

镉胁迫对盐地碱蓬二型种子幼苗生长及抗逆生理的影响¹

崔盼盼¹ 李彤¹ 苏芳莉^{1,2,3*}

(1. 沈阳农业大学水利学院 沈阳 110866; 2. 辽宁盘锦湿地生态系统国家野外科学观测研究站 沈阳 110866; 3. 辽宁双台河口湿地生态系统国家定位观测研究站 盘锦 124112)

摘 要: 为探究盐地碱蓬二型种子幼苗对 Cd 胁迫的适应策略,明确 Cd 胁迫下植物响应机理及筛选出对 Cd 污染盐渍土壤有修复潜力的种子类型。以辽河口湿地潮滩区盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)为材料,采用土培盆栽方法对盐地碱蓬进行 0、0.04、0.2、0.4、0.8 mg·kg⁻¹ Cd 胁迫,分析 2 种盐地碱蓬幼苗生长情况、不同部位 Cd 含量、以及抗氧化酶比活力和渗透调节物含量。研究结果:(1)Cd 胁迫对黑色盐地碱蓬幼苗株高、鲜重和根冠比的抑制作用大于棕色种子幼苗,Cd 胁迫下棕色种子幼苗根、茎、叶生物量总体高于黑色种子幼苗;(2)盐地碱蓬棕色种子叶片 SOD、POD 和 CAT 对 Cd 胁迫的抗氧化响应强于黑色种子幼苗,渗透调节物含量随着 Cd 胁迫浓度的增加呈升高的趋势,且棕色种子可溶性糖和脯氨酸含量明显高于黑色种子幼苗;(3)盐地碱蓬棕色种子幼苗器官中 Cd 累积含量高于黑色种子幼苗,各器官 Cd 的积累分配为根>叶>茎;(4)盐地碱蓬镉累积与渗透调节物质含量之间正相关(P<0.01),植物生长与抗氧化酶活性之间正相关(P<0.05)。综上所述,棕色种子幼苗 Cd 胁迫耐性强于黑色种子幼苗,盐地碱蓬棕色种子有较好的 Cd 污染盐土修复潜力。

关键词: 盐地碱蓬; 镉胁迫; 二型种子; 抗逆生理

Effect of cadmium stress on dimorphic seedlings growth and stress-resistance physiology of *Suaeda salsa*

Cui Panpan¹ Li Tong¹ Su Fangli^{1,2,3*}

(1. College of Water Conservancy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China; 2. Liaoning Panjin Wetland Ecosystem National Observation and Research Station, Shenyang 110866, China; 3. Liaoning Shuangtai Estuary Wetland Ecosystem Research Station, Panjin 124112, China)

Abstract: To explore the adaptation strategy and response mechanism of *Suaeda salsa* dimorphic seedlings under Cd stress, and to select the seed type with potential to repair Cd polluted saline soil. The seedlings growth, Cd accumulation in different organs, antioxidant enzyme specific activity and osmotic regulator contents were examined by soil culturing *Suaeda salsa* in Liaohe Estuary wetland with 0, 0.04, 0.2, 0.4 and 0.8 mg·kg⁻¹ Cd stress. The results showed that: (1) the plant height and fresh weight of black seed seedlings were more inhibited than that of brown seed seedlings under Cd stress. The root, stem and leaf biomass of brown seed seedlings were higher than that of black seed seedlings under Cd stress. (2) The antioxidative responses of SOD, POD and CAT in

作者简介: 崔盼盼 (1997-), 男, 河南洛阳人, 在读博士, 主要从事水土保持与湿地生态研究。E-mail: cuipanpan3@163.com

***通讯作者:** 苏芳莉 (1977.5-), 女, 教授, 博士, 博士生导师。E-mail: sufangli@syau.edu.cn

基金项目: 国家重点研发计划 (2022YFF1301004)、辽宁省“兴辽英才计划”科技创新领军人才 (XLYC2002054)

Project supported: National Key Research and Development Program of China (grant number 2022YFF1301004); "Xingliao Talents Plan" science and technology innovation leading talents project of Liaoning Province (XLYC2002054)

brown seed seedlings were stronger than those in black seed seedlings. The contents of osmotic regulator increased significantly, and the contents of soluble sugar and proline in brown seed seedlings were significantly higher than those in black seed seedlings. (3) The Cd accumulation of brown seed seedlings was higher than that of black seed seedlings, and the distribution of Cd accumulation in different organs was root > leaf > stem. (4) Cd accumulation and osmotic regulator contents had a positive correlation ($P < 0.01$), as well as between plant growth and antioxidant enzyme activity ($P < 0.05$). In conclusion, under different conditions of Cd pollution, brown seed seedlings had stronger Cd tolerance than black seed seedlings, and brown seed seedlings had better ability to repair Cd polluted saline soil.

Key words: *Suaeda salsa*; cadmium stress; dimorphic seeds; stress-resistance physiology

滨海湿地易沉积上游水体的重金属元素, 常常成为重金属元素的储存库^[1], 使得河口区域的生态环境恶化^[2]。镉(Cd)是一种环境污染物, 可以通过食物链进行富集, 有很强的生态毒性积累效应^[3, 4]。辽东湾大辽河底栖无脊椎动物的 Cd、Cu 和 Zn 含量显著高于鱼类, 其中, Cd 的生物富集系数最高^[5]。由于工业、农业和其他人类活动的发展, 我国湿地沉积物的镉污染问题应当得到重视^[6]。研究发现, 黄河口从淡水湿地, 微咸湿地到盐沼湿地 0~50 cm 土壤中 Cd 的平均浓度均高于相应的背景值^[7]。此外, 赵孟伟等人^[8]分析了中国 14 个典型三角洲地区采集的 217 个表层沉积物样品, 结果表明, Cd 浓度范围为 0~0.51 mg·kg⁻¹, 有 11 个地区的土壤受到中度生态风险的影响。因此, 湿地 Cd 污染滩涂的治理显得尤为迫切和重要。

土壤中高浓度 Cd 会降低植物的根系活力, 使根系营养吸收功能受损, 从而抑制植物的株高、叶面积及生物量等^[9]。黄东华等^[10]发现堇叶碎米荠(*Cardamine violifolia*)的生长受到重金属 Cd 的抑制作用, 叶片保护酶活性和叶绿素含量等出现先升后降的趋势。然而, 低浓度重金属可以提高米氏凯伦藻叶片(*Karenia mikimotoi*)超氧化物歧化酶活性和叶绿素含量^[11]以及水稻根系分泌物和根系活力^[12]。陈雷等^[13]用不同 Cd 浓度对盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)进行处理的盆栽试验结果表明, 盐地碱蓬对 Cd 处理的盐碱土有一定的耐受能力, 盐地碱蓬具有修复 Cd 污染盐渍土的潜力; 杨佳等^[14]通过室外盆栽试验对盐地碱蓬修复 Cd 污染盐渍土进行研究, 发现低浓度的 Cd 污染的盐渍土促进了盐地碱蓬的生长, 高浓度的 Cd 污染抑制盐地碱蓬的生长。然而, 关于 Cd 胁迫下对比 2 种类型种子幼苗抗 Cd 胁迫响应机理^[15]及对 Cd 污染盐渍土壤有修复潜力的研究相对较少。

盐地碱蓬是辽河口湿地潮间带生境的单优群落^[16], 是改善盐碱土壤和恢复退化湿地的先锋物种^[17, 18]。盐地碱蓬具有二型性种子, 即同一植株上产生两种(黑色种子和棕色种子)形态的种子的现象。盐地碱蓬液泡在低盐环境中以叶绿素为主, 植株表现绿色; 而在高盐度的潮间带生境中, 则形成较多的甜菜红素, 植株表现为红色^[19], 因此, 形成了辽河口湿地“红海滩”景观。辽河口湿地的土壤中 Cd 的浓度范围为 0.04 到 0.78 mg·kg⁻¹ (平均值为 0.23 mg·kg⁻¹) 高于背景值 0.11 mg·kg⁻¹ ^[20], 土壤重金属 Cd 污染面积大, 已经成为辽河口湿地盐地碱蓬生态退化主要因素。由于重金属污染和富营养化, 辽河口湿地出现生态退化, 盐地碱蓬数量减少, 生物多样性锐减。因此, 河口盐地碱蓬湿地退化已经成为人们不可忽视的问题。

因此, 对辽河口湿地盐地碱蓬二型种子幼苗对 Cd 胁迫耐受能力进行探究, 研究 Cd 胁迫下植物响应机理及筛选出对 Cd 污染盐渍土壤有修复潜力的种子类型。我们对比研究 Cd 胁迫下盐地碱蓬二型种子幼苗(棕色种子和黑色种子)生长变化、叶片抗氧化酶(SOD、POD、CAT)比活力变化及渗透调节物含量等抗逆生理指标的响应特征, 阐明盐地碱蓬二型种子幼苗对 Cd 的耐受能力, 为植被修复退化湿地和重金属污染土壤提供最佳种子选择。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2021 年 8 月从辽宁省辽河口湿地(122°5′~122°26′E, 40°40′~41°27′N)潮间带采集盐地碱蓬植株，成熟的盐地碱蓬植株上有二型种子(黑色和棕色)(表 1 和图 1)。从风干穗中将种子分离出来，并在室温(20~25□)下储存在密闭容器中，直到进一步实验。

表1盐地碱蓬二型性种子形态特征
Table1 Morphological characteristics of dimorphic seeds in Suaeda salsa population

种子Seeds	表皮Coat	直径Diameter (mm)	厚度Thickness (mm)	千粒重Thousand kernel weight (g)
黑色Black	角质cutin	1.762 ± 0.224 ^b	1.110 ± 0.099 ^a	1.02 ± 0.19 ^b
棕色Brown	膜质membraneous	2.272 ± 0.253 ^a	0.939 ± 0.244 ^b	2.49 ± 0.65 ^a

不同小写字母表示在 P < 0.01 的水平上存在差异显著
Different letters represented the significant differences at the level of P < 0.01.

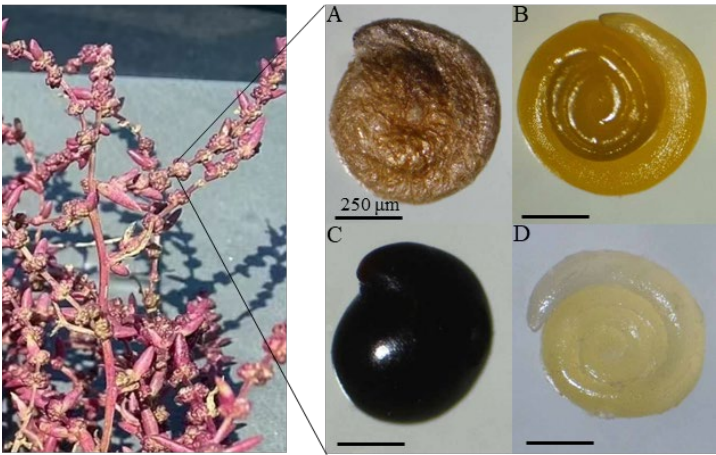


图 1 潮间带生境盐地碱蓬棕色种子 (A) 及其胚 (B) 和黑色种子 (C) 及其胚 (D)。标尺长度为 250 μm。
Figure1 Brown seed (A) and its embryo (B); black seed and its embryo of Suaeda salsa in the intertidal habitat. Bar in each graph indicates 250 μm.

1.2 试验设计

盐地碱蓬二型种子幼苗 Cd 胁迫处理共设 0、0.04、0.2、0.4、0.8 mg·kg⁻¹Cd 暴露浓度，每个浓度设置 3 次重复，供试基质为蛭石与湿地土壤(镉含量低于 0.01 mg·kg⁻¹)1:1 比例拌匀，保证混合土壤 pH 为 7.1~7.2。将储存的种子在 5%次氯酸钠(NaClO)溶液中灭菌 3 min，然后用蒸馏水冲洗种子三次，晾干后将测试种子放置在内衬双层消毒滤纸的无菌培养皿(直径 12 cm)中进行发芽，待长出 1~2 片真叶后，将幼苗分别移植装有 0.5 kg 混合土壤的花盆中(直径 12 cm，高 12 cm)，每盆 3 株幼苗。随后，开始向花盆中喷洒 20 mL 相应浓度的 CdCl₂ 溶液 (1、5、10 和 20 mg·L⁻¹) 进行 Cd 胁迫处理，对应土壤 Cd 浓度分别是 0、0.04、0.2、0.4、0.8 mg·kg⁻¹，符合实际辽河口湿地的土壤中 Cd 的浓度范围 (0.04 到 0.78 mg·kg⁻¹)。将 30 个花盆(5 个 CdCl₂×3 个重复×2 型种子)放置在培养箱中(温度 20~25℃，相对湿度 75~85%，14 h 光照/10 h 黑暗)，每周随机更换花盆的位置，定期施加 Hoagland 营养液保证植物生长。培养 40 d 后，选取 3 株幼苗，测量根茎叶中 Cd 含量、以及叶片抗氧化酶活性和渗透调节物质含量。剩余幼苗测量其株高、地上部分和地下部分鲜干重。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 抗氧化酶活性测定 取盐地碱蓬新鲜叶片, 冲洗干净, 拭干后研磨成匀浆进行抗氧化酶活性测定。超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光还原法测定, 过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定, 过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测定^[21]。

1.3.2 渗透调节物质含量测定 取盐地碱蓬新鲜叶片, 冲洗干净, 拭干后研磨成匀浆进行叶片渗透调节物质含量测定。可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法, 可溶性蛋白含量的测定用考马斯亮蓝染色法, 脯氨酸含量的测定采用酸性茚三酮显色法^[22]。

1.3.3 鲜干重测定 将盐地碱蓬幼苗清洗干净, 用滤纸吸干表面水分分为地下(根)部分和地上(茎、叶)部分, 称量幼苗鲜重和株高, 计算盐地碱蓬根冠比, 即植物地下部分与地上部分的鲜重的比值。然后在 105℃的条件下杀青 20 min, 再置于 80℃烘箱烘至恒重, 分别对每植株的地上部分干重、地下部分干重进行测定。

1.3.4 器官中 Cd 含量的测定 将幼苗用去离子水清洗干净, 用滤纸擦干, 然后烘干(105℃, 30 min)称重。用研钵将 1 g 烘干植物组织均匀化 10 mL 混酸中(浓硝酸: 高氯酸: 浓硫酸=8: 1: 1), 然后缓慢加热消化, 等待溶液呈清亮无色后过滤, 定容至 25 mL, 用 U-5100 分光光度计(HITACHI)测定盐地碱蓬幼苗中 Cd 的含量。

1.4 数据分析

使用 Excel2019 计算数据平均值和标准差。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)评价 Cd 处理对幼苗生长和生理特征的影响。在进行统计分析之前, 利用 SPSS22.0 的 Kolmogorov-Smirnov 检验和 Levene 检验分析数据的正态性和方差齐性。如果方差不齐性, 对数据进行对数变换, 保证方差的正常和同质性。当方差分析显示处理间差异显著时($P < 0.05$), 采用 Duncan 进行多重比较。使用 Origin2021 作柱状图。

2 结果与分析

2.1 镉胁迫对盐地碱蓬二型种子幼苗生长的影响

与对照比较, 随着 Cd 浓度的增加, 盐地碱蓬二型种子幼苗株高和鲜重均呈下降趋势, 表明 Cd 胁迫可明显抑制盐地碱蓬的生长(图 2 A~B)。棕色种子和黑色种子幼苗株高在 Cd 浓度 $0.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达到显著差异, 降幅分别为 18.33%和 25.75%; 此外, 当镉浓度达到 $0.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 棕色种子和黑色种子幼苗每株鲜重较对照分别减少了 36.18%和 45.09%, 黑色种子幼苗株高和鲜重降低幅度明显大于棕色种子幼苗, 说明镉胁迫对黑色种子幼苗生长的抑制作用明显大于棕色种子幼苗($P < 0.05$)。

根冠比反映了植物地下部分与地上部分生物量分配情况, 黑色种子幼苗根冠比随着 Cd 浓度逐渐降低, 而棕色种子幼苗根冠比则出现先上升后下降的趋势(图 2 C)。随着 Cd 浓度的增加, 盐地碱蓬棕色种子幼苗根、茎、叶生物量均 Cd 浓度为 $0.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达到峰值, 随后在 Cd 浓度为 $0.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达到最低值, 与 Cd 浓度 $0.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 相比, 分别降低了 44.44%、29.41%和 36.00%; 盐地碱蓬黑色种子幼苗在受到 Cd 胁迫时, 其根、茎、叶生物量均表现出减小的趋势, 且差异性显著, 高浓度 Cd 胁迫下($0.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)降低幅度最大, 分别为 62.5%、35.71%、45.83% (图 2 D~F), 黑色种子幼苗株高和鲜重降低幅度明显大于棕色种子幼苗。

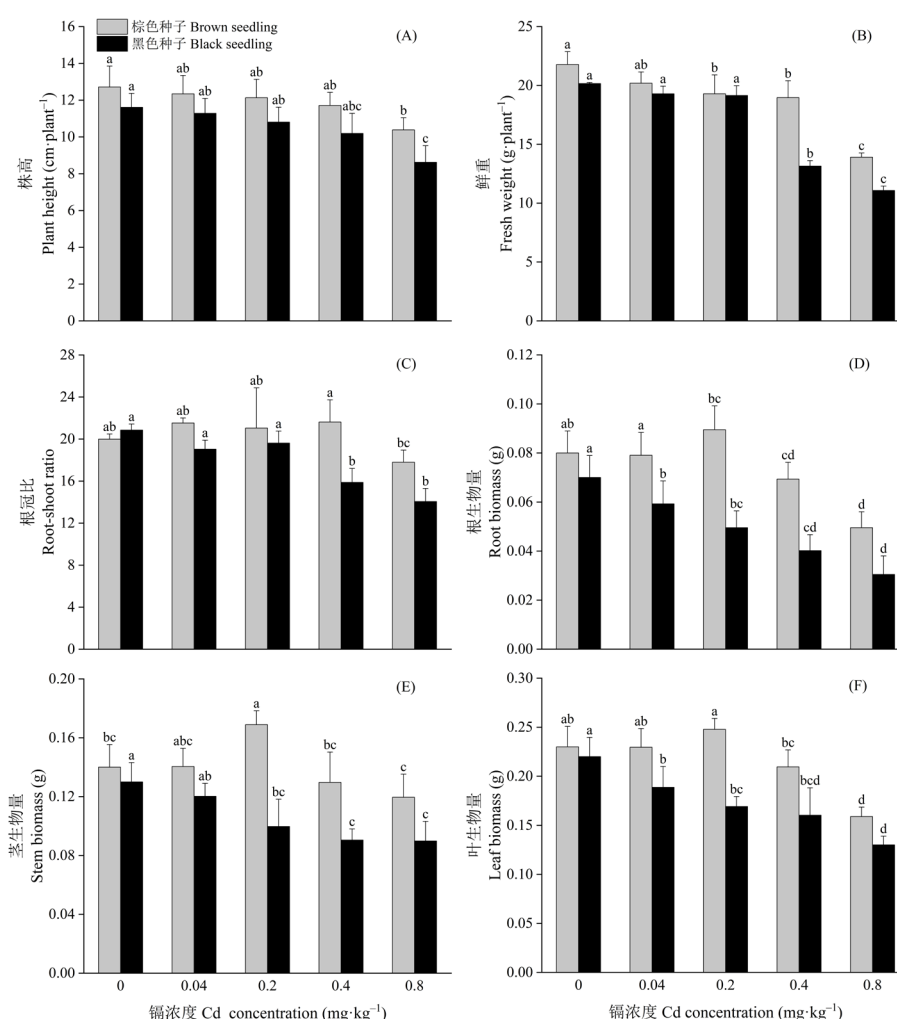


图2 镉胁迫下盐地碱蓬二型种子幼苗的株高(A)、鲜重(B)、根冠比(C)、根生物量(D)、茎生物量(E)和叶生物量(F)。不同小写字母代表相同种子不同浓度间差异显著 ($P < 0.05$)。

Figure 2 Plant height (A), fresh weight (B), root-shoot ratio (C), root biomass (D), stem biomass (E) and leaf biomass (F) of *Suaeda salsa* dimorphic seedling under cadmium stress. Different letters represented significant differences among different concentrations ($P < 0.05$).

2.2 镉胁迫对盐地碱蓬二型种子幼苗抗逆生理特性的影响

棕色种子幼苗叶片的可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量由对照的 $0.24 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $0.93 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.085 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 增加为 Cd 浓度 $0.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时的 $0.86 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $5.62 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.208 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ，黑色种子幼苗叶片的可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量在高 Cd 浓度 ($0.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 时较对照增加了 $0.95 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $1.90 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.132 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (图 3 A~C)。盐地碱蓬幼苗叶片可溶性物质含量均随 Cd 浓度增加而增加，且棕色种子幼苗可溶性物质含量明显高于黑色种子幼苗，各处理间的差异达到显著水平 ($P < 0.05$)。

盐地碱蓬二型种子幼苗叶片 SOD、POD 和 CAT 比活力随着 Cd 胁迫浓度的增加均呈降低的趋势 (图 3 D~F)。与对照相比，盐地碱蓬二型种子幼苗叶片 SOD、POD 和 CAT 比活力在 Cd 胁迫下均达到显著差异水平 ($P < 0.05$)。在 Cd 胁迫浓度为 $0.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时，棕色种子幼苗叶片 SOD、POD 和 CAT 比活力分别比对照组降低 77.38%、65.69% 和 78.47%，而黑色种子幼苗叶片抗氧化酶比活力降低幅度为 29.59%、31.33% 和 35.12%。

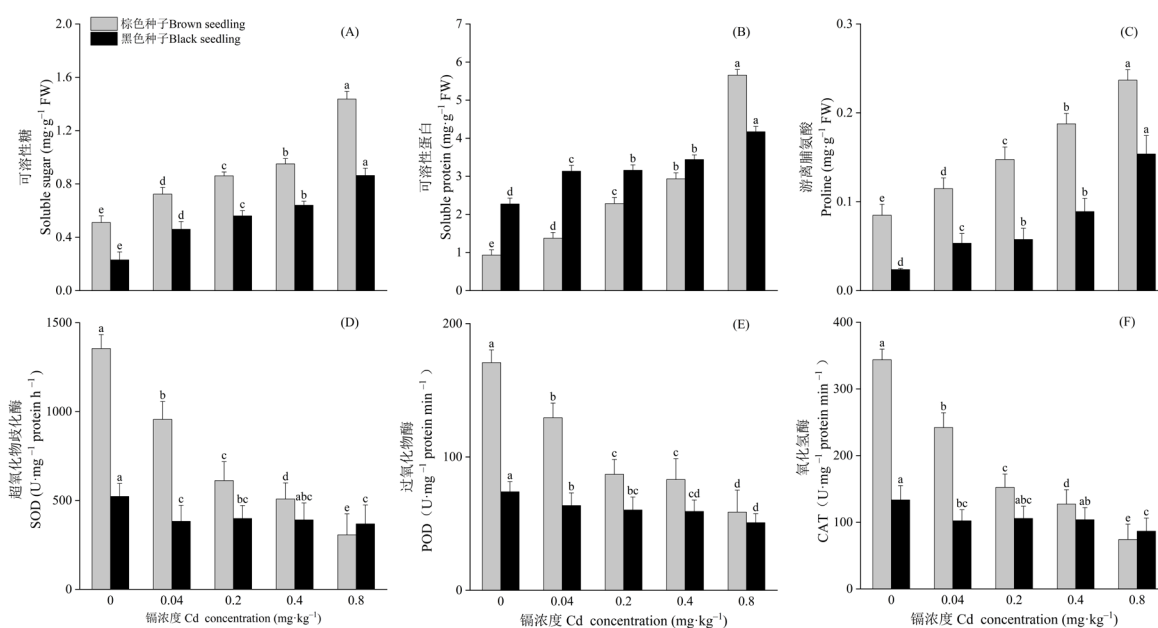


图3 镉胁迫下盐地碱蓬幼苗叶片可溶性糖 (A)、可溶性蛋白 (B) 和脯氨酸 (C) 含量以及超氧化物歧化酶 (D)、过氧化物酶 (E) 和过氧化氢酶 (F) 比活力。不同小写字母代表不同浓度间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 3 Contents of soluble sugar (A), soluble protein (B), proline (C) and the specific activity of superoxide dismutase (SOD) (D), peroxidase (POD) (E), catalase (CAT) (F) in leaves of *Suaeda salsa* seedling under cadmium stress. Different letters represented significant differences among different concentrations ($P < 0.05$).

2.3 镉胁迫下盐地碱蓬各器官 Cd 的积累分配规律

如图4所示,随着Cd胁迫浓度的增加,盐地碱蓬种子幼苗根、茎、叶中Cd含量呈上升趋势,且各处理间的差异达到显著水平。在 $0.8 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\text{Cd}$ 处理时,与茎和叶中Cd含量相比,棕色种子幼苗根部Cd含量分别显著增加了105.34%和25.51%;黑色种子幼苗根部Cd含量分别显著增加了103.47%和10.51% ($P < 0.05$),表明根系是盐地碱蓬Cd富集的重要器官,这在一定程度上可以减少地上部Cd含量。在不同Cd浓度处理下,棕色种子幼苗根、茎和叶中Cd累积量均高于黑色种子幼苗,在 $0.8 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\text{Cd}$ 处理时,棕色种子幼苗根、茎和叶中Cd含量相较于黑色种子幼苗分别增加了23.33%、22.10%和8.56%。

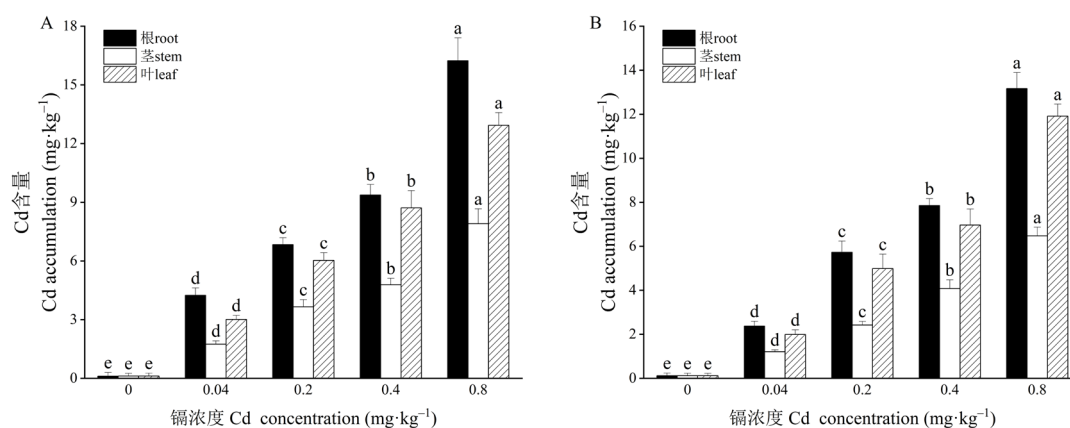


图4 镉胁迫下盐地碱蓬棕色种子幼苗 (A) 和黑色种子幼苗 (B) 根、茎、叶 Cd 含量。不同小写字母代表相同器官不同浓度间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 4 Root, stem and leaf Cd accumulation in brown seedling (A) and black seedling (B) of *Suaeda salsa* under cadmium stress. Different letters represented significant differences among different concentrations ($P < 0.05$).

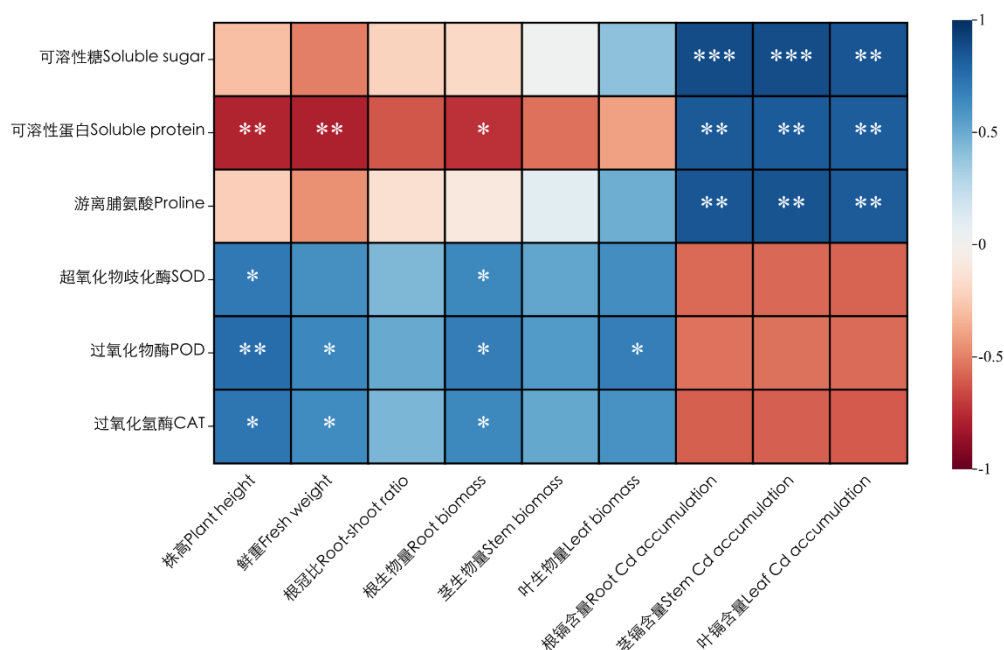


图 5 镉积累、植物生长与酶比活、渗透调节物间相关性分析。***、**、* 分别代表 $P < 0.001$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.05$ 的显著性水平。

Fig. 5 Correlation analysis among cadmium accumulation, plant growth, specific enzyme activity and osmotic regulators. ***, **, * represent $P < 0.001$, $P < 0.01$, $P < 0.05$ significance levels respectively.

3 讨论

本研究中, 根据设计的 1、5、10 和 20 mg L⁻¹ Cd 浓度梯度, 该处理条件下向花盆中喷入 20ml 的 Cd 含量分别为 0.02、0.1、0.2、0.4 mg, 对应土壤 Cd 浓度是 0.04、0.2、0.4、0.8 mg·kg⁻¹, 接近实际辽河口湿地的土壤中 Cd 的浓度范围 0.04 到 0.78 mg·kg⁻¹。植物的形态特征是响应环境变化的重要指标, 具有极强的敏感性和可塑性^[23]。本研究中, Cd 胁迫下黑色种子幼苗株高和鲜重较棕色种子幼苗降低更为明显(图 2 A~B)。植物通过调节生物量分配模式以提高其生态适应性和竞争能力^[24]。随着 Cd 浓度的升高, 黑色种子幼苗的根、茎、叶生物量相较于棕色种子幼苗均下降的更为显著(图 2 D~F), 且叶生物量 > 茎生物量 > 根生物量。本研究中, 棕色种子幼苗的根冠比明显高于黑色种子幼苗, 且随着 Cd 胁迫增加出现了先上升后降低的趋势(图 2 C)。重金属胁迫下, 植物通过扩大根系规模来吸收营养元素^[25]。因此, Cd 胁迫下盐地碱蓬棕色种子幼苗根系伸长生长导致了较高的根冠比。研究人员在对黑麦草(*Lolium*)^[26]和台湾桤木(*Alnus formosana*)^[27]的研究中也发现了与本研究一致的结果。

遭受重金属胁迫时, 植物细胞产生过量的活性氧自由基会对细胞膜产生氧化损伤, 而抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)共同组成调控活性氧平衡的抗氧化酶系统, 其中超氧化物歧化酶是清除过量活性氧的第一道防线, 可将毒性较强的超氧阴离子自由基歧化为毒性较弱的过氧化氢和基态氧, 避免生成毒性更强的羟自由基, 过氧化物酶和过氧化氢酶则进一步将过氧化氢分解为水, 从而减轻过量活性氧对植物的损伤^[28]。盐地碱蓬二型种子幼苗叶片超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶比活力均在高浓度 Cd 胁迫时低于对照(图 3 D~F), 与刺槐(*Black Locust*)幼苗叶片细胞抗氧化酶变化结果一致^[29], 说明盐地碱蓬幼苗体内超氧阴离子自由基和过氧化氢的水平超过了抗氧化酶的清除能力, 对叶片细胞的毒害作用开始显现, 抑制了抗氧化酶的合成, 导致活性下降。同时, 棕色种子幼苗抗氧化酶的比活力高于黑色种子幼苗, 可能是盐地碱蓬棕色种子幼苗具有较强的 Cd 耐性。综合本研究和其他研究结果^[30]发现, 在重金属胁迫下, 植物抗氧化

酶比活力的变化有一定的阈值范围,说明植物的抗氧化能力有限,还需要其他解毒机制参与其中。

在遭受重金属胁迫时,植物细胞合成渗透调节物质(可溶性蛋白、可溶性糖及游离脯氨酸),调节细胞渗透势,维持细胞正常的生理代谢能力^[9, 31]。可溶性糖是植物储存能量的主要形式,植物在抵御重金属毒害的过程中需要消耗大量的能量,是盐地碱蓬幼苗响应镉胁迫的主要生理策略之一。本研究发现,随着 Cd 浓度的增加,盐地碱蓬棕色种子幼苗可溶性糖含量上升且高于黑色种子,与苏芳莉等人^[32]研究盐地碱蓬幼苗响应重金属胁迫结果一致。Cd 胁迫下盐地碱蓬种子幼苗叶片可溶性蛋白含量较对照增加,表明盐地碱蓬种子通过提高体内可溶性蛋白含量以保护自身免遭 Cd 胁迫的毒害,与银灰杨(*Populus scanescen*)幼苗可溶性蛋白质含量变化结果一致^[33],这种生理响应可以在一定程度上减低 Cd 的毒害作用。可溶性蛋白质可以与液泡中离子态金属结合形成螯合物,从而减缓重金属离子毒害细胞^[34, 35]。Cd 可以结合的可溶性蛋白有谷胱甘肽(GSH)、植物螯合肽(PCs)和金属硫蛋白(MTs)等^[30, 36]。此外,2 种盐地碱蓬种子幼苗叶片脯氨酸的累积均被激活,在清除活性氧自由基等方面发挥了重要作用^[37],一定程度上缓解了 Cd 胁迫造成的氧化损伤。芥菜(*Brassica juncea*)^[38]幼苗对 Cd 胁迫响应中也观察到类似的结果,但植物诱导脯氨酸积累的能力是有限的^[35, 39],Cd 胁迫下盐地碱蓬黑色种子幼苗叶片的脯氨酸含量逐渐减少且低于棕色种子幼苗,说明棕色种子幼苗有着更强的自我保护能力。

本研究发现,盐地碱蓬二型种子幼苗根系 Cd 含量最高(图 4),其次是叶和茎,与重金属离子在箭叶雨久花(*Monochoria hastata*)^[40]及秋华柳(*Salix variegata*)^[41]等水生植物的分布规律相一致。Cd 进入植物根部后,难以被转移到地上部,原因是 Cd 为植物的非必需元素,植物体内没有专门负责其迁移的转运蛋白和相应通道,故多数重金属离子滞留在植物根部,减缓 Cd 对叶片的毒害作用。应用于土壤修复实践时可直接通过收割植物进行焚烧处理,一方面可提高经济效益,另一方面便于集中处理含大量重金属 Cd 的灰渣。通过镉积累、植物生长与酶活性等生理指标间的相关性分析(图 5),盐地碱蓬幼苗根、茎和叶镉含量与叶片可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量之间存在显著正相关性($P<0.01$),盐地碱蓬幼苗株高和根生物量与叶片超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性之间存在显著正相关性($P<0.05$),盐地碱蓬幼苗株高、鲜重和根生物量与叶片可溶性蛋白含量之间存在显著负相关性($P<0.05$)。

4 结论

Cd 胁迫对黑色盐地碱蓬幼苗株高、鲜重和根冠比的抑制作用大于棕色种子幼苗,盐地碱蓬幼苗均优先增加叶片生物量,Cd 胁迫下棕色种子幼苗根、茎、叶生物量总体高于黑色种子幼苗。盐地碱蓬棕色种子叶片 SOD、POD 和 CAT 对 Cd 胁迫的抗氧化响应强于黑色种子幼苗,棕色种子幼苗可溶性蛋白和游离脯氨酸含量对 Cd 胁迫响应程度强于黑色种子幼苗,渗透调节物质发挥积极作用减缓重金属对细胞的毒害效应。盐地碱蓬棕色种子幼苗根、茎、叶中 Cd 含量均高于黑色种子幼苗,且根系为盐地碱蓬 Cd 富集的重要部位。盐地碱蓬镉累积与渗透调节物质含量之间正相关($P<0.01$),植物生长与抗氧化酶活性之间正相关($P<0.05$)。因此,棕色种子抗 Cd 胁迫能力整体高于黑色种子,盐地碱蓬棕色种子幼苗有较好的 Cd 污染盐土修复能力。