

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2020.05.020

外源水杨酸对镉胁迫下小报春幼苗生长及生理特性的影响

贾 茵, 刘才磊, 兰晓悦, 陈筱溪, 赵 健, 潘远智*

(四川农业大学风景园林学院, 四川 成都 611130)

摘要:为了探究叶面喷施外源水杨酸(Salicylic acid, SA)对小报春(*Primula forbesii* Franch.)镉(Cadmium, Cd)胁迫的缓解作用,本研究以小报春幼苗为试验材料,采用盆栽试验方法,在土壤 Cd 胁迫($150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)下,测定不同浓度(0, 10, 100, 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)SA 处理下的小报春植株生长和生理特性指标。结果表明,低浓度 SA(10, 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)能够使小报春株高、冠幅和地上部生物量增加,促进光合作用;低浓度 SA 能降低过氧化氢和丙二醛含量,提高超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)和过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性,促进可溶性糖和可溶性蛋白的产生;同时低浓度 SA 还能显著降低小报春幼苗叶片中的 Cd 含量,增加叶片中的钾和锌含量,降低钙和镁含量。而高浓度 SA(1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)缓解作用下降,甚至对植株生长产生抑制作用。本研究表明,100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源 SA 处理可以显著缓解 $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土壤 Cd 胁迫对小报春幼苗的毒害作用,并降低植株镉积累。

关键词:外源水杨酸;镉;小报春;抗氧化系统;光合参数;营养元素

中图分类号:Q945.78

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2020)05-1346-09

Effects of Exogenous Salicylic Acid on the Growth and Physiological Characteristics of *Primula forbesii* Franch. Seedlings under Cadmium Stress

JIA Yin, LIU Cai-lei, LAN Xiao-yue, CHEN Xiao-xi, ZHAO Jian, PAN Yuan-zhi*

(College of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan Province 611130, China)

Abstract: In order to explore the effects of foliar application of exogenous salicylic acid (SA) on *Primula forbesii* Franch. under cadmium (Cd) stress, a pot experiment was performed with *P. forbesii* seedlings as materials. The effects of different concentrations of exogenous salicylic acid (0, 10, 100, 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) on *P. forbesii* growth and physiological characteristics under $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ soil Cd stress were investigated. The results showed that low concentrations of SA (10, 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) increased the plant height, crown width, aboveground biomass and promoted photosynthesis. Furthermore, exogenous SA application reduced the content of hydrogen peroxide and malondialdehyde in *P. forbesii* seedlings under Cd stress. The activities of SOD, POD and CAT, and the contents of the soluble sugar and soluble protein in Cd-treated *P. forbesii* seedlings were increased by SA application. Meanwhile, SA application also decreased the contents of Cd, Ca and Mg but increased K and Zn contents in leaves of *P. forbesii* seedlings under Cd stress. However, 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA treatment was found to inhibit the plant growth. This study showed that 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ exogenous SA treatment alleviated the toxic effects of $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ soil Cd stress on *P. forbesii* seedlings, and reduced Cd accumulation.

Key words: Exogenous salicylic acid; Cadmium; *Primula forbesii* Franch.; Antioxidant system; Photosynthetic parameters; Nutrient elements

近年来土壤污染已成为严重制约我国经济发展的重要因素,据《全国土壤污染状况调查公报》显示,

镉(Cadmium, Cd)的点位超标率高达 7.0%,位列无机污染物之首^[1],辽宁、河北、云南和四川等地是我

收稿日期:2020-04-27;修回日期:2020-05-28

基金项目:国家自然科学基金项目(31670622)资助

作者简介:贾茵(1983-),女,山西太原人,博士,副教授,主要从事园林植物资源与应用研究,E-mail:jiayin_cn@163.com; * 通信作者 Author for correspondence, E-mail:scpyzls@163.com

国耕地重金属污染的多发区域^[2]。Cd 是植物生长发育的非必需元素,在植物体内的大量积累会严重抑制植株光合作用,破坏活性氧代谢平衡及矿质元素吸收和转运,引起植株矮小,器官坏死甚至死亡^[3-5],且随着 Cd 在植物体内大量积累,会通过食物链传递危害人类健康^[6]。水杨酸(Salicylic acid, SA)是一种普遍存在于植物体内的酚类化合物,是一种重要的胞内信号分子^[7],参与调节种子萌发、植物开花、气孔关闭和离子吸收等许多生理过程^[8]。近来研究显示,SA 可以激活植物的抗性相关代谢,提高植物对干旱、盐碱、重金属等胁迫的抗性和耐性^[9-11]。

小报春(*Primula forbesii* Franch.)又称田埂报春,是我国特有的报春花科(Primulaceae)报春花属(*Primula* L.)2 年生草本植物,广泛分布于云南、四川等海拔较低处^[12]。该种生命力强,观赏价值高,群体效果好,可自播繁衍,是一种极具园林应用潜力的地被植物^[13]。研究表明,小报春植株对 Cd 胁迫具有一定的耐性,较高浓度($\geq 150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) Cd 胁迫会对小报春产生明显的毒害作用,影响其正常生长^[14],而 Cd 污染下外源 SA 对小报春生长和 Cd 积累的影响尚未见报道。鉴于此,本试验以小报春幼苗植株为试材,在盆栽条件下,研究了叶面喷施外源 SA 对 $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd 胁迫下小报春苗期生长生理特性、矿质元素吸收和 Cd 积累的影响,探讨了外源 SA 缓解小报春 Cd 毒害的生理机制,以期为小报春作为新型香花地被植物在 Cd 污染环境中的园林应用栽培提供参考和依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试土壤由园土、营养土与珍珠岩按照 2 : 1 : 1 (体积比)的比例配成,过 5 mm 钢筛后用多菌灵粉剂消毒,静置数天后,将培养土(干土)按照每盆 200 g 标准装入花盆。经测定土壤的 pH 值为 6.4,有机质含量为 $41.32 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全 N 为 $0.45 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全 K 为 $3.65 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全 P 为 $0.71 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,Cd 含量为 $0.31 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。小报春种子于 2017 年 5—6 月采集于四川农业大学风景园林学院($30^{\circ}42'30''$ N, $103^{\circ}51'33''$ E)大棚,当年 11 月选择饱满、整齐一致的种子播种于 288 孔穴盘中,当幼苗长出 2~3 片真叶时,按每盆 1 株定植于塑料花盆($10 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$)中。待小报春长出 7~8 片真叶后,选取健康且表型一致

的植株进行 Cd 胁迫缓解试验。

1.2 试验设计

本试验以 $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ (购于成都市科龙化工试剂厂)水溶液形式均匀浇灌在盆土中(渗出液反复回收浇灌,直至与土壤均匀混合),使土壤镉含量达到 $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。胁迫后第二天分别以浓度为 0(CK), $10(\text{T}_1)$, $100(\text{T}_2)$, $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}(\text{T}_3)$ SA 溶液以叶面喷施的方式均匀喷施于小报春叶片,对照喷施去离子水,每次喷至叶片滴液为度,每 2 d 喷一次,共喷施 20 次。每个处理 15 盆,3 次重复。试验过程中进行常规病虫害防治,浇水以见干见湿为原则,渗出液反复灌回土壤。处理 45 d 后,收获不同处理水平下的小报春植株进行形态观测和各项指标的测定,每个处理 3 次重复。

1.3 指标及观测方法

1.3.1 小报春幼苗表型观测及生长指标的测定肉眼观测各处理的小报春植株表型性状并拍照,同时用游标卡尺分别测量株高、冠幅和根长,用便携式叶面积仪(YMJ-B 型,浙江托普云农科技股份有限公司)测定植株的单叶面积并记录数据;分别收集植株地上及地下部分,用去离子水冲洗数次,用吸水纸将表面的水分吸干,置于烘箱 110°C 杀青 30 min,再将温度调至 80°C 烘干至恒重,取出样品分别称量地上部和地下部干重,并记录数据。

1.3.2 小报春幼苗各生理生化指标的测定利用 Li-6400 便携式光合测定仪(Li-cor 公司,美国)于上午 9—11 时测定净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s)和胞间 CO_2 浓度(Intercellular concentration of CO_2 , C_i),测定时光照强度约 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,温度为(30 ± 1) $^{\circ}\text{C}$;参照彭运生的方法分别测定叶绿素 a,b 及总叶绿素含量^[15];超氧阴离子自由基产生速率(Superoxide anion radical generation rate, O_2^-)参照 Elster 等的方法进行测定^[16];过氧化氢(Hydrogen peroxide, H_2O_2)含量采用 Liu 等的方法进行测定^[17];丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量根据 Robert 等提出的方法稍加修改进行测定^[18];叶片相对电导率测定参照陈建勋等^[19]的方法进行;超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)活性测定采用氮蓝四唑(Nitro-blue tetrazolium, NBT)光化还原法^[20];过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性测定采用紫外分光光

度法^[21];过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性测定采用愈创木酚法^[22];可溶性糖含量采用蒽酮法进行测定^[23];可溶性蛋白测定采用考马斯蓝法^[24];游离脯氨酸含量测定参照 Wang 等^[25]方法进行测定。

1.3.3 小报春幼苗各器官 Cd 以及常规矿质元素含量的测定 植株根、叶、叶柄中 Cd 以及钾(Potassium, K)、钙(Calcium, Ca)、镁(Magnesium, Mg)、锌(Zinc, Zn)含量根据 Alexander 等^[26]的测定方法稍作修改进行测定。将收获的小报春样品分为根、叶、叶柄 3 部分,置于 110℃烘箱内杀青 30 min,再将温度调至 80℃烘干至恒重,分别称量 3 部分干重并记录数据。称取干样粉末 0.2 g,加入 10 mL HNO₃ : HClO₄(4 : 1)混合液消化 24 h 后,用石墨消解仪(SH220F 型,北京中西远大科技有限公司)加热使其彻底消化,直至溶液消煮至澄清,待消化液冷却后,用去离子水定容至 50 mL,用原子吸收分光光度计(AA320N 型,上海精密科学仪器有限公司)测定各部分 Cd 和 K, Ca, Mg, Zn 离子含量。

1.4 数据统计与分析

数据结果均为 3 次重复试验的平均值,用 SPSS 19.0 统计软件进行方差分析和差异显著性分析,用

Excel 2003 软件制表作图。

2 结果与分析

2.1 外源水杨酸对镉胁迫下小报春植株生长特性的影响

由图 1 所示,在 Cd 胁迫下施加不同浓度外源 SA 对小报春植株形态有不同程度的影响。与对照相比,在 T₁ 和 T₂ 处理下,小报春植株长势较好,茎伸长且颜色由暗红逐渐转为绿色,根系生长健壮;T₃ 处理下小报春植株长势变弱,根系稀疏变黑。各生长指标的测定结果表明(表 1),T₂ 处理对小报春地上部的胁迫缓解作用最大,其株高、冠幅、叶面积和地上部干重均有显著增加($P < 0.05$),T₁ 与 T₃ 处理各地上部指标与对照相比无显著性差异;外源 SA 对小报春地下部影响不明显,各处理的根长与地下部干重均与对照相比无显著性差异;T₃ 处理下的小报春冠幅、根长、地下部干重数值均低于对照,说明高浓度的 SA 会对小报春生长产生一定的抑制作用。综上可知,施加 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源 SA 可显著缓解 Cd 胁迫对小报春的危害作用。

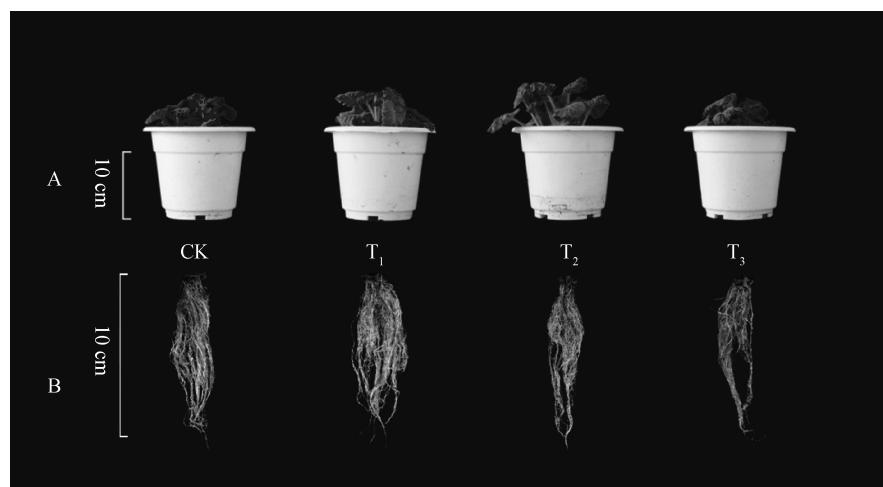


图 1 外源 SA 对 Cd 胁迫下小报春植株及根形态的影响

Fig. 1 Effects of exogenous salicylic acid on plant and root morphology of *P. forbesii* plants under cadmium stress

注:CK, T₁, T₂, T₃ Cd 浓度均为 150 mg · kg⁻¹, 外源 SA 浓度分别为 0, 10, 100, 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, 下同

Note: The concentrations of CK, T₁, T₂ and T₃ cadmium were 150 mg · kg⁻¹, and the concentrations of exogenous salicylic acid were 0, 10, 100 and 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ respectively, the same as below

2.2 外源水杨酸对镉胁迫下小报春幼苗叶片光合特性的影响

Cd 胁迫下,小报春幼苗叶片净光合速率、气孔导度以及蒸腾速率随外源 SA 浓度增加呈现先上升后下降的变化趋势(表 2),且均在 T₂ 处理时达

到最大值,相比于对照显著提高了 48.19%, 68.57% 和 88.50% ($P < 0.05$)。此后,随外源 SA 施加浓度增加,T₃ 处理下小报春叶片净光合速率、气孔导度以及蒸腾速率下降。胞间 CO₂ 浓度随外源 SA 浓度增加为先下降后上升的变化趋势,各处

理的小报春叶片胞间 CO_2 浓度均显著低于对照 ($P < 0.05$), 其中 T_2 处理下达到最低值, 相比对照降低了 21.33%。

总体而言, 施加不同浓度外源 SA 均可提高 Cd 胁迫下的小报春幼苗叶片叶绿素含量。小报春叶绿

素 a,b 和总叶绿素含量均随 SA 浓度的升高出现先升后降的变化趋势, 其中以 T_2 处理下效果最优, 相比对照分别增加了 65.93%, 52.50% 和 62.86%, 在 T_3 处理时, SA 促进效果降低, 但叶绿素 a,b 含量以及总叶绿素含量依然高于对照。

表 1 外源 SA 对 Cd 胁迫下小报春植株各生长指标的影响

Table 1 Effects of exogenous salicylic acid on growth indexes of *P. forbesii* seedlings under cadmium stress

处理 Treatment	株高 Plant height/ mm	冠幅 Crownwidth/ mm	叶面积 Leaf area/ cm^2	根长 Root length/ mm	地上部干重 Dry weight above ground/g	地下部干重 Dry weight of underground/g
CK	83.48±4.80 ^b	115.08±3.72 ^b	6.82±1.26 ^b	109.80±5.64 ^a	0.55±0.04 ^b	0.10±0.02 ^a
T_1	83.90±8.48 ^b	117.42±2.52 ^{ab}	7.33±0.72 ^{ab}	108.80±7.39 ^a	0.55±0.05 ^b	0.09±0.02 ^a
T_2	87.74±5.07 ^a	120.21±2.19 ^a	9.10±1.32 ^a	109.33±3.09 ^a	0.63±0.05 ^a	0.10±0.01 ^a
T_3	83.76±7.15 ^b	113.18±1.29 ^b	7.47±0.84 ^{ab}	104.38±3.84 ^a	0.55±0.04 ^b	0.09±0.02 ^a

注:同列中不同小写字母分别表示同一指标下不同外源水杨酸浓度处理间在 0.05 水平存在显著性差异 ($P < 0.05$), 下同

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between treatments with different exogenous salicylic acid concentrations under the same index at the 0.05 level, the same as below

表 2 外源 SA 对 Cd 胁迫下小报春幼苗叶片气体交换参数和叶绿素含量的影响

Table 2 Effects of exogenous salicylic acid on photosynthetic gas exchange parameters and chlorophyll content in leaves of *P. forbesii* seedlings under cadmium stress

处理 Treatment	净光合速率 Net photosynthetic rate/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	气孔导度 Stomatal conductance/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	胞间 CO_2 浓度 Intercellular concentration of $\text{CO}_2/\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	蒸腾速率 Transpiration rate/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content/ $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$	叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content/ $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$	总叶绿素含量 Total Chlorophyll content/ $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$
CK	3.32±0.02 ^b	0.070±0.001 ^b	333.28±8.29 ^a	1.13±0.03 ^d	1.35±0.04 ^c	0.40±0.02 ^d	1.75±0.04 ^d
T_1	3.55±0.61 ^b	0.071±0.000 ^b	308.83±0.46 ^b	1.50±0.00 ^b	1.59±0.02 ^b	0.52±0.01 ^b	2.11±0.03 ^b
T_2	4.92±0.10 ^a	0.118±0.000 ^a	262.20±2.47 ^d	2.13±0.00 ^a	2.24±0.13 ^a	0.61±0.03 ^a	2.85±0.11 ^a
T_3	3.33±0.01 ^b	0.064±0.000 ^c	292.48±0.22 ^c	1.39±0.00 ^c	1.43±0.07 ^c	0.47±0.03 ^c	1.90±0.10 ^c

2.3 外源水杨酸对镉胁迫下小报春幼苗叶片膜脂过氧化的影响

如表 3 所示, 在 Cd 胁迫条件下, 各处理的小报春幼苗叶片超氧阴离子产生速率和丙二醛含量均低于对照, 随外源 SA 浓度升高呈先降后升的变化趋势, 在 T_2 达到最低值, 相比于对照分别降低了 37.69% 和

29.33%。随施加外源 SA 浓度上升, 过氧化氢含量和相对电导率先下降后上升, 在 T_1, T_2 处理下, 两者均低于对照, 但相比于对照变化均不显著, 且于 T_2 时降到最低值。但当外源 SA 浓度为 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 小报春过氧化氢含量和相对电导率均显著上升 ($P < 0.05$), 其中相对电导率变幅最大, 是对照的 1.88 倍。

表 3 外源 SA 对 Cd 胁迫下小报春幼苗叶片超氧阴离子自由基产生速率、过氧化氢、丙二醛含量和相对电导率的影响

Table 3 Effects of exogenous salicylic acid on superoxide anion free radical content, H_2O_2 content, MDA content and relative conductivity in leaves of *P. forbesii* seedlings under cadmium stress

处理 Treatment	超氧阴离子自由基产生速率 O_2^- generation rate/ $\mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$	过氧化氢含量 H_2O_2 content/ $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$	丙二醛含量 MDA content / $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$	相对电导率 Relative conductivity /%
CK	1.30±0.01 ^a	9.99±0.53 ^b	33.11±0.42 ^a	21.33±3.51 ^b
T_1	1.29±0.03 ^a	9.88±0.69 ^b	29.43±0.98 ^c	21.00±2.00 ^b
T_2	0.81±0.01 ^c	9.12±0.15 ^b	23.40±0.42 ^d	18.33±3.22 ^b
T_3	0.92±0.01 ^b	12.77±1.23 ^a	30.99±1.04 ^b	40.00±3.46 ^a

2.4 外源水杨酸对镉胁迫下小报春幼苗叶片抗氧化系统的影响

图 2 表明在 Cd 胁迫下施加不同浓度的外源 SA 后, 对 SOD, CAT 和 POD 活性均有较大的提高作用, 其中 SOD 和 POD 活性随外源 SA 浓度增加呈先升后降的变化趋势, SOD 活性于 T_2 时达到最

大值, 是对照的 1.6 倍, 在 T_3 处理下 SOD 活性有所降低, 但依然显著高于对照 ($P < 0.05$); 而 POD 活性在 T_1 时达到最大值, 相比对照显著升高了 18.29%, 此后, 随 SA 浓度增加 POD 活性下降, 在 T_3 时达到最低, 相比对照降低了 19.97%。小报春 CAT 活性随外源 SA 浓度增大逐渐升高, 在 SA 浓

度为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,CAT 活性达到最高,相比

对照升高了 21.14%。

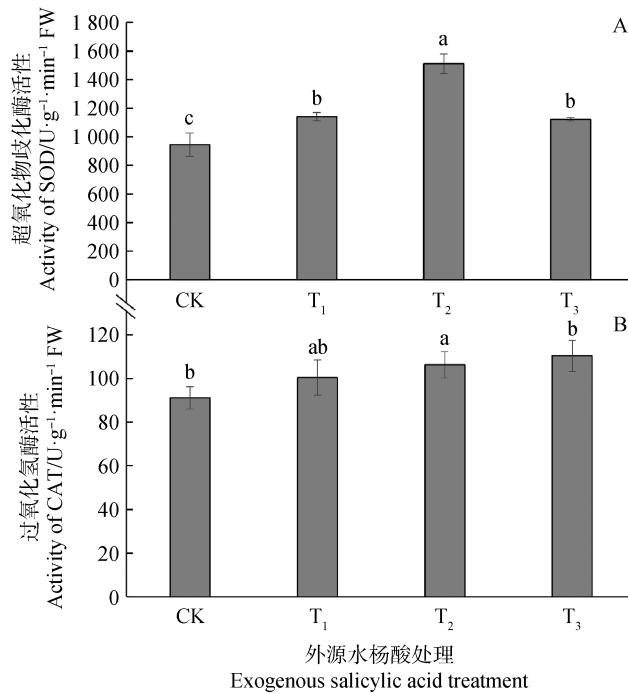


图 2 外源 SA 对 Cd 胁迫下小报春幼苗叶片 SOD, CAT, POD 活性的影响

Fig. 2 Effects of exogenous salicylic acid on SOD, CAT and POD activities in leaves of *P. forbesii* seedlings under cadmium stress

2.5 外源水杨酸对镉胁迫下小报春幼苗叶片渗透调节的影响

由图 3 可知,在 Cd 胁迫下,小报春幼苗叶片可溶性糖和可溶性蛋白含量随施加外源 SA 浓度的升高呈先上升后下降的变化趋势,且均在 T₂ 处理下达到最大值,相比于对照分别显著提高了 40.95% 和 18.80% ($P < 0.05$);此后,随 SA 浓度增加,可溶性糖和可溶性蛋白含量下降,在 T₃ 处理时,两者相比于 T₂ 均有所下降,但可溶性糖含量依然显著高于对照,而可溶性蛋白则显著低于对照 ($P < 0.05$)。随外源 SA 浓度增加,游离脯氨酸含量均低于对照,呈现先下降后上升的变化趋势,并于 T₂ 处理时达到最低,相比对照降低 14.65%。

2.6 外源水杨酸对镉胁迫下小报春幼苗器官中 Cd 含量的影响

由表 4 可知,相同处理下,Cd 主要分布在小报春的根部,叶柄和叶中的 Cd 含量显著低于地下部分 ($P < 0.05$),根中 Cd 积累量几近是叶、叶柄总 Cd 含量的 12 倍。与此同时,随着施加的外源 SA 浓度不断升高,小报春叶中 Cd 含量呈先下降后上升的变化趋势,且于 T₂ 处理时达到最低值,相比于对照降低了 77.74%,在 T₃ 时虽然有所升高,但依然显

著低于对照 ($P < 0.05$),Cd 含量仅为对照的一半,说明施加外源 SA 可以明显抑制 Cd 在叶片的积累。叶柄中的 Cd 含量则随 SA 浓度增加而增加,而根中 Cd 含量随施加 SA 浓度的升高而呈现先升后降的变化趋势,SA 浓度为 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时 (T₁) 小报春根中 Cd 含量较对照略有增加,SA 浓度升高至 100 , $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时 (T₂, T₃) 根中 Cd 含量相比对照有所减少,但均与对照无显著性差异。

表 4 外源 SA 对 Cd 胁迫下小报春幼苗叶、叶柄和根中 Cd 含量的影响

Table 4 Effects of exogenous salicylic acid on cadmium content in leaves, petioles and roots of *P. forbesii* seedlings under cadmium stress

Treatment	镉含量 Cadmium content/ $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ DW		
	叶 Leaf	叶柄 Petiole	根 Root
CK	$22.73 \pm 1.86^{\text{ab}}$	$21.26 \pm 2.19^{\text{bB}}$	$422.96 \pm 18.40^{\text{abA}}$
T ₁	$6.89 \pm 2.29^{\text{cC}}$	$30.82 \pm 1.53^{\text{abB}}$	$444.42 \pm 19.65^{\text{aA}}$
T ₂	$5.06 \pm 1.60^{\text{cC}}$	$33.68 \pm 2.86^{\text{abB}}$	$409.08 \pm 10.82^{\text{abA}}$
T ₃	$11.33 \pm 2.97^{\text{bcC}}$	$34.09 \pm 2.17^{\text{abB}}$	$409.99 \pm 10.94^{\text{abA}}$

注:同列中不同小写字母分别表示同一指标下不同外源水杨酸浓度处理间存在显著性差异 ($P < 0.05$),同行中不同大写字母分别表示相同指标下不同植物器官间存在显著性差异 ($P < 0.05$),下同

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between treatments with different exogenous salicylic acid concentrations under the same index at the 0.05 level, different capital letters in the same row indicate significant differences between different plant organs under the same index at the 0.05 level, the same as below

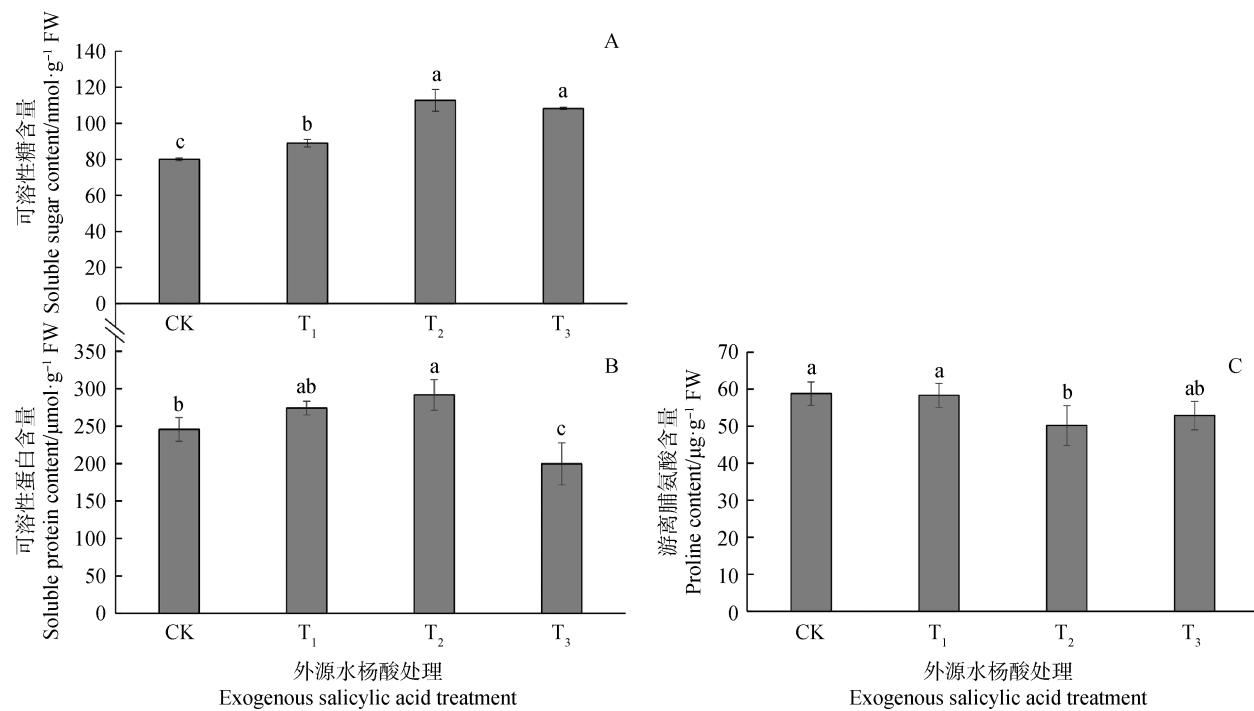


图3 外源 SA 对 Cd 胁迫下小报春幼苗叶片可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸含量的影响

Fig. 3 Effects of exogenous salicylic acid on soluble sugar content, soluble protein content and proline content in leaves of *P. forbesii* seedlings under cadmium stress

2.7 外源水杨酸对镉胁迫下小报春幼苗器官常规矿质元素积累的影响

由图4可知,相同处理下,K,Ca元素主要分布在小报春的叶柄中,叶次之,根中含量最低;Zn元素则主要分布于小报春根部,叶次之,而叶柄中含量最低;Mg元素在叶柄中含量最高,根中Mg含量略多于叶,但差异不显著。随着施加的外源SA浓度不断升高,小报春叶中的K含量先增加后减少,当T₁和T₂处理时叶中的K含量均比对照增加,其中T₂处理时叶中K含量最高;小报春叶柄中的K含量随施加的外源SA浓度升高而增加,根中的K含量均比对照有所减少,但差异均不显著。随外源SA浓度增加小报春叶片及根系中的Ca含量降低,而叶柄中Ca含量先增加后减少,但相比于对照均未表现出明显差异。小报春叶中Mg含量随SA浓度增加而降低,而叶柄和根中Mg含量随SA浓度呈先升后降的变化趋势,且于T₂时达到最大值,但相比于对照无显著差异。随SA浓度增加,小报春叶、叶柄中Zn元素呈先上升后下降的变化趋势,并于T₂处理时达到最大值,相比对照变化显著($P<0.05$),而根中Zn元素含量随SA浓度增加而逐渐上升,并于T₃处理时显著高于对照($P<0.05$)。

3 讨论

水杨酸作为一种植物激素,适量使用可以诱导植物产生系统获得性抗性,增强植物抵御外界胁迫的能力,从而促进植物生长,但过量的水杨酸会使植物发生超敏反应,引起植物细胞程序性死亡,进而抑制植物的正常生长^[27]。在本试验中,施加低浓度($10,100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)外源SA可以有效缓解 $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 镉胁迫对小报春幼苗产生的生长抑制效应,促进株高、根长和生物量等生长指标的增加,这可能是在低浓度下,SA激活植物的抗逆机制,促进了光合作用。光合作用是植物转化光能为化学能的基础生理活动,直接影响其碳水化合物的积累,近年来研究发现,外施SA能够维持逆境胁迫下植物的光化学效率,保护PSⅡ的光反应中心,调节植物光合色素合成以及光合电子传递^[28]。在本试验中, $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的SA处理下,小报春植株的叶绿素含量、净光合作用、气孔导度等光合特性指标均显著高于对照($P<0.05$),说明该浓度SA促进了Cd胁迫下小报春植株的光合作用,从而改善了植株表型,促进了生长。但施加外源SA缓解植物重金属胁迫存在明显的剂量效应,Poór等研究发现^[29],高浓度SA($\geq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)处理会使H₂O₂过量积累,

产生重度氧化胁迫。本研究结果显示,高浓度($1\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)SA 处理下,小报春植株矮小,根系发黑变短,生物量下降,植株生长受阻;从高浓度 SA 处理下植株的光合特性指标来看,叶绿素含量、

气孔导度和净光合作用也均显著降低($P<0.05$),这可能是高浓度 SA 处理会抑制抗氧化系统,加剧膜脂质过氧化,引起光合、呼吸作用等诸多生理过程障碍,从而抑制植物生长。

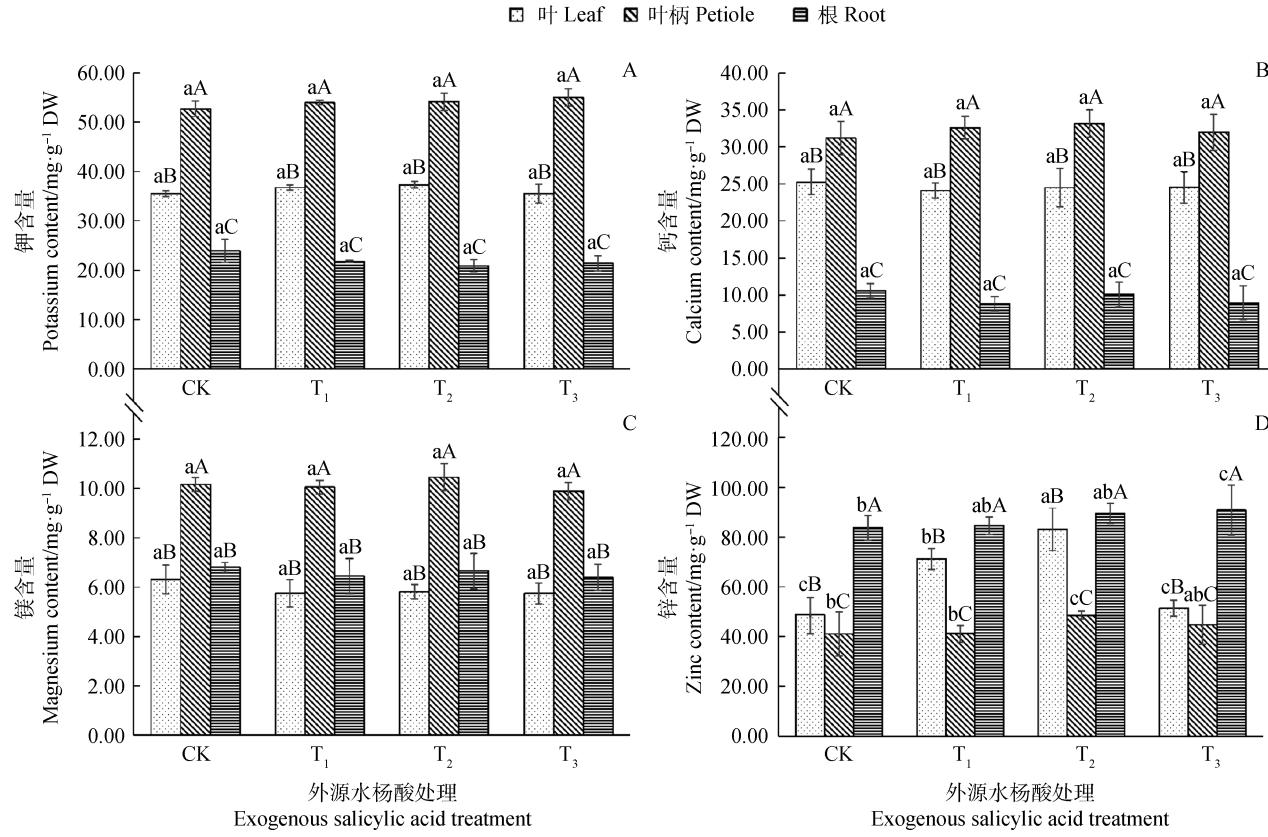


图 4 外源 SA 对 Cd 胁迫下小报春幼苗叶、叶柄和根中营养元素离子含量的影响

Fig. 4 Effects of exogenous salicylic acid on the contents of nutritions in leaves, petioles and roots of *P. forbesii* seedlings under cadmium stress

植物细胞膜是细胞与外界进行信息交流和物质交换的界面和屏障,其系统的稳定性和完整性与植物细胞能否完成正常的生理功能密切相关。重金属胁迫会引起植物体内活性氧自由基的大量增加,其毒害之一是会加剧膜脂质过氧化,产生丙二醛,损伤细胞膜系统的完整性,进而引起细胞内可溶性物质的外流,相对电导率上升^[30]。SA 作为一种普遍的胞内信号分子,可以激活植物体内的抗性相关代谢,Dong 等^[31]研究发现施加外源 SA 可诱导活性氧作为第二信使启动抗氧化系统,降低盐胁迫下棉花(*Gossypium hirsutum*)中的丙二醛含量。在本试验中,SA 处理后,小报春植株超氧阴离子自由基产生速率、丙二醛、过氧化氢含量和相对电导率均有所降低,而可溶性糖、可溶性蛋白含量增加,游离脯氨酸含量降低,这与 Lu 等^[32]在喷施外源 SA 缓解浮萍(*Lemna minor*)Cd 胁迫研究中所得结果一致,表明

施加外源 SA 可以缓解由 Cd 胁迫引起的膜脂质过氧化,维持小报春植株原生质和环境的渗透平衡,削弱 Cd 胁迫对植株的毒害效应。SOD、CAT 和 POD 是植物抗氧化酶系统的重要组成部分,能有效清除植物体内的自由基和过氧化物,缓解逆境胁迫对植株造成的伤害^[33]。在 $10,100\,\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度 SA 处理下,小报春植株 SOD、CAT 和 POD 活性比对照显著增加($P<0.05$),这与上述试验结果相呼应,说明 SA 可以参与植株体内逆境蛋白的合成和表达,调节植物体内的抗氧化机制和植物超敏反应,从而清除细胞内多余的活性氧,缓解植物细胞的膜脂质过氧化。但在高浓度 $1\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA 处理时,小报春植株超氧阴离子自由基产生速率、丙二醛含量和相对电导率升高,而 SOD、CAT 和 POD 活性降低,SA 对 Cd 胁迫下小报春植株的缓解效应减弱,甚至有加重植株逆境胁迫趋势,这与高浓度 SA

处理下小报春表型变化的试验结果相一致。

大部分的植物地上部分对 Cd 比较敏感,所以它们主要将 Cd 积累在根中,向地上部分转移较少^[34]。本试验中,Cd 离子在小报春植株体内的分配主要为:根>叶柄>叶,这与前人研究结果相似,可能是因为大部分的 Cd 在植株根部与细胞壁中的果胶酸盐和根内的蛋白质、多糖类、核酸类物质结合形成稳定的大分子物和不溶性的有机分子而沉积^[35]。SA 可以调节离子的跨膜运输,限制重金属离子的吸收和转运^[36],Gu 等^[37]研究发现 SA 预处理降低了睡莲 (*Nymphaea tetragona*) 根、茎、叶中的 Cd 积累。本研究结果表明,外源 SA 处理下,小报春植株各器官 Cd 积累量变化各不相同,其中,叶片 Cd 含量相比于对照显著下降($P<0.05$),叶柄 Cd 含量增加,而根部 Cd 含量先增后降,这可能是施加外源 SA 改变了植株对 Cd 的吸收和转运,将叶片和根中的 Cd 转移到了叶柄中,说明在一定程度上 SA 减轻了重金属对植株的伤害,提高了小报春对 Cd 的耐性。

矿质元素是植物生长发育所必需的元素,经过根吸收后被运输到植物体的各个组织,在不同物种、生长条件及生长时期,植物体内各矿质元素含量及分布也存在一定差异^[38]。在本试验中,K,Ca 和 Mg 元素主要分布在小报春植株的叶柄,而 Zn 元素则在根部分配最多,这与李君等^[39]在蓖麻 (*Ricinus communis*) 中所得出的结果相似。Cd 是植物生长的非必需元素,在植物体内的大量聚集,会影响植物代谢必需的营养元素吸收和分配,研究发现,SA 有缓解非生物胁迫使营养元素吸收减少的作用,通过诱导 H⁺-ATPase 活性升高,缓解重金属胁迫对植物 Ca,Mg 元素吸收的抑制^[40];此外,Babasheikhali 等研究发现碱性土壤条件下,施加外源 SA 可以促进玫瑰 (*Rosa hybrida* ‘Beverly Watson’) 对 K,Ca, Zn,Fe 等矿质元素的吸收,有效缓解碱性对玫瑰造成的负面影响^[41]。在本试验中,150 mg · kg⁻¹ Cd 胁迫浓度下施加外源 SA 后,小报春植株叶柄中的 K,Ca,Mg 含量相比于对照均略有升高,但在根中的含量却有所下降,这与周媛^[42]的研究结果相似;Zn 元素在根中含量随 SA 浓度增加而逐渐上升,而在叶和叶柄中含量随 SA 浓度呈显著的先升后降的变化趋势,并于 100 μmol · L⁻¹ 的 SA 浓度下达到最大值,这可能是低浓度 SA 激活植株抗逆系统,提高了相关酶活性,进而促进了 Zn 元素的吸收和转运。总体而言,目前有关 SA 诱导植物抗性的机理尚处于起步阶段,从不同植物材料中所得的研究结

果不尽相同,有的甚至相反。王小红等^[43]研究表明,100 μmol · L⁻¹ 的 SA 预处理可以显著缓解 Cd 胁迫对番茄 (*Solanum lycopersicum*) 的生长毒害作用,并降低植株 Cd 积累;而李雷等^[44]发现,Cd 污染下,根际浇灌 SA 促进了酸枣幼苗对 Cd 的吸收与转运,抑制了植株的生长,加重了 Cd 对酸枣 (*Ziziphus acidojujuba*) 幼苗的毒害。

4 结论

盆栽试验条件下,施加外源 SA 缓解小报春植株的镉胁迫危害存在明显的低浓度(10,100 μmol · L⁻¹) 促进而高浓度(1 000 μmol · L⁻¹) 抑制现象。低浓度 SA 可有效缓解 150 mg · kg⁻¹ Cd 胁迫对小报春幼苗造成的伤害,促进植株和根系生长;提高 SOD, POD 和 CAT 活性,降低过氧化氢、丙二醛含量;同时,降低小报春叶片中 Cd 含量,增加叶片中 K,Zn 含量,降低 Ca,Mg 含量,调节矿质元素在植株体内的分配,从而维持植株正常生长。综合各指标分析,外施 100 μmol · L⁻¹ SA 对 150 mg · kg⁻¹ 镉胁迫下小报春植株的缓解效果最佳。

参考文献

- [1] 环境保护部,国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报[N]. 中国国土资源报,2014-04-18(2)
- [2] 宋伟,陈百明,刘琳. 中国耕地土壤重金属污染概况[J]. 水土保持研究,2013,20(2):293-298
- [3] Ali B,Deng X,Hu X,*et al.* Deteriorative effects of cadmium stress on antioxidant system and cellular structure in germinating seeds of *Brassica napus* L. [J]. Journal of Agricultural Science&Technology,2018,17(1):63-74
- [4] 王学华,戴力. 作物根系镉滞留作用及其生理生化机制[J]. 中国农业科学,2016,49(22):4323-4341
- [5] Serrano-Martinez F,Casas J L. Effects of extended exposure to cadmium and subsequent recovery period on growth, antioxidant status and polyamine pattern in *in vitro* cultured carnation [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants,2011,17(4):327-338
- [6] Fu X,Dou C,Chen Y,*et al.* Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Phytolacca americana* L. [J]. Journal of Hazardous Materials,2011,186(1):103-107
- [7] Zanganeh R,Jamei R,Rahmani F. Impacts of seed priming with salicylic acid and sodium hydrosulfide on possible metabolic pathway of two amino acids in maize plant under lead stress[J]. Molecular Biology Research Communications,2018,7(2):83-88
- [8] Yan S,Dong X. Perception of the plant immune signal salicylic acid[J]. Current Opinion in Plant Biology,2014(20):64-68
- [9] 耿志卓,丁立人,逯亚玲,等. 外源水杨酸对不同水分胁迫下分

- 枝期紫花苜蓿生长和生理特性的影响[J]. 草地学报, 2016, 24(2): 369-376
- [10] 速亚玲, 王灵婧, 王宁, 等. 外源水杨酸对 NaCl 胁迫下紫花苜蓿幼苗生长和生理特性的影响[J]. 草地学报, 2017, 25(6): 1265-1273
- [11] Ahmad B, Jaleel H, Sadiq Y, et al. Response of exogenous salicylic acid on cadmium induced photosynthetic damage, antioxidant metabolism and essential oil production in peppermint[J]. Plant Growth Regulation, 2018, 86(2): 273-286
- [12] 陈封怀, 胡启明. 中国植物志(第 59 卷第 2 分册)[M]. 北京: 科学出版社, 1990: 7-8
- [13] 范眸天. 云南野生花卉[M]. 云南: 云南科学技术出版社, 2001: 85-88
- [14] 贾茵, 刘才磊, 兰晓锐, 等. 镉胁迫对小报春幼苗生长及生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2020, 40(3): 0454-0462
- [15] 彭运生, 刘恩. 关于提取叶绿素方法的比较研究[J]. 北京农业大学学报, 1992, 18(3): 247-250
- [16] Elstner E F, Heupel A. Inhibition of nitrite formation from hydroxylammonium chloride: a simple assay for superoxide dismutase[J]. Analytical Biochemistry, 1976, 70(2): 616-620
- [17] Liu J, Lu B, Xu L L. An improved method for the determination of hydrogen peroxide in leaves[J]. Progress in Biochemistry and Biophysics, 2000, 27(5): 548-551
- [18] Heath R L, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1968, 125(1): 189-198
- [19] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 第二版. 广州: 华南理工大学出版社, 2006: 64-66
- [20] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutase: I. Occurrence in higher plants[J]. Plant Physiology, 1977, 59: 309-314
- [21] Aebi H. Catalase in vitro[J]. Methods in Enzymology, 1984, 105: 121-126
- [22] Beffa R, Martin H V, Pilet P E. In vitro oxidation of indoleacetic acid by soluble auxin-oxidases and peroxidases from maize roots[J]. Plant Physiology, 1990, 94(2): 485-491
- [23] 刘海英, 王华华, 崔长海, 等. 可溶性糖含量测定(蒽酮法)实验的改进[J]. 实验室科学, 2013, 16(2): 19-20
- [24] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 167-169
- [25] Wang X S, Han J G. Changes of proline content, activity, and active isoforms of antioxidative enzymes in two alfalfa cultivars under salt stress[J]. Agricultural Sciences in China, 2009, 8(4): 431-440
- [26] Kranten A, Yordanova R, Janda T, et al. Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(9): 920-931
- [27] Kováčik J, Grúz J, Baćkor M, et al. Salicylic acid-induced changes to growth and phenolic metabolism in *Matricaria chamomilla* plants[J]. Plant Cell Reports, 2009, 28(1): 135-143
- [28] 唐艳萍, 文涛, 孙歆, 等. 水杨酸对植物光合作用影响的研究进展[J]. 西北植物学报, 2015, 35(8): 1701-1708
- [29] Poór P, Patyi G, Takács Z, et al. Salicylic acid-induced ROS production by mitochondrial electron transport chain depends on the activity of mitochondrial hexokinases in tomato (*Solanum lycopersicum* L.)[J]. Journal of Plant Research, 2019, 132(2): 273-283
- [30] 俞萍, 高凡, 刘杰, 等. 镉对植物生长的影响和植物耐镉机制研究进展[J]. 中国农学通报, 2017, 33(11): 89-95
- [31] Dong Y J, Wang Z L, Zhang J W, et al. Interaction effects of nitric oxide and salicylic acid in alleviating salt stress of *Gossypium hirsutum* L.[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2015, 15(3): 561-573
- [31] Lu Q, Zhang T, Zhang W, et al. Alleviation of cadmium toxicity in *Lemna minor* by exogenous salicylic acid[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 147: 500-508
- [33] Manquián-Cerdeira K, Cruces E, Escudero M, et al. Interactive effects of aluminum and cadmium on phenolic compounds, antioxidant enzyme activity and oxidative stress in blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) plantlets cultivated in vitro[J]. Ecotoxicology & Environmental Safety, 2018, 150: 320-326
- [34] 王瑜, 袁庆华, 苗丽宏. 不同狼尾草幼苗对镉胁迫的响应[J]. 草地学报, 2015, 23(1): 130-136
- [35] 张思宇, 田佳源, 郑小旭, 等. 外来入侵植物黄顶菊生长及生理生态特性对镉胁迫的响应[J]. 农业资源与环境学报, 2020, 37(3): 445-452
- [36] Liu Z, Ding Y, Wang F, et al. Role of salicylic acid in resistance to cadmium stress in plants[J]. Plant Cell Reports, 2016, 35(4): 719-731
- [37] Gu C S, Yang Y H, Shao Y F, et al. The effects of exogenous salicylic acid on alleviating cadmium toxicity in *Nymphaea tetragona* Georgi[J]. South African Journal of Botany, 2018, 114: 267-271
- [38] 李焕勇, 唐晓倩, 杨秀艳. NaCl 处理对西伯利亚白刺幼苗中矿质元素含量的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(12): 2125-2136
- [39] 李君, 葛跃, 王明新, 等. EGTA 对 Cd 胁迫下蓖麻 Cd 积累和营养元素吸收的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(09), 1855-1860
- [40] Shi Q H, Zhu Z J. Effects of exogenous salicylic acid on manganese toxicity, element contents and antioxidative system in cucumber[J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 63: 317-326
- [41] Babasheikhali M M, Jabbarzadeh Z, Amiri J, et al. Impact of salicylic acid and nitric oxide on improving growth and nutrients uptake of rose in alkaline soil conditions[J]. Journal of Plant Nutrition, 2020, 43: 667-681
- [42] 周媛. 水杨酸对铝胁迫下栝楼生长的调控机理研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2012: 29-41
- [43] 王小红, 郭军康, 贾红磊, 等. 外源水杨酸缓解镉对番薯毒害作用的研究[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(12): 2705-2714
- [44] 李雷, 刘彤, 邓群仙, 等. 外源水杨酸对镉污染下酸枣幼苗生长及镉积累的影响[J]. 四川农业大学学报, 2019, 37(3): 359-365