

碱蓬和滨藜对镉和钠吸收、转运及亚细胞分布特性的比较研究

杨亚洲¹, 张春华², 郑青松¹, 张春银³, 葛 滢^{1*}

(1.南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏省海洋生物学重点实验室, 南京 210095; 2.南京农业大学生命科学实验中心, 元素与生命科学研究合作示范实验室, 南京 210095; 3.江苏盐城绿苑盐土农业科技有限公司, 江苏 盐城 224002)

摘要:采用水培试验方法,比较了不同类型盐生植物碱蓬和滨藜的Cd耐性,研究了两者对Cd和Na的富集规律及亚细胞水平上的Cd解毒机制差异。结果表明,Cd胁迫下碱蓬和滨藜的根长、株高及干重等均受到不同程度的抑制,两者的表观毒害症状及对Cd的响应敏感度也存在明显差异;根系耐性指数可以作为评价两者Cd耐性的指标,碱蓬表现出更强的Cd耐性。另外,除 $1\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd胁迫下,碱蓬根表的单位面积Cd吸附量均显著高于滨藜;两者吸收的Na大量转运至地上部,吸收的Cd则主要富集在根部,但碱蓬对Cd的转运能力比滨藜弱。亚细胞分布分析发现,两种盐生植物各器官中Cd均主要分布于细胞壁,其次为胞液;细胞壁的固定为两者亚细胞水平上的主要Cd解毒机制,且碱蓬不同器官细胞壁的固定能力比滨藜强,根部Cd亚细胞分布特性对Cd从根部向地上部转运有显著影响。Cd胁迫除产生直接毒害外,也影响碱蓬和滨藜地上部及根部的Na含量,干扰了两者不同器官及亚细胞水平上的正常Na稳态。

关键词:盐生植物;镉;耐性;亚细胞分布

中图分类号:X53 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2015)04-0619-08 doi:10.11654/jaes.2015.04.002

Uptake, Translocation and Subcellular Distribution Characteristics of Cadmium and Sodium in *Suaeda salsa* and *Atriplex triangularis*

YANG Ya-zhou¹, ZHANG Chun-hua², ZHENG Qing-song¹, ZHANG Chun-yin³, GE Ying^{1*}

(1.College of Resources and Environmental Sciences, Jiangsu Provincial Key Laboratory of Marine Biology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2.Demonstration Laboratory of Elements and Life Science Research, Laboratory Centre of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3.Yancheng Green Garden Saline Soil Agricultural Technology Co., Ltd., Yancheng 224002, China)

Abstract: Tolerance and accumulation of cadmium in halophytic species are important for phytoremediation and food safety of heavy metals contaminated saline soils. A hydroponic experiment was conducted to compare the growth response and the Cd and Na uptake, translocation and subcellular distribution of two halophytic species, *Suaeda salsa* and *Atriplex triangularis*, in order to improve the understanding of Cd accumulation and detoxification mechanisms at the subcellular level of these two types of halophytes. Both species showed decrease in root length, plant height and biomass under Cd stress. However, the growth response and Cd toxicity symptoms were quite different between both species, with *S. salsa* less severely affected by Cd stress than *A. triangularis*, implying that *S. salsa* had higher Cd tolerance than *A. triangularis* did. The capacity of Cd adsorption on root surface of two halophytes was also obviously different. Additionally, *S. salsa* had higher root Cd accumulation but a lower Cd translocation rate than *A. triangularis*. Cadmium tolerance was associated with the Cd accumulation in the roots and thus low transport to the shoots. The subcellular distribution of Cd was in order of cell wall fraction>soluble fraction>organelle fraction. The cell wall and soluble fractions were the dominant storage compartments for Cd in the roots, stems and leaves. *S. salsa* could bind more Cd in the cell wall fractions than *A. triangularis*. Thus, immobilization of Cd by the cell walls of different organs appeared to be the main Cd detoxification mechanism at the subcellular level. Cadmium stress also influenced the content of Na in shoots and roots of two plants, interfering the normal Na homeostasis at the levels of organs and subcellular fractions.

Keywords: halophyte; cadmium; tolerance; subcellular distribution

收稿日期:2014-12-04

基金项目:农业部948项目(2013-Z22);江苏省农业科技自主创新项目(CX[12]1005-04)

作者简介:杨亚洲(1988—),男,硕士研究生,从事环境污染控制与生物修复研究。E-mail:2012103040@njau.edu.cn

*通信作者:葛 滢 E-mail:yingge711@njau.edu.cn

近年来,不断增强的高强度人类活动使海岸带资源、环境和生态系统遭受极大的冲击和破坏,重金属污染日益成为河口和海岸等盐沼湿地生态系统的一个潜在风险^[1],其中镉(Cadmium, Cd)具有移动性强、生物毒性大等特点,且易通过食物链富集危害人类健康^[2]。盐生植物通常是盐渍化土壤上的天然植物区系,能够在高含盐生境中生长并完成其生活史,其耐盐的同时对一些有毒、有害重金属也有较强的耐性,且可以富集重金属^[3]。盐生植物在修复重金属污染的盐土方面,可能比甜土植物或超积累植物更有优势^[4],并逐渐成为植物修复领域研究的新趋势。国外学者通过筛选当地有代表性的盐生植物,已开展了一些探索性的利用盐生植物修复 Cd 污染盐土的研究^[5-7]。这也为我国有针对性利用盐生植物修复重金属污染盐土提供了新的思路。

碱蓬(*Suaeda salsa*)和滨藜(*Atriplex triangularis*)均为藜科一年生草本盐生植物,分属稀盐盐生植物和泌盐盐生植物两种不同的类型,在我国河北东部、山东东部和东南沿海以及江苏东北部等河口和海岸盐沼湿地都有广泛分布^[8]。本课题组前期研究以沿海滩涂高潮汐区的先锋优势物种碱蓬为试验材料,采用土培法,发现碱蓬在 NaCl 和 Cd 双重胁迫下仍能保持盐生植物的特性,且对 Cd 具有较强的耐性和累积能力,在修复 Cd 污染盐土方面有一定的潜力和较好的前景^[9],但未对碱蓬 Cd 吸收、转运和解毒机制进行更深入的研究。另外,碱蓬和滨藜还因其富含多种氨基酸、维生素和铁、锌、硒等人体所必需的微量元素,营养价值很高且抗逆性强,作为海水蔬菜已成为江苏滩涂农业的一个重要发展方向^[10-12]。然而,随着滩涂重金属污染的加剧,其作为绿色食品种植和出口却面临一些安全问题。

从植物修复或食品安全的角度出发,碱蓬和滨藜这两种不同耐盐类型植物对 Cd 的吸收、转运及耐性等方面,是否存在明显差异及其解毒机制目前仍不清楚,而通过亚细胞分级的方法,研究重金属元素的亚细胞分布特性,对了解植物重金属富集规律和解毒机制具有重要意义。对于非盐生植物^[13-15]而言,这方面已有较多研究,而对盐生植物 Cd、Na 的富集规律及亚细胞分布特性方面的报道还不多见。本研究以碱蓬和滨藜为试验材料,通过苗期水培毒理学试验,比较这两种盐生植物对盐离子 Na 和重金属 Cd 的吸收、转运及两者的 Cd 耐性差异,并结合各器官中的 Cd 亚细胞分布特性,探讨碱蓬和滨藜亚细胞水平上的

Cd 解毒机制差异,以期能为盐沼湿地污染修复和海水蔬菜品质安全提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试植物碱蓬和滨藜种子由江苏盐城绿苑盐土农业科技有限公司提供。

1.2 试验设计

将碱蓬和滨藜种子用 0.5% NaClO 溶液消毒 15 min,去离子水冲洗干净后,播种于砂盘中,温室内育苗,待碱蓬和滨藜长至 8 叶进行移苗。水培试验方法在参考彭益全等^[12]、Mori 等^[16]、Li 等^[17]相关研究和前期预实验的基础上改进,选择长势一致的幼苗移栽到含 0.1% NaCl 的 Hoagland 完全营养液中,每桶 5 株。待幼苗适应水培环境后开始 Cd 处理(以 $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ 形式),Cd 处理浓度为 0、1、10、50、100、200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$,每组处理 3 个重复。水培过程中每天定时通气,每 2 d 换 1 次营养液(pH 6.5),处理 14 d 后收获样品进行相关指标测定。

1.3 分析测定

1.3.1 株高、根长、根面积及生物量测定

碱蓬和滨藜样品收获后用去离子水将根部冲洗干净,测量株高和根长,然后将地上部与根部分开,并称其鲜重。对碱蓬和滨藜根部图像扫描,然后用 Rootedge 软件分析可以得到两者的根面积参数^[18]。部分样品经 90 °C 杀青 15 min,70 °C 烘干至恒重,分别称其干重。

1.3.2 根表吸附 Cd 提取及含量测定

将碱蓬和滨藜根部用预冷的 5 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaCl_2 溶液浸提 10 min,洗脱吸附在根表的 Cd^[19],保留洗脱液定容后,用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES)进行 Cd 含量测定。分别结合两者的根面积,计算碱蓬和滨藜根表单位面积的 Cd 吸附量。

1.3.3 地上部和根部 Cd、Na 含量测定

碱蓬和滨藜的地上部与根部烘干样经粉碎后,称 0.1 g 左右于消煮管内,加 2 mL 浓硝酸,采用内插管微波消解法^[9]进行消解。将消解后的样品用去离子水定容至 10 mL,采用 ICP-OES 测定碱蓬和滨藜地上部及根部 Cd、Na 含量。

1.3.4 根、茎、叶中 Cd、Na 的亚细胞分布

碱蓬和滨藜根、茎、叶中 Cd、Na 的亚细胞分布参照文献[20]的分级方法,鲜样匀浆后差速离心分为细胞壁组分、细胞器组分和胞液组分,各组分采用同样

方法消解测定 Cd、Na 含量。本试验过程中采用标准物质 GBW07603(GSV-2)进行质量控制,亚细胞分离过程的准确性主要通过样品的回收率进行检验,测定 Cd 和 Na 的回收率在 92.1%~102.3%,保证方法的可靠性和结果的准确性。

1.4 数据处理

根系耐性指数^[21]及 Cd、Na 转移系数^[22]的计算公式如下:

根系耐性指数=各处理根长/对照根长

Cd、Na 转移系数=地上部 Cd、Na 含量/根部 Cd、Na 含量×100%

实验数据均以 3 次重复的平均值±标准偏差来表示,采用 SPSS 20.0 统计软件进行主成分分析、单因素方差分析及相关性分析,采用 SigmaPlot 10.0 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 两种盐生植物对 Cd 的耐性比较

处理期间每天观察碱蓬和滨藜根、茎、叶表观毒害症状,发现碱蓬和滨藜不同器官表现出的毒害症状以及对 Cd 响应敏感度都存在较大区别。从处理时间上看,滨藜在 100、200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd 处理第 6 d 即出现根系变黄、叶尖失绿及叶片变薄的毒害症状;相同 Cd 浓度处理下,碱蓬的毒害症状则表现滞后,第 10 d 时开始出现根毛变黑、肉质叶失水萎蔫的现象。而在 Cd 处理浓度小于 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,与对照相比,两者均没有出现明显的毒害现象,表现出一定的耐性。结合表 1 生物量可以看出,随着 Cd 处理浓度的增大,碱蓬和滨藜的地上部与根部干重都呈不同程度的下降趋势。

表 1 不同 Cd 处理对碱蓬和滨藜地上部及根部干重的影响
Table 1 Effects of different Cd concentrations on dry biomass of *S. salsa* and *A. triangularis*

Cd 处理/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	碱蓬 <i>S. salsa</i>		滨藜 <i>A. triangularis</i>	
	地上部干重 Shoot DW/mg	根部干重 Root DW/mg	地上部干重 Shoot DW/mg	根部干重 Root DW/mg
0	172.6±24.4a	14.8±1.6a	316.7±25.3a	35.2±2.7a
1	160.3±26.9ab	13.7±0.8ab	295.2±27.8ab	29.3±5.8b
10	155.5±20.6ab	13.0±1.4bc	284.5±25.0bc	22.5±6.6bc
50	134.4±13.3bc	12.7±1.3cd	245.8±22.5cd	18.6±4.3cd
100	128.5±13.1cd	12.2±1.0d	213.3±16.6de	17.6±2.6cd
200	127.7±5.9d	11.5±1.1d	185.0±26.3e	13.3±3.3d

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Note: Different letters within each column indicate significant difference($P<0.05$).

Cd 处理浓度较小时,两者地上部干重减少并不显著;当 Cd 处理浓度增大到 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,碱蓬的地上部干重开始显著降低($P<0.05$),为无 Cd 对照的 77.9%;滨藜的地上部干重则在 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd 处理时显著低于对照($P<0.05$),且随着 Cd 处理浓度的增大,滨藜地上部干重的降幅明显大于碱蓬。两者根部干重的变化与地上部类似,碱蓬和滨藜根部干重分别在 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd 处理时显著低于对照($P<0.05$);与对照相比,在 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd 处理下,两者根部干重最大降幅分别为 22.3%和 62.2%。

对不同 Cd 浓度胁迫下碱蓬和滨藜的株高、根长、根面积、地上部和根部鲜重及干重等 7 个指标进行主成分分析,提取特征值大于 1 的主成分,分别可以解释原变量方差的 83.1%和 89.7%,其中第一主成分可以解释为“根系因子”,且根长指标在第一主成分上荷载最高,综合反映了 Cd 胁迫下碱蓬和滨藜的生长状况,因而可将根系耐性指数作为衡量两者 Cd 耐性的指标。如图 1 所示,碱蓬在 1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd 处理时,根系耐性指数仍接近 1,而滨藜的根系耐性指数仅为 0.83;总的来看,在不同 Cd 浓度胁迫下,碱蓬的根系耐性指数在 0.98~0.78 之间,均显著高于滨藜的 0.83~0.63($P<0.05$)。这说明碱蓬呈较强的 Cd 耐性,也与上述两者对 Cd 的响应结果一致。

2.2 碱蓬和滨藜根表对 Cd 的吸附

由表 2 可知,在 1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd 处理下,碱蓬和滨藜的根表单位面积 Cd 吸附量分别为 0.71、0.62 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$,两者差异并不显著($P>0.05$);随着 Cd 处理浓度的增大,碱蓬和滨藜根表单位面积 Cd 吸附量均增加,碱蓬根表单位面积 Cd 吸附量极显著($P<0.01$)高于滨藜;Cd 处理浓度为 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,两者根表单位面积 Cd 吸附量差异显著($P<0.05$),碱蓬根表 Cd

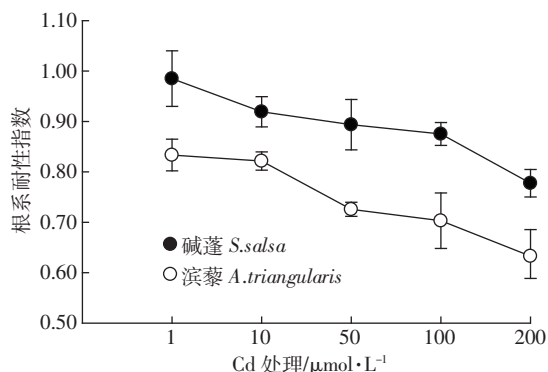


图 1 碱蓬和滨藜的根系耐性指数

Figure 1 Root tolerance index of *S. salsa* and *A. triangularis* under different Cd concentrations

表 2 不同 Cd 处理下碱蓬和滨藜根表单位面积的 Cd 吸附量(μmol·m⁻²)

Table 2 Amount of Cd adsorbed on root surface of *S. salsa* and *A. triangularis* under different Cd concentrations(μmol·m⁻²)

Cd 处理/μmol·L ⁻¹	1	10	50	100	200
碱蓬 <i>S. salsa</i>	0.71±0.11	23.79±2.06	88.30±9.19	170.36±16.13	243.28±39.04
滨藜 <i>A. triangularis</i>	0.62±0.16	4.07±0.88	20.07±1.60	54.16±8.63	94.51±24.96
显著性 Significance	NS	**	**	**	*

注:*表示同一 Cd 处理下碱蓬和滨藜单位面积 Cd 吸附量差异显著($P<0.05$);**表示两者差异极显著($P<0.01$);NS 表示两者差异不显著。

Note: *means significant difference ($P<0.05$) between two halophytes at the same concentration, **means highly significant difference ($P<0.01$), NS means no significant difference.

吸附量约为滨藜的 2.57 倍。这说明碱蓬根表单位面积的吸附容量比滨藜更大。

2.3 碱蓬和滨藜对 Cd、Na 的吸收及转运

从表 3 可以看出,两种盐生植物体内 Cd 含量均随 Cd 处理浓度的增大而显著升高($P<0.05$)。地上部 Cd 含量远低于根部,说明碱蓬和滨藜在处理期间吸收的 Cd 主要富集在根部,只有少量被转运到地上部。虽然碱蓬根表单位面积 Cd 吸附量高于滨藜,但在 1、10 μmol·L⁻¹ Cd 处理下,碱蓬根部 Cd 含量却均低于滨藜,表现出限制根表吸附的 Cd 进入根内的效果;随着 Cd 处理浓度的增大,两者的根部 Cd 含量与根表单位面积 Cd 吸附量趋势一致。地上部 Cd 含量整体表现为滨藜高于碱蓬。从两者的 Cd 转移系数上看,碱蓬的转移系数为 1.37%~2.93%,滨藜的转移系数为 1.46%~5.33%,表明碱蓬对 Cd 的转运能力比滨藜弱。

与 Cd 不同,碱蓬和滨藜地上部 Na 含量均高于根部,植株吸收的 Na 大量转运到地上部(表 3)。在含

盐无 Cd 对照处理下,两种盐生植物均生长良好;而 Cd 胁迫下,碱蓬地上部和根部 Na 含量与对照相比最大降幅分别为 27.3%和 37.1%,滨藜地上部和根部 Na 含量最大降幅分别达 21.1%和 49.8%,均显著低于对照($P<0.05$)。这说明不同 Cd 浓度胁迫导致了碱蓬和滨藜体内 Na 稳态的失衡,Cd 胁迫除了对碱蓬和滨藜产生直接毒害外,还严重影响了两者的地上部及根部的 Na 利用。对碱蓬和滨藜地上部及根部 Na 含量与 Cd 处理间进行相关性分析也发现,碱蓬地上部 Na 含量与营养液中 Cd 处理呈极显著负相关($r=-0.630^{**},n=18$),根部 Na 含量与 Cd 处理间呈显著负相关($r=-0.555^{*},n=18$);滨藜地上部和根部 Na 含量也与营养液中 Cd 处理间存在极显著和显著的负相关性,相关系数分别为-0.679**和-0.574*(表 4)。这也说明 Cd 处理显著影响着碱蓬和滨藜的地上部和根部 Na 含量。从表 4 还可以看出,两者地上部和根部的 Na 含量也与相应部位的 Cd 含量及 Cd 累积量间存在显著或极显著的负相关性,造成了两者体内的 Na 利用紊乱。

表 3 不同 Cd 处理下两种盐生植物体内 Cd 和 Na 的含量及转移系数

Table 3 Contents and translocation factors of Cd and Na in *S. salsa* and *A. triangularis* under different Cd concentrations

盐生植物物种 Species	Cd 处理/ μmol·L ⁻¹	Cd 含量 Cd contents/mg·kg ⁻¹		Cd 转移系数/% Translocation factor	Na 含量 Na contents/g·kg ⁻¹		Na 转移系数/% Translocation factor
		地上部 Shoot	根部 Root		地上部 Shoot	根部 Root	
碱蓬 <i>S. salsa</i>	0	ND	ND	—	9.33±0.65	3.05±0.52	306.41±20.23
	1	1.73±0.31	126.90±13.29	1.37±0.13	8.78±0.84	2.91±0.30	301.93±23.58
	10	8.12±1.56	475.80±27.09	1.71±0.18	6.80±0.53	2.27±0.19	298.89±35.69
	50	35.16±4.53	1 300.66±85.98	2.07±0.29	6.89±0.35	2.35±0.28	293.19±19.80
	100	59.23±9.06	2 573.46±105.92	2.30±0.21	6.78±0.39	2.50±0.21	270.99±34.38
	200	83.60±11.50	2 855.78±162.47	2.93±0.15	6.80±0.33	1.92±0.18	354.48±37.12
滨藜 <i>A. triangularis</i>	0	ND	ND	—	17.39±0.61	9.49±0.57	183.92±15.05
	1	4.76±0.36	325.23±12.81	1.46±0.20	16.33±1.43	9.27±0.65	176.12±22.07
	10	9.22±1.75	585.62±38.93	1.57±0.18	15.94±1.03	4.76±0.45	334.62±38.26
	50	31.83±9.95	971.31±35.52	3.28±0.24	14.44±0.65	4.97±0.25	290.39±6.04
	100	71.26±9.98	1 336.49±41.57	5.33±0.36	14.90±1.30	5.23±0.37	285.98±38.08
	200	112.84±29.28	2 197.12±31.23	5.14±0.47	13.72±0.94	5.18±0.57	264.81±10.10

注:ND 表示未检测出。

Note:ND means undetected.

表 4 碱蓬和滨藜地上部及根部 Na 含量与 Cd 处理、相应部位 Cd 含量及累积量间的相关性分析

Table 4 Correlation coefficients between Na content and Cd concentration, Cd content and accumulation of *S. salsa* and *A. triangularis*

相关系数 Correlation coefficient	碱蓬 Na 含量 Na contents/g·kg ⁻¹		滨藜 Na 含量 Na contents/g·kg ⁻¹	
	地上部 Shoot	根部 Root	地上部 Shoot	根部 Root
Cd 处理 Cd treatment concentration/μmol·L ⁻¹	-0.630**	-0.555*	-0.679**	-0.574*
Cd 含量 Plant Cd content/mg·kg ⁻¹	-0.495*	-0.607**	-0.570*	-0.588*
Cd 累积量 Plant Cd accumulation/μg·株 ⁻¹	-0.514*	-0.640**	-0.566*	-0.626**

注: * 表示存在显著相关性($P<0.05$); ** 表示存在极显著相关性($P<0.01$)。

Note: *means significant correlation($P<0.05$); **means highly significant correlation($P<0.01$).

2.4 碱蓬和滨藜不同器官中 Cd 和 Na 的亚细胞分布

碱蓬和滨藜不同器官中 Cd 含量的顺序为根>茎>叶, Na 含量则表现为叶>茎≈根, 重金属 Cd 在这两种盐生植物各器官中的分布规律与盐分元素 Na 大致相反。另外, Cd 在各组分中分布百分比为细胞壁>胞液>细胞器, Na 亚细胞分布百分比为胞液>细胞壁>细胞器。碱蓬和滨藜均为叶中 Na 含量最高, 叶亚细胞各组分中又以胞液中 Na 百分比最多, 分别达 59.9%~67.1%和 56.4%~65.8%; 随着 Cd 处理浓度的增大, 胞液中 Na 分配比例整体呈降低趋势(数据未

列出)。这说明 Cd 胁迫也导致了亚细胞水平上的 Na 稳态失衡。

图 2 为碱蓬和滨藜根、茎、叶中 Cd 的亚细胞分布百分比。如图 2(a)所示, 碱蓬和滨藜根部亚细胞组分中分别有 95%和 85%左右的 Cd 存在于细胞壁和胞液, 其中又以细胞壁所占百分比最高, 分别为 58.3%~76.1%和 49.6%~62.2%, 但碱蓬根细胞壁中 Cd 所占百分比显著高于滨藜($P<0.05$)。这说明两者均能将根部大部分的 Cd 固定在细胞壁, 限制通过跨膜运输进入细胞内, 减少对细胞器的毒害, 且碱蓬根部细

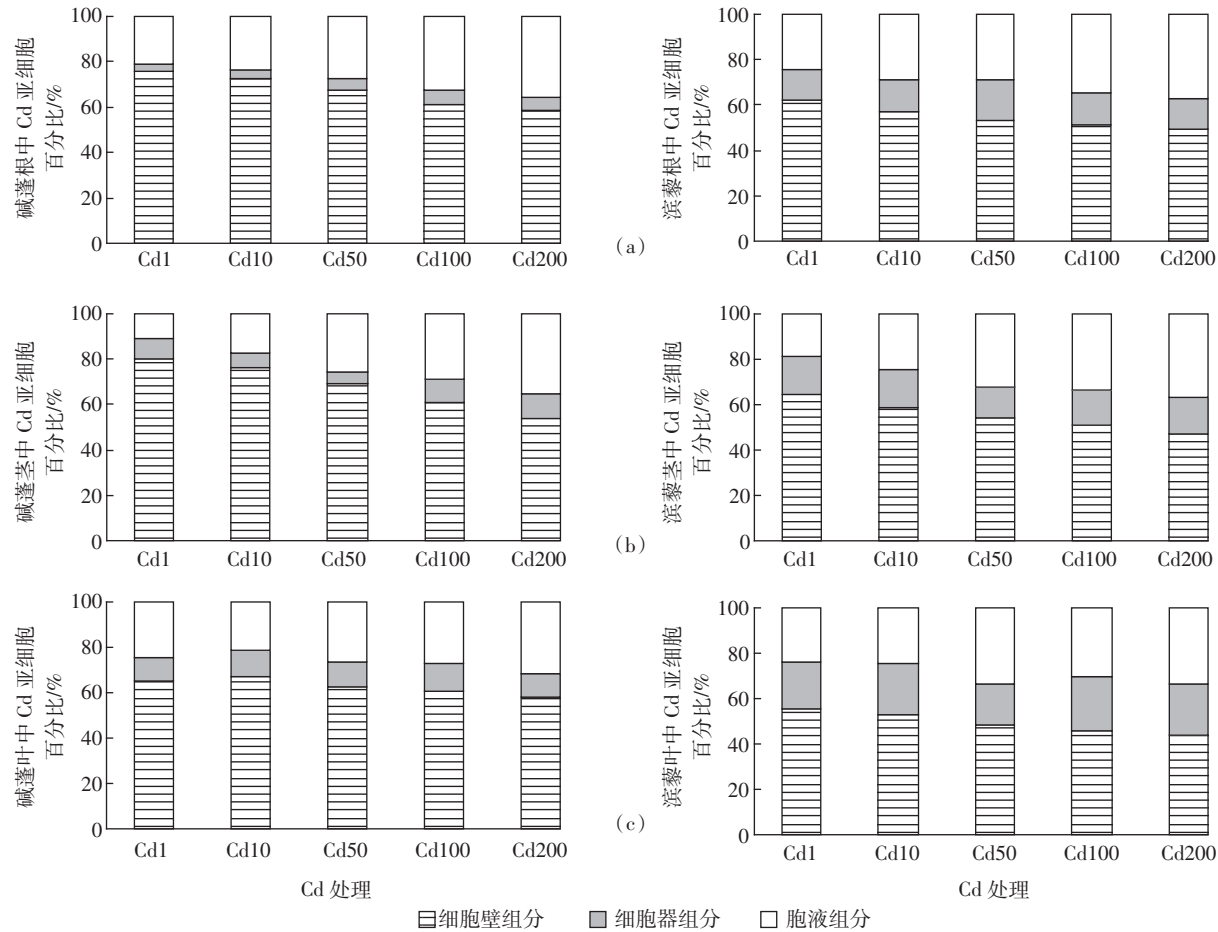


图 2 碱蓬和滨藜根(a)、茎(b)、叶(c)中 Cd 的亚细胞分布百分比

Figure 2 Proportion of Cd subcellular distribution in roots(a), stems(b), and leaves(c) of *S. salsa* and *A. triangularis*

胞壁组分的固定能力强于滨藜。从图 2(a)还可以看出,随着 Cd 处理浓度的增大,碱蓬和滨藜根细胞壁中 Cd 所占百分比均有所降低,细胞器和胞液中 Cd 含量百分比则小幅升高。这可能是根细胞壁固定能力有限,Cd 跨膜进入根细胞后,小部分被细胞器吸收,胞内的另一部分 Cd 则被区隔化于液泡。碱蓬和滨藜茎、叶中 Cd 亚细胞分布情况[图 2(b)、图 2(c)]与根部类似,茎、叶中大部分的 Cd 仍分布于细胞壁和胞液中,也说明细胞壁的固定是两者亚细胞水平上的主要 Cd 耐性机制,但两者的不同器官及组分的解毒能力存在差异。

结合碱蓬和滨藜根部 Cd 亚细胞分布特性与两者 Cd 转运差异分析发现(图 3),碱蓬和滨藜 Cd 转移系数均随根细胞壁中 Cd 分配比例的增加而递减,根细胞壁的固定限制了 Cd 向地上部转运;而对 Cd 转运的影响程度滨藜又明显大于碱蓬,但整体仍表现为碱蓬 Cd 转移系数低于滨藜,这与碱蓬根细胞壁(F1)中 Cd 分配比例高于滨藜有关。

3 讨论

Cd 是植物生长的非必需元素,毒性很强,会导致植物细胞损伤并影响其正常生理代谢,累积到一定程度就会表现出毒害症状,Cd 在植物不同部位累积,其毒害效应有所不同^[23]。本试验不同 Cd 浓度处理下,碱蓬和滨藜的表观毒害症状及对 Cd 的响应敏感度均存在明显差异。从处理浓度和时间上看,碱蓬的毒害效应响应滞后于滨藜,且滨藜的毒害症状也较碱蓬严重。本研究通过苗期水培毒理学试验,对能够反映两种盐生植物 Cd 耐性的株高、根长、根面积及生物量

等指标作主成分分析发现,根系耐性指数可以作为评价两者 Cd 耐性的指标。比较两者的根系耐性指数可知,在不同 Cd 浓度胁迫下,碱蓬的根系耐性指数均显著高于滨藜(图 1),说明碱蓬对 Cd 的耐性强于滨藜。

重金属在根表面的吸附是其进入根部细胞被吸收和累积的第一步,也是发生在根-液界面间的一个重要过程。从碱蓬和滨藜根表对 Cd 的吸附来看,在不同 Cd 浓度胁迫下,碱蓬根表单位面积 Cd 吸附量均不同程度高于滨藜(表 2)。李丹丹等^[24]在研究小麦根对 Cd 的吸附及吸收时,用 EDTA 提取的部分作为根表吸附态 Cd,与小麦根对 Cd 的吸收通量间有较好的线性关系,但随着 Cd 浓度的增加稳定常数、渗透常数和同化速率常数均呈降低趋势。本研究将碱蓬和滨藜根表吸附态 Cd 用两者根表单位面积 Cd 吸附量表征发现,除了 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd 胁迫外,两者根表单位面积 Cd 吸附量存在显著差异,这可能与两者根表面生物学性质有关。有相关研究表明,高碱蓬(*Suaeda altissima* L.)根细胞壁有 3 种阳离子交换基团,且均受 NaCl 盐度的影响^[25]。碱蓬根表单位面积 Cd 吸附量显著高于滨藜,可能是由于碱蓬根表单位面积比滨藜存在更多的阳离子交换基团。但两者根表生物学性质有何差异及对 Cd 吸附有何影响,还需要进一步的研究。

根表吸附的 Cd 可通过质外体或共质体途径进入根内。碱蓬根表单位面积能吸附大量的 Cd,根部的 Cd 含量也相对较高,但地上部的 Cd 含量却低于滨藜(表 3)。碱蓬和滨藜吸收的 Na 大量转运至地上部,吸收的 Cd 则主要富集在根部,但碱蓬的 Cd 转移系数均低于滨藜。陈良等^[26]研究镉胁迫下耐盐碱植物菊芋(*Helianthus tuberosus*)的光合作用特征及对 Cd 吸收转运也发现,根部是 Cd 富集的主要器官,转移系数也因两种菊芋品种不同有所差异。本研究中,碱蓬对 Cd 的转运能力较弱,将 Cd 更多地截留在根部,在一定程度上可以保护地上部的重要光合生理活动,这是碱蓬表现出较强 Cd 耐性的原因之一。碱蓬属于典型的叶肉质化稀盐盐生植物,可以通过吸水稀释肉质化组织中的盐分或通过离子区隔化于液泡,在高盐胁迫下既避免了盐分离子对细胞的伤害,又降低了水势;而滨藜分属为泌盐盐生植物,其叶表面具有盐囊泡,能够将体内的盐分分泌到囊泡贮存起来^[27],这是碱蓬和滨藜适应盐渍生境的不同生理机制。在本试验中,这两种不同耐盐类型的盐生植物也表现出对 Cd 的耐性差异,而 Na 是碱蓬和滨藜生长必不可少的元素,

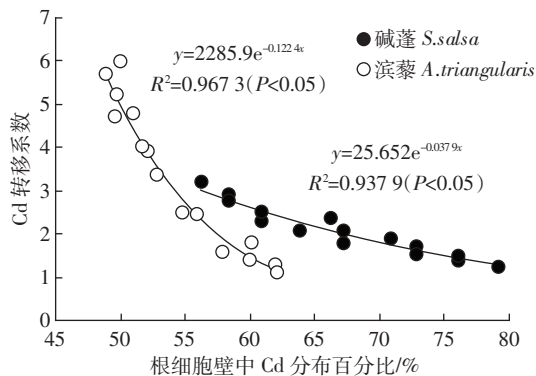


图 3 碱蓬和滨藜根细胞壁中 Cd 分布百分比对两者 Cd 转移系数的影响

Figure 3 Effects of root cell wall-bound fraction on Cd translocation factors of *S. salsa* and *A. triangularis*

可作为主要的无机渗透调节物质以维持其正常的渗透势,适量盐度对渗透调节和光合作用等正常生理活动是有利的。有研究报道,Na在促进碱蓬肉质化中起主导作用^[28];滨藜主要靠吸收并在细胞内积累Na来降低渗透势,保证植株的水分吸收,缺Na还会导致叶片栅栏组织发育障碍^[29]。与非盐生植物相比,盐生植物组织和器官、胞内和胞间的Na稳态则显得尤为重要^[30]。本研究发现,碱蓬的肉质叶失水,滨藜出现叶片变薄的现象,可能与其地上部的Na利用紊乱有关。相关性分析也发现,碱蓬和滨藜的地上部及根部Na含量与Cd处理、相应部位Cd含量及Cd累积量间均存在显著或极显著的负相关关系(表4)。Cd胁迫除产生直接毒害外,也影响碱蓬和滨藜地上部及根部的Na含量,干扰两者各器官中正常的Na稳态。此外,有研究发现盐度(NaCl)这一关键因素在盐生植物对重金属的吸收及转运中至关重要,如氯化物(NaCl和KCl)减少了盐生植物(*Atriplex halimus* L.)地上部和根部Cd积累^[31],但同时Na作为主要的无机渗透调节物质向地上部大量转运,可能又会促进重金属向上转运^[30]。基于此,本试验中研究碱蓬和滨藜对Cd的耐性及富集规律,也充分考虑了两者对盐分离子Na的利用差异,这在以往关于盐生植物的重金属研究中很少体现。

植物对重金属的耐性除与植物对重金属的吸收及转运有关外,也与重金属在植物体内的分布及结合状态密切相关。本研究进一步从亚细胞水平分析碱蓬和滨藜表现出的Cd耐性差异发现,各器官中大部分的Cd均分布于细胞壁和胞液中,但两者不同器官及组分的解毒能力存在差异(图2),细胞壁的固定是两者在亚细胞水平上对Cd的主要耐性机制。潘秀等^[32]对潮滩盐沼植物互花米草(*Spartina alterniflora*)Cd亚细胞分布研究表明,其细胞壁和胞液中Cd分布比例最高且相互协调,从而增强互花米草对重金属Cd的耐性。

4 结论

(1)耐盐类型不同的两种盐生植物碱蓬和滨藜在Cd胁迫下,表观毒害症状及对Cd响应敏感度均存在明显差异,根系耐性指数可以作为评价两者Cd耐性的指标,碱蓬表现出更强的Cd耐性。

(2)碱蓬对Cd的转运能力比滨藜弱,将Cd更多截留在根部,在一定程度上减少了Cd对地上部的毒害;另一方面碱蓬不同器官细胞壁的固定能力均强于

滨藜,细胞壁的固定为两者亚细胞水平上的主要Cd解毒机制,根部Cd亚细胞分布特性对Cd从根部向地上部转运有显著影响。

(3)Cd胁迫除对碱蓬和滨藜产生直接毒害外,也影响着两者地上部及根部的Na含量,干扰了两者不同器官及亚细胞水平上的正常Na稳态。

参考文献:

- [1] Pan K, Wang W X. Trace metal contamination in estuarine and coastal environments in China[J]. *Science of the Total Environment*, 2012, 421: 3-16.
- [2] Das P, Samantaray S, Rout G R. Studies on cadmium toxicity in plants: A review[J]. *Environmental Pollution*, 1997, 98(1): 29-36.
- [3] Manousaki E, Kalogerakis N. Halophytes: An emerging trend in phytoremediation[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2011, 13(10): 959-969.
- [4] Wang H L, Tian C Y, Jiang L I, et al. Remediation of heavy metals contaminated saline soils: A halophyte choice?[J]. *Environmental Science & Technology*, 2014, 48(1): 21-22.
- [5] Manousaki E, Kadukova J, Papadantonakis N, et al. Phytoextraction and phytoexcretion of Cd by the leaves of *Tamarix smyrnensis* growing on contaminated non-saline and saline soils[J]. *Environmental Research*, 2008, 106(3): 326-332.
- [6] Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, Andrades-Moreno L. Accumulation and tolerance characteristics of cadmium in a halophytic Cd-hyperaccumulator *Arthrocnemum macrostachyum*[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 184(1): 299-307.
- [7] Ben Rejeb K, Ghnaya T, Zaier H, et al. Evaluation of the Cd²⁺ phytoextraction potential in the xerohalophyte *Salsola kali* L. and the impact of EDTA on this process[J]. *Ecological Engineering*, 2013, 60: 309-315.
- [8] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- [9] 陈雷, 杨亚洲, 郑青松, 等. 盐生植物碱蓬修复镉污染盐土的研究[J]. 草业学报, 2014, 23(2): 171-179.
- [10] 张学杰, 樊守金, 李法曾. 中国碱蓬资源的开发利用研究状况[J]. 中国野生植物资源, 2003, 22(2): 1-3.
- [11] 周浩, 杨吉平, 别红桂. 耐盐蔬菜三角叶滨藜营养成分分析与评价[J]. 北方园艺, 2012(14): 27-29.
- [12] 彭益全, 谢樟, 周峰, 等. 碱蓬和三角叶滨藜幼苗生长、光合特性对不同盐度的响应[J]. 草业学报, 2013, 21(6): 64-74.

- PENG Yi-quan, XIE Tong, ZHOU Feng, et al. Response of plant growth and photosynthetic characteristics in *Suaeda glauca* and *Atriplex triangularis* seedlings to different concentrations of salt treatments[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 21(6):64-74.
- [13] Wu F B, Dong J, Qian Q Q, et al. Subcellular distribution and chemical form of Cd and Cd-Zn interaction in different barley genotypes[J]. *Chemosphere*, 2005, 60(10):1437-1446.
- [14] Li D D, Zhou D M, Wang P, et al. Subcellular Cd distribution and its correlation with antioxidant enzymatic activities in wheat (*Triticum aestivum*) roots[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2011, 74(4):874-881.
- [15] Zhang W, Lin K F, Zhou J, et al. Cadmium accumulation, sub-cellular distribution and chemical forms in rice seedling in the presence of sulfur[J]. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 2014, 37(1):348-353.
- [16] Mori S, Suzuki K, Oda R, et al. Characteristics of Na⁺ and K⁺ absorption in *Suaeda salsa* (L.) Pall[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2011, 57(3):377-386.
- [17] Li L Z, Liu X L, Peijnenburg W J G M, et al. Pathways of cadmium fluxes in the root of the halophyte *Suaeda salsa*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2012, 75(1):1-7.
- [18] 王新新, 吴亮, 朱生凤, 等. 镉胁迫对碱蓬种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2013, 32(2):238-243.
- WANG Xin-xin, WU Liang, ZHU Sheng-feng, et al. Effects of cadmium stress on seed germination and seedling growth of *Suaeda glauca*[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2013, 32(2):238-243.
- [19] Buckley W T, Buckley K E, Huang J J. Root cadmium desorption methods and their evaluation with compartmental modeling[J]. *New Phytologist*, 2010, 188(1):280-290.
- [20] 罗璇. NaCl胁迫下苋菜盐分离子和Cd的亚细胞分布研究[D]. 广州:暨南大学, 2012.
- LUO Xuan. Subcellular distribution of salt ions and Cd in *Amaranth* under NaCl stress[D]. Guangzhou: Jinan University, 2012.
- [21] 严明理, 刘丽莉, 王海华, 等. 3种植物对红壤中镉的富集特性研究[J]. 农业环境科学学报, 2009, 28(1):72-77.
- YAN Ming-li, LIU Li-li, WANG Hai-hua, et al. Accumulation characteristics of cadmium for three plants in red soil[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2009, 28(1):72-77.
- [22] 郝小青, 李廷轩, 张锡洲, 等. 不同镉处理对两种生态型水蜈蚣镉富集特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2013, 32(12):2352-2359.
- HAO Xiao-qing, LI Ting-xuan, ZHANG Xi-zhou, et al. Effect of cadmium on accumulation characteristics of cadmium in the two ecotypes of *Kyllinga brevifolia* Rothb[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2013, 32(12):2352-2359.
- [23] 张金彪, 黄维南. 镉对植物的生理生态效应的研究进展[J]. 生态学报, 2000, 20(3):514-523.
- ZHANG Jin-biao, HUANG Wei-nan. Advances on physiological and ecological effects of cadmium on plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3):514-523.
- [24] 李丹丹, 汪鹏, 李连祯, 等. 不同阳离子影响下小麦根吸收镉的动力学过程[J]. 生态毒理学报, 2011, 5(4):580-586.
- LI Dan-dan, WANG Peng, LI Lian-zhen, et al. Kinetic uptake of cadmium by wheat (*Triticum aestivum*) roots affected by cations[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2011, 5(4):580-586.
- [25] Meychik N R, Nikolaeva J I, Yermakov I P. Ion exchange properties of the root cell walls isolated from the halophyte plants (*Suaeda altissima* L.) grown under conditions of different salinity[J]. *Plant and Soil*, 2005, 277(1-2):163-174.
- [26] 陈良, 隆小华, 郑晓涛, 等. 镉胁迫下两种菊芋幼苗的光合作用特征及镉吸收转运差异的研究[J]. 草业学报, 2011, 20(6):60-67.
- CHEN Liang, LONG Xiao-hua, ZHENG Xiao-tao, et al. Effect on the photosynthetic characteristics of Cd uptake and translocation in seedlings of two *Helianthus tuberosus* varieties[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(6):60-67.
- [27] 赵可夫, 范海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理[M]. 北京: 科学出版社, 2005.
- ZHAO Ke-fu, FAN Hai. Halophytes and adaptive physiology of saline soil environments[M]. Beijing: Science Press, 2005.
- [28] 綦翠华, 韩宁, 王宝山. 不同盐处理对盐地碱蓬幼苗肉质化的影响[J]. 植物学通报, 2005, 22(2):175-182.
- QI Cui-hua, HAN Ning, WANG Bao-shan. Effect of different salt treatments on succulence of *Suaeda salsa* seedlings[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(2):175-182.
- [29] 卜庆梅, 柏新富, 朱建军, 等. 盐胁迫条件下三角滨藜叶片中盐分的积累与分配[J]. 应用与环境生物学报, 2007, 13(2):192-195.
- BU Qing-mei, BAI Xin-fu, ZHU Jian-jun, et al. Accumulation and distribution of salt in leaves of *Atriplex triangularis* under salt stress[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2007, 13(2):192-195.
- [30] Hasegawa P M. Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 92:19-31.
- [31] Lefèvre I, Marchal G, Meerts P, et al. Chloride salinity reduces cadmium accumulation by the Mediterranean halophyte species *Atriplex halimus* L.[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(1):142-152.
- [32] 潘秀, 刘福春, 柴民伟, 等. 镉在互花米草中积累、转运及亚细胞分布[J]. 生态学杂志, 2012, 31(3):526-531.
- PAN Xiu, LIU Fu-chun, CHAI Min-wei, et al. Accumulation, translocation, and subcellular distribution of cadmium in *Spartina alterniflora* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(3):526-531.