

外源IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜幼苗光合特性和抗氧化系统的影响

苗丽¹, 巩彪¹, 聂文婧¹, 王秀峰^{1,2}, 魏珉^{1,2}, 李岩^{1,2}, 杨凤娟^{1,2}, 史庆华^{1,2,*}

¹山东农业大学园艺科学与工程学院, 农业部黄淮地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, ²作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

摘要: 以黄瓜‘津研四号’幼苗为试材, 采用Hoagland营养液栽培, 研究了不同浓度(0、0.01、0.1、1和10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) IAA处理对50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaHCO₃胁迫下黄瓜幼苗光合特性及抗氧化系统的影响。结果表明, 碱胁迫对黄瓜幼苗的生长有抑制作用, 0.01~1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 外源IAA处理可显著增加黄瓜幼苗的生物量; 使叶中Na⁺积累降低, K⁺积累增加, 且IAA的缓解效果具有浓度效应。叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量提高, 净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)增加, 以1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ IAA处理的效果最好。添加1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 外源IAA显著提高了碱胁迫下黄瓜叶中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)和谷胱甘肽还原酶(GR)的活性及还原型抗坏血酸(AsA)和谷胱甘肽(GSH)的含量, 降低了碱胁迫诱导的活性氧积累和膜脂过氧化反应; 而10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 外源IAA处理则加剧碱胁迫对黄瓜幼苗的危害。

关键词: 黄瓜; 碱胁迫; IAA; 光合作用; 抗氧化酶

Effects of Exogenous IAA on Photosynthetic Characteristics and Antioxidative System in *Cucumis sativus* Seedlings under NaHCO₃ Stress

MIAO Li¹, GONG Biao¹, NIE Wen-Jing¹, WANG Xiu-Feng^{1,2}, WEI Min^{1,2}, LI Yan^{1,2}, YANG Feng-Juan^{1,2}, SHI Qing-Hua^{1,2,*}

¹College of Horticulture Science and Engineering, Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops (Huanghuai Region, Ministry of Agriculture), Shandong Agricultural University; ²State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China

Abstract: *Cucumis sativus* cv. ‘Jinyan No.4’ seedlings were cultivated in Hoagland nutrient solution to study the effects of different concentrations of IAA (0, 0.01, 0.1, 1 and 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) on photosynthetic characteristic and antioxidative system of *C. sativus* leaves under 50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaHCO₃ stress. The results showed that the growth of *C. sativus* was inhibited by NaHCO₃ stress. Application of different concentrations (0.01–1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) of IAA resulted in higher biomass in alkali-stressed *C. sativus* seedlings, and the effect was positively related with IAA concentration. Further analysis indicated that exogenous IAA also reduced Na⁺ content, and increased K⁺ content. Meanwhile, contents of Chla, Chlb and Car, P_n and G_s were significantly increased. Application of 1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ IAA could increase activities of some antioxidant enzymes including superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), ascorbate peroxidase (APX), dehydroascorbate reductase (DHAR) and glutathione reductase (GR) as well as contents of ascorbate (AsA) and glutathione (GSH) under NaHCO₃ stress, resulting in significant lower reactive oxygen species (ROS) accumulation and membrane lipid peroxidation in alkali-treated *C. sativus* leaves. In addition, 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ IAA could aggravate alkali stress effect on cucumber seedlings.

Key words: *Cucumis sativus*; alkali stress; IAA; photosynthesis; antioxidant enzyme

土壤盐碱化是影响农业生产和生态环境的严重问题。我国盐碱地面积约为0.99亿ha, 主要分布在东北、西北、华北地区以及沿海滩涂(李彬等2005)。近年来, 随着农业结构的调整, 我国蔬菜栽培面积不断扩大, 蔬菜产业已经成为很多省市农民增收致富的主导产业, “三北”地区的内陆省份, 蔬菜生产规模发展异常迅速。较严重的土壤盐碱化制约了很多地方的蔬菜产业发展。土壤盐碱化包括盐化和碱化两个方面, 盐化土中主要含有较

多的Na⁺、Cl⁻、SO₄²⁻等离子, 而碱化土中除了上述离子外, 还含有较多的HCO₃⁻和CO₃²⁻(李晓娜等2005; 迟春明和王志春2010)。研究表明, 碱性盐胁迫(NaHCO₃和Na₂CO₃)对向日葵(颜宏等2005)、羊

收稿 2014-01-26 修定 2014-05-12

资助 国家自然科学基金(31372059)、国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-25)、山东省现代农业产业技术体系蔬菜专项(SDARS-2013-2-3-1)。

* 通讯作者(E-mail: qhshi@sdau.edu.cn; Tel: 0538-8242201)。

草(Shi和Sheng 2005)、碱蓬(Yang等2008)和番茄(Gong等2013)等的伤害明显大于中性盐胁迫(NaCl和Na₂SO₄)。碱性盐除了造成渗透胁迫、氧化胁迫和离子毒害外(Munns 2002), 根际的高pH胁迫还可直接导致Ca²⁺、Mg²⁺和H₂PO₄⁻沉淀(Li等2009), 抑制植物对离子的吸收, 破坏植物细胞内离子的平衡(Yang等2008), 影响根系的生理功能, 甚至导致根系结构破坏(颜宏等2005), 从而对植物的生长发育造成更大的影响。然而, 关于碱胁迫影响蔬菜作物生理代谢及其调控的研究相对较少(Hu等2012)。黄瓜是世界上栽培面积最大的蔬菜作物, 在我国蔬菜产业中占有重要地位, 其对盐碱胁迫较为敏感, 日益加剧的土壤盐碱化给黄瓜生产造成了巨大损失(崔玮等2006), 因此, 研究调控黄瓜耐盐碱的生理途径具有重要的意义。

吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)是天然植物生长素的主要活性形式, 近年来的研究表明, 它在提高植物对非生物胁迫的适应性方面也发挥重要作用。外源IAA可以提高海水胁迫下玉米叶片叶绿素含量, 降低丙二醛(malondialdehyde, MDA)积累, 延缓盐胁迫下玉米叶片的衰老(刘洪展等2010)。能够产生生长素的细菌也能增加小麦对盐胁迫的抗性(Egamberdieva 2009)。盐胁迫促使豇豆(*Vigna unguiculata*) (Pujari和Chanda 2002)和绿豆(*Vigna radiate*) (Chakrabarti和Mukherji 2003)幼苗中IAA的含量提高。在调控植物适应温度胁迫和重金属胁迫等方面, 生长素也发挥重要的作用(Krishanmurthy和Rathinasabapathi 2013; Rahman 2013)。但关于生长素调控植物适应碱胁迫的研究尚未见报道。研究外源生长素对黄瓜适应碱胁迫的影响, 可为利用外源生长素类物质或调控内源生长素代谢途径而增加黄瓜的耐碱性奠定基础。

材料与方 法

1 材料与试验设计

试验于2013年8~10月在山东农业大学现代化玻璃温室内进行。供试材料为黄瓜(*Cucumis sativus* L.) ‘津研四号’。种子于28℃恒温培养箱中催芽, 挑取发芽整齐一致的播于装有蛭石的育苗盘中育苗, 昼温27~30℃, 夜温16~18℃, 湿度为60%, 自然光照, 出苗后浇灌1/2Hoagland营养液。待幼

苗长至二叶一心时, 选取整齐一致的健壮幼苗, 经自来水3次清洗后, 移栽至装有5 L营养液的水培盆中, 每盆定植6株。采用Hoagland营养液培养, 每3 d换一次营养液。预备试验结果表明, 含0、10、30、50、70、100 mmol·L⁻¹ NaHCO₃的Hoagland营养液的pH和EC (mS·cm⁻¹), 分别为: 5.8±0.1和1.0±0.1、6.8±0.1和1.4±0.1、7.5±0.1和2.3±0.1、7.8±0.1和2.8±0.1、8.0±0.1和3.5±0.1、8.3±0.1和4.5±0.1, 蔬菜作物适宜的pH为6.0~7.5, EC为1~2.5 mS·cm⁻¹ (焦永刚等2010), 因此, 本研究选用含50 mmol·L⁻¹ NaHCO₃的Hoagland营养液为弱碱胁迫。IAA的有效生理浓度为0.01~50 μmol·L⁻¹ (Thakur等2001; Correa-Aragunde等2013; 李欣欣等2013)。本研究设置6个处理: (1)对照, Hoagland营养液; (2) T0, 添加50 mmol·L⁻¹ NaHCO₃; (3) T1, 50 mmol·L⁻¹ NaHCO₃+ 0.01 μmol·L⁻¹ IAA; (4) T2, 50 mmol·L⁻¹ NaHCO₃+ 0.1 μmol·L⁻¹ IAA; (5) T3, 50 mmol·L⁻¹ NaHCO₃+1 μmol·L⁻¹ IAA; (6) T4, 50 mmol·L⁻¹ NaHCO₃+ 10 μmol·L⁻¹ IAA。每个处理5盆。处理后每2 d换一次营养液, 8 d后测定各项生理指标。

2 指标测定

2.1 光合参数和光合色素含量

于晴天上午9:00~11:00, 选取黄瓜幼苗上数第2和第3片功能叶用Li-6400便携式光合仪(美国LI-COR公司生产)测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(E), 水分利用率(WUE)= P_n/E 。每个处理随机选取5棵植株。测定时光照强度为(950±10) μmol·m⁻²·s⁻¹, 温度为(24±2)℃, CO₂浓度为(420±10) μmol·mol⁻¹。光合色素含量测定参照赵世杰等(2002)的方法。每次测定重复3次。

2.2 生物量及Na⁺和K⁺含量

将整个植株用自来水冲洗干净, 再用去离子水将植株冲洗3遍后, 用吸水纸将植株表面的水分吸干, 称鲜重。样品经105℃杀青15 min后, 于75℃烘箱中烘干至恒重, 称取干重。称取烘干的叶片0.1 g, 粉碎过筛后经H₂SO₄-H₂O₂消煮, 用火焰分光光度计测定Na⁺和K⁺含量(鲍士旦2003)。

2.3 活性氧(reactive oxygen species, ROS)和抗氧化系统相关指标

称取黄瓜叶片0.5 g, 加入4 mL的0.05 mol·L⁻¹磷酸缓冲液[pH 7.8, 内含0.01 μmol·L⁻¹乙二胺四乙

酸(EDTA)]和1%的聚乙烯吡咯烷酮(PVP)和适量石英砂, 研磨成匀浆, 15 000×g离心15 min, 上清液为粗酶液(Mishra等2006), 用于超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)及谷胱甘肽还原酶(GR)活性的测定。SOD、POD和CAT活性测定参照Gong等(2013)的方法; APX活性测定参照Cao等(2004)的方法; GR活性测定参照Foyer和Halliwell (1976)的方法; DHAR活性测定参照Nakano和Asada (1981)的方法。还原型抗坏血酸(AsA)含量测定参照Hodges等(1996)的方法; 还原型谷胱甘肽(GSH)含量测定参照Ellman (1959)的方法。超氧阴离子(O₂⁻)产生速率测定参照Tian等(2003)的方法; 过氧化氢(H₂O₂)含量测定用TiCl₄沉淀法(Patterson等1984); MDA含量测定参照赵世杰(2002)的方法。

3 统计分析

采用DPS 7.05 (Data Processing System)软件对数据进行方差分析及显著差异性检验($P < 0.05$)。

实验结果

1 外源IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜幼苗生物量及叶中Na⁺和K⁺含量的影响

NaHCO₃胁迫使黄瓜幼苗的鲜重和干重显著降低, 添加外源IAA可缓解碱胁迫对植株生长的抑制, 其中1 μmol·L⁻¹ IAA缓解效果较好, 使碱胁迫下黄瓜幼苗鲜重和干重分别增加16%和12%, 碱胁迫下10 μmol·L⁻¹ IAA对黄瓜生物量的影响与1 μmol·L⁻¹ IAA无显著差异(图1-A和B)。NaHCO₃胁迫显著增加黄瓜幼苗叶片的Na⁺含量, 降低K⁺含量; 外源IAA处理降低了Na⁺的积累, 提高了K⁺的积累, 其中, 1 μmol·L⁻¹ IAA处理效果最为显著(图1-C和D)。

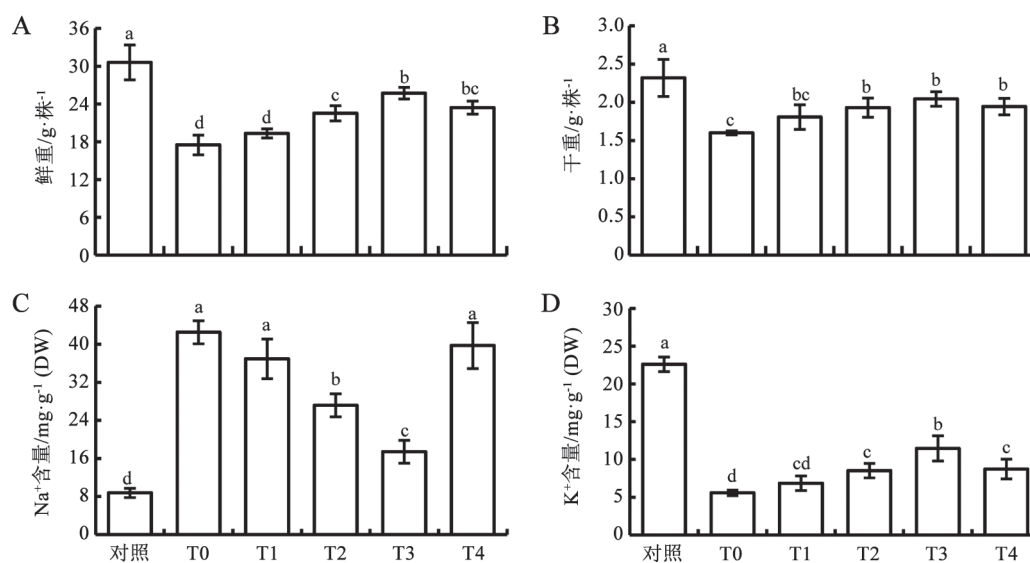


图1 不同浓度IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜植株生长及叶中Na⁺和K⁺含量的影响

Fig.1 Effects of IAA treatment with different concentrations on growth, Na⁺ and K⁺ contents in *C. sativus* leaves under NaHCO₃ stress
不同小写字母表示处理间差异达到5%显著水平; 图2和3同此。

2 外源IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜叶中光合色素含量和光合特性的影响

NaHCO₃胁迫下, 黄瓜叶中叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素和类胡萝卜素含量均显著降低; 外源IAA可显著增加碱胁迫下这些色素的含量, 其中以1 μmol·L⁻¹ IAA处理的效果最好(表1)。

碱胁迫使黄瓜叶片P_n、G_s、E和WUE均显著

降低; 外源IAA显著缓解碱胁迫对P_n和E的抑制, 而只有1 μmol·L⁻¹ IAA处理可显著缓解碱胁迫对G_s和WUE的抑制, 其他浓度处理对碱胁迫下黄瓜G_s和WUE无显著影响(表2)。

3 外源IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜叶中O₂⁻产生速率及H₂O₂和MDA含量的影响

黄瓜叶片O₂⁻产生速率、H₂O₂和MDA含量在

表1 不同浓度IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜叶中光合色素含量的影响

Table 1 Effects of IAA treatment with different concentrations on photosynthetic pigment contents in *C. sativus* leaves under NaHCO₃ stress

处理	叶绿素a含量	叶绿素b含量	类胡萝卜素含量	总叶绿素含量
对照	1.87 ^a	0.53 ^a	0.68 ^a	2.40 ^a
T0	0.87 ^d	0.22 ^d	0.35 ^d	1.09 ^d
T1	1.19 ^c	0.32 ^c	0.46 ^c	1.51 ^c
T2	1.39 ^b	0.41 ^b	0.52 ^b	1.80 ^b
T3	1.46 ^b	0.45 ^b	0.54 ^b	1.91 ^b
T4	1.09 ^c	0.34 ^c	0.43 ^c	1.43 ^c

同列数值后不同字母表示处理间差异达到5%显著水平; 表2和3同此。

表2 不同浓度IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜叶中P_n、G_s、E和WUE的影响

Table 2 Effects of IAA treatment with different concentrations on P_n, G_s, E and WUE in *C. sativus* leaves under NaHCO₃ stress

处理	P _n /μmol·m ⁻² ·s ⁻¹	G _s /mmol·m ⁻² ·s ⁻¹	E/mmol·m ⁻² ·s ⁻¹	WUE/%
对照	20.63 ^a	842 ^a	5.26 ^a	3.92 ^a
T0	10.90 ^e	294 ^d	3.68 ^d	2.95 ^c
T1	13.60 ^{cd}	340 ^{cd}	5.21 ^b	2.72 ^c
T2	15.60 ^{cd}	361 ^{cd}	5.38 ^{ab}	2.89 ^c
T3	18.20 ^b	544 ^b	5.38 ^a	3.38 ^b
T4	13.13 ^d	284 ^d	4.63 ^c	2.83 ^c

NaHCO₃胁迫后均显著上升, 外源IAA可降低O₂⁻和H₂O₂积累(图2-A和B), 缓解NaHCO₃诱导的膜质过氧化, 从而使MDA的积累量显著降低(图2-C), 尤其是在1 μmol·L⁻¹ IAA处理下效果更为显著。

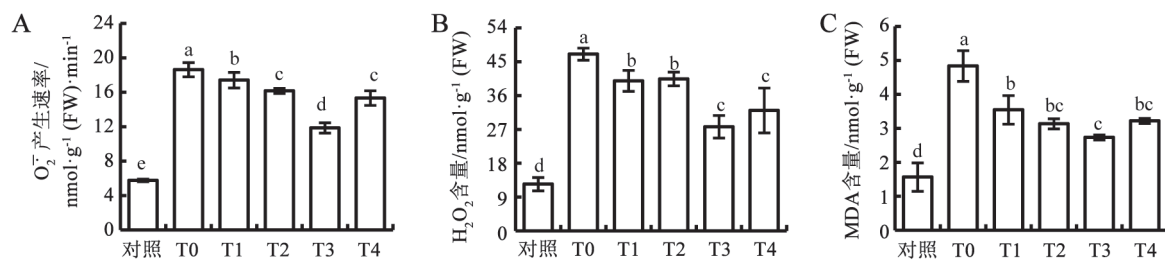


图2 不同浓度IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜幼苗叶中O₂⁻产生速率及H₂O₂和MDA含量的影响

Fig.2 Effects of IAA treatment with different concentrations on O₂⁻ production rate, H₂O₂ and MDA contents in *C. sativus* leaves under NaHCO₃ stress

4 外源IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜叶中抗氧化酶活性的影响

表3表明, SOD、POD和CAT活性在碱胁迫后均显著上升, 其中SOD和POD活性在添加IAA后又有一定程度的提高, 其活性在1 μmol·L⁻¹ IAA处理时达最大, 而碱胁迫下不同浓度外源IAA对CAT活性无显著影响。NaHCO₃胁迫下黄瓜叶片中APX和DHAR活性均显著上升, 分别为对照的1.57和3.61倍, 外源IAA处理使其活性进一步升高, 当IAA浓度为1 μmol·L⁻¹时达到最大, 两种酶的活性分别是单独NaHCO₃处理的1.84和1.47倍。NaHCO₃处理8 d后GR活性与对照无显著差异, 外源IAA处理提高了GR活性, 其中1 μmol·L⁻¹ IAA作用效果显著, 在该浓度下GR活性是单独NaHCO₃处理的1.42倍, 而当IAA浓度达到10 μmol·L⁻¹时, GR的活性与单独NaHCO₃处理无显著差异。

5 外源IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜叶中AsA和GSH含量的影响

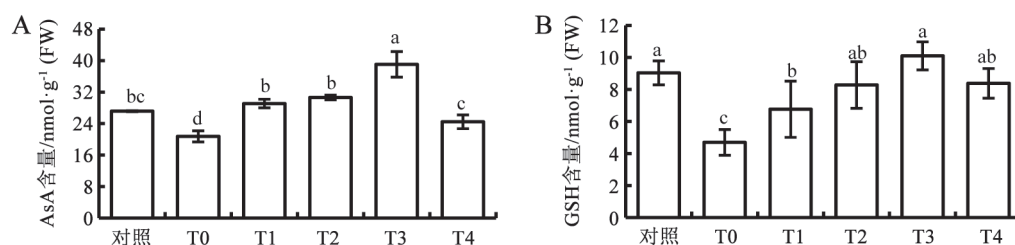
NaHCO₃胁迫显著降低了黄瓜叶中AsA和GSH的含量, 外源IAA促进了NaHCO₃胁迫下AsA和GSH的积累, 其中以1 μmol·L⁻¹ IAA处理的积累量最多, AsA和GSH的含量分别比单独碱胁迫提高了88%和115%(图3)。

讨 论

Na⁺是盐碱胁迫造成植物细胞代谢紊乱、抑制植物生长的主要毒害因子(Ungar 1996; Ghoulam等2002), 容易造成植株K⁺和Ca²⁺等营养元素的缺乏(Zhu 2000)。而且NaHCO₃胁迫能造成根际高pH胁迫, 造成植物生长介质中金属离子沉淀而失去

表3 不同浓度IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜幼苗叶中抗氧化酶活性的影响Table 3 Effects of IAA treatment with different concentrations on activities of antioxidant enzymes in *C. sativus* leaves under NaHCO₃ stress

处理	SOD活性/ U·mg ⁻¹ (蛋白)	POD活性/ μmol·mg ⁻¹ (蛋白)·min ⁻¹	CAT活性/ μmol·mg ⁻¹ (蛋白)·min ⁻¹	APX活性/ μmol·mg ⁻¹ (蛋白)·min ⁻¹	DHAR活性/ μmol·mg ⁻¹ (蛋白)·min ⁻¹	GR活性/ μmol·mg ⁻¹ (蛋白)·min ⁻¹
对照	7.82 ^d	0.078 ^e	0.083 ^d	0.050 ^e	0.096 ^d	0.041 ^d
T0	11.65 ^c	0.130 ^d	0.130 ^c	0.079 ^d	0.340 ^c	0.045 ^{cd}
T1	12.18 ^{bc}	0.140 ^c	0.150 ^b	0.090 ^c	0.380 ^c	0.052 ^b
T2	13.86 ^a	0.190 ^b	0.160 ^a	0.110 ^b	0.440 ^b	0.055 ^b
T3	14.29 ^a	0.210 ^a	0.160 ^a	0.150 ^a	0.500 ^a	0.064 ^a
T4	12.36 ^b	0.140 ^c	0.150 ^b	0.084 ^d	0.380 ^c	0.047 ^c

图3 不同浓度IAA对NaHCO₃胁迫下黄瓜幼苗叶中AsA和GSH含量的影响Fig.3 Effects of IAA treatment with different concentrations on contents of AsA and GSH in *C. sativus* leaves under NaHCO₃ stress

有效性, 其中受影响较为严重的是Fe、Mn、Mg和Ca等(张丽平等2008), 并且严重损伤根系(颜宏等2005), 影响其生理代谢。Kaya等(2010)研究表明叶部喷施IAA能降低盐胁迫下玉米叶片中Na⁺的积累, 提高K⁺和Ca²⁺的吸收, 缓解玉米的盐胁迫症状。本研究中, IAA处理降低了黄瓜叶片中Na⁺的积累, 促进了K⁺的吸收, 是其缓解黄瓜NaHCO₃胁迫的重要途径之一。外源IAA可促进根部的生长, 通过新生根的较强离子选择性吸收和转运, 改善盐离子在细胞中的分配能力, 使得细胞质中Na⁺减少, 从而降低离子毒害; 外源IAA也可能反作用于SOS信号途径, 提高根部Na⁺/H⁺反向转运体活性, 将更多的Na⁺从细胞内泵出, 来减轻Na⁺毒害。生长素作用机制较复杂, 具体的耐碱机理尚需进一步研究。10 μmol·L⁻¹外源IAA处理加剧了碱胁迫对黄瓜幼苗的危害, 这可能是因为高浓度IAA破坏了正常的生理过程, 对细胞内的正常代谢有所抑制(李欣欣等2013)。

生长素有促进气孔张开的功能(王忠2000)。研究表明, 盐胁迫下只有在防止叶中盐分积累的前提下, 植物把G_s调整到最大开度, 才能平衡离子

积累和光合作用之间的矛盾(陈静波和刘建秀2012)。本研究中, 1 μmol·L⁻¹外源IAA显著缓解了NaHCO₃胁迫导致的黄瓜叶片G_s下降, 同时WUE也显著提高, 而其他浓度IAA处理对G_s影响较小, 这可能是由于逆境胁迫下植物本能关闭气孔, 来减少水分蒸发, 降低伤害(黄立华等2009), 低浓度的IAA不足以逆转这种能力, 但高浓度IAA本身对黄瓜有伤害作用。1 μmol·L⁻¹ IAA引起G_s的增大, 导致E升高, 形成更大的蒸腾拉力促进木质部汁液中物质的运输, 保证碱胁迫下黄瓜幼苗能吸收尽量多的养分, 供应生长, 同时增大Na⁺的积累, 植物可将其区域化至液泡(Flowers和Hajibagheri 2001), 或通过提高根部Na⁺/H⁺反向转运体活性, 使更多的Na⁺外排(Zhao等2011)。丁同楼等(2013)研究表明, 小麦通过调节根系K⁺吸收系统而维持叶片较高的K⁺/Na⁺, 提高其耐盐性, IAA可能通过此途径降低Na⁺的毒害。此外, 外源IAA作为一种生长调控物质, 可延缓叶片的衰老(表2), 可能促进叶绿素合成, 抑制其降解(Ehler等2008), 使P_n得到显著提高。

研究表明, 生长素能通过影响DELLA蛋白间接调控ROS平衡或直接诱导ROS清除酶, 如谷胱甘

肽硫转移酶和奎宁还原酶等(Laskowski等2002), Pasternak等(2005a, b)研究发现, 氧化胁迫通过影响拟南芥生长素平衡而引起植株的生理反应。IAA诱导产生的NO信号分子不仅能影响根部的形态建成(Flores等2008), 而且能清除逆境胁迫导致的植物细胞中多余的ROS (Illés等2006; Zhao等2007)。本试验中, 8 d碱胁迫造成黄瓜叶片内产生大量的ROS, 并引起膜的过氧化反应(图2), 外源IAA可通过提高SOD等抗氧化酶的活性缓解NaHCO₃造成的氧化伤害(表3)。De Tullio等(2010)提出生长素、ROS、抗氧化物质和相关蛋白的相互作用参与逆境下植物生长的氧化还原信号分子的调节, 其中AsA和GSH是植物细胞内主要的抗氧化剂, 可直接与ROS反应。本试验中, 外源IAA可提高AsA和GSH的含量, 增强了ROS的清除能力。

综上所述, 外源IAA可缓解NaHCO₃对黄瓜植株的伤害, 这一功能的发挥一方面可能归因于其调节了离子平衡, 另一方面可能归因于其诱导了高效的ROS清除系统。本试验结果为黄瓜耐碱生理及生长素代谢途径在调控黄瓜适应碱胁迫中的应用研究建立了一定基础。由于相关报道较少, 关于IAA缓解黄瓜等植物碱胁迫的生理机制仍需进一步深入探讨。

参考文献

- 鲍士旦(2003). 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 203~287
- 陈静波, 刘建秀(2012). 狗牙根抗盐性评价及抗盐机理研究进展. 草业学报, 21 (5): 302~310
- 迟春明, 王志春(2010). 重度苏打碱土饱和和导水率特征分析. 华北农学报, 25 (3): 205~208
- 崔玮, 张芬琴, 李玉兰(2006). 中性盐和碱性盐胁迫对黄瓜种子萌发的影响. 种子, 25 (4): 66~69
- 丁同楼, 贾玉辉, 鲍敬, 王宝山(2013). 不同耐盐性小麦根Na⁺和K⁺的吸收特性. 植物生理学报, 49 (1): 34~40
- 黄立华, 梁正伟, 马红媛(2009). 苏打盐碱胁迫对羊草光合、蒸腾速率及水分利用效率的影响. 草业学报, 18 (5): 25~30
- 焦永刚, 石琳琪, 董灵迪, 郭敬华, 曹彩霞(2010). 蔬菜无土栽培基质初步筛选研究. 河北农业科学, 14 (9): 26~28
- 李彬, 王志春, 孙志高, 陈渊, 杨福(2005). 中国盐碱地资源与可持续利用研究. 干旱地区农业研究, 23 (2): 154~158
- 李晓娜, 张强, 陈明昌, 章衡(2005). 不同改良剂对苏打碱土磷有效性影响的研究. 水土保持学报, 19 (1): 71~74
- 李欣欣, 赵静, 廖红(2013). 吲哚乙酸、吲哚丁酸和萘乙酸对大豆幼根生长的影响. 植物生理学报, 49 (6): 573~578
- 刘洪展, 郑凤荣, 唐学玺(2010). 外源生长素对半海水胁迫下玉米幼苗叶片衰老特性的影响. 干旱地区农业研究, 28 (2): 104~108
- 王忠(2000). 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 69~70
- 颜宏, 赵伟, 盛艳敏, 石德成, 周道玮(2005). 碱胁迫对羊草和向日葵的影响. 应用生态学报, 16 (8): 1497~1501
- 张丽平, 王秀峰, 史庆华, 高青海, 刘泽洲(2008). 黄瓜幼苗对氯化钠和碳酸氢钠胁迫的生理响应差异. 应用生态学报, 19 (8): 1854~1859
- 赵世杰, 史国安, 董新纯(2002). 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社, 55~57, 142~143
- Cao X, Ma QL, Tu C (2004). Antioxidative responses to arsenic in the arsenic-hyperaccumulator Chinese brake fern (*Pteris vittata* L.). Environ Pollu, 128: 317~325
- Chakrabarti N, Mukherji S (2003). Alleviation of NaCl stress by pretreatment with phytohormones in *Vigna radiata*. Biol Plant, 46 (4): 589~594
- Correa-Aragunde N, Foresi N, Delledonne M, Lamattina L (2013). Auxin induces redox regulation of ascorbate peroxidase activity by S-nitrosylation/denitrosylation balance resulting in changes of root growth pattern in *Arabidopsis*. J Exp Bot, 64 (11): 3339~3349
- De Tullio MC, Jiang K, Feldman LJ (2010). Redox regulation of root apical meristem organization: connecting root development to its environment. Plant Physiol Biochem, 48: 328~336
- Egamberdieva D (2009). Alleviation of salt stress by plant growth regulators and IAA producing bacteria in wheat. Acta Physiol Plant, 31: 861~864
- Ehlert B, Schöttler MA, Tischendorf G, Ludwig-Müller J, Bock R (2008). The paramutated *SULFUREA* locus of tomato is involved in auxin biosynthesis. J Exp Bot, 59: 3635~3647
- Ellman GL (1959). Tissue sulfhydryl groups. Arch Biochem Biophys, 82: 70~77
- Flores T, Todd CD, Tovar-Mendez A, Dhanoa PK, Correa-Aragunde N, Hoyos ME, Brownfield DM, Mullen RT, Lamattina L, Polacco JC (2008). Arginase-negative mutants of *Arabidopsis* exhibit increased nitric oxide signaling in root development. Plant Physiol, 147: 1936~1946
- Flowers TJ, Hajibagheri MA (2001). Salinity in *Hordeum vulgare*: ion concentration in root cells of cultivars differing in salt tolerance. Plant Soil, 231: 1~9
- Foyer CH, Halliwell B (1976). The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism. Planta, 133: 21~25
- Ghoulam C, Foursy A, Fares K (2002). Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars. Environ Exp Bot, 47: 39~50
- Gong B, Wen D, VandenLangenberg K, Wei M, Yang FJ, Shi QH, Wang XF (2013). Comparative effects of NaCl and NaHCO₃ stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves. Sci Hortic, 157: 1~12
- Hodges DM, Andrews CJ, Johnson DA, Hamilton RI (1996). Antioxidant compound responses to chilling stress in differentially sensitive inbred maize lines. Physiol Plant, 98: 685~692
- Hu XH, Zhan Y, Shi Y, Zhang Z, Zou ZR, Zhang H, Zhao JZ (2012). Effect of exogenous spermidine on polyamine content and metabolism in tomato exposed to salinity-alkalinity mixed stress. Plant Physiol Bot, 57: 200~209

- Illés P, Schlicht M, Pavlovkin J, Lichtscheidl I, Baluska F, Ovecka M (2006). Aluminum toxicity in plants: internalization of aluminum into cells of the transition zone in *Arabidopsis* root apices relates to changes in plasma membrane potential, endosomal behaviour and nitric oxide production. *J Exp Bot*, 57 (15): 4201~4213
- Krishanmurthy A, Rathinasabapathi B (2013). Auxin and its transport play a role in plant tolerance to arsenite-induced oxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 36: 1838~1849
- Kaya C, Tuna AL, Okant AM (2010). Effect of foliar applied kinetin and indole acetic acid on maize plants grown under saline conditions. *Turk J Agric*, 34: 529~538
- Laskowski MJ, Dreher KA, Gehring MA, Abel S, Gensler AL, Sussex IM (2002). *FQR1*, a novel primary auxin-response gene, encodes a flavin mononucleotide-binding quinone reductase. *Plant Physiol*, 128: 578~590
- Li CY, Fang B, Yang CW, Shi DC, Wang DL (2009). Effects of various salt-alkaline mixed stresses on the state of mineral elements in nutrient solutions and the growth of alkali resistant halophyte *Chloris virgata*. *J Plant Nutr*, 32: 1137~1147
- Mishra S, Srivastavas S, Tripathi RD, Govindarajan R, Kuriakose SV, Prasad MNV (2006). Phytochelation synthesis and response of antioxidants during cadmium stress in *Bacopa monnieri* L. *Plant Physiol Biochem*, 44: 25~37
- Munns R (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ*, 25: 239~250
- Nakano Y, Asada K (1981). Hydrogen peroxide scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplast. *Plant Cell Physiol*, 22: 867~880
- Pasternak T, Potters G, Caubergs R, Jansen MAK (2005a). Complementary interactions between oxidative stress and auxin control plant growth responses at plant, organ, and cellular level. *J Exp Bot*, 56: 1991~2001
- Pasternak T, Rudas V, Potters G, Jansen MAK (2005b). Morphogenic effects of abiotic stress: reorientation of growth in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Environ Exp Bot*, 53: 299~314
- Patterson BD, Macrae EA, Ferguson IB (1984). Estimation of hydrogen peroxide in plants extracts using titanium (IV). *Ann Biochem*, 134: 487~492
- Pujari DS, Chanda SV (2002). Effect of salinity stress on growth, peroxidase and IAA oxidase activities in vigna seedlings. *Acta Physiol Plant*, 24 (4): 435~439
- Rahman A (2013). Auxin: a regulator of cold stress response. *Physiol Plant*, 147: 28~35
- Shi DC, Sheng YM (2005). Effect of various salt-alkaline mixed stress conditions on sunflower seedlings and analysis of their stress factors. *Environ Exp Bot*, 54 (1): 8~21
- Thakur JK, Tyagi AK, Khurana JP (2001). *OsIAA1*, an *Aux/IAA* cDNA from rice, and changes in its expression as influenced by auxin and light. *DNA Res*, 8: 193~203
- Tian M, Gu Q, Zhu MY (2003). The involvement of hydrogen peroxide and antioxidant enzymes in the process of shoot organogenesis of strawberry callus. *Plant Sci*, 165: 701~707
- Ungar I (1996). Effect of salinity on seed germination, growth, and ion accumulation of *Atriplex patula* (Chenopodiaceae). *Am J Bot*, 83: 604~607
- Yang C, Shi D, Wang DL (2008). Comparative effects of salt stress and alkali stress on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.). *Plant Growth Regul*, 56: 179~190
- Zhao MG, Tian QY, Zhang WH (2007). Nitric oxide synthase-dependent nitric oxide production is associated with salt tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 144 (1): 206~217
- Zhao YK, Wang T, Zhang WS, Li X (2011). *SOS3* mediates lateral root development under low salt stress through regulation of auxin redistribution and maxima in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 189: 1122~1134
- Zhu JK (2000). Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 124: 941~948