

镉胁迫对马蔺根系形态及部分生理指标的影响

田小霞¹, 毛培春¹, 郭强¹, 郑明利¹, 张维成², 孟林^{1*}

(1 北京市农林科学院 北京草业与环境研究发展中心, 北京 100097; 2 中铁第五勘察设计院集团有限公司, 北京 102600)

摘要:以野生马蔺种子培育的实生苗为试验材料, 采用水培法研究不同质量浓度镉(0、10、25、50、100、150 mg · L⁻¹)对马蔺幼苗生长、根系形态及部分生理指标的影响, 分析镉胁迫下马蔺根系形态和生理指标的变化特征, 以探讨马蔺的耐镉能力及耐镉机制。结果表明: (1) 与对照相比, 低浓度镉(10~25 mg · L⁻¹)促进了马蔺株高、地上部干重、根干重、总根长、根表面积、根体积和根系活力的增加, 中高浓度镉(50~150 mg · L⁻¹)抑制根系生长, 其株高、根干重、总根长等低于对照, 根表面积、根体积和根系活力显著低于对照。 (2) 随镉浓度增加, 马蔺叶片和根系中相对电导率、丙二醛(MDA)含量、过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性和脯氨酸(Pro)含量增加, 但可溶性蛋白含量(SP)则先升高后降低; 根系的超氧化物歧化酶(SOD)活性随镉浓度增加先升高后降低, 而叶片SOD活性则持续增加。 (3) 马蔺地上部和地下部镉含量随镉离子浓度升高而增加, 根系和地上部镉含量分别达到829.39~8 944.54 和 200.60~519.76 mg · kg⁻¹, 转移系数为 0.06~0.32(<1.0), 大多数镉离子被保留在根中, 只有少量被转移到地上部。研究发现, 在镉胁迫条件下, 马蔺幼苗可能是通过根系对镉离子的积累, 减少镉离子从根部到地上部的转移, 并通过提高抗氧化酶活性、保持渗透平衡和清除过量自由基, 从而提高其对镉的耐受性。

关键词: 镉; 马蔺; 根系活力; 抗氧化酶; 渗透调节物质; 转移系数

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effect of Cadmium on Root Morphology and Partial Physiological Indexes of *Iris lactea* var. *chinensis*

TIAN Xiaoxia¹, MAO Peichun¹, GUO Qiang¹, ZHENG Mingli¹, ZHANG Weicheng², MENG Lin^{1*}

(1 Beijing Research and Development Center for Grass and Environment, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China; 2 China Railway Fifth Survey and Design Institute Group Company Limited, Beijing 102600, China)

Abstract: In order to evaluate the responses of physiological indexes of *Iris lactea* var. *chinensis* to cadmium stress and provide theoretical instructions to the further research of cadmium tolerance and tolerance mechanism for *I. lactea* var. *chinensis*, we carried out a water culture experiment to study the effects of different concentration of cadmium (0, 10, 25, 50, 100 and 150 mg · L⁻¹) on the growth, root morphology and partial physiological indexes of *I. lactea* seedlings. The results showed that: (1) at lower Cd²⁺ treatments (10~25 mg · L⁻¹), the plant height, the shoot dry weight, root dry weight, total root length, root surface area, root volume and root activity of *I. lactea* var. *chinensis* were higher than those of the control and all of them decreased at higher Cd²⁺ levels (50~150 mg · L⁻¹), which mainly manifested as the plant height, root dry weight and total root length were lower than that of control, and root surface area, root volume and root activity of *I. lactea* var. *chinensis* were significantly lower than that of control. (2) With

收稿日期: 2019-03-19; 修改稿收到日期: 2019-06-06

基金项目: 北京市农林科学院青年科研基金(QNJJ201704); 北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJCX20170110)

作者简介: 田小霞(1980—), 女, 硕士, 助理研究员, 主要从事草业资源逆境植物生理生态学。E-mail: tianxi8002@126.com

* 通信作者: 孟林, 博士, 研究员, 主要从事草业资源及其环境保护研究。E-mail: menglin9599@sina.com

increasing concentrations of Cd^{2+} , the relative conductivity, malondialdehyde content (MDA), peroxidase activity (POD), catalase activity (CAT) and proline content (Pro) of *I. lactea* var. *chinensis* in both roots and leaves increased, but soluble protein content (SP) increased firstly and decreased afterwards. The superoxide dismutase activity (SOD) increased firstly and decreased in roots with increasing concentrations of Cd^{2+} , while the activity of SOD in leaves increased continuously. (3) When the Cd^{2+} concentration rises, the Cd^{2+} content in both roots and leaves increased, and the Cd^{2+} content in roots was $829.39 \sim 8\,944.54 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, while the Cd^{2+} content in shoots was $200.60 \sim 519.76 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, and the Cd^{2+} translocation factors were always less than 1 ($0.06 \sim 0.32$), suggesting that cadmium is mainly accumulated in the root of *I. lactea* var. *chinensis* seedlings, and only a few Cd^{2+} of roots were transferred to shoots. Overall, the findings suggest that *I. lactea* var. *chinensis* could increase the antioxidant enzyme activities, maintain osmotic equilibrium and scavenge excess free radicals by limiting translocation of Cd^{2+} from roots to shoots, thereby improving its Cd^{2+} tolerance.

Key words: cadmium; *Iris lactea* var. *chinensis*; root activity; antioxidant enzyme; osmotic adjustment substances; translocation factors

近年来,工业发展和农业现代化使土壤中重金属镉(Cd^{2+})污染日益严重。目前中国土壤 Cd 污染点位超标率最高,达到了 7%,位于各种污染物首位^[1]。Cd 具有较高的生物毒性,迁移性强、易被植物吸收和积累,并通过食物链影响人体健康^[2-3]。植物修复技术安全、有效、低成本,对环境无破坏作用,被认为是良好发展前景的修复方式;但修复重金属污染的植物材料首先必须能够在高浓度重金属污染条件下生存与繁殖^[4]。马蔺(*Iris lactea* var. *chinensis*)具有生物量大、适应性强、易繁殖^[5]、抗寒、抗旱^[6]、耐盐碱^[7]、病虫害少等特点,被认为具有 Cd^{2+} 超积累植物的特征,可通过植物固定修复重金属 Cd^{2+} 污染^[8-9],同时也是一种非食用的园林植物,不存在食物链间的生态安全问题。

在重金属逆境胁迫中,植物根系是最先感知重金属 Cd^{2+} 等有毒物质的器官^[10]。在 Cd^{2+} 胁迫下,根系往往通过生物量、根系形态等变化来适应环境胁迫,而根系形态变化则直接影响根系生理变化,进而影响植株生长^[11]。因此,通过研究 Cd^{2+} 毒害对植物根系形态变化及其生理指标的影响,可进一步探讨植物对 Cd^{2+} 胁迫的耐性机制。目前,有关马蔺在 Cd^{2+} 胁迫下幼苗生长及其 Cd^{2+} 积累已有一些报道,如原海燕等^[12]对 4 种鸢尾属植物的 Cd^{2+} 富集特征和修复潜力研究表明,马蔺对 Cd^{2+} 的吸收能力最强;郭智等^[9]对 Cd^{2+} 胁迫下马蔺和鸢尾的影响研究发现,马蔺比鸢尾表现出更强的 Cd^{2+} 耐受性。为了解 Cd^{2+} 胁迫对马蔺根系形态及其生理指标的影响,本研究以马蔺为试验材料,考察不同 Cd^{2+} 浓度对马蔺根系形态、根系活力和植株抗氧化酶活性、丙二醛含量、可溶性蛋白等生理指标的影响,以期为进一步

一步揭示马蔺对重金属 Cd^{2+} 的耐受机制和解毒机制提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养及试验处理

植物材料为采自中国吉林省西部的野生马蔺。马蔺种子用 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 温水浸泡 48 h,撒播于装有基质(壤土:草炭=1:1)的营养钵($8\text{ cm} \times 8\text{ cm}$)中育苗,待苗高约 10 cm 时选取长势均一幼苗,用蒸馏水洗净根系,移入培养盒中于光照培养箱中培养。培养盒用锡箔纸包裹,长 \times 宽 \times 高为 $20\text{ cm} \times 10\text{ cm} \times 7\text{ cm}$,培养条件:光周期 16 h(昼)/8 h(夜),光强约 $3\,000\text{ Lx}$,相对湿度为 $60\% \sim 80\%$ 。采用 Hoagland 营养液培养,营养液组成为: $0.25\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $1.5\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, $0.5\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}\text{Fe-citrate}$, $0.5\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$, $2\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}\text{KNO}_3$, $92\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}\text{H}_3\text{BO}_3$, $18\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, $1.6\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $0.6\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $0.7\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 营养液 pH 为 5.8^[8],每 4 d 更换 1 次营养液。培养 16 d 后,进行 Cd^{2+} 胁迫处理,以 $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ (分析纯)形态加入,根据前期的研究结果^[8],马蔺水培能忍受的 Cd^{2+} 极限浓度为 $150\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,因此本试验设 6 个处理水平, Cd^{2+} 浓度分别为 0(CK,完全营养液)、10、25、50、100 和 $150\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。营养液每 4 d 更换 1 次,3 次重复,每重复 24 株马蔺幼苗。 Cd^{2+} 胁迫处理 12 d 后选取植株相同部位生长状况一致的叶片和根,测定根系活力和相对电导率;一部分植株叶片和根用蒸馏水洗净,液氮速冻并保存于

—80 ℃冰箱中用于生理指标测定;一部分植株,分为根部和地上部分,在 105 ℃下杀青 15 min,并在 80 ℃下烘干至恒重,用电子天平称取地下部干重和地上部干重,烘干样品用于植株 Cd 含量的测定。

1.2 测定指标及方法

地上、地下生物量用常规方法测定,根长、根面积、根体积等采用全自动根系扫描分析仪测定,分析软件为 WinRHIZO。根系活力采用 TTC 法^[13],叶片相对电导率采用电导仪法^[13],丙二醛含量采用硫代巴比妥酸法^[14],超氧化物歧化酶(SOD)采用氮蓝四唑(NBT)法^[14],过氧化物酶(POD)采用愈创木酚法^[14],过氧化氢酶(CAT)采用紫外吸收法^[14],可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝染色法^[13],脯氨酸含量采用磺基水杨酸法^[13],Cd 含量采用原子吸收分光光度计法(岛津 AA-6300C)^[14]。转运系数(TF)=叶片 Cd²⁺ 含量/根系 Cd²⁺ 含量^[4],表示植物将重金属从根系转运到地上部的能力。

1.3 数据处理

试验数据用 Excel 2010 进行处理,用 Origin 8.5 制图,利用 SPSS19.0 进行数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 镉胁迫对马蔺株高和生物量的影响

马蔺株高随着 Cd²⁺ 胁迫浓度的增加而逐渐降低(表 1),其在各浓度胁迫下比对照降低了 8.20%~32.95%,但中低 Cd²⁺ 浓度(10~50 mg·L⁻¹)处理与对照差异不显著,高 Cd²⁺ 浓度(100~150 mg·L⁻¹)处理株高降幅达到显著水平($P<0.05$);地上部干重在 10~50 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 处理下与对照差异均不显著($P>0.05$),在 100、150 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 处理下比对照分别显著降低 35.29%和 33.33%($P<0.05$);地下部干重在 10、25 mg·L⁻¹ Cd 处理下均

与对照差异不显著,在 50、100、150 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 处理下分别比对照显著下降了 12%、40%、44%($P<0.05$)。可见,马蔺幼苗对中低浓度(10~50 mg·L⁻¹)Cd²⁺ 胁迫具有较强的耐性,其生长只在高 Cd²⁺ 浓度(100~150 mg·L⁻¹)胁迫下才受到明显抑制。

2.2 镉胁迫对马蔺根系形态和根系活力的影响

随 Cd²⁺ 浓度增加,马蔺根长呈先升后降的变化趋势(图 1, I),并在 25 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 处理下达到了峰值,此时比对照显著增加了 11.06%;根长在 10 和 50 mg·L⁻¹ Cd 处理下与对照差异不显著,在 100 和 150 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 浓度下分别比对照显著减少了 9.05%和 11.31%($P<0.05$)。

同时,马蔺根表面积在不同质量浓度 Cd²⁺ 处理下变化与根长相似(图 1, II),即随 Cd²⁺ 浓度增加,根系表面积呈先升后降趋势,在 25 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 处理下达到了峰值,此时比对照显著增加了 11.25%,并与除 10 mg·L⁻¹ 外其他浓度处理间差异显著,且 50~150 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 处理均显著低于对照($P<0.05$)。此外,马蔺根体积随 Cd²⁺ 浓度增加的变化趋势也与根系表面积完全一致(图 1, III);与对照相比较,其根体积在 10 mg·L⁻¹ 浓度下稍高,在 25 mg·L⁻¹ 时达到最大值并显著增加 19.29%,在 50~150 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 浓度下分别比对照减少 28.93%、51.20%和 57.62%。另外,随镉胁迫浓度增加,马蔺根系活力也基本呈先升后降趋势(图 1, IV),只是在 10 和 25 mg·L⁻¹ Cd²⁺ 处理下与 CK 无显著差异,在其他浓度下比 CK 显著降低,尤其在 高浓度(100、150 mg·L⁻¹)Cd²⁺ 处理下比对照分别降低了 94.41%、95.73%。可见,马蔺根系生长和活力在低浓度镉胁迫下得到促进,在中高浓度(50~150 mg·L⁻¹)下受到显著抑制。

表 1 镉胁迫处理下马蔺株高和生物量的变化

Table 1 The plant height and biomass production of *Iris lactea* var. *chinensis* seedling under Cd stress

镉浓度 Cd concentration/(mg·L ⁻¹)	株高 Plant height/cm	单株地上部干重 Shoot dry weight of plant/g	单株地下部干重 Root dry weight of plant/g
0(CK)	16.450±0.675a	0.102±0.006aa	0.025±0.002a
10	15.100±0.511a	0.109±0.001a	0.023±0.001ab
25	14.550±0.254a	0.118±0.005a	0.028±0.002ab
50	13.700±0.474ab	0.099±0.010a	0.022±0.002b
100	11.700±0.311b	0.066±0.002b	0.015±0.001c
150	11.033±0.372b	0.068±0.001b	0.013±0.002c

注:相同指标内不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平差异显著($P<0.05$);下同
Note: Different letters in the same index indicate significant difference at 0.05 level ($P<0.05$); The same as below

2.3 镉胁迫对马蔺叶片和根系相对电导率和 MDA 含量的影响

由图 2 可知,马蔺叶片和根系中相对电导率和 MDA 含量均随镉浓度增加而逐渐增加,低 Cd^{2+} 浓度处理($10\sim 25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)与对照相比差异不显著($P>0.05$),中高 Cd^{2+} 浓度($500\sim 150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)处理比对照显著增加($P<0.05$)。其中,在 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{Cd}^{2+}$ 处理时,马蔺叶片和根系中相对电导率分别是对照的 2.09 和 1.82 倍,MDA 含量分别是对照的 2.97 和 3.44 倍。说明在 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{Cd}^{2+}$ 处

理下马蔺植株细胞膜系统发生紊乱,植物的氧化损伤加剧。

2.4 镉胁迫对马蔺叶片和根系抗氧化酶活性的影响

随镉胁迫浓度增加,马蔺叶片中抗氧化酶 SOD、POD 和 CAT 以及根系中 POD、CAT 活性均呈逐渐增加的趋势,而根系 SOD 活性呈先升后降趋势(图 3)。其中,叶片 SOD 活性在 $0\sim 50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度范围内变化不大,在 $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时开始比对照显著升高($P<0.05$),在 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到最大值;根系中 SOD 活性在 10 和 $25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度时

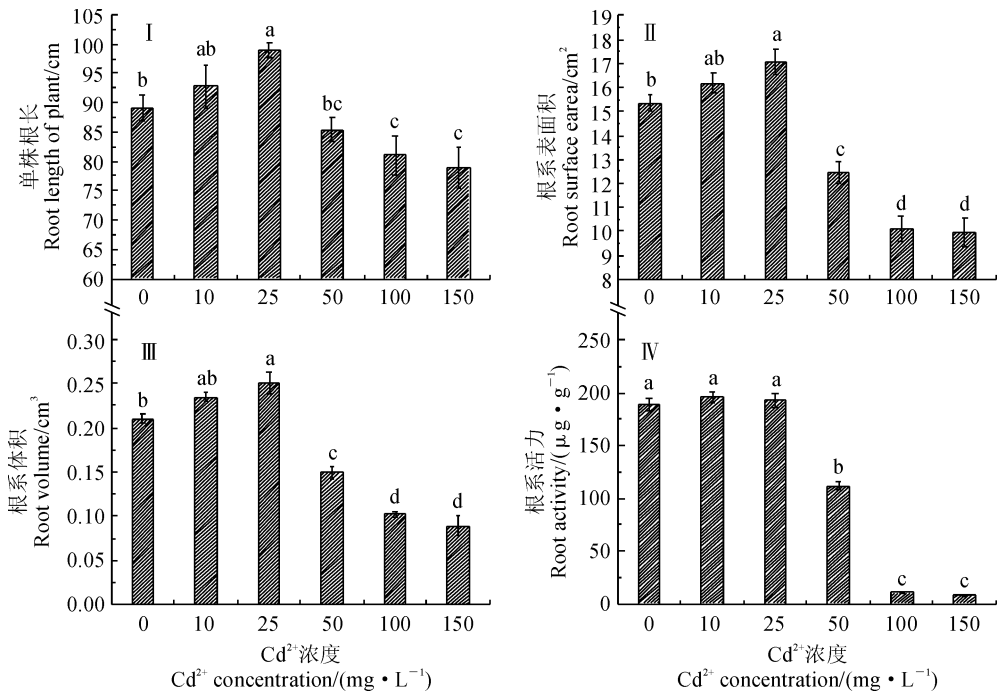
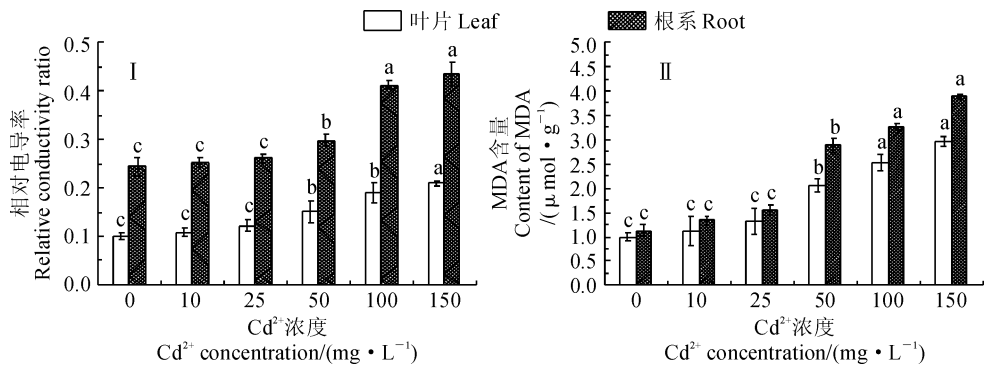


图 1 镉胁迫处理下马蔺根系形态和根系活力的变化

Fig. 1 The root morphology and root activity of *I. lactea* var. *chinensis* seedling under Cd stress



不同小写字母表示同一指标不同处理间在 0.05 水平显著性差异($P<0.05$);下同

图 2 镉胁迫处理下马蔺叶片和根系相对电导率和 MDA 含量的变化

The different normal letters within same item represent significant difference among treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same as below

Fig. 2 The relative conductivity and MDA content in leaves and roots of *I. lactea* var. *chinensis* seedling under Cd stress

就比对照显著增加,并在 $25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到最高,而后下降;在 50 、 100 和 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时分别比对照显著降低了 6.51% 、 7.17% 和 12.23% ,但 3 个浓度之间无显著差异(图 3, I)。同时,马蔺叶片和根系中 POD 活性均随镉浓度增加而逐渐增加,且各浓度镉处理均显著高于对照($P<0.05$),其在 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时分别是对照的 15.28 和 10.22 倍(图 3, II)。另外,马蔺叶片中 CAT 活性在镉浓度 $\geq 25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时均显著高于对照, $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时 CAT 活性是对照的 5.60 倍;马蔺根系中 CAT 活性在各浓度镉胁迫下均显著高于对照,而各个镉浓度处理之间差异不显著(图 3, III)。以上结果说明在 $0\sim 25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{Cd}^{2+}$ 胁迫下,抗氧化酶活性增加以平衡超氧自由基和 H_2O_2 的稳态;在 $50\sim 150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 胁迫下

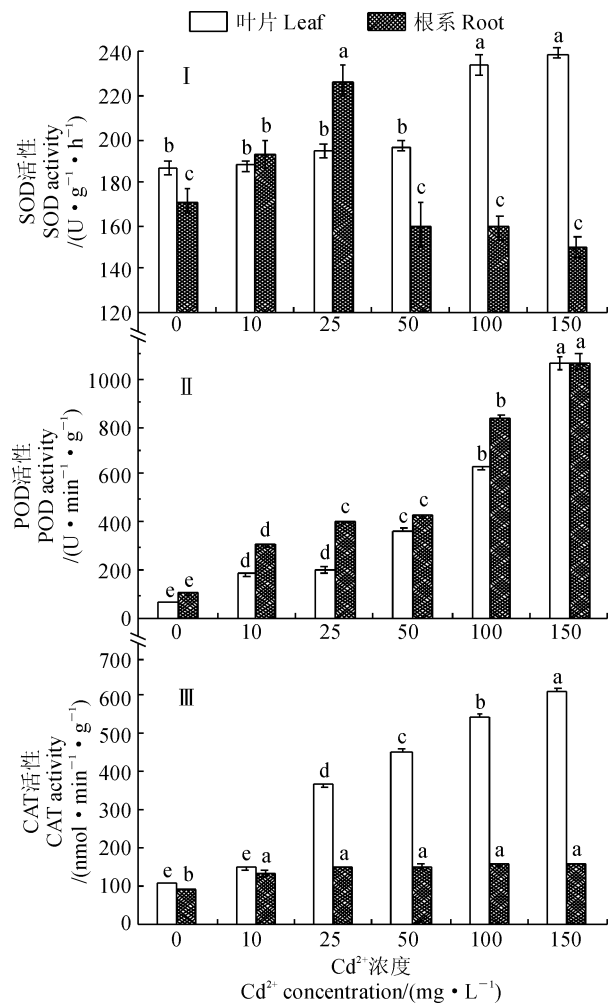


图3 镉胁迫处理下马蔺叶片和根系 SOD、POD 和 CAT 活性的变化

Fig. 3 The SOD, POD and CAT activities in leaves and roots of *I. lactea* var. *chinensis* seedling under Cd treatments

植株体内活性氧产生与清除的动态平衡没有维持良好的水平,镉胁迫造成了马蔺植株膜脂过氧化加剧,细胞膜受到伤害。

2.5 镉胁迫对马蔺叶片和根系脯氨酸和可溶性蛋白含量的影响

首先,马蔺叶片和根系中脯氨酸(Pro)含量均随镉浓度增加而逐渐增加,并分别在 50 和 $25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 镉浓度时增幅就开始达到显著水平;叶片 Pro 含量在 $50\sim 150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围内是对照的 $2.82\sim 7.16$ 倍,根系 Pro 含量在 $25\sim 150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围内是对照的 $2.81\sim 7.29$ 倍(图 4, I)。其次,随镉胁迫浓度增加,马蔺叶片和根系中可溶性蛋白(SP)含量均先上升后下降,并均在 $25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 镉浓度时达到了最大值,此时分别比对照显著增加了 26.45% 、 93.46% 。马蔺叶片 SP 含量在 $25\sim 100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时显著高于对照,其余浓度下与对照无显著差异;其根系 SP 含量在 $10\sim 50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时显著高于对照,在 $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时与对照相近,在 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时显著低于对照 52.33% (图 4, II)。以上结果说明 Cd^{2+} 胁迫下马蔺根系和叶片中的脯氨酸和可溶性蛋白含量等渗透调节物质含量均增加,仅在 $100\sim$

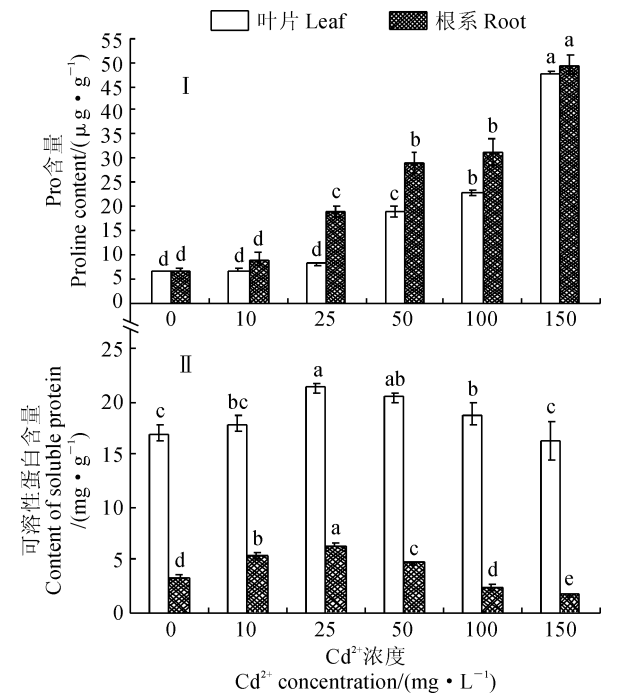


图4 镉胁迫处理下马蔺根系和叶片脯氨酸含量和可溶性蛋白含量的变化

Fig. 4 The proline and soluble protein contents in leaves and roots of *I. lactea* var. *chinensis* seedling under Cd treatments

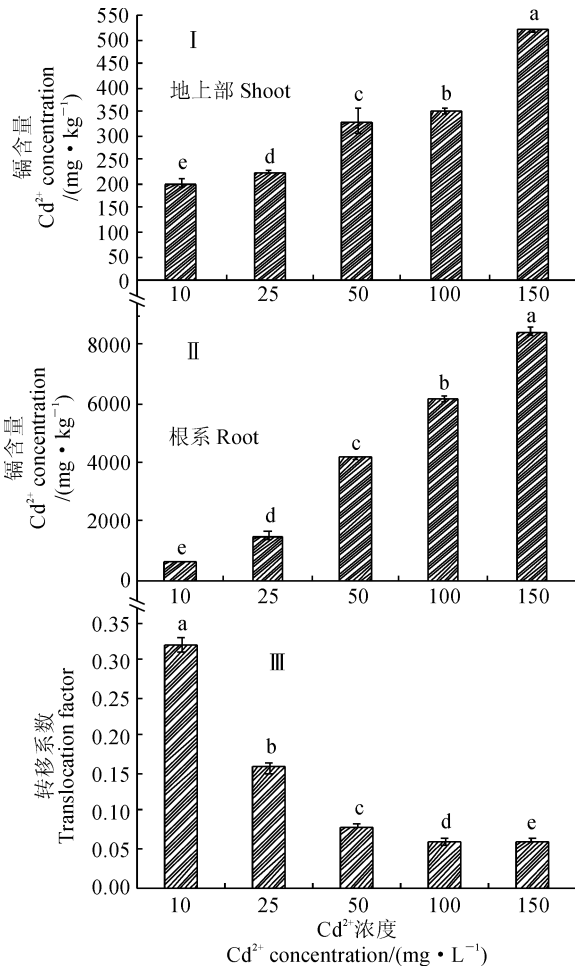


图 5 不同镉处理下马蔺叶片和根系镉含量的变化
Fig. 5 The Cd content in leaf and root of *I. lactea* var. *chinensis* seedling under different Cd concentrations

150 mg · L⁻¹ Cd²⁺ 浓度下可溶性蛋白含量有所减少,其原因可能是蛋白质部分被降解成脯氨酸,以降低渗透势,保持细胞与组织的水分平衡,维持正常的细胞代谢功能。

2.6 镉胁迫对马蔺叶片和根系镉积累量的影响

图 5 显示,马蔺叶片和根系 Cd²⁺ 含量均随 Cd²⁺ 浓度增加而逐渐增加,且各处理间均存在显著性差异;在各 Cd²⁺ 胁迫浓度下,马蔺体内 Cd²⁺ 含量分布特征基本相同,均表现为根系远大于叶片($P < 0.05$);在 Cd²⁺ 浓度为 150 mg · L⁻¹ 时,叶片和根系的镉含量达到最大,分别为 519.76 和 8 944.54 mg · kg⁻¹,比相应的 10 mg · L⁻¹ 处理分别上升了 1.59 和 12.4 倍(图 5, I、II)。同时,马蔺对镉转移系数随镉浓度增加整体呈逐渐降低趋势,其在 10 mg · L⁻¹ 时值最大为 0.32(< 1.0),其他 4 个胁迫浓度的转移系数分别比 10 mg · L⁻¹ 处理显著减少了 50.79%、74.81%、81.91% 和 80.66%(图 5, III)。

以上结果说明根系是马蔺吸收镉的主要器官,对镉具有较强的滞留作用,可限制镉从根系向地迁移。

3 讨论

重金属镉是植物生长的非必需元素,植物受到镉胁迫后很容易被根系吸收,进而影响植株正常的生长发育。植物株高和生物量可作为评价植物对重金属逆境胁迫耐性的重要指标^[15]。研究表明,在镉浓度超过一定水平时,超积累植物续断菊株高和生物量受到抑制^[16];小麦幼苗株高和生物量随镉浓度增加逐渐降低^[17]。本研究结果表明,马蔺幼苗株高、地上部干重和地下部干重在低镉浓度(10~25 mg · L⁻¹)下与对照差异不显著,在中高镉浓度(50~150 mg · L⁻¹)下受到显著抑制。说明低镉胁迫下,马蔺植株可能会分泌有机酸、氨基酸或者酶类等来提高细胞的渗透性调节能力,缓解重金属逆境胁迫造成的伤害^[18];当镉浓度超过其限定浓度时, Cd²⁺ 胁迫会损伤细胞膜及细胞活性物质,抑制光合作用及酶活性,进而影响植株幼苗的生长^[19]。

重金属胁迫下植物根系是最先感受到逆境胁迫的器官,可通过改变根长、根体积、根表面积和增强根系活力等适应逆境胁迫^[20]。Lux 等^[21]研究表明,根系长度受到抑制是 Cd²⁺ 胁迫下植物最早和最明显的症状之一, Cd²⁺ 诱导下根长受抑制可能归因于细胞骨架微管的解聚和染色体畸变的形成,进而导致分生细胞有丝分裂活性的降低^[22]。根系形态和根系活力的变化是植物根系应对逆境的重要方式,植物体内 Cd²⁺ 的积累量与根系形态、活力大小密切相关^[23]。本试验结果表明,低浓度镉(10~25 mg · L⁻¹)促进总根长、根表面积、根体积的增加,中高浓度镉(50~150 mg · L⁻¹)抑制根系生长,表明高镉浓度下马蔺可通过改变根系自身结构及其分布格局优化资源的获取能力(水,养分等),进而来适应逆境胁迫,这一结果与何俊瑜等^[24]、张玲等^[25]对镉胁迫下小麦幼苗根系形态的变化结果类似。根系活力影响植物生长发育过程中的生长情况、营养水平等。本研究中,10~25 mg · L⁻¹ Cd²⁺ 处理能够刺激根系组织代谢水平提高,使得马蔺通过提高根系活力来适应外界的重金属环境胁迫;当 Cd²⁺ 浓度升高至 100 和 150 mg · L⁻¹ 时,马蔺根系活力呈显著下降趋势,根系活力比对照分别降低了 94.41% 和 95.73%,究其原因是高 Cd²⁺ 浓度下,马蔺根系细胞内产生大量活性氧自由基,增强了细胞膜透性,导致细胞受损,并降低了植株的根系活力,影响其对水分

和矿质营养的吸收,进而影响地上部分的生长,与高 Cd^{2+} 浓度下马蔺株高、地上部、地下部干重的显著下降结果相呼应。

植物在正常生长条件下,其细胞产生的自由基(ROS)可以通过抗氧化系统清除,维持正常组织状态下的相对平衡。然而,逆境胁迫下植物产生的过量自由基,超过保护酶系统的清除能力,植物生长则受到伤害。在各种抗氧化酶中 SOD、POD 和 CAT 可解毒 ROS、保护细胞膜、降低氧化应激,是高效清除植物体内自由基最重要的酶^[26-28]。本研究中马蔺叶片 SOD 活性在镉浓度 $0\sim 50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围内变化不大,在 $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时显著升高;根系中 SOD 活性在 $25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到最高,随后下降;马蔺叶片和根系中 POD 和 CAT 活性随镉浓度增加逐渐增加,并显著高于对照。我们分析 $10\sim 25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 镉胁迫范围对马蔺根系和叶片产生了一定的危害,诱导了马蔺 SOD 活性增加;而随着镉浓度提高至 100 和 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,SOD 活性显著下降这可能是由于酶生物合成的中断或大量 ROS 积累引起的酶亚基压力聚集变化^[29]。POD 可消除 MDA 和 H_2O_2 ,参与木质素生物合成,可能作为物理屏障对抗重金属,并参与去除 ROS。Siedlecka 等^[29] 认为只要逆境胁迫不超过植物自身的抵抗能力,其对重金属的反应主要是 SOD、POD 和 CAT 活性的增加。本研究中 SOD 活性增加将毒性较强的超氧自由基转化为毒性次级的 H_2O_2 ,刺激了 POD 和 CAT 活性的提高;而马蔺根系中 POD 活性远高于叶片,可能是根系中 Cd^{2+} 含量较高,较大程度地刺激了抗氧化酶对膜的保护作用以提高马蔺对镉胁迫的耐受性,这与杨叶萍等^[30] 和汤叶涛等^[31] 的研究结果一致。马蔺叶片 CAT 活性增加高于根系,可能是因为 CAT 参与清除绿色组织中光呼吸途径代谢产生的 H_2O_2 ,因此叶片中的 CAT 活性高于根系。随着镉浓度增加,POD 和 CAT 活性逐渐上升,说明 SOD 可能比 POD 和 CAT 对镉胁迫更敏感;而高镉浓度下根系 SOD 酶活性下降,导致了膜脂过氧化和 MDA 的增加,且本研究结果表明叶片和根系中相对电导率和 MDA 含量随镉浓度增加而增加,在 $\geq 50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{ Cd}^{2+}$ 浓度下显著高于对照。说明低 Cd^{2+} 浓度($10\sim 25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)下,马蔺没有产生过多的膜脂过氧化产物 MDA,电导率能够保持相对的稳定性,这与低镉浓度诱导下马蔺根系早期的调控作用和体内抗氧化酶活性处于相对稳定的状态有关; $50\sim 150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{ Cd}$ 处理下相对电导率和

MDA 显著高于对照,说明 $\geq 50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{ Cd}^{2+}$ 浓度下马蔺细胞膜结构和膜系统受伤害程度较重。同时,基于以上数据结果推测,马蔺根系受到的氧化伤害大于叶片。

此外,Pro 作为一种重要的渗透水解物,在逆境胁迫下会显著增加,是其对渗透应力的响应,因此,有学者认为 Pro 含量变化可以反映植物抵抗逆境的能力^[24]。本研究结果表明,马蔺叶片和根系中 Pro 含量随镉浓度增加而增加,说明镉胁迫能诱导 Pro 大量积累,从而表现出较强的渗透调节作用,同时有利于保持细胞与组织水分平衡,保护膜结构完整性,以此抵抗重金属的危害,这与在水稻^[24] 研究中得出的结论相一致。在重金属胁迫条件下,植物体内 SP 含量增加可以使细胞保持适当的渗透势而防止脱水,同时对生物大分子的结构和功能起到稳定和保护作用^[32],还可钝化重金属,减轻植物受害程度。本研究结果表明,随镉浓度增加,马蔺叶片和根系中 SP 含量先上升后下降,其原因可能是植物组织为适应镉逆境胁迫增加了 SP 的合成,有助于增加细胞渗透浓度维持细胞正常代谢,因此在低镉浓度下表现出 SP 含量的增加,这是马蔺植株对镉胁迫的生理反应;但随镉浓度增加,蛋白质代谢可能受到干扰,SP 合成受到抑制,因此 SP 含量呈下降趋势;同时,马蔺叶片的 SP 高于根系,是因为镉胁迫下根系细胞产生的活性氧多于叶片,活性氧会攻击蛋白质的氨基酸残基,因此造成马蔺根系中 SP 低于叶片。

植物对重金属镉的耐受解毒能力主要与植物对 Cd^{2+} 积累和运输以及其在细胞中的分配和结合形态等相关^[33]。本研究中,在镉胁迫处理下,马蔺地上部和地下部中 Cd^{2+} 含量随 Cd^{2+} 胁迫浓度增加而显著增加,马蔺地下部镉含量可达到 $829.39\sim 8944.54\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,地上部镉含量达到 $200.60\sim 519.76\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,地下部镉含量远高于地上部;转移系数在 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时值最大为 0.32 ,远小于 1.0 。可以看出,根系是马蔺吸收镉的重要器官,对镉具有较强的滞留作用,可限制镉从根系向地上部迁移,从而减轻镉对叶片的毒害效应,这可能是马蔺耐受并缓解镉毒害的重要策略。

综上所述,马蔺植株的生长在镉胁迫下受到抑制,但在低镉浓度($10\sim 25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)下与对照差异不显著,植株根系生长甚至优于对照;同时,此时马蔺幼苗抗氧化酶活性增强,Pro 含量和可溶性蛋白含量增加,其通过提高抗氧化酶活性、保持渗透平衡和清除过量自由基,从而缓解镉胁迫对植株的伤害。

在 50 mg · L⁻¹ 镉浓度胁迫下,马蔺叶片和根系抗氧化酶活性显著上升,有助于清除活性氧,提高其抗氧化能力和渗透调节能力,使其免于遭受膜脂过氧化伤害,表现出较强的耐镉性;但在 100~150 mg · L⁻¹ 镉浓度下,马蔺叶片褪绿变黄、根系活力显著下降,生长受抑制,相对电导率和 MDA 含量上升;同时其 CAT 活性、POD 活性、游离脯氨酸含量上调,

仍有助于减轻高镉胁迫造成的损伤。此外,根据马蔺地上部和地下部镉的含量和 TF 值,发现镉胁迫下马蔺根系是吸收镉的重要器官,对镉具有较强的滞留作用,可限制镉从根系向地上部迁移,从而减轻镉对叶片的毒害效应,这可能是马蔺耐受并缓解镉毒害的重要策略。

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,2014-4-18,(2).

[2] 刘媛,马文超,张雯,等.镉胁迫对秋华柳根系活力及其Ca、Mg、Mn、Zn、Fe积累的影响[J].应用生态学报,2016,27(4):1109-1115.

LIU Y, MA W C, ZHANG W, et al. Effect of cadmium stress on root vigor and accumulation of elements Ca, Mg, Mn, Zn, Fe in *Salix variegata* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(4): 1109-1115.

[3] 张芬琴,孟红梅,沈振国,等.镉胁迫下绿豆和箭舌豌豆幼苗的抗氧化反应[J].西北植物学报,2006,26(7):1384-1389.

ZHANG F Q, MENG H M, SHEN Z G, et al. Anti-oxidative response of *Phaseolus aureus* Roxb. and *Vicia sativa* L. to cadmium stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(7): 1384-1389.

[4] 徐佩贤,费凌,陈旭兵,等.四种冷季型草坪植物对镉的耐受性与积累特性[J].草业学报,2014,23(6):176-188.

XU P X, FEI L, CHEN X B, et al. Cadmium tolerance and accumulation in four cool-season turfgrasses[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(6): 176-188.

[5] 孟林,张国芳,赵茂林.水保护坡观赏优良地被植物—马蔺[J].农业新技术,2003,(3):38-39.

MENG L, ZHANG G F, ZHAO M L. Ornamental and ground cover plant of water conservation and slope protection—*Iris lactea* var. *chinensis* [J]. *New Agricultural Technology*, 2003,(3): 38-39.

[6] 孟林,毛培春,张国芳.不同居群马蔺抗旱性评价及生理指标变化分析[J].草业学报,(2009),18(5):18-24.

MENG L, MAO P C, ZHANG G F. Evaluation of drought resistance and analysis of physiological index variation for different Chinese *Iris* populations[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2009, 18(5): 18-24.

[7] 毛培春,田小霞,孟林.16份马蔺种质材料苗期耐盐性评价[J].草业科学,2013,30(1):35-43.

MAO P C, TIAN X X, MENG L. Evaluation of salt tolerance for 16 *Iris lactea* var. *chinensis* accessions at seedling stage [J]. *Pratacultural Science*, 2013, 30(1): 35-43.

[8] GUO Q, MENG L, ZHANG Y N. Antioxidative systems, metal ion homeostasis and cadmium distribution in *Iris lactea*

exposed to cadmium stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2017, 139: 50-55.

[9] 郭智,黄苏珍,原海燕.Cd胁迫对马蔺和鸢尾幼苗生长、Cd积累及微量元素吸收的影响[J].生态环境,2008,17(2):651-656.

GUO Z, HUANG S Z, YUAN H Y. Effects of Cd stress on the development, Cd accumulation and microelements absorption of two species of *Iris* [J]. *Ecology and Environment*, 2008, 17(2): 651-656.

[10] LU L L, TIAN S K, YANG X E, et al. Cadmium uptake and xylem loading are active processes in the hyper-accumulator *Sedum alfredii* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 166(6): 579-587.

[11] 唐秀梅,龚春风,周主贵,等.镉对龙葵(*Solanum nigrum* L.)根系形态及部分生理指标的影响[J].生态环境,2008,17(4):1462-1465.

TANG X M, GONG C F, ZHOU Z G, et al. Effect of cadmium on root morphology and partial Physiological indexes of *Solanum nigrum* L. [J]. *Ecology and Environment*, 2008, 17(4): 1462-1465.

[12] 原海燕,黄苏珍,郭智.4种鸢尾属植物对铅锌矿区土壤中重金属的富集特征和修复潜力[J].生态环境学报,2010,19(7):1918-1922.

YUAN H Y, HUANG S Z, GUO Z. Accumulation of heavy metals in four species of *Iris* L. growing on contaminated soils by Pb-Zn mine and their phytoremediation potential[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(7): 1918-1922.

[13] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.

[14] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000.

[15] WANG X Q, DU G D, LU X F, et al. Characteristics of mitochondrial membrane functions and antioxidant enzyme activities in strawberry roots under exogenous phenolic acid stress[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 248: 89-97.

[16] 秦丽,祖艳群,李元.Cd对超累积植物续断菊生长生理的影响[J].农业环境科学学报,2010,29(增刊):48-52.

QIN L, ZU Y Q, LI Y. Effects of Cd on the Physiological characteristics and growth of the *Sonchus asper* L. Hill [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2010, 29 (Supple-

ment): 48-52.

[17] 张利红, 李培军, 李雪梅, 等. 镉胁迫对小麦幼苗生长及生理特性的影响[J]. 生态学杂志, 2005, **24**(4): 458-460.
ZHANG L H, LI P J, LI X M, *et al.* Effects of cadmium stress on the growth and physiological characteristics of wheat seedlings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, **24**(4): 458-460.

[18] ZHU G X, XIAO H Y, GUO Q J, *et al.* Effects of cadmium stress on growth and amino acid metabolism in two Compositae plants[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, **158**: 300-308.

[19] MENG Y, ZHANG L, WANG L, *et al.* Assessment of oxidative stress, antioxidant enzyme activity and cellular apoptosis in a plant based system (*Nigella sativa* L.; black cumin) induced by copper and cadmium sulphide nanomaterials[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, **173**: 214-224.

[20] LU Z W, ZHANG Z, SU Y, *et al.* Cultivar variation in morphological response of peanut roots to cadmium stress and its relation to cadmium accumulation[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2013, **91**: 147-155.

[21] LUX A, MARTINKA M, VACULIK M, *et al.* Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, **62**: 21-37.

[22] SETH C S, MISRA V, CHAHAN L K S, *et al.* Genotoxicity of cadmium on root meristem cells of *Allium cepa*: cytogenetic and Comet assay approach[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2008, **71**: 711-716.

[23] HE SY, YANG X E, ZHEN L H, *et al.* Morphological and physiological responses of plants to cadmium toxicity: A review[J]. *Pedosphere*, 2017, **27**(3): 421-438.

[24] 何俊瑜, 任艳芳, 王阳阳, 等. 不同耐性水稻幼苗根系对镉胁迫的形态及生理响应[J]. 生态学报, 2011, **31**(2): 522-528.
HE J Y, REN Y F, WANG Y Y, *et al.* Root morphological and physiological responses of rice seedlings with different tolerance to cadmium stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(2): 522-528.

[25] 张 玲, 李俊梅, 王焕校. 镉胁迫下小麦根系的生理生态变化[J]. 土壤通报, 2002, **33**(1): 61-65.
ZHANG L, LI J M, WANG H J, Physiological and ecological responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) root to cadmium stress[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2002, **33**(1): 61-65.

[26] LI F T, QI J M, ZHANG G Y, *et al.* Effect of cadmium stress on the growth, antioxidative enzymes and lipid peroxidation in two kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) plant seedlings[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, **12**(4): 610-620.

[27] RIZWAN M, ALI S, ABBAS T, *et al.* Cadmium minimization in wheat: a critical review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, **130**: 43-53.

[28] SIDHU, G P S, SINGH, H P, BATISH, D R, *et al.* Tolerance and hyperaccumulation of cadmium by a wild, unpalatable herb *Coronopus didymus* (L.) Sm. (Brassicaceae) [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2017, **135**: 209-215.

[29] SIDLECKA A, KRUPA Z. Functions of enzymes in heavy metal treated plants. physiology and Biochemistry of Metal Toxicity and tolerance in plants[J]. *Kluwer*, Netherlands, 2002, 314-317.

[30] 杨叶萍, 简敏菲, 余厚平, 等. 镉胁迫对苧麻(*Boehmeria nivea*)根系及叶片抗氧化系统的影响[J]. 生态毒理学报, 2014, **11**(4): 184-193.
YANG Y P, JIAN M F, YU H P, *et al.* Influence on the antioxidant system in roots and leaves of *Boehmeria nivea* under different cadmium stress[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2014, **11**(4): 184-193.

[31] 汤叶涛, 关丽捷, 仇荣亮, 等. 镉对超富集植物滇苦菜抗氧化系统的影响[J]. 生态学报, 2010, **20**(2): 324-332.
TANG Y T, GUAN L J, CHOU R L, *et al.* Antioxidative defense to cadmium in hyperaccumulator *Picris divaricata* V. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **20**(2): 324-332.

[32] 闵海丽, 蔡三娟, 徐勤松, 等. 外源钙对黑藻抗镉胁迫能力的影响[J]. 生态学报, 2012, **32**(1): 256-264.
MIN H L, CAI S J, XU Q S, *et al.* Effects of exogenous calcium on resistance of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle to cadmium stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(1): 256-264.

[33] 王晓娟, 王文斌, 杨 龙, 等. 重金属镉(Cd)在植物体内的转运途径及其调控机制[J]. 生态学报, 2015, **5**(23): 7 921-7 929.
WANG X J, WANG W B, YANG L, *et al.* Transport pathways of cadmium (Cd) and its regulatory mechanisms in plant [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(23): 7 921-7 929.

(编辑:裴阿卫)