

卢 园,李瑞娟,赵 娜,等. 硅对镉胁迫下玉米生长和抗氧化防御系统的影响[J]. 江苏农业科学,2023,51(20):77-84.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.20.011

硅对镉胁迫下玉米生长和抗氧化防御系统的影响

卢 园,李瑞娟,赵 娜,张 盼,李霄霄,吴佳文

(延安大学生命科学学院,陕西延安 716000)

摘要:为探究硅(Si)对镉(Cd)胁迫下玉米的缓解机制,本研究以玉米幼苗为试验材料,分析 Cd 污染已经存在后,外源施加 Si 对玉米的缓解作用。以水培法添加 5 $\mu\text{mol/L}$ Cd 胁迫 20 d 后,外源施加 1 mmol/L Si 溶液,添加 Si 处理 7 d 后,测定玉米的生物量、Cd 浓度、Cd 积累量和 Cd 转运速率(TF)、活性氧[包括过氧化氢(H_2O_2)和超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)]含量、总抗氧化能力和抗氧化酶[包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)]活性,以及非酶类抗氧化物质[包括抗坏血酸(AsA)和还原性谷胱甘肽(GSH)]含量。结果表明,Cd 胁迫对玉米地上部和根系鲜质量以及 H_2O_2 和 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 含量均未有显著性影响,表示玉米有较强的 Cd 耐受性。施加 Si 较不施加 Si 显著地降低了玉米地上部的 Cd 浓度和 Cd 积累量,分别降低了 44.14% 和 39.08%;Cd TF 降低了 35.78%。在叶片中,Cd 胁迫下施加 Si 没有改变玉米的总抗氧化能力、CAT 活性、SOD 活性、GSH 含量和 AsA 含量,但是加 Si 显著降低了叶片 POD 活性。在根系中,Cd 胁迫下施加 Si 显著减少了 H_2O_2 含量,POD 活性和 GSH 含量也显著降低。综上,玉米对 Cd 胁迫有较高的耐受性,而且已经遭受 Cd 胁迫后再外源施加 Si 仍能显著降低玉米体内的 Cd 浓度,减缓 Cd 污染对玉米生长的潜在危害。

关键词:玉米;镉;硅;抗氧化系统;缓解

中图分类号:S513.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)20-0077-08

近些年来由于工业废水的不达标排放,污水灌溉,污泥施用,空气沉降以及农业中含金属镉(Cd)的化肥和农药的不规范使用等,土壤 Cd 污染问题日益严重,现已成为我国乃至世界范围重要的土壤环境问题^[1-5]。若污染土壤种植粮食后 Cd 会通过食物链在人体中积累^[6],引发诸多疾病,如肝脏疾病、骨质疏松^[7]、慢性肾脏疾病^[8]。根据纪文贵等对我国已知的 305 个土壤位点的分析可知,Cd 的点位超标率为 5.10%,远高于其他元素的点位超标率,并且 Cd 已成为全国主要的重金属污染物之一^[9]。Cd 的毒性会导致植物形态、生理和分子水平的变化^[10]。研究表明 Cd 胁迫会抑制种子萌发,降低植物的株高以及根的生长,还会减少植物的叶片数量,甚至导致植株死亡^[11-13]。因此,如何缓解农

作物 Cd 胁迫及降低 Cd 污染至关重要。

硅(Si)元素是土壤中最丰富的元素之一,其在地壳中的含量仅次于氧^[14],但土壤中的 Si 基本上以二氧化硅(SiO_2)的形式存在,而植物仅以单硅酸(H_4SiO_4)的形式吸收 Si^[15-16]。前人大量研究表明,外源施加 Si 可显著缓解植物 Cd 胁迫,如水稻在吸收 Si 后可形成半纤维素-Si-Cd 复合物,降低 Cd 向胞内的移动性,增加水稻对 Cd 的抗性^[17]。Chen 等发现外源 Si 显著降低了水稻中 Cd 胁迫诱导增加的 MDA、 H_2O_2 和超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)含量, Si 同时增加了抗氧化酶活性^[15]。笔者所在团队前期研究还发现 Si 通过诱导小麦根尖分泌草酸,在根际外形成草酸-Cd 复合物,降低根系对 Cd 的吸收^[18]。外源 Si 能激活小麦体内 POD、SOD、CAT 等抗氧化酶活性及增加 AsA/DHA、GSH/GSSG,清除因 Cd 胁迫导致的氧化损伤^[19-20]。

玉米在我国种植广泛,不仅是重要的粮食,还应用于饲料和青贮等^[21]。虽有研究表明,外源施加 Si,可以增加 Cd 胁迫下玉米的株高、主根长、生物量^[22];缓解 Cd 对玉米原生质体的活力影响^[23];增加土壤 pH 值以及降低可利用形态 Cd,降低玉米根

收稿日期:2022-12-28

基金项目:延安大学博士科研启动项目(编号:YDBK2019-17);延安大学科学研究专项(编号:YDY2019-27);陕西省大学生创新创业训练计划项目(编号:S202110719126)。

作者简介:卢 园(1999—),男,江西金溪人,硕士研究生,主要从事植物营养生理及分子机制研究。E-mail:1186112604@qq.com。

通信作者:吴佳文,博士,副教授,硕士生导师,主要从事植物营养与抗逆机制研究。E-mail:wujiawende@126.com。

部对 Cd 的吸收^[24-25]; Si 还可以增加 Cd 胁迫下玉米叶片的光合能力^[26]。然而, 外源施加 Si 对 Cd 胁迫下玉米抗氧化防御系统的研究鲜见, 而且前人研究多为同时添加外源 Si 和 Cd 胁迫, 实际上土壤 Cd 污染长期存在, 后期施加 Si 是否会同样缓解植物 Cd 胁迫尚不清楚。因此, 本试验以玉米为供试材料, 采用水培的方式, 先进行 Cd 胁迫, 随后添加 Si 处理, 通过测定玉米鲜质量、Cd 浓度、 H_2O_2 含量、 $O_2^- \cdot$ 含量、总抗氧化能力以及抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性和非酶类抗氧化物质 AsA 和 GSH 含量, 系统研究后期施加外源 Si 对 Cd 胁迫玉米生长及抗氧化防御系统的影响。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试玉米为浚单 20, 购自北京屯玉种业有限公司。

1.2 试验设计

本试验在 2021 年 7—8 月于延安大学生命科学学院人工气候生长室中进行。选择饱满、大小一致的玉米种子, 用 0.5 mmol/L $CaCl_2$ 在避光且通气条件下浸泡 6 h, 其中 0.5 mmol/L $CaCl_2$ 用于保证种子萌发吸收过程中内膜系统的稳定性。浸泡后的种子播于珍珠岩: 蛭石: 陶粒体积比为 1:1:1 混合的无机基质中萌发。萌发 5 d 后选取长势一致的幼苗移至 1/2 浓度 Hoagland 营养液的聚乙烯黑色桶(体积为 5 L)中进行预培养 3 d, 然后换入完全浓度 Hoagland 营养液中再培养 4 d, 以保证移苗后植株的恢复。

预培养结束后, 开始 5 $\mu\text{mol/L}$ Cd 处理, Cd 以 $CdCl_2 \cdot 2.5H_2O$ 的形式提供, 以不加 Cd 为对照。Cd 处理 20 d, 开始外源 1 mmol/L Si 处理, Si 处理 7 d, 其中一直未加 Cd 和 Si 的是对照(CK), 不加 Cd 仅后期加 Si 的为单独 Si 处理(Si), 一直加 Cd 但未加 Si 的是 Cd 处理(Cd), 一直加 Cd 后期添加 Si 的为 Si + Cd 处理(Si + Cd)。溶液每 7 d 更换 1 次, 用通气泵持续通气, 以 HCl 或 NaOH 调节溶液 pH 值为 6 ± 0.1 。玉米幼苗在人工植物生长气候室中培养, 温度设置为白天 28 $^{\circ}\text{C}$ 、夜间 20 $^{\circ}\text{C}$, 光—暗周期 16 h—8 h, 光照度为 350 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 湿度为 75%。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 植物鲜质量的测定 取出完整植株, 冲洗干净后用滤纸吸干植株表面水分。将植株分为地上

部、根系, 称量鲜质量。

1.3.2 Cd 浓度的测定 将烘干的玉米地上部和根系样品研磨至细粉备用。称取 0.1 g 植物干样至消解罐中, 加入 8 mL 优级纯 HNO_3 在微波消解仪(ETHOS UP, Milestone, 意大利)中消解, 预热 10 min, 190 $^{\circ}\text{C}$ 加热 15 min, 冷却 20 min, 结束后定容至 50 mL。采用电感耦合等离子体质谱仪(ICP-MS, Nexl ON 1000, PerkinElmer, 美国)测定 Cd 含量。

1.3.3 H_2O_2 和超氧阴离子($O_2^- \cdot$)含量的测定 取 0.1 g 新鲜叶片或根系样品在冰浴中加入 1 mL 0.1% (质量浓度) 三氯乙酸(TCA)研磨, 匀浆 4 $^{\circ}\text{C}$ 12 000 g 离心 10 min, 上清液在 4 $^{\circ}\text{C}$ 冰箱中保存。取 0.25 mL 上清液先后加 0.25 mL 10 mmol/L 磷酸缓冲液(pH 值为 7.0)和 0.5 mL 1 mol/L KI, 反应 15 min 后, 在 390 nm 处测定吸光度。分别取 10 mmol/L H_2O_2 溶液 1、5、15、20、30、40、50、60 L 做标准曲线, 根据标准曲线计算样品中 H_2O_2 含量。

超氧阴离子($O_2^- \cdot$)含量通过超氧阴离子含量检测试剂盒(索莱宝 BC1295)测定。

1.3.4 总抗氧化能力的测定 取 0.1 g 新鲜叶片或根系样品加入 1 mL 体积分数为 50% 的乙醇研磨, 随后在 4 $^{\circ}\text{C}$ 12 000 r/min 离心 10 min, 取 50 μL 上清液, 加入 0.9 mL 体积分数为 99% 的乙醇和 50 μL 3 mmol/L 的 1,1-二苯基-2-三硝基苯肼(DPPH), 在室温黑暗条件下反应 10 min, 测定 515 nm 处的吸光度。以 950 μL 99% (体积分数) 乙醇加入 50 μL DPPH 为对照。计算公式如下:

$$\text{总抗氧化能力} = (D_0 - D_1) / D_0 \times 100\%$$

式中: D_0 为对照吸光度; D_1 为样品吸光度。

1.3.5 抗氧化酶活性的测定 粗酶液的提取: 称取 1.5 g 新鲜叶片或根系样品, 在冰浴中加入 2 mL 50 mmol/L 磷酸缓冲液(pH 值为 7.8)内含 1 mmol/L EDTA- Na_2 和质量浓度为 1% 的聚乙烯吡咯烷酮聚合物(PVPP)提取研磨, 离心后取上清液, 即粗酶液。

可溶性蛋白含量测定(考马斯亮蓝法): 取 100 $\mu\text{mol/L}$ 牛血清白蛋白 0.2、0.3、0.4、0.5、0.6、0.7、0.8 mL, 分别加入 5 mL 考马斯亮蓝 G-250(称取 0.1 g 考马斯亮蓝 G-250 溶于 50 mL 体积分数为 95% 的乙醇中, 加入 100 mL 体积分数为 85% 的磷酸, 蒸馏水定容至 1 000 mL)制作标准曲线溶液, 充分混匀后反应 2 min, 在 595 nm 波长下比色测定制作标准曲线。取 0.1 mL 粗酶液加入 0.8 mL 蒸馏水, 再加入 5 mL 考马斯亮 G-250 试剂, 充分混合,

室温放置 5 min 后,在 595 nm 波长下比色测定。用标准曲线计算可溶性蛋白含量。

SOD 活性采用氮蓝四唑 (nitroblue tetrazolium, NBT) 光化学还原法测定:向 10 mL 玻璃管中依次加入 1.5 mL 50 mmol/L pH 值为 7.8 的磷酸缓冲液、0.3 mL 130 mmol/L 甲硫氨酸溶液、0.3 mL 750 μ mol/L NBT 溶液、0.3 mL 1 μ mol/L EDTA - Na₂ 溶液、0.3 mL 0.2 μ mol/L 核黄素溶液、粗酶液 0.1 mL、蒸馏水 0.2 mL。充分混匀后,放置在 4 000 lx 光下反应 10 min。另外取 2 支试管,用蒸馏水代替上述的酶液作为对照,混匀后将一支对照试管置于暗处,另一支对照试管和其他加酶液试管一起置于日光灯下反应 10 min,反应结束后立即避光。以不照光对照管作为空白参比,在 560 nm 波长处测定吸光度。计算公式如下:

$$\text{SOD 活性 (U/g)} = \frac{(D_{\text{CK}} - D_{\text{E}}) \times V}{D_{\text{CK}} \times 0.5 \times Pro \times V_s}$$

式中: D_{CK} 表示对照管光反应的吸光度; D_{E} 表示样品管光反应的吸光度; V 表示样品提取液总体积, mL; V_s 表示测定时所取酶液体积, mL; Pro 表示样品可溶性蛋白含量, g。

POD 活性采用愈创木酚法测定:取 100 mmol/L pH 值为 6.0 的磷酸缓冲液 100 mL,加入愈创木酚 56 μ L,加热搅拌至愈创木酚溶解,冷却后加入 300 g/L H₂O₂ 溶液 38 μ L,混匀,4 $^{\circ}$ C 保存,得到反应混合液。取 2 支比色杯,向一支中加入反应混合液 0.3 mL、50 mmol/L 磷酸缓冲液 0.1 mL 作为校零对照,另一支中加入反应混合液 0.3 mL、粗酶液 0.1 mL,立即于分光光度计 470 nm 波长下测定吸光度 ($D_{470 \text{ nm}}$),每隔 0.2 min 读数 1 次,共读 8 min;以 1 min $D_{470 \text{ nm}}$ 变化 0.01 为 1 个 POD 活性单位 (U)。计算公式如下:

$$\text{POD 活性 [U/(g} \cdot \text{min)]} = \frac{\Delta D_{470 \text{ nm}} \times V}{0.01 \times V_s \times t \times Pro}$$

式中: $\Delta D_{470 \text{ nm}}$ 表示反应混合液在 470 nm 处的吸光度变化值; V 表示样品提取液总体积, mL; V_s 表示测定时所取酶液体积, mL; t 表示酶促反应时间, min; Pro 表示样品可溶性蛋白含量, g。

CAT 采用紫外分光光度法测定:取 20 mmol/L H₂O₂ 溶液 3 mL 加入到 10 mL 试管中,加入 50 μ L 粗酶液并迅速混匀后转移到比色杯中,在 240 nm 波长下测定吸光度 $D_{240 \text{ nm}}$,每隔 10 s 读数 1 次,共读 3 min。以 1 g 鲜质量样品 1 min 内 $D_{240 \text{ nm}}$ 变化 0.01

作为 1 个过氧化氢酶活性单位。计算公式如下:

$$\text{CAT 活性 [U/(g} \cdot \text{min)]} = \frac{\Delta D_{240 \text{ nm}} \times V}{0.01 \times V_s \times t \times Pro}$$

式中: $D_{240 \text{ nm}}$ 表示反应混合液在 240 nm 处的吸光度变化值; V 表示提取样液总体积, mL; V_s 表示测定时所取酶液体积, mL; t 表示酶促反应时间, min; Pro 表示样品可溶性蛋白含量, g。

1.3.6 谷胱甘肽 (GSH) 和抗坏血酸 (AsA) 含量的测定 GSH 和 AsA 分别使用还原性谷胱甘肽含量检测试剂盒 (索莱宝 BC1175) 和抗坏血酸含量检测试剂盒 (索莱宝 BC1230) 测定。

1.4 数据处理和分析

试验采用 Excel 2016、GraphPad Prism 9 软件对数据进行统计分析及作图。采用 SPSS 18.0 进行数据显著性分析,玉米 Cd 与 Cd + Si 处理的地上部和根部 Cd 浓度和积累量,及根部向地上部的转移系数以 t 测验分析在 0.01、0.05 水平的差异,其他数据以单因素方差, Duncan's 多重比较法分析在 0.05 水平上的差异。

2 结果与分析

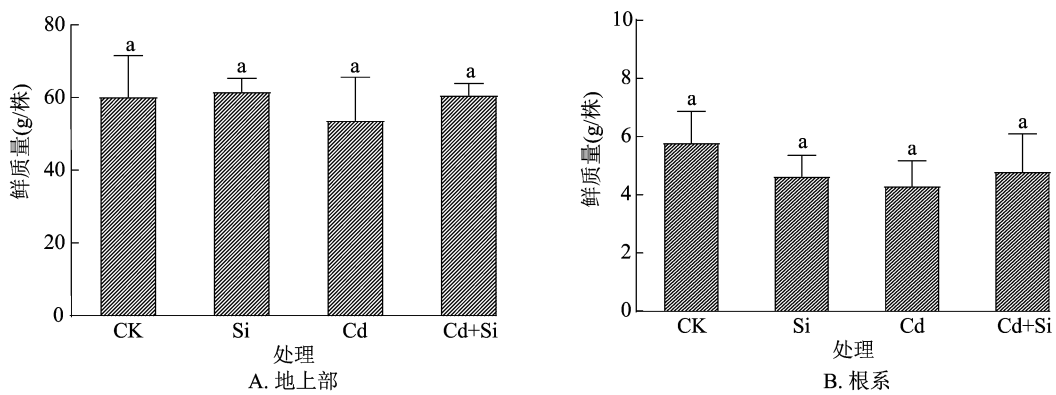
2.1 Si 对 Cd 胁迫下玉米鲜质量和 Cd 浓度的影响

由图 1 可知,无论是玉米地上部还是根系,不同处理下的玉米鲜质量都没有显著性差异。这表明浓度为 5 μ mol/L 的 Cd 胁迫浓度对玉米的生长没有显著影响,玉米对 Cd 胁迫具有较强的耐性。此外, Si 的施加也并没有对玉米的生长产生显著影响。

由表 1 可知, Cd 胁迫下玉米根部的 Cd 浓度、Cd 积累量和 Cd 转运速率 (TF) 较高,根部的 Cd 浓度和 Cd 积累量大约是地上部分的 17.88、5.55 倍。与 Cd 处理相比, Cd + Si 处理下玉米地上部的 Cd 浓度和 Cd 积累量显著降低;根部的 Cd 浓度和 Cd 积累量有所降低,但未达到显著水平。施加 Si 后,地上部和根部的 Cd 浓度分别降低了 44.14% 和 11.92%, Cd 积累量分别降低了 39.08% 和 12.74%, 并且 Cd 转运速率 (TF) 也降低了 35.78%, 表明加 Si 抑制了 Cd 从根部向地上部的转运。

2.2 Si 对 Cd 胁迫下玉米的 H₂O₂ 和超氧阴离子 (O₂⁻) 含量的影响

由图 2 可知,在玉米叶片中,各处理之间的 H₂O₂ 和 O₂⁻ 含量并无显著性差异。而在玉米的根中,如图 2-B 所示,与单独施加 Cd 处理相比, Si + Cd 处理的 H₂O₂ 含量显著降低;单独施加 Si 处理与



图中数据为平均值±标准差($n=4$)。柱上不同小写字母代表各处理间差异达到显著水平($P<0.05$)。下图同

图1 Si对Cd胁迫下玉米鲜质量的影响

表1 Si对Cd胁迫下玉米各部Cd浓度、Cd积累量和Cd转运速率的影响

处理	Cd 浓度(g/g)		Cd 积累量(g/g)		转运速率(%)
	地上部	根部	地上部	根部	Cd _{地上部} /Cd _{根部}
Cd	37.375 76 ± 2.81	668.575 4 ± 153.73	12.791 85 ± 1.49	70.869 ± 9.99	0.058 826 ± 0.018
Cd + Si	20.877 37 ± 2.92 **	588.846 3 ± 190.80ns	7.792 85 ± 1.18 *	61.843 ± 8.51ns	0.037 776 ± 0.009 *

注:表中数值为平均值±标准差($n=4$)。*代表2个处理间差异达到显著水平($P<0.05$);**代表差异达到极显著水平($P<0.01$);ns表示没有显著差异。

CK之间的 H_2O_2 含量并无显著性差异。如图2-D所示,与CK相比,Si+ Cd处理和Si处理的 $O_2^{\cdot-}$ 含量显著增加,但Cd处理与其他3组相比并无显著

差异。说明玉米根系对Cd胁迫相较于叶片更为敏感,更易产生活性氧,Cd胁迫20 d后外源施加Si降低了 H_2O_2 对玉米根系的损伤。

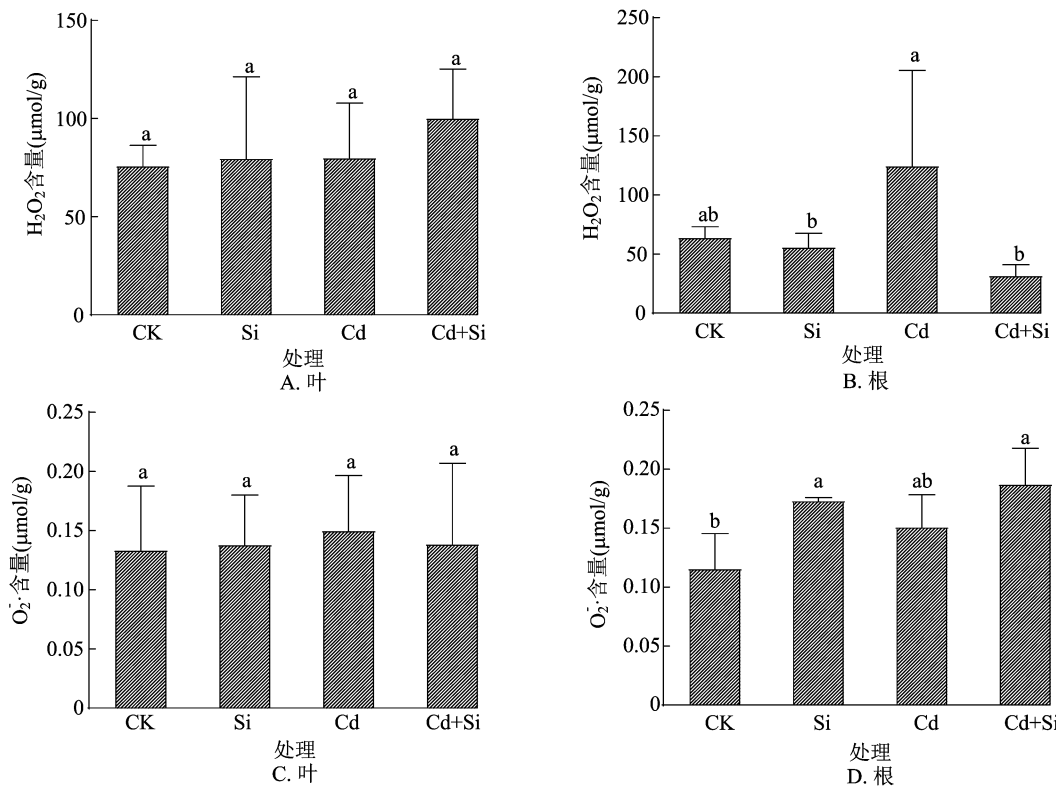


图2 Si对Cd胁迫下玉米 H_2O_2 和超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)含量的影响

2.3 Si 对 Cd 胁迫下玉米总抗氧化能力和抗氧化酶活性的影响

由图 3 可知,在玉米叶片中单独施加 Si 时, DPPH· 的含量与对照和 Cd + Si 处理相比显著增加;与 Cd 处理相比, Cd + Si 处理的 DPPH· 含量无显著变化。而在根部, CK 组的 DPPH· 含量显著高于其他 3 组,其他 3 组之间并无显著性差异。由图 4 可知,4 种处理的 CAT 和 SOD 活性对比均无显著

性差异。POD 活性在玉米中发生变化,在玉米根部,单独施加 Cd 处理的 POD 活性显著低于对照组,施加 Si 后 POD 的活性进一步降低;在玉米叶片中,与 Cd 处理对于, Cd + Si 处理的 POD 活性显著降低。说明 Si 可以增加玉米叶片的抗氧化能力,但在 Cd 胁迫发生后,并没有增加玉米植株的抗氧化能力;在 5 $\mu\text{mol/L}$ Cd 胁迫下, Si 的施加也并没有激发抗氧化酶发挥清除活性氧自由基的作用。

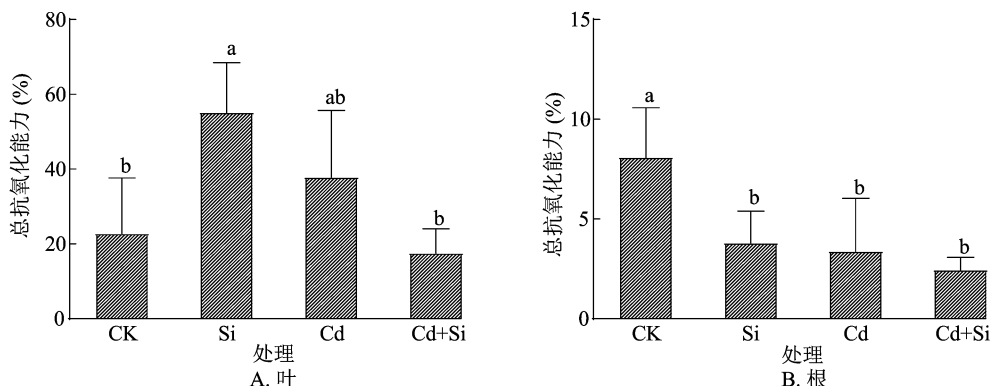


图3 Si 对 Cd 胁迫下玉米总抗氧化能力的影响

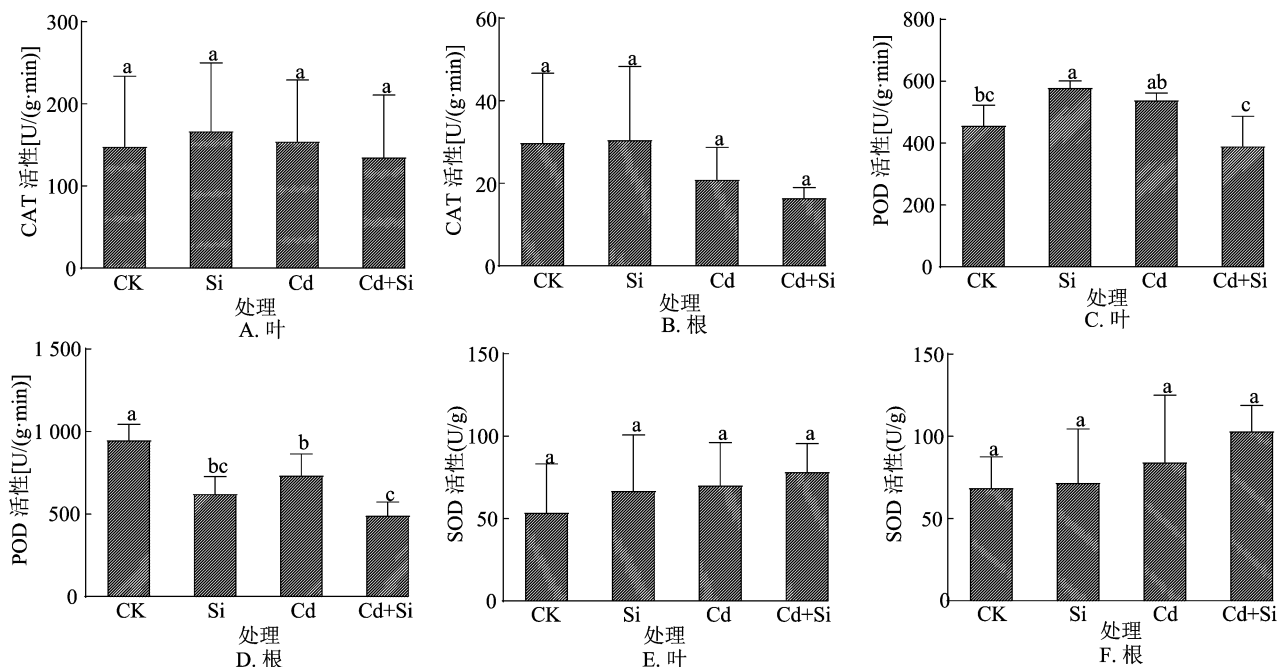


图4 Si 对 Cd 胁迫下玉米抗氧化酶 CAT、POD、SOD 活性的影响

2.4 Si 对 Cd 胁迫下玉米 GSH 和 AsA 含量的影响

由图 5 可知,玉米叶片的 GSH 含量在各处理间没有显著差异,但在根系,单独施加 Cd 后的 GSH 含量显著高于其他 3 组, Cd + Si 处理的 GSH 含量显著低于单独施加 Cd 处理。而对于 AsA 含量,单独施加 Cd 后玉米叶片中的 AsA 含量显著低于对照组;

Si + Cd 处理的 AsA 含量虽然高于 Cd 处理,但没有显著差异。说明外源施加 Si 后,降低了 5 $\mu\text{mol/L}$ Cd 胁迫下 GSH 的含量,但对 AsA 的含量并没有显著影响,表明在玉米根系中的 GSH 主要参与了活性氧的清除,而 AsA 并没有发挥作用。

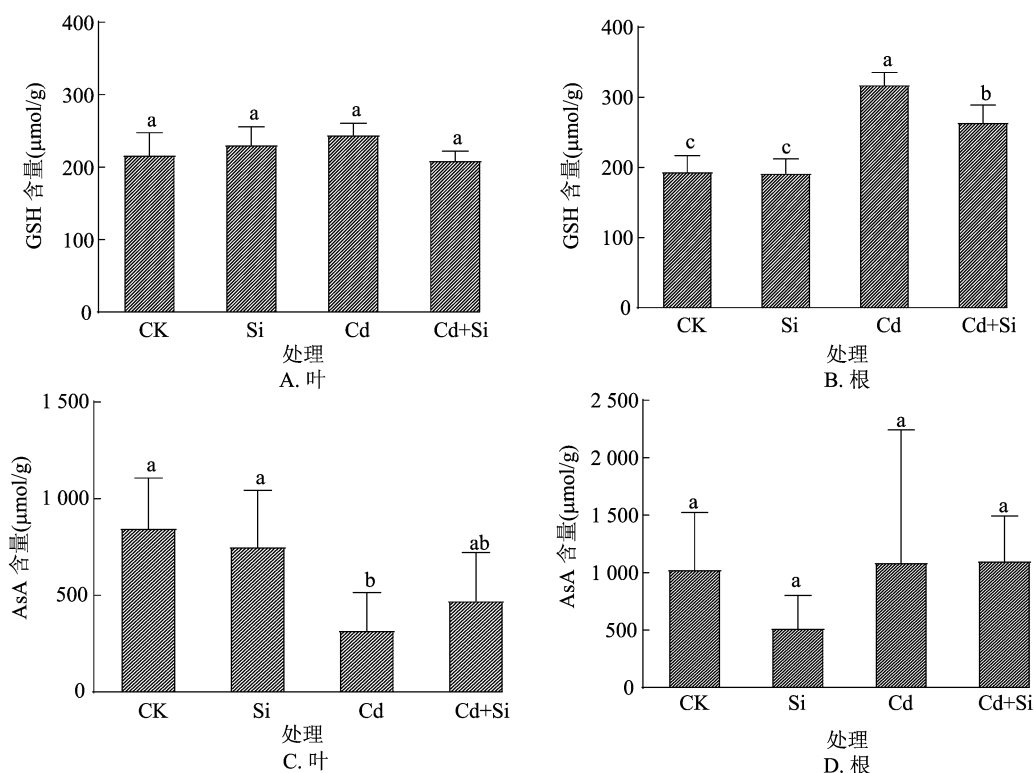


图5 Si 对 Cd 胁迫下玉米 GSH 和 AsA 含量的影响

3 讨论与结论

重金属 Cd 是植物非必需元素,还对植物生长有抑制作用,但是 Cd^{2+} 会通过必需元素如 Fe^{2+} 、 Ca^{2+} 和 Mn^{2+} 等的转运体进入植物体内^[27]。玉米是全球三大农作物之一,也不可避免地遭受着 Cd 污染胁迫。姜瑛等报道 1 mmol/L Si 可以缓解 50 $\mu\text{mol/L}$ Cd 胁迫下玉米的 Cd 毒作用和增加植株鲜质量^[26]。本研究在玉米移苗培养 20 d 后外源施加 1 mmol/L Si 并没有显著增加玉米的鲜质量,这可能与施加 Si 时间太短有关。值得一提的是本研究中 5 $\mu\text{mol/L}$ Cd 并未显著抑制玉米地上部和根系的鲜质量,表示玉米有较高的 Cd 耐受性。尽管 Cd 或 Si 没有显著改变玉米的鲜质量,但外源施加 Si 极大地降低了玉米地上部 Cd 浓度和积累量,以及根部向地上部的 TF,这与 Chen 等的研究结果^[15,26]一致。然而, Malčovská 等却报道 Si 对 Cd 胁迫下玉米的 Cd 浓度和 Cd 的 TF 没有显著影响^[28]。笔者推测 Si 的施加时间,施加方式,以及玉米品种可能均关系着根系吸收和转运 Cd 的情况。

Cd 胁迫下,植株体内的活性氧自由基大量产生,活性氧包括过氧化氢(H_2O_2)、羟自由基($\cdot\text{OH}$)和超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)等,这些活性氧的产生会引

发膜脂过氧化,破坏细胞膜系统^[29]。尽管 Cd 不直接产生活性氧,但是活性氧的大量产生却也是 Cd 毒的作用之一^[30]。外源施加 Si 可以降低 Cd 胁迫下小麦^[19]、干旱胁迫下水稻^[31]以及 Cd 胁迫下豌豆的活性氧含量^[32]。本研究发现,Cd 胁迫增加了玉米根部的 H_2O_2 含量,对 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 并无显著影响;施加 Si 后,玉米根部的 H_2O_2 含量显著降低,而 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的含量却上升。在前人的研究中,Cd 胁迫下的小麦^[19]、山葵植株体中 H_2O_2 含量显著增加^[33],同时施加 Si 与 Cd 处理下的含量有所下降,本研究结果与之类似。但在 El - Okkiah 的研究中,Cd 胁迫增加了豌豆植株体中 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的生产速率,同时施加 Si 与 Cd 处理的生产速率极大降低^[32]。推测物种的不同,其体内活性氧的含量也不尽相同,其次在 Cd 胁迫发生后施加 Si 会影响 Si 所引发的活性氧清除机制与同时施加 Cd 和 Si 的影响产生差异,进而使得植物体内活性氧含量出现不同的变化。

在植物进化过程中,植物体内形成了清除防御活性氧的抗氧化系统,主要包括酶系统和非酶系统的抗氧化物质。抗氧化酶系统主要包括 POD、CAT、SOD 等^[34-35],POD 可以代谢掉植物体内 $\text{O}_2^{\cdot-}$,并将其歧化为 H_2O_2 和 O_2 , H_2O_2 再被 POD 转化为 H_2O ,使活性氧的水平达到较低水平^[36];通常情况

下,SOD 作为清除 H_2O_2 的重要物质,可以抑制活性氧的积累,从而保护细胞膜;CAT 可与 SOD 协同作用,清除体内的活性氧自由基^[37]。在本研究中,从总的抗氧化能力来看,单独施加 Si 处理的玉米叶片中 DPPH · 含量显著高于对照,Cd 处理和 Cd + Si 处理的 DPPH · 含量并显著差异,说明 Si 可以提高玉米叶片的抗氧化能力,但 Cd 胁迫后施加 Si 时抗氧化能力并没有得到增加;而 SOD、CAT 的活性在 4 种处理中并无显著变化,Cd + Si 处理的 POD 活性在玉米叶片和根系中均降低。因此,由于玉米自身较强的抗逆性,Cd 胁迫没有显著引起抗氧化酶活性的变化,Si 的施加也没有引起抗氧化酶活性的显著变化。在 Lukacova 等的研究中,Cd 胁迫下,Si 对玉米植株的 SOD 等抗氧化酶活性的影响随处理时间、处理植株部位的不同而表现出不同的变化^[25]。因此 Si 对 Cd 胁迫下玉米抗氧化酶活性的影响机制还有待进一步研究。众所周知,AsA - GSH 循环是在植物细胞质和叶绿体中清除活性氧的主要途径,其中 AsA 和 GSH 可以维持蛋白质的稳定性和防止细胞膜过氧化,是 AsA - GSH 循环中重要的非酶类物质。AsA 可以在抗坏血酸过氧化氢酶(APX)的帮助下将 H_2O_2 直接分解为水和氧气^[20];GSH 不仅可以通过 AsA - GSH 循环间接清除 H_2O_2 ,还可以直接清除活性氧;除此之外,GSH 还是金属元素的螯合剂,因其半胱氨酸残基上的巯基对 Cd 具有很高的亲和力,GSH 在 Cd 的螯合上也发挥着重要的作用^[38]。在本研究中 Cd 胁迫下玉米根系中 GSH 的含量较 CK 显著增加,AsA 含量并没有显著变化;施加 Si 后,玉米根系中 GSH 含量相较于 Cd 处理显著降低。在 Swati 等的研究中,Cd 胁迫降低了小麦体内的 AsA、DHA、GSH 和 GSSG 及 AsA/DHA、GSH/GSSG,Si 的施加 AsA/DHA、GSH/GSSG 增加^[20]。而 Wu 等的研究结果显示,Si 对 Cd 胁迫下大白菜的 GSH - AsA 循环并没有显著影响^[39]。推测一方面是由于未施加 Si 前的非酶类抗氧化物质对 Cd 胁迫做出应答反应,施加 Si 后 Cd 胁迫下玉米植株体内主要靠抗氧化物质 GSH 而非抗氧化酶参与清除 Cd 胁迫诱导的 H_2O_2 含量;另一方面,Cd 胁迫发生后 GSH 的含量会增加来螯合并作为载体转运 Cd^[40],并且有研究表明,在 Cd 胁迫早期,GSH 的螯合能力高于其抗氧化能力^[41],而在 Cd 胁迫发生后 Si 可能通过减少 GSH 的含量,降低对 Cd 的转运。

本试验结果表明,玉米对 Cd 胁迫有较高的耐

受性,Cd 胁迫下玉米的生长并未受到显著影响,但在 Cd 污染已经存在的情况下施加 Si 后依然可以显著降低玉米对 Cd 的吸收、转运和积累;在玉米已经受到 Cd 胁迫后,Si 并不是通过激活抗氧化酶来缓解活性氧对玉米的伤害,而是通过非酶类抗氧化物质 GSH 来清除 H_2O_2 ,减缓 Cd 对玉米生长的潜在危害。

参考文献:

- [1] Antoniadis V,Levizou E,Shaheen S M,et al. Trace elements in the soil - plant interface: phytoavailability, translocation, and phytoremediation;a review[J]. Earth - Science Reviews,2017,171: 621 - 645.
- [2] El Rasafi T,Oukarroum A,Haddioui A,et al. Cadmium stress in plants:a critical review of the effects, mechanisms, and tolerance strategies [J]. Critical Reviews in Environmental Science and Technology,2022,52(5):675 - 726.
- [3] Geng N,Wu Y C,Zhang M,et al. Bioaccumulation of potentially toxic elements by submerged plants and biofilms;a critical review [J]. Environment International,2019,131:105015.
- [4] Kniupytė I,Dikšaitytė A,Praspaliauskas M,et al. Oilseed rape (*Brassica napus* L.) potential to remediate Cd contaminated soil under different soil water content [J]. Journal of Environmental Management,2023,325:116627.
- [5] Palansooriya K N,Shaheen S M,Chen S S,et al. Soil amendments for immobilization of potentially toxic elements in contaminated soils:a critical review[J]. Environment International,2020,134:105046.
- [6] Fu T T,Zhao R Y,Hu B F,et al. Novel framework for modelling the cadmium balance and accumulation in farmland soil in Zhejiang Province,East China;sensitivity analysis,parameter optimisation, and forecast for 2050 [J]. Journal of Cleaner Production, 2021, 279:123674.
- [7] Ougier E,Fiore K,Rousselle C,et al. Burden of osteoporosis and costs associated with human biomonitoring cadmium exposure in three European countries: France, Spain and Belgium [J]. International Journal of Hygiene and Environmental Health, 2021, 234 (2):113747.
- [8] Wu C Y,Wong C S,Chung C J,et al. The association between plasma selenium and chronic kidney disease related to lead,cadmium and arsenic exposure in a Taiwanese population [J]. Journal of Hazardous Materials,2019,375:224 - 232.
- [9] 纪文贵,王珂,蒙建波,等. 中国土壤重金属污染状况及其风险评估[J]. 农业研究与应用,2020,33(5):22 - 28.
- [10] Rizwan M,Ali S,Adrees M,et al. A critical review on effects, tolerance mechanisms and management of cadmium in vegetables [J]. Chemosphere,2017,182:90 - 105.
- [11] Bae J,Benoit D L,Watson A K. Effect of heavy metals on seed germination and seedling growth of common ragweed and roadside ground cover legumes [J]. Environmental Pollution, 2016, 213: 112 - 118.

- [12] Mani D, Sharma B, Kumar C, et al. Cadmium and lead bioaccumulation during growth stages alters sugar and vitamin C content in dietary vegetables [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2012, 82(4): 477–488.
- [13] Soudek P, Petrová Š, Vaňková R, et al. Accumulation of heavy metals using *Sorghum* sp. [J]. Chemosphere, 2014, 104: 15–24.
- [14] 刘彩凤, 史刚荣, 余如刚, 等. 硅缓解植物镉毒害的生理生态机制[J]. 生态学报, 2017, 37(23): 7799–7810.
- [15] Chen D M, Chen D Q, Xue R R, et al. Effects of boron, silicon and their interactions on cadmium accumulation and toxicity in rice plants[J]. Journal of Hazardous Materials, 2019, 367: 447–455.
- [16] Ma J F. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2004, 50(1): 11–18.
- [17] Ma J E, Cai H M, He C W, et al. A hemicellulose – bound form of silicon inhibits cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells [J]. New Phytologist, 2015, 206(3): 1063–1074.
- [18] Wu J W, Geilfus C M, Pitann B, et al. Silicon – enhanced oxalate exudation contributes to alleviation of cadmium toxicity in wheat [J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 131: 10–18.
- [19] Shi Z Y, Yang S Q, Han D, et al. Silicon alleviates cadmium toxicity in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) by reducing cadmium ion uptake and enhancing antioxidative capacity [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25(8): 7638–7646.
- [20] Swati S, Mohan P S, Shivesh S, et al. Silicon and nitric oxide – mediated mechanisms of cadmium toxicity alleviation in wheat seedlings[J]. Physiologia Plantarum, 2020, 174(5): e13065.
- [21] 胡玉超, 谢 飞, 张开京, 等. 甜玉米抗非生物胁迫研究进展[J/OL]. 分子植物育种(2022–08–04)[2023–08–08]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220804.0858.002.html>.
- [22] An T, Gao Y M, Kuang Q Q, et al. Effect of silicon on morpho – physiological attributes, yield and cadmium accumulation in two maize genotypes with contrasting root system size and health risk assessment[J]. Plant and Soil, 2022, 477: 117–134.
- [23] Kollárová K, Kusá Z, Vatehová – Vivodová Z, et al. The response of maize protoplasts to cadmium stress mitigated by silicon [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 170: 488–494.
- [24] Janeeshma E, Puthur J T, Ahmad P. Silicon distribution in leaves and roots of rice and maize in response to cadmium and zinc toxicity and the associated histological variations [J]. Physiologia Plantarum, 2021, 173(1): 460–471.
- [25] Lukacova Z, Liska D, Bokor B, et al. Silicon and cadmium interaction of maize (*Zea mays* L.) plants cultivated *in vitro* [J]. Biologia, 2021, 76(9): 2721–2733.
- [26] 姜 瑛, 魏 畅, 焦秋娟, 等. 外源硅对镉胁迫下玉米生理参数及根系构型分级的影响[J]. 草业学报, 2022, 31(9): 139–154.
- [27] 曲梦雪, 宋 杰, 孙 菁, 等. 镉胁迫对不同耐镉型玉米品种苗期根系生长的影响[J]. 作物学报, 2022, 48(11): 2945–2952.
- [28] Maľčovská S M, Dučaiová Z, Maslaňáková I, et al. Effect of silicon on growth, photosynthesis, oxidative status and phenolic compounds of maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium excess[J]. Water, Air, & Soil Pollution, 2014, 225(8): 2056.
- [29] He J L, Zhou J T, Wan H X, et al. Rootstock – scion interaction affects cadmium accumulation and tolerance of *Malus* [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1264.
- [30] Choppala G, Ullah S, Bolan N, et al. Cellular mechanisms in higher plants governing tolerance to cadmium toxicity[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2014, 33(5): 374–391.
- [31] Shi Y, Zhang Y, Han W H, et al. Silicon enhances water stress tolerance by improving root hydraulic conductance in *Solanum lycopersicum* L. [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 196.
- [32] El – Okkiah S A F, El – Tahan A M, Ibrahim O, et al. Under cadmium stress, silicon has a defensive effect on the morphology, physiology, and anatomy of pea (*Pisum sativum* L.) plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 997475.
- [33] Azam S K, Karimi N, Souri Z, et al. Multiple effects of silicon on alleviation of arsenic and cadmium toxicity in hyperaccumulator *Isatis cappadocica* Desv. [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 168: 177–187.
- [34] 田国忠, 李怀方, 裴维蕃. 植物过氧化物酶研究进展[J]. 武汉植物学研究, 2001, 19(4): 332–344.
- [35] 康育鑫, 廖水兰, 兰 婕, 等. 镉胁迫对不同叶用莴苣品种生长及生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(7): 149–154.
- [36] Bela K, Riyazuddin R, Csizsár J. Plant glutathione peroxidases; non – heme peroxidases with large functional flexibility as a core component of ROS – processing mechanisms and signalling [J]. Antioxidants, 2022, 11(8): 1624.
- [37] Mahmoud A, AbdElgawad H, Hamed B A, et al. Differences in cadmium accumulation, detoxification and antioxidant defenses between contrasting maize cultivars implicate a role of superoxide dismutase in Cd tolerance[J]. Antioxidants, 2021, 10(11): 1812.
- [38] Jozefczak M, Remans T, Vangronsveld J, et al. Glutathione is a key player in metal – induced oxidative stress defenses [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2012, 13(3): 3145–3175.
- [39] Wu Z C, Liu S, Zhao J, et al. Comparative responses to silicon and selenium in relation to antioxidant enzyme system and the glutathione – ascorbate cycle in flowering Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *utilis*) under cadmium stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 133: 1–11.
- [40] Huang Y Y, Huang B F, Shen C, et al. Boron supplying alters cadmium retention in root cell walls and glutathione content in *Capsicum annuum* [J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 432: 128713.
- [41] Jana D, Sophie H, Els P, et al. Glutathione is required for the early alert response and subsequent acclimation in cadmium – exposed *Arabidopsis thaliana* plants[J]. Antioxidants, 2021, 11(1): 6.