

土壤镉胁迫对龙葵(*Solanum nigrum* L.) 幼苗生长及生理特性的影响

刘柿良¹, 杨容子¹, 马明东^{1*}, 蒋 潘¹, 赵 燕¹

(四川农业大学风景园林学院, 成都 611130)

摘 要:采用盆栽试验研究了不同浓度 Cd(0、10、20、40、80、160 mg·kg⁻¹)处理下,龙葵(*Solanum nigrum* L.)幼苗对氮(N)、磷(P)和钾(K)吸收及质膜 ATPase 活性的影响。结果表明,土壤添加 Cd 浓度≤40 mg·kg⁻¹时显著促进龙葵幼苗生长及生物量的积累与分配,添加 Cd 浓度>40 mg·kg⁻¹时抑制作用加强;叶绿素含量随 Cd 添加浓度的增大而下降,在较低浓度 Cd(10 mg·kg⁻¹)处理时,显著提高叶绿素含量。随 Cd 添加浓度的增加,根、茎、叶和果实中的全 N、全 P 和全 K 含量先升后降(除茎全 P 降低外);叶片中的 Cd 积累量最高,茎次之,果实中最低;丙二醛含量与过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)活性增大,但超氧化物歧化酶(POD)活性先升后降;幼苗地上(茎与叶)和地下(根)部 H⁺-ATP 以及地下部 Ca²⁺-ATP 酶活性随 Cd 添加浓度的增加不断降低,而地上部 Ca²⁺-ATP 酶活性则先升后降。这些结果表明,龙葵在高 Cd 胁迫(≥40 mg·kg⁻¹)下,能通过加快根系对 Cd 离子积累来提高抗氧化酶(CAT 和 SOD)活性、降低 POD 与质膜 ATP 酶活性、改变对 N、P 和 K 的吸收,从而起到对 Cd 胁迫的解毒作用。

关键词:龙葵;镉;氮、磷、钾;ATP 酶活性;质膜过氧化;叶绿素

中图分类号:X503.23 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2015)02-0240-08 doi:10.11654/jaes.2015.02.006

Effects of Soil Cadmium on Growth and Physiological Characteristics of *Solanum nigrum* L. Plants

LIU Shi-liang¹, YANG Rong-jie¹, MA Ming-dong^{1*}, JIANG Pan¹, ZHAO Yan¹

(Landscape Architecture College, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: *Solanum nigrum* L. has been discovered to be a Cd hyperaccumulating species, and is therefore used for phytomining and phytoextracting Cd contaminated soils. In this work, the effects of cadmium on nutrients [nitrogen(N), Phosphorus(P) and potassium(K)] absorption and plasma membrane ATP activity in *S. nigrum* were investigated in a soil culture experiment. Results showed that lower Cd treatments (≤40 mg·kg⁻¹) enhanced plant growth and biomass accumulation, whereas higher Cd(>40 mg·kg⁻¹) inhibited plant growth. Leaf chlorophyll a(Chla), chlorophyll b(Chlb) and total chlorophyll(Chl) contents were increased by 10 mg Cd·kg⁻¹, but decreased at higher Cd doses. With increasing Cd rates, the contents of N, P and K in roots, stems, leaves and fruits firstly increased and then decreased, except P in the stem, while the Cd accumulation in root, stem, leaf and fruit kept increasing, with leaf>stem>root>fruit. In addition, the content of malondialdehyde(MDA) and the activities of catalase(CAT) and superoxide dismutase(SOD) increased with increasing Cd doses, while peroxidase(POD) activity showed a upside down “V” trend. However, shoot(leaf plus stem) and root H⁺-ATPase activities and root Ca²⁺-ATPase activity decreased, but the activity of shoot Ca²⁺-ATPase firstly increased and then decreased as Cd rates increased. Results obtained in this study suggest that *S. nigrum* plants may tolerate high Cd(≥40 mg·kg⁻¹) through accelerating the accumulation of Cd ions in root, improving antioxidant enzymes(CAT and SOD) activity, decreasing POD and plasma membrane ATP activity, and enhancing N, P, and K absorption.

Keywords: *Solanum nigrum*; cadmium; N, P, K; ATPase activity; lipid peroxidation; chlorophyll

收稿日期:2014-08-17

基金项目:四川农业大学创新团队计划项目(00370501)

作者简介:刘柿良(1986—),男,博士研究生,主要从事园林规划设计及园林植物栽培与应用方面的研究。E-mail:liushiliang9@163.com

* 通信作者:马明东 E-mail:mmingdong1958@gmail.com

土壤 Cd 污染已成为国内外普遍关注的问题。质膜是重金属进入植物体引起胁迫响应的原初部位^[1],研究表明 Cd 胁迫不但诱导质膜过氧化、积累活性氧(ROS),影响抗氧化物质,而且改变膜组成和流动性,干扰电荷平衡和 H⁺流动^[2]。P 型 ATP 酶是质膜上由 ATP 驱动可被磷酸化的阳离子泵,在离子运输(H⁺-ATP 酶)、信号转导(Ca²⁺-ATP 酶)等方面作用显著^[3]。Burzyński 等^[4]研究发现,100 μmol·L⁻¹ Cd 处理玉米(*Zea mays*)根系 18 h,其质膜 H⁺-ATP 酶活性增强。Cd 处理 3 d 的黄瓜(*Cucumis sativus*)根系也可观察到质膜 H⁺-ATP 酶活性升高^[5];而长时间(7 d)高浓度 Cd (100 μmol·L⁻¹)处理却限制其活性^[5]。各异的研究结果使得 ATP 酶活性在重金属诱导下的认识尚未统一。过量 Cd 胁迫会影响植物对氮(N)、磷(P)、钾(K)和微量元素的吸收、转运与分配^[6-7],如对于洋甘菊(*Matricaria chamomilla*)^[8]、苜蓿(*Medicago truncatula*)^[9]和水稻(*Oryza sativa*)^[10],Cd 胁迫能改变其对土壤营养元素的吸收和积累。但植物为适应土壤环境变化,能主动调节养分需求从而调整体内元素丰度。对重金属耐性的研究在不同植物间难以得到一致结果,而用同一植物不同部位对重金属敏感性的比较研究可避免物种差异带来的影响^[6]。

龙葵(*Solanum nigrum*)是我国新近发现的 Cd 超积累植物^[11],研究其对 Cd 的耐性机制对植物修复技术的深入探讨意义重大。Wei 等^[11]认为,Cd 主要富集在龙葵叶片,添加 25 mg·kg⁻¹ 时茎和叶中 Cd 含量分别为 103.8、124.6 mg·kg⁻¹;Wang 等^[12]发现 Cd 浓度小于 12 mg·kg⁻¹ 时,龙葵叶片 N 代谢水平正常;Sun 等^[13]报道龙葵叶片中总 Cd 和水溶性 Cd 量与其叶片中乙酸和柠檬酸含量正相关。关于 Cd 对龙葵养分代谢及其质膜 ATP 酶的影响研究还未见报道。因此,本研究以龙葵为试验材料,采用盆栽试验研究 Cd 胁迫对龙葵幼苗养分吸收、质膜过氧化及质膜 ATP 酶影响,掌握超积累植物对重金属 Cd 胁迫的抗氧化特性,以及 N、P、K 吸收和质膜 ATP 酶的调控机理,探讨超积累植物龙葵的耐镉机制。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试龙葵种子由北京医科院药用植物研究所提供。试供土样取自四川农业大学成都校区周边自然土壤[黄壤(紫色土),即园土],其中不含腐叶根,采样深度为表层 0~20 cm;发酵土由成都温江花木交易中心

提供。试剂氯化镉(CdCl₂·2.5H₂O)为分析纯。

1.2 试验方法

2013 年 6 月中旬,将采集的园土自然风干并捣碎、剔除杂物,研磨后过 5 mm 筛。按 1:1(W/W)将发酵土和园土均匀混合成种植土,添加少量多菌灵并在干燥的实验室堆积静置 45 d。然后将种植土(干土)按每盆 5.00 kg 装入带托盘塑料花盆(下口径 20 cm,上口径 30 cm,高 25 cm)。将装有种植土的花盆置于实验大棚,加入不含 Cd 等干扰物质的清水,控制土壤含水量为田间持水量的 60%。种植土(园土+发酵土)的基本理化性质为:pH6.8,全氮(N) 0.73 g·kg⁻¹,全磷(P) 0.38 g·kg⁻¹,全钾(K) 3.76 g·kg⁻¹,有机碳(C) 32.92 g·kg⁻¹,总 Cd 0.419 mg·kg⁻¹。

2013 年 8 月 15 日,将龙葵种子消毒后播种于穴盘。待幼苗长出 4 片真叶时,挑选健壮且长势一致的龙葵植株移栽至塑料花盆,每盆 3 株,种植深度 1.5~2.0 cm。精心养护管理,视植株的生长情况浇水,浇水时将溢出的水倒回盆内。若盆内有杂草,应及时拔下并放回盆中,以减少水分与养分的流失。为避免其他物质影响结果,试验中不喷施农药与追施化肥。该试验大棚中透光率为 80%,温度(26±3)℃,室内外温度接近,平均相对湿度约为 70%。

植株恢复生长后,于 2013 年 9 月 29 日开始 Cd 胁迫处理。根据国家土壤环境质量和四川盆地重金属污染发展概况^[6-7],以不添加 Cd 作为对照(0 mg·kg⁻¹;CK),Cd 处理水平为 10、20、40、80、160 mg·kg⁻¹ (不含背景值,以 Cd²⁺计),每处理 5 次重复,共 35 盆 105 株。按预先设置 Cd 水平向各盆添加 Cd;以分析纯氯化镉与蒸馏水配制成约 500 mL 溶液均匀施入相应塑料盆中,将渗出液反复回收浇灌,直到 Cd²⁺与土壤均匀混合。

2013 年 10 月 1 日至 12 日上午 9:00—11:00 收获不同处理下的龙葵植株,根系在乙二胺四乙酸二钠溶液(Na₂-EDTA,20 mmol·L⁻¹)浸泡 15 min 去除表面粘附离子,再用蒸馏水数次洗净,待测。

1.3 测定方法

1.3.1 生长指标与叶绿素含量的测定

选取不同处理下幼苗,利用 Li-3000C(Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA)便携式叶面积仪测定植株的叶长和叶宽;采用游标卡尺测量根长(主根长)、株高度、基径粗度,计算单株总叶数;参照李合生等^[14]方法测定叶片叶绿素 a(Chla)、b(Chlb)含量,计算总叶绿素(Chl)及叶绿素 a/b(Chla/b)。

将样品分为根、茎、叶与果实四部分(叶、茎为地上部;根为地下部),准确称鲜重。105℃烘箱内杀青30 min,再在75℃下烘干至恒重,计算单株根、茎、叶、果实及单株生物量。

1.3.2 自由基代谢指标与抗氧化酶(剂)的测定

采用 Cakmak 等^[15]方法测定丙二醛(MDA)含量。参照 Patterson 等^[16]方法测定过氧化氢(H_2O_2)的含量。

参照李合生等^[14]方法测定过氧化氢酶(CAT)活性(紫外吸收法),过氧化物酶(POD)活性(愈创木酚法)和超氧化物歧化酶(SOD)活性(氮蓝四唑光化还原法)。

1.3.3 质膜 ATPase 活性的测定

质膜分离参照 Wang 等^[17]的方法并略加改动。取2.0 g 样品加入2倍(W/V)体积预冷的磷酸盐缓冲液[Hepes-Tris 25 mmol·L⁻¹, pH 7.6, 甘露醇 250 mmol·L⁻¹, EGTA 5.0 mmol·L⁻¹, 乙二胺四乙酸(EDTA) 5.0 mmol·L⁻¹, KCl 10 mmol·L⁻¹, 苯甲基磺酰氟(PMSF) 2.0 mmol·L⁻¹, 1.5% 聚乙烯吡咯烷酮(PVP), 0.5% 牛血清蛋白(BSA), 抗氧化剂(BHT) 5 μg·L⁻¹, K₂S₂O₅ 5.0 mmol·L⁻¹, 二硫苏糖醇(DTT) 1.0 mmol·L⁻¹], 冰浴研磨。研磨液经4层纱布过滤, 将滤液以13 000×g离心30 min(4℃), 取上清液60 000×g离心30 min, 弃上清液, 将沉淀悬浮于1.0 mL PBS(Hepes-Tris 2.5 mmol·L⁻¹, pH 7.6, 甘露醇 250 mmol·L⁻¹, EDTA 1 mmol·L⁻¹, DTT 1.0 mmol·L⁻¹)中, 置于不连续梯度蔗糖(45%、36%和22%)中, 经70 000×g离心2 h, 36%和45%间带溶液为质膜微囊, 取出测定ATPase活性。质膜H⁺-ATPase活性测定采用Wang等^[17]方法; 质膜Ca²⁺-ATPase活性测定参照缪颖等^[18]的方法。

1.3.4 N、P 和 K 的测定

(1)植物组织中N、P和K测定:将烘干至恒重的样品粉碎过60目筛, 称取0.5 g于消煮管中加H₂SO₄ 8 mL, 摇匀静置, 用电炉消煮至溶液呈棕黑色, 滴加30% H₂O₂数次(量逐减), 消煮至溶液无色, 冷却。煮液无损洗入100 mL容量瓶定容, 澄清后供测定。

①蒸馏法测定全N:吸取待测液10 mL于蒸馏管中。150 mL三角瓶加2% H₃BO₃指示剂混合液5 mL于定氮仪冷凝管末端, 管口置于H₃BO₃液面上4 cm。向馏室加入20 mL 10 mol·L⁻¹ NaOH, 馏出液体积约50 mL时完毕。用5 mmol·L⁻¹ H₂SO₄标液滴定馏出液由蓝绿至刚变为红紫色即可。

②钼钒黄比色法测定全P:吸取待测液10 mL于50 mL容量瓶中, 加2,6-二硝基酚指示剂, 6 mol·L⁻¹

NaOH调pH至刚显黄色, 加入钼钒酸铵试剂10 mL, 用水定容, 摇匀。15 min后分光光度计450 nm比色。

③火焰光度法测定全K:吸取待测液10 mL于50 mL容量瓶, 定容, 摇匀, 直接在火焰光度计上测定。

(2)土壤中N、P和K测定:

①凯氏蒸馏法测定全N:取风干磨细过60目筛土样0.3 g于消煮管中加H₂SO₄ 8 mL, 摇匀静置。电炉消煮至溶液和土粒全变为灰白稍带绿色后, 消煮1 h冷却, 定氮仪蒸馏。

②氢氧化钠熔融法测定全P和K:准确称取样品0.25 g于镍坩埚, 样品上平铺2 g NaOH。于高温电炉升温至400℃时暂停15 min, 后升至720℃保持15 min冷却。加80℃水10 mL待熔块溶解后无损失转入100 mL容量瓶, 3 mol·L⁻¹ H₂SO₄溶液10 mL和水多次洗坩埚于容量瓶, 冷却, 定容。取测液10 mL于50 mL容量瓶, 加入二硝基酚指示剂, 并用10% Na₂CO₃溶液调至刚呈微黄。加入5 mL钼锑抗显色剂, 摇匀, 定容, 静置30 min。分光光度计700 nm处比色。

1.3.5 Cd 的测定

(1)土壤Cd测定:取土样0.5 g于30 mL聚四氟乙烯坩埚内, 加10 mL氟化氢(HF)和5 mL HNO₃-HClO₄(3:1, V/V)混合液, 放置过夜, 砂浴低温(100℃以下)消化1 h, 升温(250℃以下)继续消化至HClO₄大量冒烟, 加入5 mL HF和混合酸液, 消化至HClO₄大量冒烟至干, 再加5 mL HNO₃消解至清亮透明。冷却定容至25 mL过滤。

(2)植株中Cd测定:称取0.1 g植物样品在电炉上碳化后, 在550℃马福炉中干灰化6 h, 5 mL 6 mol·L⁻¹ HCl溶解, 过滤, 0.1 mol·L⁻¹ HCl定容至50 mL, 测定Cd含量。

上述Cd测定均采用原子吸收分光光度法(SHI-MADZU AA-6300, Kyoto, Japan)测定。

1.4 数据分析

采用SPSS 17.0软件统计分析, 单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著性差异法(LSD)检验, Microsoft Excel 2013制表作图。显著性水平设定为α=0.05。所有数据均为3次独立试验的平均值。

2 结果与分析

2.1 Cd对龙葵幼苗生长的影响

10 mg·kg⁻¹ Cd处理下幼苗叶数、叶长、叶宽及叶柄长较CK分别提高20.2%、14.1%、11.7%和10.9%,

且随着 Cd 浓度增大先升后降,叶数、叶长和叶宽在 $20\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理时达到最大(表 1)。根长随着 Cd 胁迫程度的增强而先升高后降低, $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下根长达到最大,较 CK 处理升高 22.3%, $10\sim 80\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理间差异不显著($P>0.05$)。株高和基径粗作为植物生长重要指标,均随 Cd 胁迫浓度的增加先升后降。与 CK 处理相比, $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下株高与其无明显差异,而基径粗则差异显著;株高在 $20\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下达到最大,而基径粗在 $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理时已达最大。

2.2 Cd 对龙葵生物量的影响

随着 Cd 胁迫浓度增加,根鲜重和根、茎、叶与植株干重逐渐降低;茎、叶、果实和植株鲜重先升后降;而果实干重则在 $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理降低显著,随后先升后降。与 CK 相比,低浓度 Cd 处理($10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)茎和植株鲜重分别升高 73.9%和 23.9%,根鲜重和果实干重却显著降低 8.2%和 21.2%。茎、叶和植株鲜重在 $20\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 下达最大,较 CK 分别升高 97.5%、35.7%和 46.6%,果实鲜重在 $40\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下达最大,较 CK 升高 98.0%(表 2)。

2.3 Cd 对龙葵叶绿素含量的影响

随着 Cd 胁迫浓度增大,Chla、Chlb 和 Chl 含量先

增后降, $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下达到最高, $160\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下最低(低于 CK),而 Chla/b 变化趋势不一(表 3)。 $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下,Chla、Chlb、Chl 含量较 CK 处理分别提高 18.2%、34.6%和 23.0%,Chla/b 较 CK 显著降低 13.0%。

2.4 Cd 对龙葵丙二醛含量与抗氧化酶活性的影响

表 4 显示,MDA 含量随着 Cd 胁迫浓度增大而增大, $160\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下达最大, 20 、 40 、 80 、 $160\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理下较 CK 分别提高 80.2%、153.7%、239.6%和 318.7%,而 $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理与 CK 间差异不显著。同时,CAT 与 SOD 随 Cd 浓度增大而增大, 10 、 $20\text{ mg}\cdot$

表 3 Cd 处理下龙葵幼苗叶绿素含量及叶绿素 a/b 变化

Table 3 Chlorophyll content and chlorophyll a/b in leaves of *S. nigrum* seedlings under Cd treatments

Cd 浓度 Cd concentration/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	叶绿素 a Chla/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ FW	叶绿素 b Chlb/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ FW	总叶绿素 Chl/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ FW	叶绿素 a/b Chla/b/ $\text{mg}\cdot\text{mg}^{-1}$ FW
0	$1.59\pm 0.08\text{b}$	$0.55\pm 0.05\text{bc}$	$2.13\pm 0.06\text{bc}$	$2.92\pm 0.09\text{c}$
10	$1.88\pm 0.15\text{a}$	$0.74\pm 0.05\text{a}$	$2.62\pm 0.12\text{a}$	$2.54\pm 0.04\text{e}$
20	$1.63\pm 0.09\text{b}$	$0.60\pm 0.05\text{b}$	$2.22\pm 0.13\text{b}$	$2.73\pm 0.12\text{d}$
40	$1.49\pm 0.06\text{bc}$	$0.59\pm 0.07\text{b}$	$2.09\pm 0.12\text{bc}$	$2.53\pm 0.19\text{e}$
80	$1.52\pm 0.08\text{bc}$	$0.48\pm 0.05\text{cd}$	$2.00\pm 0.09\text{cd}$	$3.21\pm 0.05\text{b}$
160	$1.40\pm 0.06\text{c}$	$0.42\pm 0.09\text{d}$	$1.82\pm 0.08\text{d}$	$3.50\pm 0.05\text{a}$

表 1 Cd 处理下龙葵的生长状况

Table 1 Growth of *S. nigrum* seedlings under Cd treatments

Cd 浓度 Cd concentration/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	叶数 Leaf Number/ 片·Plant ⁻¹	叶长 Leaf length/cm	叶柄长 Petiole length/cm	叶宽 Leaf width/cm	根长 Root length/cm	株高 Plant height/cm	基径粗 Basal diameter/mm
0	$41.33\pm 2.08\text{cd}$	$8.21\pm 0.60\text{bc}$	$3.16\pm 0.65\text{ab}$	$5.62\pm 0.34\text{bc}$	$26.69\pm 3.11\text{b}$	$41.83\pm 6.66\text{c}$	$4.59\pm 0.74\text{b}$
10	$49.67\pm 3.51\text{ab}$	$9.37\pm 0.40\text{ab}$	$3.53\pm 0.55\text{a}$	$6.23\pm 0.25\text{b}$	$32.65\pm 2.38\text{a}$	$45.66\pm 3.74\text{bc}$	$6.16\pm 0.73\text{a}$
20	$54.67\pm 2.52\text{a}$	$10.37\pm 0.33\text{a}$	$3.39\pm 0.51\text{ab}$	$7.28\pm 0.35\text{a}$	$34.30\pm 1.98\text{a}$	$57.43\pm 5.06\text{a}$	$6.30\pm 0.58\text{a}$
40	$46.33\pm 3.06\text{bc}$	$8.46\pm 1.00\text{bc}$	$3.16\pm 0.62\text{ab}$	$6.26\pm 0.83\text{b}$	$33.90\pm 2.66\text{a}$	$51.47\pm 5.62\text{abc}$	$6.92\pm 0.64\text{a}$
80	$38.67\pm 7.09\text{de}$	$8.35\pm 1.08\text{bc}$	$2.94\pm 0.54\text{ab}$	$5.29\pm 0.26\text{c}$	$30.50\pm 0.87\text{ab}$	$54.27\pm 2.40\text{ab}$	$4.54\pm 0.51\text{b}$
160	$32.33\pm 1.53\text{e}$	$7.96\pm 0.42\text{c}$	$2.40\pm 0.32\text{b}$	$4.96\pm 0.06\text{c}$	$26.07\pm 2.90\text{b}$	$40.65\pm 8.50\text{c}$	$4.09\pm 0.31\text{b}$

注:表中数值为平均值±标准误,同列数据中不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: Data in table are means ± SE. Different letters within a column indicate significant differences between treatments ($P<0.05$). The same below.

表 2 Cd 处理下龙葵幼苗不同器官鲜重和干重的变化

Table 2 Fresh and dry weight of different parts of *S. nigrum* seedlings under Cd treatments

Cd 浓度 Cd concentration/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	根 Root		茎 Stem		叶 Leaf		果实 Fruits		植株 Plants	
	鲜重 FW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	干重 DW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	鲜重 FW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	干重 DW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	鲜重 FW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	干重 DW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	鲜重 FW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	干重 DW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	鲜重 FW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$	干重 DW/ $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$
0	$5.58\pm 0.28\text{a}$	$1.34\pm 0.38\text{a}$	$8.49\pm 0.36\text{e}$	$3.38\pm 0.43\text{ab}$	$9.56\pm 0.46\text{b}$	$1.62\pm 0.17\text{ab}$	$6.05\pm 0.34\text{cd}$	$1.93\pm 0.07\text{a}$	$29.67\pm 0.21\text{d}$	$8.27\pm 0.40\text{a}$
10	$5.12\pm 0.19\text{b}$	$1.49\pm 0.14\text{a}$	$14.76\pm 1.75\text{b}$	$3.86\pm 0.76\text{a}$	$10.95\pm 0.74\text{b}$	$1.85\pm 0.20\text{a}$	$5.95\pm 0.41\text{cd}$	$1.52\pm 0.13\text{b}$	$36.77\pm 1.81\text{c}$	$8.73\pm 0.40\text{a}$
20	$5.23\pm 0.11\text{b}$	$1.64\pm 0.07\text{a}$	$16.77\pm 0.83\text{a}$	$3.12\pm 0.16\text{ab}$	$12.97\pm 1.89\text{a}$	$1.80\pm 0.24\text{a}$	$8.52\pm 0.44\text{b}$	$1.78\pm 0.05\text{a}$	$43.49\pm 1.27\text{a}$	$8.34\pm 0.05\text{a}$
40	$4.60\pm 0.11\text{c}$	$1.32\pm 0.29\text{a}$	$12.95\pm 0.60\text{c}$	$3.99\pm 0.86\text{a}$	$10.14\pm 0.26\text{b}$	$1.44\pm 0.05\text{b}$	$11.98\pm 0.63\text{a}$	$1.83\pm 0.12\text{a}$	$39.69\pm 1.48\text{b}$	$8.58\pm 0.76\text{a}$
80	$3.39\pm 1.54\text{d}$	$0.74\pm 0.10\text{b}$	$10.90\pm 0.43\text{d}$	$2.77\pm 0.40\text{b}$	$9.37\pm 0.27\text{b}$	$0.77\pm 0.20\text{c}$	$6.14\pm 0.31\text{c}$	$1.41\pm 0.11\text{b}$	$29.80\pm 1.08\text{d}$	$5.70\pm 0.21\text{b}$
160	$3.25\pm 0.15\text{d}$	$0.78\pm 0.03\text{b}$	$9.54\pm 0.44\text{de}$	$2.53\pm 0.37\text{b}$	$8.09\pm 0.16\text{c}$	$0.78\pm 0.03\text{c}$	$4.71\pm 1.49\text{d}$	$0.81\pm 0.13\text{b}$	$24.97\pm 0.62\text{e}$	$4.91\pm 0.27\text{c}$

表 4 Cd 处理下龙葵幼苗丙二醛含量及抗氧化酶活性变化

Table 4 Changes of MDA content and antioxidant enzyme activities of *S. nigrum* seedlings under Cd treatments

Cd 浓度/mg·kg ⁻¹ Cd concentration	丙二醛含量/μmol·g ⁻¹ FW MDA content	过氧化氢酶活性 CAT activity/U·g ⁻¹ FW·min ⁻¹	过氧化物酶活性 POD activity/U·g ⁻¹ FW·min ⁻¹	超氧化物歧化酶活性 SOD activity/U·g ⁻¹ FW·min ⁻¹
0	4.34±0.48e	67.08±6.70d	113.65±3.02d	40.45±6.06b
10	5.59±0.97de	76.54±3.26cd	126.33±3.52c	46.43±7.99b
20	7.82±1.12d	83.94±7.79c	163.92±11.83b	49.90±8.18b
40	11.01±0.64c	108.23±6.08b	180.23±6.35a	83.66±12.20a
80	14.74±1.49b	115.86±2.49ab	102.67±6.30de	86.14±12.87a
160	18.17±0.83a	121.96±5.65a	91.99±5.71e	88.67±10.30a

kg⁻¹ 与 CK 处理以及 40、80、160 mg·kg⁻¹ 处理间差异不显著;而 POD 则随胁迫程度增强先升后降,40 mg·kg⁻¹ 处理下达最大,较 CK 提高 58.6%,160 mg·kg⁻¹ 处理下最低,且低于 CK。

2.5 Cd 对龙葵质膜 ATP 酶的影响

随着 Cd 浓度的增加,地上(下)部质膜 H⁺-ATP 酶和地下部 Ca²⁺-ATP 酶活性逐渐降低,160 mg·kg⁻¹ 处理下最低,分别较 CK 降低 63.7%、65.5%和 73.9%;而地上部 Ca²⁺-ATP 酶活性则先升后降,20 mg·kg⁻¹ 处理下达最大(较 CK 升高 21.9%)。10 mg·kg⁻¹ 处理下,地上(下)部质膜 H⁺-ATP 和 Ca²⁺-ATP 酶活性与 CK 处理间均无显著差异(表 5)。

2.6 Cd 对龙葵 N、P、K 与 Cd 积累量的影响

随 Cd 浓度增大,根、茎、叶和果实中 N、P、K 积累量(除茎 P 外)均先升后降(表 6)。茎 N 和 P 积累量以及根、叶、果实中 N 和 K 积累量均在 20 mg·kg⁻¹ 处理达到最大;而根、叶和果实中 P 积累量在 40 mg·kg⁻¹ 处理达最高,较 CK 分别提高 24.5%、37.1%和 63.5%。茎 K 积累量随 Cd 浓度增大而降低,160 mg·kg⁻¹ 处理达最小,较 CK 降低 40.2%。同时随 Cd 浓度增大,幼苗器官 Cd 积累逐渐增大,至 160 mg·kg⁻¹ 处理达最大,较 CK 升高 34.4%~127.1%。相同 Cd 浓度下,叶 Cd 积累量达最高(166.33~291.41 mg·kg⁻¹),茎次之(92.90~198.29 mg·kg⁻¹),果实中最低(42.82~97.22 mg·kg⁻¹),

其大小顺序为:叶>茎>根>果实。

3 讨论

3.1 Cd 胁迫对龙葵生长及叶绿素的影响

根系作为接触土壤 Cd 的直接器官,对吸收的 Cd²⁺具有截留作用^[19],能够通过根细胞中的谷胱甘肽(GSH)或含硫化合物作用生成的螯合物降低 Cd 对根的毒害。本研究中龙葵主根长的变化就佐证了该观点,表明一定浓度 Cd 刺激根细胞壁,增强交换位点蛋白活性,对 Cd²⁺交换排斥从而促进其发育^[20]。研究表明,根、茎、叶及果实中 Cd 积累量随 Cd 浓度的增大而增大,高于超积累植物滇苦菜(*Picris divaricate*)^[21],但低于洋甘菊(*Matricaria chamomilla*)^[8]。究其原因,可能是由于不同植物对 Cd 的耐受属性存在差异及 Cd 处理浓度不同。同时,生物量能够反映植物对重金属的耐性情况^[22]。研究中龙葵根、茎、叶、果实及植株鲜(干)重均随 Cd 浓度增大呈“低促高抑”。Gonzaga 等^[23]指出,植物在逆境条件下,常常会改变其生物量的分配与利用方式,将有限的资源分配到不同的结构和功能器官上以更好适应恶劣环境。将重金属向地上部转移,使根部重金属含量下降是许多超积累植物抗重金属胁迫的重要原因之一。另一方面,株高和基径粗作为植物生长的重要指标。龙葵幼苗表现出与皇竹草(*Pennisetum hybridum*)^[24]和石竹(*Dianthus chinensis*)^[25]

表 5 Cd 处理下龙葵幼苗 H⁺-ATP 酶与 Ca²⁺-ATP 酶活性变化

Table 5 Changes of H⁺-ATPase and Ca²⁺-ATPase activities of *S. nigrum* seedlings under Cd treatments

Cd 浓度 Cd concentration/ mg·kg ⁻¹	H ⁺ -ATP 酶活性		Ca ²⁺ -ATP 酶活性	
	地上部 Shoot/ μg Pi·mg ⁻¹ protein·h ⁻¹	地下部 Root/ μg Pi·mg ⁻¹ protein·h ⁻¹	地上部 Shoot/ μg Pi·mg ⁻¹ protein·h ⁻¹	地下部 Root/ μg Pi·mg ⁻¹ protein·h ⁻¹
0	103.25±5.98a	96.01±5.95ab	52.77±6.19b	50.01±4.63a
10	98.76±9.89ab	101.26±4.74a	55.76±3.35b	63.59±2.85a
20	91.30±5.47b	88.49±7.40b	64.30±5.21a	46.16±6.62b
40	71.91±5.10c	60.35±4.32c	39.25±4.60c	34.35±2.59c
80	52.54±4.08d	48.07±1.97d	29.88±5.13d	21.74±3.23d
160	37.50±3.06e	33.17±1.88e	22.50±2.18d	15.17±2.79d

表 6 Cd 处理下龙葵幼苗器官 N、P、K 和 Cd 积累量变化

Table 6 Accumulation of N, P, K and Cd in different parts of *S. nigrum* seedlings under Cd treatments

部位	元素	镉浓度 Cd/mg·kg ⁻¹					
		0	10	20	40	80	160
根 Root	N/mg·plant ⁻¹	55.98±1.07b	57.87±1.06b	68.91±1.95a	53.00±8.72b	42.39±2.76c	42.44±1.39c
	P/mg·plant ⁻¹	7.99±0.55b	8.11±0.38b	9.21±0.59a	9.95±0.68a	7.06±0.46bc	6.56±0.81c
	K/mg·plant ⁻¹	82.91±0.27a	83.74±0.89a	89.95±5.32a	69.59±6.42b	59.68±6.32c	49.07±5.48d
	Cd/mg·kg ⁻¹	73.03±4.26b	76.27±3.96b	79.35±3.35b	89.51±5.95a	90.31±4.34a	98.11±5.97a
茎 Stem	N/mg·plant ⁻¹	79.83±3.97cd	81.21±6.40bc	92.24±9.88a	90.85±1.97ab	77.79±2.38cd	69.15±6.23d
	P/mg·plant ⁻¹	17.78±0.73b	17.92±0.65b	20.38±1.01a	15.14±1.44c	12.39±1.06d	8.72±1.09e
	K/mg·plant ⁻¹	188.09±9.05a	183.37±0.28a	179.29±16.94a	169.53±6.46a	139.55±21.44b	112.45±9.74c
	Cd/mg·kg ⁻¹	92.90±6.71c	93.02±3.39c	106.02±12.26b	189.51±5.96a	190.22±4.37a	198.29±5.81a
叶 Leaf	N/mg·plant ⁻¹	187.84±10.85bc	195.10±10.03b	215.32±10.19a	174.15±7.69cd	160.98±13.01d	132.45±9.12e
	P/mg·plant ⁻¹	18.99±0.49cd	22.06±0.47b	25.83±1.60a	26.03±1.10a	21.34±2.29bc	17.67±1.61d
	K/mg·plant ⁻¹	112.89±6.79bc	129.85±8.67b	176.10±18.07a	122.77±5.81bc	108.39±1.70c	91.66±5.66d
	Cd/mg·kg ⁻¹	166.33±9.89d	173.14±9.32d	186.29±8.05d	229.48±15.55c	265.11±14.83b	291.41±5.47a
果实 Fruit	N/mg·plant ⁻¹	67.87±0.97bc	78.68±2.12ab	88.59±1.57a	70.80±9.57bc	61.02±9.32c	49.14±6.16d
	P/mg·plant ⁻¹	58.99±0.49c	61.24±1.68c	75.87±10.57b	96.48±9.01a	54.52±13.80c	54.66±4.20c
	K/mg·plant ⁻¹	73.11±3.75b	86.36±3.97a	92.80±4.62 a	72.52±5.56b	49.23±6.34c	30.40±4.58d
	Cd/mg·kg ⁻¹	42.82±6.82d	44.85±4.72d	59.77±7.46c	69.22±5.99c	84.93±7.36b	97.22±6.91a

相似的“低促高抑”,是由于较低浓度 Cd²⁺能加快细胞分裂,而高 Cd 浓度则阻碍细胞分裂^[10]。

叶绿素含量高低常作为植物进行光合作用的评判标准。Cd 能直接干扰叶绿素生物合成,从而降低其光合速率^[26]。研究表明,10 mg·kg⁻¹ Cd 处理下,叶片 Chla、Chlb 和 Chl 含量较 CK 显著提高,而后随胁迫浓度增大出现不同程度降低,160 mg·kg⁻¹ 处理下最低。高 Cd 胁迫导致植物 Chl 含量的降低可能是因为 Cd 与叶绿体中多种酶的巯基(-SH)结合导致叶绿体的结构和功能受到破坏,致使叶绿素分解^[27]。邵国胜等^[28]发现,较高浓度 Cd 显著降低分蘖期的水稻叶片色素含量,且 Chlb 降低程度大于 Chla。Pankovic 等^[29]认为,一定浓度 Cd 能抑制向日葵(*Portulaca grandiflora*)叶片中 Rubisco 活性,降低叶绿素含量从而降低植物光合能力。

3.2 Cd 胁迫对龙葵抗氧化系统的影响

MDA 含量常被作为植物细胞 ROS 累积水平和受损程度的判断指标,研究中 MDA 含量积累量随 Cd 浓度增大而增大。Cd 是质膜过氧化的重要诱变剂,高 Cd 诱导会产生较多 MDA,加剧植物细胞自由基量态,促进 Cd²⁺与细胞内的含 N、S 基团或蛋白质亲和形成二硫键(-S-S-)^[30],导致膜离子通道结构破坏。刘俊祥等^[20]对超积累植物 *P. divaricate* 的研究得到了相似结论。SOD 作为细胞内清除 ROS 的首要防线酶,能将

O₂·歧化为 H₂O₂,通过催化 Fenton 反应而消除产生的更多·OH。通常情况下,SOD 在 Cd 胁迫下表现为随胁迫增加而增加,或先升后降。POD 和 CAT 可催化 H₂O₂ 形成 H₂O,从而有效阻止 O₂·和 H₂O₂ 积累。本研究中,CAT 与 SOD 活性随 Cd 浓度增大而增大,而 POD 活性随 Cd 浓度增大则先增后降(表 4)。SOD 活性增强,是由于 SOD 核编码酶(Cu/Zn-SOD、Fe-SOD 和 Mn-SOD)存在于介质中,当其受到 ROS 刺激时,会通过 -NH₂ 末端定位顺序运至细胞并产生作用^[19]。另一方面,CAT 活性逐渐增强可能由于 CAT2 基因表达产物对 H₂O₂ 特异性清除。Kováčik 等^[8]对洋甘菊研究结果就证实了该观点。Cd 浓度≤40 mg·kg⁻¹ 时,POD 活性先升后降,与 CAT 和 SOD 对 H₂O₂ 催化作用起共同主导作用;而 Cd 浓度>40 mg·kg⁻¹ 时,POD 活性由于 Cd 毒害而失去其主导作用。这些结果表明,抗氧化酶活性变化可能是超积累植物的重金属解毒机制之一。

3.3 Cd 胁迫对龙葵吸收 N、P 和 K 的影响

重金属胁迫易导致植物营养元素不足或失调,扰乱正常的生理代谢乃至植物生长^[7]。Cd 在叶片内积累过多,易与叶绿体蛋白质上的巯基(-SH-)键结合,或取代 Ca、Mg、Zn 和 Fe 等元素,破坏叶绿体结构,干扰植物对营养元素吸收和转移,从而降低叶绿素的生物合成能力^[9]。研究中根、茎、叶和果实中全 N、P、K 积累

量均随 Cd 浓度增大而先升后降(除茎 P 外),表明一定浓度 Cd 胁迫能降低 C 和 N 代谢相关酶活性^[31],限制对 N 吸收和利用。K 积累量在 Cd 胁迫下发生显著改变,Cd 干扰对 K⁺吸收可能是因为存在某种交互作用^[5,7]。另一方面,细胞质膜 H⁺-ATP 酶活性变化与植物抗性紧密相关,Ca²⁺-ATP 酶能通过主动运输对胞内 Ca²⁺ 平衡微调^[3]。研究发现,地上部 H⁺-ATP 酶活性随 Cd 浓度增加而降低(表 6),Cd 胁迫增强细胞呼吸强度,抵御 Cd²⁺ 毒害,将 H⁺ 泵出胞外。地下部 H⁺-ATP 酶在 Cd 浓度 $\leq 10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时略有上升,表明根尖组织需要较高的质子电化学势梯度维持离子平衡,保证细胞对 Cd 胁迫的渗透调节;Cd 浓度 $\geq 20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时则显著下降,可能与胞内 Ca 调素(CaM)有关^[32]。Cd 胁迫造成胞内 Ca²⁺ 水平上升,导致 CaM 下降而使质膜 Ca²⁺-ATP 酶活性下降,高水平 Ca²⁺ 无法有效泵出细胞,于是通过信号传导降低质膜 H⁺-ATPase mRNA 转录水平,导致活性下降^[4]。Cd 浓度 $\geq 20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,地上部 ATP 酶(H⁺-ATPase 和 Ca²⁺-ATPase)活性高于地下部,表明高浓度 Cd 胁迫破坏质膜,损伤了根主动吸收,影响根系活力^[2]。

4 结论

(1)土壤培养下,龙葵幼苗能够超积累 Cd,其器官组织积累量顺序由高到低依次为:叶>茎>根>果实。

(2)从幼苗叶性状、株高、主根长及叶绿素含量等生长指标来看,高浓度 Cd($>40 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)抑制龙葵幼苗生长。

(3)当 Cd 浓度 $\leq 40 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,幼苗的过氧化程度(MDA 和 H₂O₂)较轻,细胞质膜 H⁺-ATP 酶和 Ca²⁺-ATP 酶活性未受严重影响,促进器官对 N、P 和 K 的吸收;而当 Cd 浓度 $>40 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,则限制幼苗对 N、P、K 吸收,其对氧化胁迫的响应方式不同。

参考文献:

- [1] Kudo H, Kudo H, Ambo H, et al. Cadmium sorption to plasma membrane isolated from barley roots is impeded by copper association onto membranes[J]. *Plant Science*, 2011, 180(2):300-305.
- [2] Janicka-Russak M, Kabała K, Burzyński M. Different effect of cadmium and copper on H⁺-ATPase activity in plasma membrane vesicles from *Cucumis sativus* roots[J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(11):4133-4142.
- [3] 刘柿良, 潘远智, 马明东, 等. 外源 NO 对镉胁迫下长春花质膜过氧化、ATPase 及矿质营养吸收的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(2):445-458.
LIU Shi-liang, PAN Yuan-zhi, MA Ming-dong, et al. Effects of exogenous NO on mineral nutrition absorption, lipid peroxidation and ATPase of plasma membrane in *Catharanthus roseus* tissues under cadmium stress[J]. *J Plant Nutri Fert*, 2014, 20(2):445-458.
- [4] Burzyński M, Kolano E. *In vivo* and *in vitro* effects of copper and cadmium on the plasma membrane H⁺-ATPase from cucumber (*Cucumis sativus* L.) and maize (*Zea mays* L.) roots[J]. *Acta Physiol Plant*, 2003, 25(1):39-45.
- [5] Xu L, Dong Y, Kong J, et al. Effects of root and foliar applications of exogenous NO on alleviating cadmium toxicity in lettuce seedlings[J]. *Plant Growth Regul*, 2014, 72(1):39-50.
- [6] 刘柿良, 杨容子, 潘远智, 等. 镉胁迫对长春花质膜过氧化、ATP 酶及 5'-核苷酸酶活性的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2013, 32(5):916-914.
LIU Shi-liang, YANG Rong-jie, PAN Yuan-zhi, et al. Effects of cadmium on lipid peroxidation, ATPase and 5'-AMPase activity of cytomembrane in *Catharanthus roseus* tissues[J]. *J Agro-Environ Sci*, 2013, 32(5):916-914.
- [7] Wu F Z, Yang W Q, Zhang J, et al. Cadmium accumulation and growth responses of a poplar (*Populus deltoids* × *Populus nigra*) in cadmium contaminated purple soil and alluvial soil[J]. *J Haza Mater*, 2010, 177(1):268-273.
- [8] Kováčik J, Babula P, Klejdus B, et al. Unexpected behavior of some nitric oxide modulators under cadmium excess in plant tissue[J]. *PLoS ONE*, 2014, 9:e91685. DOI:10.1371/journal.pone.0091685.
- [9] Xu J, Wang W, Yin H, et al. Exogenous nitric oxide improves antioxidative capacity and reduces auxin degradation in roots of *Medicago truncatula* seedlings under cadmium stress[J]. *Plant and Soil*, 2010, 326(1):321-330.
- [10] Liu J G, Liang J S, Li K Q, et al. Correlation between cadmium and mineral nutrients in absorption and accumulation in various genotypes of rice under cadmium stress[J]. *Chemosphere*, 2003, 52(9):1467-1473.
- [11] Wei S H, Zhou Q X, Wang X, et al. A newly discovered Cd-hyperaccumulator *Solanum nigrum* L.[J]. *Chin Sci Bull*, 2004, 49(24):2568-2573.
- [12] Wang L, Zhou Q X, Ding L L, et al. Effect of cadmium toxicity on nitrogen metabolism in leaves of *Solanum nigrum* L. as a newly found cadmium hyperaccumulator[J]. *J Haza Mater*, 2008, 154(1-3):818-825.
- [13] Sun R L, Zhou Q X, Jin C X. Cadmium accumulation in relation to organic acids in leaves of *Solanum nigrum* L. as a newly found cadmium hyperaccumulator[J]. *Plant and Soil*, 2006, 285(1):125-134.
- [14] 李合生, 孙 群, 赵世杰. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
LI He-sheng, SUN Qun, ZHAO Shi-jie. Theory and technique of plant physiological and biochemical experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [15] Cakmak I, Marschner H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves[J]. *Plant Physiology*, 1992, 98(4):1222-1227.
- [16] Patterson B D, MacRae E A, Ferguson I B. Estimation of hydrogen per-

- oxide in plant extracts using titanium(IV)[J]. *Analytical Biochemistry*, 1984, 139(2):487-492.
- [17] Wang Y, Sze H. Similarities and differences between the tonoplast-type and the mitochondrial H⁺-ATPase of oat roots[J]. *J Biol Chem*, 1985, 260(19):10434-10443.
- [18] 缪 颖, 曹家树, 将有条, 等. 大白菜干烧心病发生过程中 Ca²⁺-ATPase 活性的变化[J]. 园艺学报, 1998, 25(1):51-55.
- MIAO Ying, CAO Jia-shu, JIANG You-tiao, et al. Changes of Ca²⁺-ATPase activity in inner leaves during the development of tipburn in *Chinese cabbage*[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1998, 25(1):51-55.
- [19] Benavides M, Gallego S, Tomaro M. Cadmium toxicity in plants[J]. *Braz J Plant Physiol*, 2005, 17(1):21-34.
- [20] 刘俊祥, 孙振元, 勾 萍, 等. 镉胁迫下多年生黑麦草的光合生理响应[J]. 草业学报, 2012, 21(3):191-197.
- LIU Jun-xiang, SUN Zhen-yuan, GOU Ping, et al. Response of photosynthetic physiology of perennial ryegrass(*Lolium perenne*) to Cd²⁺ stress[J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2012, 21(3):191-197.
- [21] 汤叶涛, 关丽捷, 仇荣亮, 等. 镉对超富集植物滨藜抗氧化系统的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(2):324-332.
- TANG Ye-tao, GUAN Li-jie, QIU Rong-liang, et al. Antioxidative defense to cadmium in hyperaccumulator *Picris divaricata* V.[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(2):324-332.
- [22] Liu S L, Yang R J, Ma M D, et al. Effects of exogenous NO on the growth, mineral nutrient content, antioxidant system, and ATPase activities of *Trifolium repens* L. plants under cadmium stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(1):1721-1723.
- [23] Gonzaga M I S, Santos J A G, Ma L Q. Phytoextraction by arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. from six arsenic-contaminated soils: Repeated harvests and arsenic redistribution[J]. *Environ Pollut*, 2008, 154(8):212-218.
- [24] 易自成, 贺俊波, 程 华, 等. 镉对皇竹草构件生长及生理特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(2):276-282.
- YI Zi-cheng, HE Jun-bo, CHENG Hua, et al. Effects of Cd polluted soil on the modular growth and physiological characteristics of *Penisetum hybridum*[J]. *J Agro-Environ Sci*, 2014, 33(2):276-282.
- [25] 丁继军, 潘远智, 刘柿良, 等. 外源 AsA 对土壤重金属镉胁迫下石竹(*Dianthus chinensis*)幼苗生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2013, 32(8):1520-1528.
- DING Ji-jun, PAN Yuan-zhi, LIU Shi-liang, et al. Effects of exogenous AsA on the growth of *Dianthus chinensis* seedlings under soil Cd stress[J]. *J Agro-Environ Sci*, 2013, 32(8):1520-1528.
- [26] Zhang X, Gao B, Xia H. Effect of cadmium on growth, photosynthesis, mineral nutrition and metal accumulation of bana grass and vetiver grass[J]. *Ecotox Environ Safety*, 2014, 106(5):102-108.
- [27] Sakuraba Y, Rahman M L, Cho S H, et al. The rice faded green leaf locus encodes protochlorophyllide oxidoreductase B and is essential for chlorophyll synthesis under high light conditions[J]. *Plant J*, 2013, 74(1):122-133.
- [28] 邵国胜, 谢志奎, 张国平. 杂草稻和栽培稻氮代谢对镉胁迫反应的差异[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(2):189-193.
- SHAO Guo-sheng, XIE Zhi-kui, ZHANG Guo-ping. Different responses to cadmium stress in nitrogen metabolism between weedy rice and cultivated rice(*Oryza sativa*)[J]. *Chin J Rice Sci*, 2006, 20(2):189-193.
- [29] Pankovic D, Plesnicar M, Arsenijevic M I, et al. Effects of nitrogen nutrition on photosynthesis in Cd-treated sunflower plants[J]. *Ann Bot*, 2000, 86(4):841-847.
- [30] Mishra S, Srivastava S, Tripathi R D, et al. Phytochelatin synthesis and response of antioxidants during cadmium stress in *Bacopa monnieri* L. [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2006, 44(2):25-37.
- [31] Broadley M R, Escobar-Gutiérrez A J, Burns A. What are the effects of nitrogen deficiency on growth components of lettuce?[J]. *New Phytol*, 2000, 147(3):519-526.
- [32] Kabała K, Janicka-Russak M, Burzyński M, et al. Comparison of heavy metal effect on the proton pumps of plasma membrane and tonoplast in cucumber root cells[J]. *J Plant Physiol*, 2008, 165(2):278-288.