

湿地甸灯藓(*Plagiomnium acutum*)的防御机制对镉胁迫的响应

李朝阳, 陈 玲, 吴 昊, 龚双姣, 杨胜香

(吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南 吉首 416000)

摘 要:采用浸没培养实验研究不同浓度镉溶液(0、2、5、50 mg·L⁻¹)对湿地甸灯藓(*Plagiomnium acutum*)的膜系统、光合系统的损伤情况及其抗氧化酶系统的影响。结果表明:湿地甸灯藓外表伤害症状随 Cd 胁迫浓度增加而加重;湿地甸灯藓对 Cd 有较强的生物富集能力,且藓体 Cd 累积量与溶液 Cd 浓度显著正相关($P<0.05$);湿地甸灯藓的总叶绿素含量随 Cd 浓度增加显著降低,其含量与可溶性蛋白含量显著正相关($P<0.05$);Cd 胁迫引起湿地甸灯藓的丙二醛(MDA)积累,同时伴随可溶性糖和游离脯氨酸含量显著增加,其中可溶性糖含量与 MDA 含量显著正相关($P<0.05$);可溶性蛋白含量和过氧化氢酶(CAT)活性随 Cd 浓度增加均持续下降,而超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)的活性却随 Cd 浓度增加而呈现逐渐上升趋势,其中可溶性蛋白和 CAT 活性均与 MDA 含量显著负相关($P<0.05$),SOD 活性则与 MDA 含量显著正相关($P<0.05$),POD 活性与 MDA 含量极显著正相关($P<0.01$)。Cd 胁迫抑制或降解光合作用相关酶类、细胞膜质过氧化和蛋白质代谢紊乱可能是湿地甸灯藓遭受 Cd 毒害的主要原因;湿地甸灯藓通过增加可溶性糖含量、SOD 和 POD 活性来抵御 Cd 的毒害,但由于 CAT 活性丧失,使湿地甸灯藓的防御系统崩溃,最终导致了湿地甸灯藓细胞的凋亡。可溶性糖、SOD 和 POD 可以作为湿地甸灯藓防御 Cd 毒害的指标。

关键词:湿地甸灯藓(*Plagiomnium acutum*);镉;胁迫;防御机制

中图分类号:X173 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2012)09-1665-07

Response of Defense Mechanisms in *Plagiomnium acutum* Under Cd Stress

LI Zhao-yang, CHEN Ling, WU Hao, GONG Shuang-jiao, YANG Sheng-xiang

(College of Biology and Environmental Science, Jishou University, Jishou 416000, China)

Abstract: A submersion experiment was conducted to clarify the effects of Cd stress on membrane, photosynthetic and antioxidant enzyme of *Plagiomnium acutum*. *P. acutum* was exposed to four different Cd levels(0, 2, 5, 50 mg·L⁻¹). The results showed the following: (1) The obvious toxic symptoms appeared on *P. acutum* with the increase of Cd levels. *P. acutum* exhibited a relatively strong ability to accumulate Cd from the solutions. The Cd concentrations in *P. acutum* were significantly positively correlated to the solution Cd($P<0.05$). (2) The total chlorophyll content of *P. acutum* significantly decreased with the increasing solution Cd, it was significant positively correlated to the content of soluble protein($P<0.05$). (3) Cd stress resulted the significantly higher contents of malondialdehyde(MDA), soluble sugar and free proline contents compared to the controls, with the significant positively correlation between the soluble sugar content and the MDA content. In contrast, the contents of soluble protein and the activity of catalase(CAT) decreased significantly with increasing solution Cd. Moreover, the activities of superoxide dismutase(SOD) and peroxidase(POD) exhibited a tendency of increase with increasing solution Cd. Of which, significant negatively correlation exhibited between CAT and MDA($P<0.05$), significant positive correlation between SOD and MDA($P<0.05$), and extreme positive correlation between POD and MDA($P<0.01$). Therefore, Cd toxicity resulted inhibition or degradation of photosynthesis enzymes, lipid peroxidation and disorder of protein metabolism in *P. acutum*. *P. acutum* mitigated the Cd toxicity by increasing soluble sugar, SOD and POD activities. However, the breakdown of the defense system in *P. acutum* resulted the cell apoptosis due to the loss of CAT activity. The soluble sugar, SOD and POD may be considered as sensitive biomarkers of Cd toxicity in *P. acutum*.

Keywords: *Plagiomnium acutum*; cadmium; stress; defense mechanism

收稿日期:2012-02-29

基金项目:湖南省科技计划项目(2011SK3141);湖南省重点学科生态学建设项目

作者简介:李朝阳(1969—),女,湖南古丈人,硕士,高级实验师,主要从事生物化学与分子生物学研究。E-mail:ligz0000@126.com

镉(Cd)在水中溶解度大,在环境中具有极强的迁移性,因此毒性最强,植物受Cd毒害后,通常会出现植株矮化、失绿以及过早衰老等症状。目前普遍认为重金属对植物的毒害主要是通过重金属诱导植物体内产生活性氧自由基而引起氧化压力所致^[1-3]。而植物则可通过两类物质组成的抗氧化系统来清除体内的活性氧自由基:一类是低分子量抗氧化剂,如维生素E、胡萝卜素、维生素C及谷胱甘肽等;另一类则是抗氧化酶,包括SOD、POD、CAT以及谷胱甘肽还原酶(GR)等^[4]。Cd是一种非氧化还原型金属,有研究认为Cd可能是通过诱导改变植物细胞膜上脂类的组成以及膜结合的酶活性,改变了植物细胞膜的功能,从而导致毒害的产生^[5-6]。但也有研究证明Cd能引起草莓幼苗根尖活性氧爆发^[7],此外,田青属植物*Sesbania drummondii*在受Cd胁迫时是体内的抗氧化系统起着关键作用^[4],说明Cd胁迫同样也能引起植物氧化损伤。

藓类植物由于具有比表面积高、无角质层、叶由单细胞构成、阳离子交换能力强等特点,因此容易吸附大量的重金属^[8],同时还有取材方便、经济,一年四季可用的优势,因此被长期用作监测大气重金属污染的指示植物^[9-10]。近年来,对重金属胁迫下苔藓植物的抗性机理研究已有报道,有研究表明,Cd严重损伤水生苔藓*Leptodictyum Riparium* Hedw.的叶绿体结构,并降低其可溶性蛋白含量,同时诱导热休克蛋白表达增强^[11];当溶液Cd浓度在 $10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 以内时,水藓(*Fontinalis antipyretica*)体内的抗氧化酶类如SOD、CAT、GPX(谷胱甘肽过氧化物酶)和APX(抗坏血酸过氧化物酶)的活性均随Cd胁迫浓度的增加而显著上升,高于 $10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,其活性则随Cd浓度增加而逐渐下降,但仍显著高于对照组的活性,认为是高浓度的Cd诱导MDA积累摧毁了水藓的防御体系所致^[12]。但不同藓类植物对同一种重金属元素的耐受力不同,而同种藓类植物对不同重金属元素的耐受性也存在差异^[13]。如大灰藓(*Hypnum plumaeforme*)及大羽藓(*Thuidium cymbifolium*)在清除由Pb、Ni胁迫产生的活性氧自由基的过程中,其体内的POD起到了重要作用^[12-13],同时高浓度的Cd处理会损伤大灰藓的PSII^[14];而弯叶灰藓(*Hypnum hamulosum*)在遭受Pb、Cd胁迫时,则是脯氨酸起到主要调节作用^[15],水藓则是通过谷胱甘肽与Cd螯合来达到解除Cd毒害的目的^[16]。

湿地甸灯藓(*Plagiomnium acutum*)是比较常见的一种藓类植物,课题组初步研究发现在重金属Pb、Cd

胁迫下湿地甸灯藓体内的超氧化物歧化酶(SOD)在清除活性氧自由基中发挥关键作用^[17-18],且叶细胞的伤害率与Cd处理浓度显著正相关^[18],Pb还能引起湿地甸灯藓体内的脯氨酸出现急剧增加,表明湿地甸灯藓在遭受Pb胁迫时,是通过体内抗氧化系统和渗透调节系统协同作用以抵抗外界的毒害^[19]。本文以湿地甸灯藓为试验材料,进一步研究湿地甸灯藓应对Cd毒害的防御机制,以期探讨藓类对重金属胁迫响应机制的多样性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与实验处理

湿地甸灯藓采于湖南吉首德夯风景区(海拔高度300~500 m),该区植物资源丰富,空气洁净,环境基本未受污染。苔藓采回用自来水冲洗干净,去除杂物后再用蒸馏水清洗,然后用蒸馏水培养处理2 d,待其基本恢复正常生长状况时取出,用滤纸吸干表面水分后,电子天平称取2 g置于直径12 cm的玻璃培养皿中,分别加入150 mL不同浓度的Cd[0(对照)、2、5、50 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$]溶液进行浸没培养,Cd采用 $\text{CdCl}_2\cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ (分析纯),每处理设置3个重复。将培养皿放置在微电脑光照培养箱中(SPX225012G型,上海博迅)培养,温度维持在 $(20\pm 1)^\circ\text{C}$,光暗对比为16:8,光照强度为1600 lx。暴露持续时间为15 d,每2 d更换1次处理液,同时仔细观察湿地甸灯藓的生长状况及颜色变化并拍照和记录。暴露实验结束后对各处理组进行取样,然后测定各生理生化指标。

1.2 生理生化指标的测定

1.2.1 Cd积累量的测定

采用微波消解系统(CEM,Mars 240/50)进行消解,ICP-OES测定Cd的含量^[19]。

1.2.2 叶绿素含量、可溶性蛋白、游离脯氨酸、丙二醛和可溶性糖含量的测定

叶绿素含量采用丙酮法测定^[19];可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝法^[19];游离脯氨酸含量采用茚三酮法测定,并用此法同时测定丙二醛含量和可溶性糖含量^[20]。

1.2.3 酶活性测定

粗酶液的制备参考李朝阳等^[19]的方法,过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚-过氧化氢法^[17],以每分钟A470 nm增加1为1个酶活力单位(U),单位为 $\text{U}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ 。过氧化氢酶(CAT)活性测定方法为过氧化氢分解法^[17],以每分钟内A240 nm减少1为

1 个酶活力单位(U),单位为 $\text{U}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ 。SOD 活性采用 NBT 法^[27]测定,以抑制 NBT 光化学还原的 50%作为 1 个酶活力单位(U),单位为 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}\cdot\text{h}^{-1}$ 。以上酶活都采用 UV757CRT 紫外分光光度计进行比色测定。

1.3 数据分析

本文数据处理及分析都在 SPSS16.0 中进行,采用 Duncan's multiple range test 方法进行不同处理间的差异显著性检验,显著水平取 0.05。

2 结果与分析

2.1 Cd 胁迫下湿地蓴灯藓的表观伤害、总叶绿素含量及 Cd 积累量的变化

在整个胁迫期间,50 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理组在第 4 d 即出现明显的伤害症状,表现为叶色变灰绿,处理后期叶色暗哑,无光泽,但仍呈灰绿色;5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理组在第 5 d 开始出现轻微失绿症状,随胁迫时间的延长变黄,后期变为黄褐色,叶片也变得透明;2 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理组则在第 6 d 才出现轻度伤害症状,并随培养时间的延长而逐渐变黄,而且叶片逐渐变透明(图 1)。所有处理组在第 7 d 均出现培养液浑浊现象,并随 Cd 处理浓度的增加而加重,表明藓体内的物质发生了外渗。

Cd 胁迫下湿地蓴灯藓总叶绿素和 Cd 积累量的变化见表 1。当 Cd 浓度在 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 以下时,湿地蓴灯藓总叶绿素含量随 Cd 浓度的增加显著降低,但当 Cd 浓度增加到 50 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,湿地蓴灯藓的叶绿素含量虽然仍是降低,却与 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 与处理组之间并无显著差异。与对照相比,各处理组植株总叶绿素含量随 Cd 浓度的增加分别降低了 24%、64%和 67%。

表 1 还显示,随 Cd 处理浓度的增加,湿地蓴灯藓的 Cd 积累量显著增加,呈现显著的正相关关系($r=$

表 1 Cd 胁迫对湿地蓴灯藓总叶绿素含量和 Cd 积累量的影响
Table 1 Effects of Cd stress on total chlorophyll contents and Cd bioaccumulation in *Plagiomnium acutum*

Cd 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd concentration	总叶绿素/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ Total chlorophyll	Cd 积累量/ $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$ Cd concentration
0	1.56±0.02c	0±0a
2	1.18±0.12b	31.6±0.25a
5	0.56±0.02a	86.1±0.53b
50	0.52±0.01a	358.9±1.69c

注:同一列不同字母表示有显著差异($P<0.05$)。下同。
Note: Different letters within a column mean differencec significant at 0.05 levels, respectively. The same below.

0.991, $P<0.05$),植株积累的 Cd 分别是各自处理溶液 Cd 浓度的 16、17 倍和 7 倍。

2.2 Cd 胁迫下湿地蓴灯藓丙二醛含量的变化

由图 2 可见,湿地蓴灯藓体内 MDA 含量随 Cd 胁迫浓度的增加而显著升高,存在明显的浓度-效应关系($r=0.957, P<0.05$)。与对照组相比,各胁迫处理组

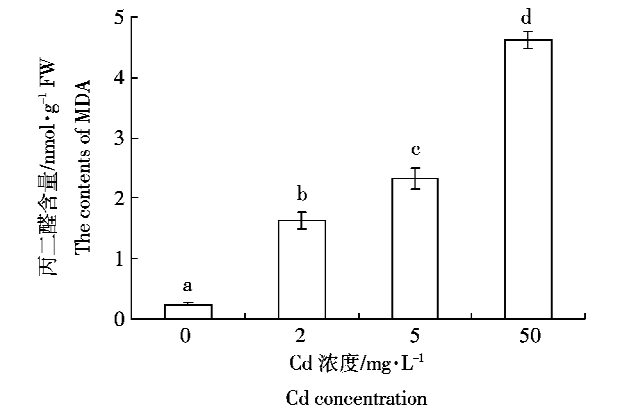


图 2 Cd 胁迫对湿地蓴灯藓丙二醛含量的影响
Figure 2 Effects of Cd stress on the contents of malondialdehyde(MDA) in *Plagiomnium acutum*

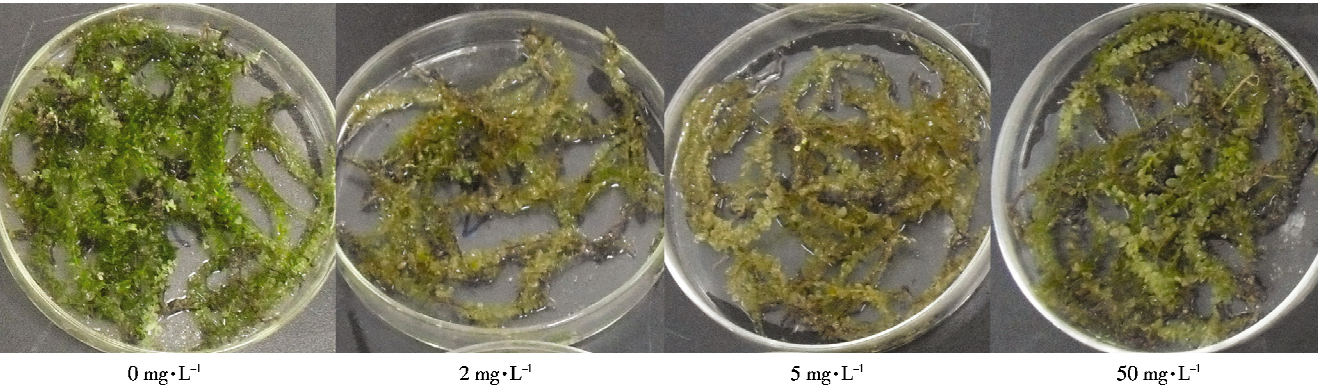


图 1 不同浓度 Cd 胁迫对湿地蓴灯藓的表观伤害
Figure 1 The surficial damage in *Plagiomnium acutum* under Cd stress

的MDA含量分别增加了526%、800%和2526%。

2.3 Cd胁迫下湿地甸灯藓的可溶性糖和游离脯氨酸含量的变化

图3的结果显示,Cd胁迫可使湿地甸灯藓可溶性糖含量增加,与对照相比,分别增加了10%、29%、53%。当Cd浓度低于 $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,湿地甸灯藓的可溶性糖并没有显著增加,当Cd浓度达到 $50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时则使可溶性糖含量显著升高($P<0.05$)。此外,Cd胁迫还

引起湿地甸灯藓的游离脯氨酸含量显著增加,与对照相比,分别增加了855%、705%和659%。相关分析结果显示,可溶性糖含量与MDA含量显著正相关($r=0.982, P<0.05$),表明可溶性糖的积累与细胞膜质过氧化过程关系密切。

2.4 Cd胁迫下湿地甸灯藓抗氧化酶活性的变化

图4显示,湿地甸灯藓的可溶性蛋白含量随Cd胁迫浓度的增加持续降低,与对照相比,各处理组的

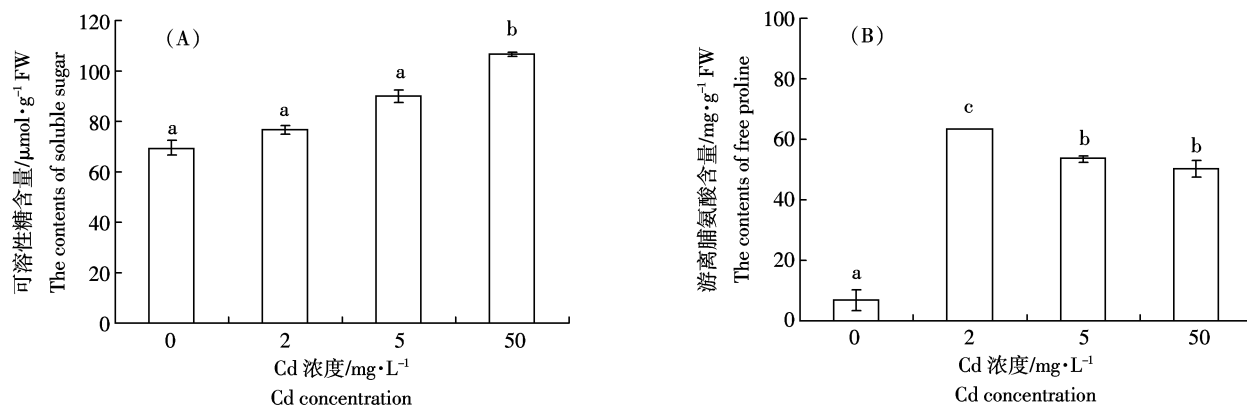


图3 Cd胁迫对湿地甸灯藓可溶性糖(A)和游离脯氨酸(B)含量的影响

Figure 3 Effects on of Cd stress on the contents of soluble sugar(A) and free proline(B) in *Plagiommium acutum*

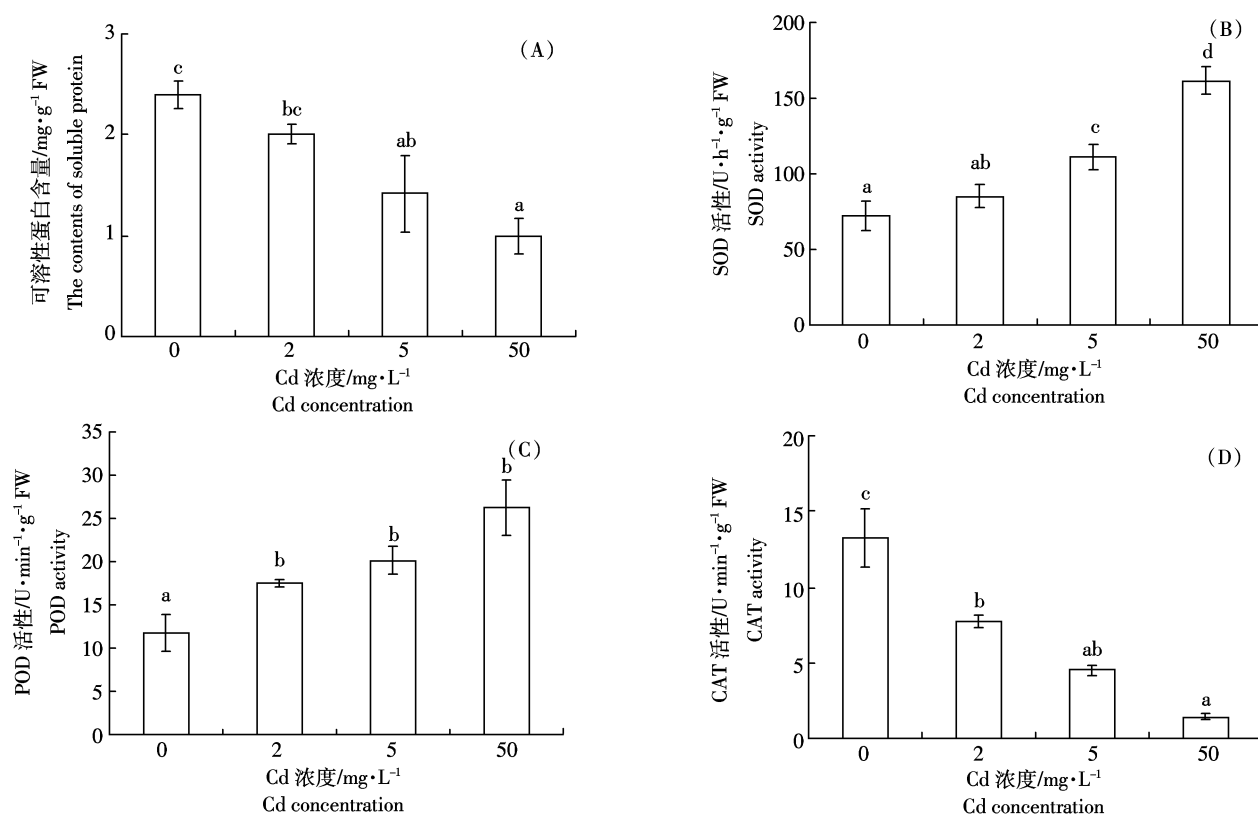


图4 Cd胁迫对湿地甸灯藓可溶性蛋白含量(A)、SOD(B)、POD(C)和CAT(D)活性的影响

Figure 4 Effects of Cd stress on the contents of soluble protein(A), and the activities of SOD(B),POD(C) and CAT(D) in *Plagiommium acutum*

可溶性蛋白含量分别减少了 17%、41% 和 59%，相关分析结果显示，可溶性蛋白含量与 MDA 含量显著负相关($r=-0.966, P<0.05$)。

作为植物防御活性氧伤害的重要保护酶类，各处理组湿地甸灯藓的 SOD 活性随 Cd 胁迫浓度的增加而显著增加，分别比对照增加了 19%、55% 和 126%；POD 活性同样随 Cd 胁迫浓度的增加而显著增加，与对照相比，分别增加了 48%、70% 和 122%，但各处理组之间无显著差异；CAT 活性则随 Cd 胁迫浓度的增加而持续降低，与对照相比，分别下降了 42%、66%、90%。相关分析结果显示，SOD 与 MDA 含量显著正相关($r=0.985, P<0.05$)，POD 活性与 MDA 含量极显著正相关($r=0.992, P<0.01$)，而 CAT 活性则与 MDA 含量显著负相关($r=-0.957, P<0.05$)。

3 讨论

Maevskaya 等^[21]在用同属植物 *Plagiomnium undulatum* 为材料研究 Cd 在藓体内的累积和分布时发现，*P. undulatum* 有很强的累积 Cd 的能力，与溶液中重金属离子浓度相比，在 $0.01 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Cd 胁迫下，*P. undulatum* 的正常细胞累积的 Cd 达到了 100 倍，而在受损细胞里累积的 Cd 则达到了 1000 倍。本研究发现湿地甸灯藓对 Cd 的累积与溶液中 Cd 浓度存在明显的浓度依赖关系，与上述结果相同，表明湿地甸灯藓同样也具有较强的富集 Cd 能力，这可能是由于藓类缺乏对 Cd 的代谢调节^[22]所致。有研究表明，Cd 能损伤植物的光合器官，降低叶绿素含量，从而影响植物的光合作用^[23-24]，这很可能是高浓度 Cd 不仅导致植物 PSII 反应中心的降解，而且反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额也大大降低，从而使光合作用受阻^[14]。也有研究认为，可能是由于 Cd^{2+} 与合成叶绿素的几种酶的巯基结合，抑制了这些酶的活性，从而阻碍了叶绿素的合成^[25]。本研究结果与上述研究结果一致。相关分析结果表明，湿地甸灯藓的叶绿素含量与可溶性蛋白含量呈显著正相关($r=0.967, P<0.05$)，说明 Cd 胁迫下湿地甸灯藓叶绿素含量的降低很可能是由于 Cd 抑制或者降解了合成叶绿素的酶所致。

MDA 含量反映了细胞膜脂过氧化程度，它能与蛋白质、核酸、氨基酸等活性物质交联，形成不溶性化合物沉积，破坏膜结构，因此被用作衡量脂质过氧化损伤的指标^[26]。Cd 胁迫下，湿地甸灯藓的 MDA 含量随 Cd 浓度的增加而显著增加，表明膜脂过氧化程度

加剧，湿地甸灯藓受毒害加大，高浓度 Cd 胁迫中培养液逐渐变混浊也证实了这一点。可溶性糖是细胞中调节渗透胁迫的小分子物质，起着维持细胞膨压、酶活性、维持细胞膜系统稳定性和植株光合作用等重要作用^[27]。本研究结果显示，湿地甸灯藓在 Cd 胁迫下，可溶性糖含量随 Cd 胁迫浓度的增加而持续增加，与对密叶绢藓^[28]的研究结果相同。很可能是 Cd 进入细胞后能与细胞内物质以共价键牢固结合^[21]，从而破坏膜系统的稳定性。已有研究证实，除了维持细胞膜系统的完整与稳定外，一些可溶性糖还能清除活性氧^[29]。可溶性糖与 MDA 含量显著相关的结果也表明，湿地甸灯藓在抵抗 Cd 毒害时可溶性糖起着主要防御作用。此外，脯氨酸也是植物遭受逆境胁迫时的一个重要生理指标^[27]。本研究结果显示，湿地甸灯藓体内的游离脯氨酸含量虽然是显著增加，但却随着 Cd 胁迫浓度的增加而逐渐降低，这可能是由于在 Cd 轻度胁迫时，脯氨酸应激性增加可一定程度减轻其伤害，但随着 Cd 胁迫浓度的增加，湿地甸灯藓的细胞逐渐产生了凋亡^[28]。湿地甸灯藓在 Pb 胁迫下的脯氨酸含量是随 Pb 浓度增加而显著增加^[19]，复合重金属胁迫下东亚砂藓和拟垂枝藓的脯氨酸含量随胁迫离子浓度的增加呈现先升后降再升的趋势^[30]，而密叶绢藓在 Cd 胁迫下随胁迫浓度的增加脯氨酸含量持续增加^[28]，说明在受到重金属胁迫时，脯氨酸在不同的藓类对同一种重金属离子或者同一藓类对不同重金属离子的防御作用是不同的。

通常膜脂过氧化还伴随有活性氧产生，而植物体内 SOD、POD、CAT 共同组成一个有效的活性氧消除酶系统^[23]。本研究结果显示，湿地甸灯藓的可溶性蛋白含量随 Cd 胁迫浓度增加持续下降，很有可能是 Cd 胁迫引起湿地甸灯藓的蛋白酶活性增加，加速了原有蛋白质的分解^[31-32]，同时 Cd 也可损伤与蛋白质合成相关的细胞器，从而抑制了新蛋白质的合成^[29]，而 Bruns I 等^[16]也发现多数藓类植物在受 Cd 胁迫时体内并不生成植物螯合肽(PCs)。在三大保护酶体系中，SOD 是第一道保护屏障，湿地甸灯藓在遭受 Cd 胁迫时，体内的 SOD 活性持续上升，并与 MDA 含量呈显著相关关系，这一结果与东亚砂藓、拟垂枝藓^[30]和密叶绢藓^[33]随重金属胁迫浓度增加 SOD 活性先升后降的结果不同，表明湿地甸灯藓在清除细胞膜质过氧化过程中产生的活性氧时，SOD 起关键作用。其次，POD 活性的维持和提高是植物耐受重金属胁迫的重要机制^[34]。本研究中，湿地甸灯藓的 POD 活性随 Cd 胁迫

浓度的增加而升高,CAT活性则随Cd胁迫浓度的增加而持续下降。表明在Cd胁迫下,湿地甸灯藓体内还产生了大量羟基自由基,而POD在清除羟基自由基的过程中起主要作用,CAT活性则对Cd较敏感,受Cd抑制明显。在Pb胁迫下湿地甸灯藓的POD活性和CAT活性均随Pb浓度增加而持续下降^[19],东亚砂藓和拟垂枝藓^[31]在受重金属复合胁迫时,其体内POD和CAT均随胁迫浓度的增加而先升后降;而密叶绢藓^[29]的POD则随Cd胁迫浓度的增加而增加,CAT活性则呈现先升后降趋势。本研究结果与上述研究结果仍有差异,但与密叶绢藓的POD变化趋势一致。这说明酶活性变化的差异性不仅与酶自身的特性有关,同时也可能与植物种类以及重金属离子种类有关。

4 结论

(1)湿地甸灯藓对Cd有较强的生物富集能力,湿地甸灯藓外表伤害症状随Cd胁迫浓度增加而加重,且藓体含Cd量与Cd胁迫浓度呈显著正相关。湿地甸灯藓总叶绿素含量与可溶性蛋白含量呈显著正相关关系,且随Cd胁迫浓度的增加而显著下降,很可能是Cd抑制或者降解了合成叶绿素的酶所致。

(2)湿地甸灯藓体内的MDA含量随Cd胁迫浓度的增加而显著升高。可溶性糖含量、SOD活性均与MDA含量呈显著正相关,POD活性与MDA含量极显著正相关。此外,Cd胁迫能引起湿地甸灯藓体内游离脯氨酸含量显著增加,而可溶性蛋白质含量和CAT活性则随Cd胁迫浓度增加而下降,且均与MDA含量显著负相关。

(3)Cd抑制或降解了光合作用相关的酶类,同时产生大量活性氧破坏膜系统的完整,引起蛋白质代谢紊乱,可能是湿地甸灯藓遭受Cd毒害的主要原因。湿地甸灯藓主要通过增加可溶性糖含量、SOD和POD活性来抵御Cd的毒害,一定程度上达到了自我保护的目的,但由于CAT活性的丧失,使湿地甸灯藓的防御系统崩溃,最终导致了湿地甸灯藓细胞的凋亡。可溶性糖、SOD和POD可作为防御Cd毒害的指标。

参考文献:

[1] Foyer C H, Lopez-Delgado H, Dat J F, et al. Hydrogen peroxide and glutathione associated mechanisms of acclamatory stress tolerance and signaling[J]. *Physiol Plant*, 1997, 100:241-254.

[2] 孙守琴,何明,曹同,等. Pb、Ni胁迫对大羽藓抗氧化酶系统的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(4):937-942.
SUN Shou-qin, HE Ming, CAO Tong, et al. Effects of Pb and Ni stress on antioxidant enzyme system of *Thuidium cymbifolium* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(4):937-942.

[3] Sun S Q, He M, Cao T, et al. Response mechanisms of antioxidants in bryophyte (*Hypnum plumaeforme*) under the stress of single or combined Pb and/or Ni[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2009, 149:291-302.

[4] Israr M, Sahi S V, Jan J. Cadmium accumulation and antioxidative responses in the *Sesbania drummondii* Callus[J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2006, 50:121-127.

[5] Fodor A, Szabo-Nagy A, Erdei L. The effect of cadmium on the fluidity and H⁺-ATPase activity of plasma membrane from sunflower and wheat roots[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1995, 14:787-792.

[6] Quariti O, Boussama N, Zarrouk M, et al. Cadmium and copper induced changes in tomato membrane lipids[J]. *Phytochemistry*, 1997, 45:1343-1350.

[7] 李慧,丛郁,王宏伟,等. 镉对草莓幼苗根尖氧化系统和基因组DNA损伤的影响[J]. *园艺学报*, 2010, 37(5):721-730.
LI Hui, CONG Yu, WANG Hong-wei, et al. Effects of cadmium stress on oxygen enzyme system and genome DNA polymorphism in the root tips of strawberry plants[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, 37(5):721-730.

[8] Zechmeister H G, Hohenwallner D, Riss A, et al. Variations in heavy metal concentrations in the moss species *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch according to sampling time, within site variability and increase in biomass[J]. *Science of the Total Environment*, 2003, 301:55-65.

[9] Kosior G, Samecka-Cymerman A, Kolon K, et al. Bioindication capacity of metal pollution of native and transplanted *Pleurozium schreberi* under various levels of pollution[J]. *Chemosphere*, 2010, 81:321-326.

[10] Harmens H, Norris D A, Steinnes E, et al. Mosses as biomonitors of atmospheric heavy metal deposition: Spatial patterns and temporal trends in Europe[J]. *Environmental Pollution*, 2010, 158:3144-3156.

[11] Esposito S, Sorbbo S, Contec B, et al. Effects of heavy metals on ultrastructure and HSP70S induction in the aquatic moss *Leptodictyum riparium* Hedw[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2012, 4:443-455.

[12] Dazy M, Masfaraud J F, Féraud J F. Induction of oxidative stress biomarkers associated with heavy metal stress in *Fontinalis antipyretica* Hedw.[J]. *Chemosphere*, 2009, 75:297-302.

[13] 籍震. 几种藓类植物对重金属胁迫的响应研究[D]. 曲阜:曲阜师范大学, 2010.
JI Xia. Studies on response of several mosses to heavy metal stress[D]. Qufu: Qufu Normal University Master's Degree Thesis, 2010.

[14] 籍震,张晓鸥,周甜甜,等. 重金属Cd、Pb胁迫对大灰藓 *Hypnum plumaeforme* Will. 叶绿素荧光参数的影响[J]. *曲阜师范大学学报*, 2010, 36(3):95-98.
JI Xia, ZHANG Xiao-ou, ZHOU Tian-tian, et al. Effect of heavy metal Pb, Cd stress on chlorophyll fluorescence parameters in the moss *Hypnum plumaeforme* Will.[J]. *Journal of Qufu Normal University*, 2010,

- 36(3):95-98.
- [15] 张敏. Pb、Cd 污染胁迫对四种苔藓植物生长发育的影响[D]. 南京:南京林业大学, 2005.
- ZHANG Min. Effects of lead and/or cadmium pollution on the growth and development of four mosses[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University Master's Degree Thesis, 2005.
- [16] Bruns I, Tter K, Enge S, et al. Cadmium lets increase the glutathione pool in bryophytes[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158:79-89.
- [17] 龚双姣, 马陶武, 姜业芳, 等. 铅胁迫对3种藓类植物抗氧化酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2007, 27(10):2035-2040.
- GONG Shuang-jiao, MA Tao-wu, JING Ye-fang, et al. Effects of Pb stress on the activities of antioxidant enzymes in three mosses species [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2007, 27(10):2035-2040.
- [18] 龚双姣, 马陶武, 李菁, 等. 镉胁迫下三种藓类植物的细胞伤害及光合色素含量的变化[J]. 应用生态学报, 2010, 21(10):2035-2040.
- GONG Shuang-jiao, MA Tao-wu, LI Jing, et al. Leaf cell damage and changes in photosynthetic pigment contents of three moss species under cadmium stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(10):2035-2040.
- [19] 李朝阳, 陈玲, 马陶武, 等. 湿地匍灯藓 (*Plagiomnium acutum*) 对 Pb 胁迫的生物标志物响应[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(2):292-298.
- LI Zhao-yang, CHEN Ling, MA Tao-wu, et al. Biomarker responses of *Plagiomnium acutum* to lead stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(2):292-298.
- [20] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 2003:159-259.
- [21] Maevskaya S M, Kardash A R, Demkiv O T. Absorption of cadmium and lead ions by gametophyte of the moss *Plagiomnium undulatum*[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2001, 48(6):820-824.
- [22] Pérez-Llamazares A, Aboal J R, Carballeira A, et al. Cellular location of K, Na, Cd and Zn in the moss *Pseudoscleropodium purum* in an extensive survey[J]. *Science of the Total Environment*, 2011, 409:1198-1204.
- [23] 周守标, 李思亮. 重金属污染下植物生理生态反应及富集机制的研究进展[J]. 安徽师范大学学报(自然科学版), 2007, 30(3):331-337.
- ZHOU Shou-biao, LI Si-liang. Advances on the plant ecophysiological response and mechanisms of accumulation heavy metal under the heavy metal pollution [J]. *Journal of Anhui Normal University (Natural Science)*, 2007, 30(3):331-337.
- [24] Hsu Y T, Kao C H. Cadmium-induced oxidative damage in rice leaves is reduced by polyamines[J]. *Plant Soil*, 2007, 291:27-37.
- [25] 袁敏, 铁柏清, 唐美珍. 重金属单一污染对龙须草叶绿素含量和抗氧化酶系统的影响[J]. 土壤通报, 2005, 36(6):929-932.
- YUAN Min, TIE Bo-qing, TANG Mei-zhen. Effects of Cd, Pb, Cu, Zn and As single pollution on chlorophyll content and antioxidant enzyme system of *Eulaliopsis binata*[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2005, 36(6):929-932.
- [26] 刘周莉, 何兴元, 陈玮. 镉胁迫对金银花生理生态特征的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(1):40-44.
- LIU Zhou-li, HE Xing-yuan, CHEN Wei. Effects of cadmium stress on the growth and physiological characteristics of *Lonicera japonica* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(1):40-44.
- [27] 张义贤, 李晓科. 镉、铅及其复合污染对大麦幼苗部分生理指标的影响[J]. 植物研究, 2008, 28(1):43-46, 53.
- ZHANG Yi-xian, LI Xiao-ke. Effects of Cd, Pb and their combined pollution on physiological indexes in leaf of the *Hordeum vulgare* seedling[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2008, 28(1):43-46, 53.
- [28] 李亚敏, 肖红利. Cd 和模拟酸雨复合污染对密叶绢藓生理生化指标的影响[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(32):18261-18263.
- LI Ya-min, XIAO Hong-li. Complex effects of Cd and simulated acid rain on the physiological characteristics of *Entodon compressus* (Hedw) C. Muell. [J]. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 2010, 38(32):18261-18263.
- [29] 蒋和平, 郑青松, 朱明, 等. 条浒苔和缘管浒苔对镉胁迫的生理响应比较[J]. 生态学报, 2011, 31(16):4525-4533.
- JIANG He-ping, ZHENG Qing-song, ZHU Ming, et al. Comparative physiological responses of cadmium stress on *Enteromorpha clathrata* and *Enteromorpha linza*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(16):4525-4533.
- [30] 孙天国, 沙伟, 刘岩. 复合重金属胁迫对两种藓类植物生理特性的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(9):2332-2339.
- SUN Tian-guo, SHA Wei, LIU Yan. The effects of compound heavy metal stress on some physiological characteristics of two moss species [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(9):2332-2339.
- [31] Boussama N, Ouariti O, Ghorbal M H. Changes in growth and nitrogen assimilation in barley seedlings under cadmium stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, 22:731-752.
- [32] Hsu Y T, Kao C H. Changes in protein and amino acid contents in two cultivars of rice seedlings with different apparent tolerance to cadmium [J]. *Plant Growth Regulation*, 2003, 40:147-155.
- [33] 李亚敏, 刘建中, 肖红利. 密叶绢藓抗氧化酶活性对模拟酸雨与镉复合胁迫的响应[J]. 浙江农业科学, 2011, 4:923-926.
- LI Ya-min, LIU Jian-zhong, XIAO Hong-li. Response of antioxidant enzymes activity in *Entodon compressus* (Hedw.) C. Muell. to the stress of combined simulated acid rain and Cd [J]. *Journal of Zhejiang Agriculture Science*, 2011, 4:923-926.
- [34] 邓佳红, 刘登义, 李征, 等. 土壤不同浓度铜对小飞蓬毒害及耐受性研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(4):668-672.
- DENG Jia-hong, LIU Deng-yi, LI Zheng, et al. Responses of *Conyza canadensis* to different concentrations of copper in soil[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(4):668-672.