

缺锌胁迫对苹果砧木幼苗抗氧化能力和激素含量的影响

王金花, 谭秀山, 刘 飞, 张洪毅, 付春霞, 王衍安*

(山东农业大学生命科学学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

摘 要: 在人工气候室条件下, 采用溶液培养法研究了缺锌胁迫对平邑甜茶 (*Malus hupehensis* Rehd.) 和小金海棠 (*M. xiaojinensis* Cheng et Jiang) 两种苹果砧木幼苗 SOD、POD 和 CAT 的活性, 膜质过氧化水平及内源激素 IAA、GA₃、ZR 和 ABA 含量的影响。结果表明, 缺锌胁迫下, 两品种叶片和根系中 SOD 活性显著下降, POD 和 CAT 活性、MDA 含量不同程度增加, 但小金海棠 SOD 活性下降幅度较平邑甜茶小, POD 和 CAT 活性增加比例大, 且 MDA 积累量低。缺锌使两种砧木幼苗不同器官中 IAA、GA₃ 含量显著降低, ZR、ABA 含量增加; 小金海棠缺锌植株 IAA、GA₃、ZR 含量较平邑甜茶高, ABA 含量低。平邑甜茶缺锌植株膜质过氧化水平高, 对缺锌胁迫较敏感, 小金海棠在缺锌胁迫下抗氧化能力强, 促进生长的激素含量高, 对缺锌胁迫有较强的抵御和耐受能力; 平邑甜茶缺锌植株膜质过氧化水平高, 对缺锌胁迫较敏感。

关键词: 平邑甜茶; 小金海棠; 缺锌胁迫; 抗氧化能力; 植物激素

中图分类号: S 661

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 08-1429-08

Effects of Zinc Deficiency Stress on the Antioxidative Capability and Plant Hormone Level of the Different Apple Rootstocks

WANG Jin-hua, TAN Xiu-shan, LIU Fei, ZHANG Hong-yi, FU Chun-xia, and WANG Yan-an*

(State Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Science, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: The antioxidative capability and plant hormone level of two apple rootstocks under zinc-deficiency stress were investigated for exploring the difference of endurance and sensitivity to zinc-deficiency stress between two apple rootstocks. The seedlings of two apple rootstocks cultivars (*Malus hupehensis* Rehd. and *M. xiaojinensis* Cheng et Jiang) grown hydroponically under zinc-deficiency stress were tested. The changes in the antioxidant enzyme activity of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT), membrane lipid peroxidation level and the endogenous hormones content of indole-3-acetic acid (IAA), gibberellin (GA₃), zeatin riboside (ZR) and abscisic acid (ABA) in plant leaves and roots were studied. The results showed decreased SOD activity, increase activities of POD and CAT and the content of MDA in response to zinc-deficiency stress. Comparing with

收稿日期: 2012-04-17; **修回日期:** 2012-07-20

基金项目: 国家科技支撑计划项目 (2011BAD21B06); 国际锌协会合作项目 (MD-86); 现代苹果产业技术体系项目 (MATS); 公益性行业 (农业) 科研专项 (201103003)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wyaapple@126.com)

the *M. hupehensis* Rehd., the decrease of SOD activity of the *M. xiaojinensis* Cheng et Jiang was smaller, the increase of activities of POD and CAT were bigger, and the accumulation content of MDA in the seedling was less. After 45 days grown in a zinc-deficiency solution, the content of IAA and GA₃ of the two apple rootstocks cultivars were both increased dramatically, and more increase were found in *M. xiaojinensis* Cheng et Jiang. On the contrary, the content of ZR and ABA of two cultivars roots were decreased under zinc-deficiency condition. The sensitivity and endurance of the two apple rootstocks seedlings to zinc-deficiency stress were different. The *M. hupehensis* Rehd. was more sensitive and its membrane lipid peroxidation level was higher under zinc-deficiency stress, while *M. xiaojinensis* Cheng et Jiang presented more potent antioxidant effect, had more plant hormones that promotes plant growth and had better endurance and resistance to the zinc-deficiency stress.

Key words: *Malus hupehensis*; *Malus xiaojinensis*; zinc-deficiency stress; antioxidative capability; plant hormone

研究表明, 缺锌胁迫可导致植物体内活性氧 (ROS) 大量积累, 破坏细胞正常代谢, 使植物生长发育受阻 (汪洪和金继运, 2006)。植物体内超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 活性可以表征过剩的氧自由基清除能力, 丙二醛 (MDA) 含量可以衡量膜脂过氧化程度。孟杰等 (2010) 报道 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量在缺锌与正常条件下的相对值可作为耐低锌基因型水稻的筛选指标。Cakmak 等 (1989) 认为缺锌可降低 IAA 合成、抑制 IAA 运输和增强 IAA 氧化, 使代谢紊乱。此外, 缺锌可降低植物体内赤霉素含量 (Sekimoto et al., 1997)。当植物受到逆境胁迫时, 其体内酶和激素都会发生变化, 产生防御胁迫的适应能力。

苹果是对缺锌敏感的作物之一 (Alloway, 2008), 苹果缺锌小叶病在我国各苹果产区普遍发生, 并且已经成为许多苹果主产区限制产量和品质提高的主要因素之一 (束怀瑞, 2009)。不同砧木苹果树根系对锌的吸收能力也不同, 王中英等 (1992) 的研究表明, 苹果矮砧 (M9、M7 砧) 树根系吸收锌的能力高于乔砧 (山荆子砧) 树, 故不易发生小叶病。王衍安等 (2000) 发现, 以 M26 为中间砧的新红星和红富士苹果树小叶病的发病程度均较海棠砧的同一品种严重。对苹果缺锌小叶病的矫治技术也有较多研究, 但由于根系吸收或运输障碍, 叶面喷施、灌输、绑缚、土施等补锌矫治措施的持效期短或效果不显著 (周厚基 等, 1981; 闫志刚 等, 2010)。因此, 立足苹果砧木资源筛选研究, 可从根本上解决植株对锌的吸收、运转、分配和高效利用问题。

研究缺锌胁迫条件下苹果砧木的抗氧化能力、激素平衡及二者间的响应关系, 对有效地鉴别不同品种砧木的抗缺锌胁迫能力, 建立苹果砧木资源抗缺锌胁迫的筛选体系, 具有重要意义。本试验旨在探讨缺锌胁迫下苹果砧木幼苗抗氧化能力、膜脂过氧化程度及内源激素含量的变化, 以期深入了解缺锌伤害机理以及不同砧木对缺锌胁迫的响应, 为筛选耐低锌苹果砧木提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及其处理

试验于 2011 年 3 月在山东农业大学作物生物学国家重点实验室人工气候室内进行。以常用的苹果砧木平邑甜茶 (*Malus hupehensis* Rehd.) 和小金海棠 (*M. xiaojinensis* Cheng et Jiang) 为试材, 种子分别放在消毒石英砂中, 置于 4 °C、湿润、透气条件下进行层积处理。约 45 d 和 30 d 种子露白后, 以石英砂为基质, 加蒸馏水育苗。至 3 片真叶时, 选取生长均匀一致的幼苗分别移栽到培养

钵中进行溶液培养。

采用 Han 等 (1994) 的营养液配方, 去掉其中的 Zn^{2+} 作为基本营养液, 参照 Yang 等 (1994) 螯合剂缓冲营养液培养法, 先用 1/2 基本营养液预处理 3 d, 然后再分别转入含 $4.0 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Zn}^{2+}$ ($\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 对照) 和 $0.2 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Zn}^{2+}$ (锌缺乏) 的营养液中培养 45 d。每个处理 5 次重复, 每个重复 9 株。剪取 9 株幼苗的嫩叶、根系, 分别混匀且称取 3 份 0.5 g 样品, 分别用于抗氧化酶、IAA 氧化酶和植物激素的测定。培养条件为: 光照 $400 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($16 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$), 昼/夜温度 $28^\circ\text{C}/22^\circ\text{C}$ 、相对湿度 $85\% \sim 80\%$ 。每 3 d 换 1 次营养液, 并用 $0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaOH}$ 或 $0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HCl}$ 调节营养液至 pH (6.5 ± 0.1)。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 锌含量测定

将各处理幼苗用自来水冲洗干净, 在 $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}_2\text{-EDTA}$ 溶液浸泡 15 min 除去表面粘附的锌, 最后用去离子水反复冲洗干净, 用吸水纸擦去表面水分, 分解为根、茎、叶, 105°C 下杀青, 80°C 下烘干, 测定干质量。干样研磨粉碎, 采用湿灰化法, $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$ 消煮 (全月澳和周厚基, 1981), 原子吸收分光光度计 (AES, 英国 PYE 公司生产的 SP9-400 型) 测定锌含量。

1.2.2 抗氧化酶活性及丙二醛 (MDA) 含量测定

取缺锌胁迫 45 d 幼苗的嫩叶和根系, 液氮速冻, -20°C 冰箱保存 (下同)。SOD、CAT 活性和 MDA 含量测定参照赵世杰等 (2002) 的方法。SOD 活性以抑制氮蓝四唑 (NBT) 光还原 50% 为 1 个酶活力单位 (U), 用 $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 表示。CAT 活性, 测定 240 nm 吸光度变化, 以每分钟内使 240 nm 吸光度减少 0.1 的酶量为 1 个酶活力单位 (U), 用 $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 表示。POD 活性测定按 Omran (1980) 的方法, 测定 470 nm 吸光度的变化, 以每分钟内引起 470 nm 吸光度变化 0.01 的酶量为 1 个酶活力单位 (U), 用 $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 表示。MDA 含量采用硫代巴比妥酸 (TBA) 比色法测定, 以 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 表示。

1.2.3 生长素氧化酶活性测定

采用紫外分光光度计法 (李秉真, 2001) 测定。

1.2.4 植物内源激素含量的测定

样品内源激素 IAA、 GA_3 、脱落酸 (ABA) 和玉米素核苷 (ZR) 含量采用间接酶联免疫吸附法 (ELISA) 测定, 按何钟佩 (1993) 的方法, 略有改动。试剂盒由中国农业大学作物化学控制研究室提供。样品处理方法为, 将备用样品用 80% 甲醇溶液 [含二叔丁基对甲苯酚 (BHT) $1 \text{ mmol} \cdot \text{mL}^{-1}$] 匀浆, 4°C 提取 12 h, $6000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 15 min, 沉淀用 80% 甲醇溶液重复提取 2 次, 合并上清液, 氮气吹干, 用 pH 为 7.5 的磷酸盐缓冲液 (500 mL 磷酸盐缓冲液中加 0.5 mL Tween-20, 0.5 g 明胶) 溶解定容至 1 mL, 用于 ELISA 测定。

试验数据采用 Microsoft Excel 2003 和 SAS9.0 统计软件中 t 检验法进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗锌含量的影响

表 1 显示, 缺锌胁迫使平邑甜茶和小金海棠两种苹果砧木幼苗各器官中锌含量显著降低。平邑甜茶缺锌植株叶片、根系中锌含量较对照分别降低 92.7%、94.7%, 小金海棠分别降低 84.8%、91.1%。两种苹果砧木幼苗根系中锌含量均高于叶片, 缺锌条件下小金海棠叶片、根系中锌含量均显著高于

平邑甜茶。

表 1 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗叶片和根系中锌含量的影响

Table 1 Effects of zinc-deficiency stress on zinc content of leaves and roots in the apple rootstock seedling

器官 Organ	品种 Cultivar	处理 Treatment	锌含量/ (mg · kg ⁻¹ DW) Zinc content
叶片 Leaf	平邑甜茶 <i>M. hupehensis</i>	对照 Control	20.6 ± 1.6 a
		缺锌 Zinc-deficiency	1.5 ± 0.5 c
	小金海棠 <i>M. xiaojinensis</i>	对照 Control	21.7 ± 1.7 a
		缺锌 Zinc-deficiency	3.3 ± 0.4 b
根系 Roots	平邑甜茶 <i>M. hupehensis</i>	对照 Control	85.0 ± 8.4 a
		缺锌 Zinc-deficiency	4.5 ± 0.1 c
	小金海棠 <i>M. xiaojinensis</i>	对照 Control	96.0 ± 5.7 a
		缺锌 Zinc-deficiency	8.5 ± 0.7 b

注：表中的不同字母表示同一器官不同品种处理间差异达到 5% 显著水平。下同。
Note: Different letters at the same organ of different cultivars mean significant at 5% level. The same below.

2.2 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗 SOD、POD 和 CAT 活性的影响

缺锌胁迫使小金海棠和平邑甜茶幼苗各器官中 SOD 活性显著下降,叶片 SOD 活性较根系高(表 2), 且不同品种间差异显著, 平邑甜茶叶片、根系 SOD 活性分别下降 67.9%、63.4%, 较小金海棠下降幅度(51.9%、40.3%)大。

缺锌条件下, 两种苹果砧木幼苗各器官中 POD 活性显著升高(表 2), 但不同品种增加幅度不同。平邑甜茶缺锌植株叶片、根系 POD 活性较对照增加了 124.4%和 68.0%, 小金海棠则高出对照 161.3%和 232.6%。缺锌胁迫下小金海棠叶片、根系 POD 活性较平邑甜茶分别高 29.1%和 54.1%。

锌缺处理的两种苹果砧木幼苗各器官中 CAT 活性均增加, 植株通过增加 CAT 活性以减轻缺锌造成的伤害, 但增加幅度在不同品种及不同器官间不同。平邑甜茶叶片、根系 CAT 活性分别增加 29.4%和 40.0%; 小金海棠各器官 CAT 活性则均显著升高, 分别高出对照 156.3%、222.2%(表 2)。

2.3 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗膜脂过氧化水平 MDA 的影响

缺锌胁迫显著增加了平邑甜茶和小金海棠幼苗叶片和根系中 MDA 含量(表 2), 且小金海棠各器官 MDA 含量显著低于平邑甜茶。平邑甜茶缺锌植株叶片、根系 MDA 含量分别较对照高 69.9%、119.4%, 根系比叶片的膜脂过氧化程度高; 小金海棠根系 MDA 含量增加幅度(66.7%)大约是叶片(30.5%)的 2 倍, 叶片膜质过氧化程度较低。

表 2 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗叶片和根系中 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量的影响

Table 2 Effects of zinc-deficiency stress on SOD, POD, CAT activities and MDA content of leaves and roots in the apple rootstock seedling

器官 Organ	品种 Cultivar	处理 Treatment	抗氧化酶活性/ (U · g ⁻¹ FW) Antioxidant enzyme activity			MDA 含量/ (μmol · g ⁻¹ FW) MDA content
			SOD	POD	CAT	
叶片 Leaf	平邑甜茶	对照 Control	467.5 ± 21.6 a	15.6 ± 1.2 c	1.7 ± 0.2 c	10.3 ± 1.2 c
		缺锌 Zinc-deficiency	150.3 ± 9.2 c	35.0 ± 2.7 b	2.2 ± 0.2 b	17.5 ± 1.6 a
	小金海棠	对照 Control	442.7 ± 20.3 a	17.3 ± 1.3 c	1.6 ± 0.3 c	11.8 ± 1.7 c
		缺锌 Zinc-deficiency	212.9 ± 12.7 b	45.2 ± 3.5 a	4.1 ± 0.4 a	15.4 ± 2.0 b
根系 Roots	平邑甜茶	对照 Control	220.2 ± 11.5 a	12.2 ± 0.9 c	1.0 ± 0.1 bc	6.2 ± 0.4 c
		缺锌 Zinc-deficiency	80.6 ± 7.7 c	20.5 ± 1.6 b	1.4 ± 0.1 b	13.6 ± 1.2 a
	小金海棠	对照 Control	235.3 ± 18.0 a	9.5 ± 0.7 c	0.9 ± 0.2 b	5.7 ± 0.8 c
		缺锌 Zinc-deficiency	140.4 ± 15.4 b	31.6 ± 2.4 a	2.9 ± 0.2 a	9.5 ± 1.0 b

2.4 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗激素的影响

2.4.1 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗吲哚乙酸（IAA）氧化酶的影响

表 3 显示，锌缺乏条件下，平邑甜茶和小金海棠幼苗根系和叶片中 IAA 氧化酶活性与对照相比差异均未达到显著水平。

表 3 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗叶片和根系中 IAA 氧化酶活性的影响			
Table 3 Effects of zinc-deficiency stress on IAA oxidase activity of leaves and roots in the apple rootstock seedling			
器官 Organ	品种 Cultivar	处理 Treatment	IAA 氧化酶活性/ (μg · h ⁻¹ · g ⁻¹ FW) IAA oxidase activity
叶片 Leaf	平邑甜茶 <i>M. hupehensis</i>	对照 Control	163.5 ± 20.0 ab
		缺锌 Zinc-deficiency	169.2 ± 17.6 ab
	小金海棠 <i>M. xiaojinensis</i>	对照 Control	201.3 ± 5.5 a
		缺锌 Zinc-deficiency	196.4 ± 17.6 a
根系 Roots	平邑甜茶 <i>M. hupehensis</i>	对照 Control	143.6 ± 15.1 a
		缺锌 Zinc-deficiency	139.3 ± 12.7 ab
	小金海棠 <i>M. xiaojinensis</i>	对照 Control	150.7 ± 13.7 a
		缺锌 Zinc-deficiency	147.5 ± 14.4 a

2.4.2 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗 IAA、GA₃、ZR 和 ABA 含量的影响

表 4 表明，缺锌胁迫下平邑甜茶和小金海棠幼苗各器官 IAA 和 GA₃ 含量均显著降低，ZR 和 ABA 含量增加，但不同品种变化幅度不同。

缺锌条件下，平邑甜茶叶片和根系中 IAA 含量较对照分别降低 45.5%、66.0%，小金海棠分别降低 34.7%、37.4%，且小金海棠各器官 IAA 含量均比平邑甜茶高，差异显著。

两种苹果砧木缺锌植株叶片中 GA₃ 含量差异不显著；小金海棠根系中 GA₃ 含量比平邑甜茶高 41.9 ng · g⁻¹FW，差异显著。

锌缺乏使平邑甜茶叶片和根系中 ZR 含量分别增加 31.7%、43.9%，差异显著，但小金海棠各器官 ZR 含量受缺锌胁迫影响不大。

平邑甜茶和小金海棠缺锌植株叶片中 ABA 含量较对照分别增加了 75.4%、38.3%，二者根系中 ABA 含量差异不显著，增加幅度（16.8%、12.7%）较叶片小；平邑甜茶缺锌植株叶片中 ABA 含量较小金海棠缺锌植株增加了 20.1%，差异显著。

表 4 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗叶片和根系中 IAA、GA ₃ 、ZR 和 ABA 含量的影响						
Table 4 Effects of zinc-deficiency stress on IAA, GA ₃ , ZR and ABA concentration of leaves and roots in the apple rootstock seedling						
器官 Organ	品种 Cultivar	处理 Treatment	植物激素含量/ (ng · g ⁻¹ FW) Plant hormones content			
			IAA	GA ₃	ZR	ABA
叶片 Leaf	平邑甜茶 <i>M. hupehensis</i>	对照 Control	474.1 ± 23.5 ab	381.3 ± 26.0 a	198.5 ± 14.6 b	203.5 ± 10.4 c
		缺锌 Zinc-deficiency	258.2 ± 16.1 c	263.5 ± 17.7 b	261.4 ± 12.7 a	357.0 ± 39.6 a
	小金海棠 <i>M. xiaojinensis</i>	对照 Control	490.4 ± 17.6 a	387.5 ± 29.7 a	219.2 ± 20.6 ab	214.9 ± 16.5 c
		缺锌 Zinc-deficiency	320.4 ± 19.3 b	286.4 ± 14.5 b	228.4 ± 22.8 a	297.3 ± 21.8 b
根系 Roots	平邑甜茶 <i>M. hupehensis</i>	对照 Control	289.9 ± 11.3 a	197.4 ± 11.7 ab	93.6 ± 7.7 b	184.2 ± 14.9 b
		缺锌 Zinc-deficiency	98.7 ± 5.3 c	112.4 ± 9.4 c	134.7 ± 8.9 a	215.2 ± 18.7 a
	小金海棠 <i>M. xiaojinensis</i>	对照 Control	267.5 ± 14.7 a	204.7 ± 12.3 a	99.7 ± 8.9 b	174.3 ± 13.8 bc
		缺锌 Zinc-deficiency	167.5 ± 7.7 b	154.3 ± 9.9 b	102.8 ± 11.6 b	196.5 ± 13.6 ab

3 讨论

在高等植物体内, 锌主要作为某些酶的专一性组分或激活剂参与代谢过程, 维持生物膜的稳定性 (Gao et al., 2009)。SOD、POD、CAT 被认为是清除活性氧过程中最主要的抗氧化酶类 (Suzuki & Mittler, 2006; 李珊 等, 2008), 活性氧自由基的及时清除有利于植物抵抗逆境胁迫。要提高植物抗逆能力, 一是要维持植物体内较高的 SOD 水平, 二是体内的几种抗氧化酶类之间保持良好的平衡和协调关系 (Sandalious, 1993)。本试验结果表明, 缺锌胁迫导致两种砧木叶片和根系 SOD 活性下降, 这可能是因为植物中的 Cu/Zn-SOD 在 SOD 的多种同工酶占有较大比例 (Marschner, 2012), 缺锌影响 Cu/Zn-SOD 活性, 使植株 SOD 活性降低。该结果与缺锌降低水稻 (Yu et al., 1999)、玉米 (Wang & Jin, 2005)、豇豆 (Gupta et al., 2011) 中 SOD 活性的研究结果一致, 但与 Cakmak (2000) 的研究中缺锌或低锌会提高小麦 Cu/Zn-SOD 活性的结论相反, 造成这种差异的原因可能是多年生果树与禾本科小麦在缺锌防御机制方面存在某些差异, 具体机制尚待进一步研究。

在缺锌条件下培养的玉米 (Wang & Jin, 2005)、枳 (齐笑笑, 2010) 和豇豆 (Gupta et al., 2011) 幼苗中 POD 活性不同程度增加, 使植株对缺锌胁迫的耐受力提高。本试验中两种苹果砧木缺锌植株各器官中 POD 均升高, 可增强对缺锌胁迫的抵御和适应能力。另一方面, 缺锌条件下两种苹果砧木叶片和根系中 CAT 活性均升高, 可以有效清除氧自由基, 减轻缺锌胁迫对植株造成的伤害。

植物激素在营养胁迫反应中可能起着一种信号作用, 激素平衡的改变导致植物产生一系列与营养胁迫相适应的形态和生理变化 (库文珍 等, 2009)。缺锌胁迫下小金海棠和平邑甜茶植株叶片和根系 IAA 含量均显著降低, 锌缺乏对植株中 IAA 氧化酶活性影响不明显, 植株 IAA 含量降低可能与 IAA 氧化酶活性无关。导致上述现象可能原因主要是, 锌直接参与 IAA 合成 (Alloway, 2008), 缺锌使 IAA 合成减少; 缺锌植株 POD 活性增加, 从而促进 IAA 分解 (Cakmak & Marschner, 1988; Huang et al., 1997)。

生长素具有极性运输的特点, 缺锌破坏细胞膜稳定性, 增加质膜透性 (MDA 含量增加), 影响 IAA 的向基运输 (张福锁, 1992), 因此平邑甜茶缺锌植株叶片中 IAA 向根系的运输发生障碍, 导致其根系 IAA 含量大幅下降, 而小金海棠中根系和叶片中 IAA 含量差异较平邑甜茶小, 保持动态平衡。缺锌使两种苹果砧木幼苗各器官 GA₃ 含量降低, 这与春玉米 (高质 等, 2001)、苦瓜 (施木田和陈如凯, 2004) 等的研究结果一致。但在本实验中苹果砧木品种间存在差异, 小金海棠处理植株 GA₃ 含量较平邑甜茶高, 可能是由前者各器官锌含量较高 (表 1) 引起的。ABA 可加速叶绿素的破坏和组织的老化, 抑制植株生长, 在缺锌苹果砧木幼苗中 ABA 含量显著升高, 导致两品种均表现不同程度的植株矮小、新生叶片黄化且簇生、节间缩短等缺锌症状, 且平邑甜茶缺锌植株 ABA 含量较小金海棠高, 与小金海棠在 45 d 时表现缺锌症状较平邑甜茶严重 (王金花 等, 2012) 的现象相互吻合。

缺锌条件下小金海棠较平邑甜茶 SOD 活性下降幅度小, POD 和 CAT 活性增加比例大, 形成相对较强的抗氧化酶系统, 且小金海棠 MDA 积累量较低, 细胞受伤害程度轻。因此, 从抗氧化能力和膜脂过氧化程度分析, 小金海棠对缺锌的抵抗能力较平邑甜茶强。从内源激素角度分析, 缺锌胁迫下小金海棠植株中 IAA、GA₃、ZR 变化幅度较平邑甜茶高, ABA 变化幅度较低, 更有利于促进植株生长, 延缓衰老和诱导营养物质运输, 增强对缺锌胁迫的适应性。

References

- Alloway B J. 2008. Zinc in soil and crop nutrition. Belgium and Paris, France: International Zinc Association: 66.
- Cakmak I, Marschner H. 1988. Enhanced superoxide radical production in roots of zinc deficient plants. *Journal of Experimental Botany*, 39: 1449 -

- 1460.
- Cakmak I, Marschner H, Bangerth F. 1989. Effect of zinc nutritional status on growth, protein metabolism and levels of indole-3-acetic acid and other phytohormones in bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Experimental Botany*, 40 (3): 405 – 412.
- Cakmak I. 2000. Possible role of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *New Phytologist*, 146: 185 – 205.
- Gao J J, Li T, Yu X C. 2009. Gene expression and activities of SOD in cucumber seedlings were related with concentrations of Mn, Cu or Zn under low temperature stress. *Agricultural Sciences in China*, 8 (6): 678 – 684.
- Gao Zhi, Lin Bao, Zhou Wei. 2001. Effects of zinc nutrition on endogenous hormone and free radicals in spring maize. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 7 (4): 424 – 428. (in Chinese)
- 高 质, 林 葆, 周 卫. 2001. 锌素营养对春玉米内源激素与氧自由基代谢的影响. *植物营养与肥料学报*, 7 (4): 424 – 428.
- Gupta B, Pathak G C, Pandey N. 2011. Induction of oxidative stress and antioxidant responses in *Vigna mungo* by zinc stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 58 (1): 85 – 91.
- Han Z H, Wang Q, Shen T. 1994. A comparison of some physiological and biochemical characteristics between iron-efficient and inefficient species in genus *Malus*. *Journal of Plant Nutrition*, 17: 230 – 241.
- He Zhong-pei. 1993. Phytohormone (IAA, ABA, CTKs) was detected by enzyme-linked immunosorbent assay//Techniques of crop chemical control experiment. Beijing: Beijing Agricultural University Press: 60 – 68. (in Chinese)
- 何钟佩. 1993. 植物激素 (IAA、ABA、CTKs) 的间接酶联免疫吸附测定//农作物化学控制实验指导. 北京: 北京农业大学出版社: 60 – 68.
- Huang S B, Dai Q J, Peng S B. 1997. Influence of supplemental ultraviolet-B on indoleacetic acid and calmodulin in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Growth Regulation*, 21: 59 – 64.
- Ku Wen-zhen, Peng Ke-qin, Zhang Xue-qin, Tong Jian-hua, Zhou Hao, Xiao Lang-tao. 2009. Effects of low potassium stress on mineral nutrient absorption and phytohormone contents of rice seedling. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 15 (1): 69 – 75. (in Chinese)
- 库文珍, 彭克勤, 张雪芹, 童建华, 周 浩, 萧浪涛. 2009. 低钾胁迫对水稻苗期矿质营养吸收和植物激素含量的影响. *植物营养与肥料学报*, 15 (1): 69 – 75.
- Li Bing-zhen. 2001. The measurement of IAA oxidase in ‘Pingguoli’ leaves. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 21 (6): 837 – 839. (in Chinese)
- 李秉真. 2001. 苹果梨叶片中 IAA 氧化酶的测定. *光谱学与光谱分析*, 21 (6): 837 – 839.
- Li Shan, Cheng Zhou, Yang Xiao-ling, Zhu Yun-guo, Wang Rui-fei. 2008. Effects of Pb and Zn stress on *Trichosanthes kirilowii* seedlings growth and stress-resistance physiological factors. *Chinese Journal of Ecology*, 27 (2): 278 – 281. (in Chinese)
- 李 珊, 程 舟, 杨晓玲, 朱云国, 王锐斐. 2008. 铅、锌胁迫对栝楼幼苗生长及抗逆生理因子的影响. *生态学杂志*, 27 (2): 278 – 281.
- Marschner P. 2012. Marschner’s mineral nutrition of higher plants. 3rd ed. London: Academic Press: 212 – 223.
- Meng Jie, Wang Ren-min, Wan Ji-li, Fu Li-cheng. 2010. Responses of seedling growth and antioxidase activities of different zinc efficient rice genotypes and their F₁ hybrids to Zn²⁺ activities. *Chinese Journal Rice Science*, 24 (3): 289 – 296. (in Chinese)
- 孟 杰, 王人民, 万吉丽, 付力成. 2010. 不同锌效率水稻基因型及其杂种一代幼苗生长和抗氧化酶活性 Zn²⁺ 活度的反应. *中国水稻科学*, 24 (3): 289 – 296.
- Omran R G. 1980. Peroxide levels and the activities of catalase, peroxidase and indoleacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings. *Plant Physiology*, 65: 407 – 406.
- Qi Xiao-xiao. 2010. Response and its physiological mechanism of the three citrus rootstocks to zinc or iron stress[M. D. Dissertation]. Wuhu: Anhui Normal University: 15 – 18. (in Chinese)
- 齐笑笑. 2010. 三种柑橘砧木对锌、铁胁迫的响应及其生理机制[硕士论文]. 芜湖: 安徽师范大学: 15 – 18.
- Sandalious J G. 1993. Oxygen stress and SOD. *Plant Physiology*, 101: 7 – 12.
- Sekimoto H, Hoshi M, Nomura T, Yokota T. 1997. Zinc deficiency affects the levels of endogenous gibberellins in *Zea mays* L. *Plant Cell Physiology*, 38 (9): 1087 – 1090.
- Shi Mu-tian, Cheng Ru-kai. 2004. Effects of zinc and molybdenum nutrition on yields, polyamines, hormone contents and active oxygen metabolism in leaves of balsam pear (*Momordica charantia* cv. Zhuzhou Changbai). *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 12 (3): 247 – 251. (in

Chinese)

施木田, 陈如凯. 2004. 锌钼营养对苦瓜产量、叶片多胺、激素含量与活性氧代谢的影响. 热带亚热带植物学报, 12 (3): 247 - 251.

Shu Huai-rui. 2009. Fruit cultivation theory and practice. Beijing: China Agriculture Press: 1019 - 1042. (in Chinese)

束怀瑞. 2009. 果树栽培理论与实践, 北京: 中国农业出版社: 1019 - 1042.

Suzuki N, Mittler R. 2006. Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction. *Physiologia Plantarum*, 126: 45 - 51.

Tong Yue-ao, Zhou Hou-ji. 1981. Nutrition diagnosis of fruit trees. Beijing: Agriculture Press: 81 - 86. (in Chinese)

仝月澳, 周厚基. 1981. 果树营养诊断法. 北京: 农业出版社: 81 - 86.

Wang H, Jin J Y. 2005. Photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters and lipid peroxidation of maize (*Zea mays*) leaves as affected by zinc deficiency. *Photosynthetica*, 43: 591 - 596.

Wang Hong, Jin Ji-yun. 2006. Possible effects of iron, magnesium and zinc on the metabolism of reactive oxygen species in plants. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 12 (5): 738 - 744. (in Chinese)

汪 洪, 金继运. 2006. 铁、镁、锌营养胁迫对植物体内活性氧代谢影响机制. 植物营养与肥料学报, 12 (5): 738 - 744.

Wang Jin-hua, Liu Fei, Fu Chun-xia, Zhang Hong-yi, Wang Yan-an. 2012. Effects of zinc deficiency stress on the root architecture and zinc accumulation of the different apple rootstocks. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (4): 663 - 670. (in Chinese)

王金花, 刘 飞, 付春霞, 张洪毅, 王衍安. 2012. 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗形态及其锌积累的影响. 园艺学报, 39 (4): 663 - 670.

Wang Yan-an, Zhang Fang-ai, Li Ling, Fan Wei-guo, Li Jian-ming, Zhou Guang-bo, Zhang Xue-dong. 2000. The investigation of small leaves disease on apple. *Shandong Forestry Science and Technology*, (5): 20 - 26. (in Chinese)

王衍安, 张方爱, 李 玲, 范伟国, 李建明, 周广波, 张学东. 2000. 苹果小叶病发生规律调查报告. 山东林业科技, (5): 20 - 26.

Wang Zhong-ying, Gu Run-ze, Yang Pei-fang, Xie Si-min. 1992. Studies on the mineral content of Zn on apple of different rootstocks. *Deciduous Fruits*, (3): 9 - 12. (in Chinese)

王中英, 古润泽, 杨佩芳, 解思敏. 1992. 不同砧木苹果树体内锌含量变化的研究. 落叶果树, (3): 9 - 12.

Yang X E, Römhild V, Marschner H, Chaney R L. 1994. Application of chelator buffered nutrient solution technique in studies on zinc nutrition in rice plant (*Oryza sativa* L.). *Plant and Soil*, 163: 85 - 94.

Yan Zhi-gang, Zhang Yuan-zhen, Zhang Yu-hong, Wang Yan-an, Zhang Fu-suo, Shu Huai-rui. 2010. Effects of zinc fertilization on the dynamics accumulation and distribution of dry matter and zinc in apple trees. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 16 (6): 1402 - 1409. (in Chinese)

闫志刚, 张元珍, 张玉红, 王衍安, 张福锁, 束怀瑞. 2010. 不同供锌水平对苹果幼树干物质和锌积累及分配的影响. 植物营养与肥料学报, 16 (6): 1402 - 1409.

Yu Q, Worth C, Rengel Z. 1999. Using capillary electrophoresis to measure Cu/Zn superoxide dismutase concentration in leaves of wheat genotypes differing in tolerance to zinc deficiency. *Plant Science*, 143: 231 - 239.

Zhang Fu-suo. 1992. Effect of zinc nutrition on root cell membrane permeability in wheat. *Acta Phytophysiological Sinica*, 18 (1): 20 - 28. (in Chinese)

张福锁. 1992. 锌营养状况对小麦根细胞膜透性的影响. 植物生理学报, 18 (1): 20 - 28.

Zhao Shi-jie, Shi Guo-an, Dong Xin-chun. 2002. Techniques of plant physiological experiment. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press: 134 - 142. (in Chinese)

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: 134 - 142.

Zhou Hou-ji, Tong Yue-ao, Diao Feng-gui, Yang Ru-lin, Wang Fu-gui. 1981. The critical level of zinc in deficiency and the response to the sources of zinc in sprays in ralls apple resetting trees. *Scientia Agricultura Sinica*, 14 (6): 65 - 70. (in Chinese)

周厚基, 仝月澳, 刁凤贵, 杨儒林, 王富贵. 1981. 国光苹果树缺锌的临界指标与不同锌肥新品种的肥效. 中国农业科学, 14 (6): 65 - 70.