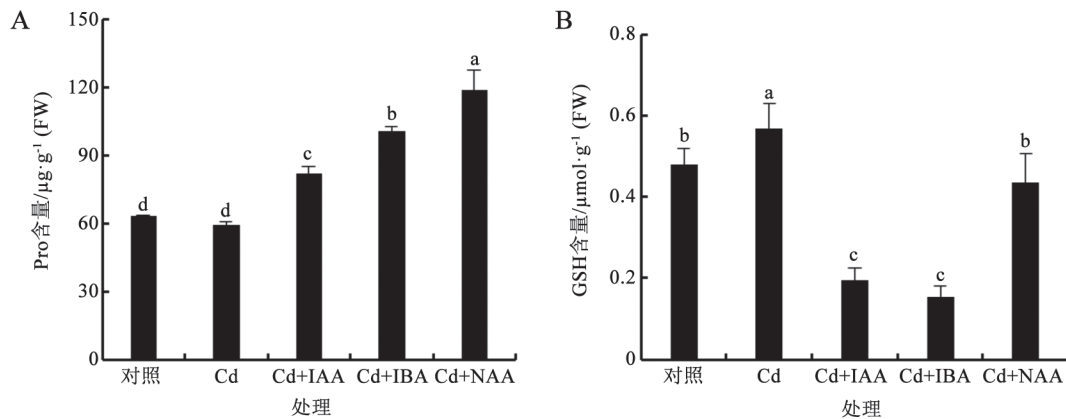


图2 不同外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗叶片Pro和GSH含量的影响

Fig.2 Effects of different exogenous auxins on Pro and GSH contents in leaves of maize seedlings under Cd stress

玉米幼苗叶片Pro含量,说明添加外源生长素促进了镉胁迫下玉米幼苗脯氨酸的积累。

GSH是细胞代谢过程和植物遭受氧化胁迫时产生的过氧化物最有效的清除剂之一。由图2-B可看出,Cd处理显著提高玉米幼苗叶片GSH含量,与单独镉处理相比,IAA+Cd、IBA+Cd和NAA+Cd处理显著降低玉米幼苗叶片GSH含量,下降的幅度为NAA < IAA < IBA。说明添加外源生长素降低了镉胁迫下玉

米幼苗GSH的积累,且不同生长素降低程度不同。

6 丙二醛与生物量、抗氧化酶、脯氨酸及谷胱甘肽之间的相关性

如表4所示,相关性分析表明,MDA含量与玉米幼苗根和地上部分干重均呈显著负相关关系,相关系数分别为-0.653和-0.727。此外,MDA含量与抗氧化酶活性、Pro含量无显著相关关系,但与GSH显著正相关,相关系数为0.592。

表4 MDA与生物量、抗氧化酶、Pro及GSH之间的相关性

Table 4 Pearson correlations among MDA and biomass, antioxidant enzyme, proline, GSH of maize seedlings

	MDA	根干重	地上部分干重	SOD	POD	CAT	Pro	GSH
MDA	1.000							
根干重	-0.653**	1.000						
地上部分干重	-0.727**	0.734**	1.000					
SOD	0.230	-0.449	-0.010	1.000				
POD	-0.267	-0.002	0.638*	0.587*	1.000			
CAT	0.384	-0.380	-0.203	0.661**	0.199	1.000		
Pro	0.236	0.083	-0.558*	-0.288	-0.792**	-0.037	1.000	
GSH	0.592*	-0.333	-0.263	-0.170	-0.092	-0.148	-0.227	1.000

表中结果根据5个处理水平的数据计算,*表示差异显著($P < 0.05$),**表示差异极显著($P < 0.01$)。

讨 论

生物量是对植物忍耐能力的重要评价,生物量的提高说明植物忍耐能力增强,镉胁迫能对作物生长发育造成严重危害,显著降低作物生物量(李新博等2009)。本研究发现,0.5 mg·L⁻¹ Cd显著降低玉米幼苗根和地上部的生物量,说明镉胁迫抑制了玉米幼苗的生长。镉胁迫下,添加10 μmol·L⁻¹ IAA和IBA均能显著提高玉米幼苗生长的生物量,表明该浓度下这2种生长素可促进玉米幼苗生物量,增强玉米幼苗对镉的忍耐能力,结果与周建民等(2007)在玉米,王德娜等(2012)在枫叶幼苗上的研究结果一致,而10 μmol·L⁻¹ NAA抑制了镉胁迫下玉米幼苗的生长,这与Israr和Sahi (2008)的研究结果不同,他们的研究结果为1、10和100 μmol·L⁻¹ NAA处理能显著提高铅胁迫下野百合的生物量,这可能与生长素对镉胁迫下植物生长的影响与生长素和植物类型有关。

研究表明,生长素可参与重金属通过质外体向细胞质流动的机制,当对植物组织施加生长素时,其与细胞受体相接触,从而启动了H-ATPase,导致质外体的酸化以及细胞质的碱化,由H-ATPase活性在质膜造成的电化学梯度导致阳离子通道的打开或者启动质膜上的阴离子转运蛋白,最终导致金属阳离子的入流,从而影响植物对重金属的吸收和积累(胡拥军2010)。如周建民等(2007)研究表示,10 mg·kg⁻¹ IAA可促进玉米幼苗对镉的吸收和转运;王德娜等(2012)研究发现600 mg·L⁻¹ IBA对枫叶幼苗吸收镉具有促进作用;Zhu等(2013)研究表明,0.05 μmol·L⁻¹ NAA促进拟南芥根部镉积累,而抑制Cd向地上部分运输。本研究中,0.5 mg·L⁻¹ Cd处理显著提高了玉米幼苗根和地上部镉含量,而添加10 μmol·L⁻¹ IAA对玉米幼苗根部镉含量的影响不显著,却显著降低了玉米幼苗地上部镉含量,这与周建民等(2007)研究结果不一致,这可能与实验条件、镉和IAA添加量不同造成的差异,细胞质中的Cd可以通过Cd结合肽(Vogeli-Lange和Wagner 1990)、Cd²⁺/H⁺双向转运系统(Salt和Wagner 1993)等穿过液泡膜,进入液泡中,认为Cd储存在液泡中可减少Cd对细胞质及细胞器中各种生理代谢的伤害(利容迁和王建波2002),从而推测IAA可能促使根细胞液泡积累较多的镉,而减少向地上部分运输,来缓解玉米幼苗镉毒害。10 μmol·L⁻¹ IBA显著

提高玉米幼苗根和地上部镉含量,说明该浓度IBA缓解玉米幼苗镉毒害的原因是提高了玉米幼苗对镉的忍耐能力。而10 μmol·L⁻¹ NAA显著降低了玉米幼苗根和地上部镉含量,这与其生长受到抑制有关。镉胁迫下,添加生长素显著降低玉米幼苗镉的转运系数,说明外源生长素并不能促进玉米幼苗对镉的转运。

逆境胁迫下,植物体内活性氧自由基大量产生,引发膜脂过氧化,造成细胞膜系统的破坏。丙二醛(MDA)是植物组织在逆境下膜脂氧化的最终产物,其含量的多少能够在一定程度上反映植物膜质过氧化水平(章秀福等2006)。本研究中,镉胁迫使玉米幼苗MDA含量显著增加,说明镉胁迫会提高玉米幼苗膜脂过氧化水平,这与汪洪等(2008)的研究结果一致。此外,添加10 μmol·L⁻¹ IAA和IBA均显著降低镉胁迫下玉米幼苗叶片MDA含量,而10 μmol·L⁻¹ NAA略提高镉胁迫下玉米幼苗叶片MDA含量。说明10 μmol·L⁻¹ IAA和IBA降低了玉米幼苗的MDA含量,减轻了膜脂过氧化程度,提高了玉米对镉的忍耐能力,而10 μmol·L⁻¹ NAA加重了膜脂过氧化作用,加剧了玉米幼苗受到的伤害,从而抑制了生长。

在生物系统的进化过程中,细胞内形成了防御活性氧毒害的保护酶系统,主要由SOD、POD和CAT等组成,通常,逆境胁迫可导致植物体内SOD活性增大,从而减轻活性氧的伤害,抑制膜脂过氧化产物MDA的积累,保持和修复细胞膜;POD可把SOD等产生的H₂O₂变成H₂O,使活性氧维持在较低水平上;CAT可与SOD偶联,彻底清除体内超氧阴离子(O₂⁻)及H₂O₂等氧自由基(陈宏等2000;张晓璟等2011)。研究表明,添加外源生长素可调节SOD、POD和CAT活性来抵抗碱、重金属等逆境胁迫的能力(胡拥军2010;苗丽等2014)。本研究中,10 μmol·L⁻¹ IAA能显著提高SOD、POD和CAT活性,10 μmol·L⁻¹ IBA虽显著降低了SOD、POD和CAT活性,但生物量并不减少,而10 μmol·L⁻¹ NAA抑制SOD、POD和CAT活性,表明生长素对玉米幼苗抗氧化酶活性的影响比较复杂。相关分析表示,玉米幼苗叶片MDA与SOD、POD和CAT均无显著相关关系,可以推测镉胁迫下,外源生长素引起的抗氧化酶系统活性的变化并不是玉米幼苗膜脂过氧化程度变化的主要因素,其机理亟待进一步研究。

非酶系统的抗氧化物质主要有脯氨酸和谷胱甘肽。其中脯氨酸的积累被认为是植物受逆境胁迫的指示物,在植物受重金属胁迫中可以螯合Cd,形成Cd-Pro复合体来减轻Cd对植物的伤害(Sharma等1998)。作为渗透调节物质,脯氨酸还能稳定细胞结构,能够清除活性氧自由基,缓冲细胞内氧化还原电位,也是抗氧化物(肖强2008)。本研究表示,0.5 mg·L⁻¹ Cd使Pro含量略下降,而10 μmol·L⁻¹ IAA、IBA和NAA均显著提高镉胁迫下玉米幼苗叶片Pro含量,相关分析表明,Pro与玉米幼苗地上部生物量显著负相关(-0.558),但与MDA无显著相关关系,结果与孙瑞莲(2006)的研究不尽相同,其研究表示镉胁迫下,脯氨酸含量与茄子叶片MDA含量呈显著正相关(0.547),与叶片鲜重呈显著负相关(-0.537),这可能是所选用材料和实验条件不同的原因,推测镉胁迫下,Pro的积累与玉米幼苗活性氧自由基的清除以及膜脂过氧化作用无关,Pro的增加是植物对逆境胁迫的一种适应性反应,在一定程度上反映了植物的抗逆性,而添加外源生长素可提高玉米幼苗的抗逆性。谷胱甘肽可通过参加叶绿体中抗坏血酸-谷胱甘肽循环,消除过氧化氢。本研究发现,镉胁迫下GSH含量提高,这可能是镉胁迫时,玉米幼苗γ-谷氨酰半胱氨酸合成酶活性明显增强,GSH的前体半胱氨酸被大量诱导合成引起(Howarth等2003)。镉胁迫下,添加外源生长素玉米幼苗叶片GSH含量降低,其含量与MDA含量呈显著正相关(0.592),表明GSH含量的降低有利于减少MDA积累,因此10 μmol·L⁻¹ IAA和IBA通过改变GSH含量来提高玉米幼苗的抗氧化胁迫能力,从而缓解镉毒害。

综上所述,0.5 mg·L⁻¹ Cd抑制了玉米幼苗的生长,使MDA含量增加,造成了玉米幼苗氧化胁迫,而10 μmol·L⁻¹ IAA和IBA可缓解镉对玉米幼苗的毒害作用,促进镉胁迫下玉米幼苗生长,但10 μmol·L⁻¹ NAA抑制了玉米幼苗生长,初步认为不同类型生长素对镉胁迫下玉米幼苗的生长影响不同。另外,10 μmol·L⁻¹ IAA抑制镉吸收,是缓解镉毒害的原因,10 μmol·L⁻¹ IBA促进镉的吸收,使根和地上部镉含量均提高来增强镉忍耐能力,而10 μmol·L⁻¹ NAA抑制镉吸收,与其抑制生长有关,不同外源生长素作用有所差异,这是否是影响镉吸收的直接原因,

仍需进一步研究。然而,添加生长素使玉米幼苗镉的转运系数均降低,外源生长素并不能促进玉米幼苗镉的转运。

参考文献

- Cai Y (2010). Genotypic difference of tolerance to cadmium in rice and the mechanism of exogenous GSH in alleviating cadmium toxicity (PhD thesis). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [蔡悦(2010). 水稻耐镉的基因型差异及外源GSH缓解镉毒的机理研究(博士论文). 杭州: 浙江大学]
- Chen H, Xu QM, Wang W, Hong RY, Peng YK (2000). Alleviating effect of spraying IAA on aluminum toxicity of alfalfa seedlings. *Acta Bot Boreali*, 20 (3): 399–403 (in Chinese with English abstract) [陈宏, 徐秋曼, 王葳, 洪仁远, 彭永康(2000). 喷施IAA对紫花苜蓿幼苗铝毒害的缓解作用. *西北植物学报*, 20 (3): 399–403]
- Clemens S (2006). Toxic metal accumulation, response to exposure and mechanisms of tolerance in plants. *Biochimie*, (88): 1707–1719
- Gao JF (2006). *The Experimental Guide for Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 210–231 (in Chinese) [高俊风(2006). 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 210–231]
- Guo TR, Zhang GP, Zhou MX, Wu FB, Chen JX (2007). Influence of aluminum and cadmium stresses on mineral nutrition and root exudates in two barley cultivars. *Pedosphere*, 17 (4): 505–512
- Howarth JR, Domínguez-Solís JR, Gutiérrez-Alcalá G, Wray JL, Romero LC, Gotor C (2003). The serine acetyltransferase gene family in *Arabidopsis thaliana* and the regulation of its expression by cadmium. *Plant Mol Biol*, 51: 589–598
- Hu YJ (2010). The effect and mechanism of 3-indoleacetic acid on arsenic in plants (Master's thesis). Kunming: Kunming University of Science and Technology (in Chinese with English abstract) [胡拥军(2010). 3-吲哚乙酸在植物超富集种中的作用和机理(硕士论文). 昆明: 昆明理工大学]
- Huang H, Li S, Guo JL (2010). Effects of cadmium stress on antioxidant system and photosynthesis of maize seedlings. *J Agro-Environ Sci*, 29 (2): 211–215 (in Chinese with English abstract) [黄辉, 李升, 郭娇丽(2010). 镉胁迫对玉米幼苗抗氧化系统及光合作用的影响. *农业环境科学学报*, 29 (2): 211–215]
- Israr M, Sahi SV (2008). Promising role of plant hormones in translocation of lead in *Sesbaniadrummondii* shoots. *Environ Pollut*, 153 (1): 29–36
- Li RQ, Wang JB (2002). *Plant Stress Cell and Physiology*. Wuhan: Wuhan University Press, 310–311 (in Chinese) [利容千, 王建波(2002). 植物逆境细胞及生理学. 武汉: 武汉大学出版社, 310–311]
- Li X, Wang YD, Zhang WJ (2008). Effects of different NAA, IAA and IBA treatments on seed germination of bitter melon. *Guangdong Agric Sci*, (12): 47–48 (in Chinese with English abstract) [李旭, 王垠敦, 张卫君(2008). 不同NAA、IAA、IBA处理对苦瓜种子萌发的影响. *广东农业科学*, (12): 47–48]
- Li XB, Xie JZ, Li BW, Wang W (2009). Indian mustard and alfalfa intercropping to cadmium stress ecological response. *Chin J Appl*

- Ecol, 20 (7): 1711–1715 (in Chinese with English abstract) [李新博, 谢建治, 李博文, 王伟(2009). 印度芥菜-苜蓿间作对镉胁迫的生态响应. 应用生态学报, 20 (7): 1711–1715]
- Li XL, Ai DD, Liang SX (2013). Response of maize seedling to metal sulfur protein under the stress of copper, zinc and cadmium. Sci Technol Eng, 13 (13): 1671–1815 (in Chinese with English abstract) [李希良, 艾丹丹, 梁淑轩(2013). 铜、锌、镉胁迫下玉米幼苗金属硫蛋白的响应. 科学技术与工程, 13 (13): 1671–1815]
- Liu J, Liao BH, Ceng QR, Zhang Y Zeng M, Huang YX, Zhou XH, Zhou H (2010). Research progress on the physiological and ecological effects of cadmium stress on legume crops. Asian J Ecotoxicol, 5 (2): 295–301 (in Chinese with English abstract) [刘俊, 廖柏寒, 曾清如, 张永, 曾敏, 黄运湘, 周细红, 周航(2010). 镉胁迫对豆科作物生理生态效应研究进展. 生态毒理学报, 5 (2): 295–301]
- Liu SL, Pan YZ, Yang Rj, Ding JJ, He Y, Wang L, Ma MD (2014). Effects of exogenous nitric oxide on the plasma membrane peroxidation, ATPase and mineral nutrition absorption of Changchun flower under Cd Stress. Plant Nutr Fert Sci, 20 (2): 445–458 (in Chinese with English abstract) [刘柿良, 潘远智, 杨容子, 丁继军, 何杨, 王力, 马明东(2014). 外源一氧化氮对镉胁迫下长春花质膜过氧化、ATPase及矿质营养吸收的影响. 植物营养与肥料学报, 20 (2): 445–458]
- López ML, Peralta-Videab JR, Tenoch B, Gardea-Torresdey JL (2005). Enhancement of lead uptake by alfalfa (*Medicago sativa*) using EDTA and a plant growth promoter. Chemosphere, 61: 595–598
- Miao L, Gong B, Nie WJ, Wang XF, Wei M, Li Y, Yang FJ, Shi QH (2014). Effects of exogenous IAA on photosynthetic characteristics and antioxidant system of cucumber seedlings under NaHCO_3 stress. Plant Physiol, 50 (6): 765–771 (in Chinese with English abstract) [苗丽, 巩彪, 聂文婧, 王秀峰, 魏珉, 李岩, 杨凤娟, 史庆华(2014). 外源IAA对 NaHCO_3 胁迫下黄瓜幼苗光合特性和抗氧化系统的影响. 植物生理学报, 50 (6): 765–771]
- Park JE, Park JY, Kim YS, Staswick PE, Jeon J, Yun J, Kim SY, Kim J, Lee Y H, Park M (2007). GH3-mediated auxin homeostasis links growth regulation with stress adaptation response in *Arabidopsis*. J Biol Chem, 282 (13): 10036–10046
- Ren XY, Zhou P, An Y (2014). Effects of spraying IAA on alfalfa seedlings aluminum toxicity. Prata Cult Sci, 31 (7): 1323–1329 (in Chinese with English abstract) [任晓燕, 周鹏, 安渊(2014). 喷施IAA对紫花苜蓿幼苗铝毒害的缓解作用. 草业科学, 31 (7): 1323–1329]
- Salt DE, Wagner GJ (1993). Cadmium transport across tonoplast of vesicles from oat roots: evidence for a $\text{Cd}^{2+}/\text{H}^+$ antiport activity. J Biol Chem, 268: 12297–12302
- Sharma SS, Schat H, Vooijs R (1998). In vitro alleviation of heavy metal-induced enzyme inhibition by proline. Phytochemistry, 49 (6): 1531–1535
- Sun RL (2006). Ecological characteristics and mechanism of cadmium accumulation in plants (PhD thesis). Shenyang: Graduate University of Chinese Academy of Sciences (Shenyang Institute of Applied Ecology) (in Chinese with English abstract) [孙瑞莲(2006). 镉超积累植物的生态特征及污染耐性机理分析(博士学位论文). 沈阳: 中国科学院研究生院(沈阳应用生态研究所)]
- Vogeli-Lange R, Wagner GJ (1990). Subcellular localization of cadmium and cadmium-binding peptides in tobacco leaves: Implication of a transport function for cadmium-bind peptides. Plant Physiol, 92: 1086–1093
- Xiao Q, Chen J, Wu FH, Zheng HL (2008). Exogenous NO donor sodium nitroprusside (SNP) on salt stress rice seedling chlorophyll content, free proline content and antioxidant enzyme activity influence. Acta Agron Sin, 34 (10): 1849–1853 (in Chinese with English abstract) [肖强, 陈娟, 吴飞华, 郑海雷(2008). 外源NO供体硝普钠(SNP)对盐胁迫下水稻幼苗中叶绿素和游离脯氨酸含量以及抗氧化酶的影响. 作物学报, 34 (10): 1849–1853]
- Xu WD (2014). Study on tolerance mechanism and enrichment of cadmium in super sweet corn of 38 (PhD thesis). Guangzhou: South China University of Technology (in Chinese with English abstract) [徐稳定(2014). 超甜38玉米对镉的耐受机理及强化富集研究(博士学位论文). 广州: 华南理工大学]
- Wang DN, Xue JG (2012). The effects of IBA on seedlings of Cd^{2+} uptake of soil. J Nanjing For Univ (Nat Sci), 36 (2): 124–127 (in Chinese with English abstract) [王德娜, 薛建辉(2012). 施用IBA对枫香幼苗吸收土壤 Cd^{2+} 的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 36 (2): 121–124]
- Wang H, Zhao SC, XiaWJ, Wang XB, Fan HL, Zhou W (2008). Effects of different concentrations of cadmium stress on photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in Maize Seedlings. Plant Nutr Fert Sci, 14 (1): 36–42 (in Chinese with English abstract) [汪洪, 赵士诚, 夏文建, 王秀斌, 范洪黎, 周卫(2008). 不同浓度镉胁迫对玉米幼苗光合作用、脂质过氧化和抗氧化酶活性的影响. 植物营养与肥料学报, 14 (1): 36–42]
- Wu LZ, Han RH, Mo YW, Xie JH, Wei XH (2008). Salicylic acid enhances the resistance of rice seedlings to cadmium stress. Acta Agric Boreali Sin, 23 (Suppl): 135–139 (in Chinese with English abstract) [吴伦忠, 韩瑞红, 莫亿伟, 谢江辉, 韦翔华(2008). 水杨酸提高水稻幼苗对镉胁迫的抗性. 华北农学报, 23 (增刊): 135–139]
- Zhang XF, Wang DY, Chu KF, Yang CG, Mou RX, Chen MX, Zhu Z W, He QF, Liao XY (2006). Changes of SOD activity and MDA content and the difference of genotype of Rice under Cd stress. Chin J Rice Sci, 20 (2): 194–198 (in Chinese with English abstract) [章秀福, 王丹英, 储开富, 杨春刚, 牟仁祥, 陈铭学, 朱智伟, 何庆富, 廖西元(2006). 镉胁迫下水稻SOD活性和MDA含量的变化及其基因型差异. 中国水稻科学, 20 (2): 194–198]
- Zhang XJ, Liu JZ, Xu WH, Chen GQ, Wang HX, Zhang HB, Han GQ, Zeng HJ, Land CT, Xiong ZT, et al (2011). Effects of phosphorus on cadmium accumulation, chemical forms and physiological characteristics of different pepper varieties. Environ Sci, 32 (4): 1171–1176 (in Chinese with English abstract) [张晓璟, 刘吉振, 徐卫红, 陈贵青, 王慧先, 张海波, 韩贵琪, 曾红军, 蓝春桃, 熊治庭等(2011). 磷对不同辣椒品种镉累积、化学形态及生理特性的影响. 环境科学, 32 (4): 1171–1176]
- Zhou JM, Dang Z, Cai MF, Liu CQ (2007). Soil heavy metal pollution around the Dabaoshan Mine, Guangdong province, China. Pedo-

- sphere, 17 (15): 588–594
- Zhou JM, Dang Z, Chen NC, Xu SG, Xie ZY (2007). Study on the extraction of heavy metals from plants with chelating agent and 3-acetic acid synergistic. *Environ Sci*, 28 (9): 2085–2088 (in Chinese with English abstract) [周建民, 党志, 陈能场, 徐胜光, 谢志宜(2007). 3-吡啶乙酸协同螯合剂强化植物提取重金属的研究. *环境科学*, 28 (9): 2085–2088]
- Zhu XF, Wang ZW, Dong D, Lei GJ, Shi YZ, Li GX, Zheng SJ (2013). Exogenous auxin alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis thaliana* by stimulating synthesis of hemicellulose 1 and increasing the Cadmium fixation capacity of root cell walls. *J Hazard Mater*, (263): 398–403

Effects of exogenous auxins on growth and antioxidation system in maize seedlings under cadmium stress

CHEN Jing^{1,2}, Pang Si-Qi^{1,2}, ZHAO Xiu-Lan^{1,2,*}

¹College of Resources and Environment, Southwest University; Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Chongqing 400715, China; ²Chongqing Key Laboratory of Agricultural Resources and Environment, Chongqing 400716, China

Abstract: A hydroponic experiment was carried out to study the effects of exogenous auxins [indole-3-acetic acid (IAA), indole butyric acid (IBA) and naphthalene acetic acid (NAA)] at the concentration of 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ on the growth, cadmium uptake, malondialdehyde (MDA), proline (Pro), glutathione (GSH) and the activities of antioxidant enzymes of maize (*Zea mays*) seedling under 0.5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Cadmium (Cd) stress. The results showed that, under the Cd stress, IAA and IBA significantly increased the biomass of maize seedling, and reduced the contents of MDA and GSH in leaves significantly. Compared with IBA and NAA which decreased the activities of SOD, POD and CAT, IAA significantly improved the activities of these three anti-oxidative enzymes. In IAA treatment, the Cd contents in shoots had been decreased significantly, while showed little change for Cd contents in roots. However, IBA improved the content of Cd in both roots and shoots. In NAA treatment, the biomass, Cd contents, the contents of GSH and the activities of three antioxidant enzymes were all decreased, but the content of MDA was improved. In addition, three exogenous auxins improved the leaves proline content of maize seedlings. These results indicated that the influences of different exogenous auxins on the growth and the antioxidant system of maize seedlings were different under Cd stress. IAA and IBA could alleviate Cd toxicity for maize seedlings by reducing the degree of membrane lipid peroxidation, but NAA intensify the harm of Cd for maize seedlings. Correlation analysis showed that the MDA content of seedling leaves was not significantly correlated to the activity of three enzymes and the content of Pro, but has a significant correlation with GSH content. It is suggested that GSH plays an important role in the antioxidant system of maize seedling under cadmium stress.

Key words: auxin; cadmium stress; maize seedling; antioxidant system

Received 2016-03-05 Accepted 2016-07-16

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41471272).

*Corresponding author (E-mail: zxl@swu.edu.cn).