

柯世省, 张崇邦, 王江. 2009. 不同光强下镉胁迫对紫茉莉光合作用和抗氧化系统的影响 [J]. 环境科学学报, 29(6): 1302–1310

Ke S S, Zhang C B, Wang J. 2009. Effects of cadmium stress on photosynthesis and antioxidant systems in *Mirabilis jalapa* under different light intensities [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 29(6): 1302–1310

不同光强下镉胁迫对紫茉莉光合作用和抗氧化系统的影响

柯世省*, 张崇邦, 王江

台州学院生命科学院, 临海 317000

收稿日期: 2008-08-15

修回日期: 2008-10-30

录用日期: 2009-03-24

摘要: 通过土培实验, 比较分析了 3 种光强 (全光照 (HL)、50% 全光照 (ML) 和 10% 全光照 (LL)) 下镉胁迫 (30 mg kg^{-1}) 对紫茉莉植株生长、光合作用、光合色素、镉、镁、铁和钾含量、脂质过氧化、抗氧化酶活性、抗坏血酸和谷胱甘肽含量的影响。结果发现, 镉胁迫显著降低紫茉莉叶片的净光合速率, 对 HL 植株的抑制程度高于 ML 和 LL 植株; HL 和 LL 植株最大光化学效率在镉胁迫下显著降低, 而 ML 植株所受影响不明显; 镉胁迫显著提高了紫茉莉叶片的暗呼吸速率, ML 植株提高幅度最大。镉胁迫对紫茉莉植株生长的抑制作用显著, 对 HL 植株的抑制最大。镉胁迫显著增加了紫茉莉叶片的镉含量, 减小叶片叶绿素、类胡萝卜素、Mg、Fe 和 K 的含量, 对 HL 植株影响最大。镉胁迫下, HL 植株超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性增强, 过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶活性降低, 谷胱甘肽和抗坏血酸含量减小, 过氧化氢和丙二醛含量、超氧阴离子产生速率增高, 电解质渗漏加重。上述结果表明, 镉加重了叶片氧化胁迫程度和强化了对紫茉莉生长的抑制, 特别在高光强条件下。

关键词: 紫茉莉; 光合作用; 抗氧化系统; 光照强度; 镉胁迫

文章编号: 0253-2468(2009) 06-1302-09

中图分类号: X171

文献标识码: A

Effects of cadmium stress on photosynthesis and antioxidant systems in *Mirabilis jalapa* under different light intensities

KE Shisheng*, ZHANG Chongbang, WANG Jiang

School of Life Sciences, Taizhou University, Linhai 317000

Received 15 August 2008

received in revised form 30 October 2008

accepted 24 March 2009

Abstract The effects of excessive cadmium (30 mg kg^{-1} in soils) on plant growth, photosynthesis, lipid peroxidation, the activities of antioxidant enzymes, the contents of photosynthetic pigments, Cd, Mg, Fe, K, ascorbic acid (ASA) and glutathione (GSH) in *Mirabilis jalapa* plants were investigated and compared under high light (HL, fully exposed to ambient sunlight), intermediate light (ML, about 50% of full ambient sunlight) and low light (LL, about 10% of full ambient sunlight) conditions. The net photosynthetic rate (P_n) in the presence of excessive Cd in soils decreased more under HL treatment than under ML and LL treatments. Excessive Cd significantly reduced the maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) under HL and LL treatments but did not affect F_v/F_m under ML treatment. Excessive Cd remarkably increased the dark respiration rate (R_d), especially under ML treatment. The growth of plants was significantly inhibited in the presence of excessive Cd, especially under HL treatment. Excessive Cd greatly increased the Cd content and reduced the contents of chlorophyll, carotenoid, Mg, Fe and K in the leaves, particularly under HL treatment. Under HL treatment, excessive Cd greatly increased the activities of superoxide dismutase (SOD) and guaiacol peroxidase (POD), the contents of hydrogen peroxide (H_2O_2), superoxide ($\text{O}_2^{\cdot-}$) and malondialdehyde (MDA), and electrolyte leakage, whereas it decreased the activities of catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX), and the contents of GSH and ASA. The results indicate that excessive Cd enhanced oxidative stress and growth inhibition to *Mirabilis jalapa* plants, especially under HL treatment.

Keywords *Mirabilis jalapa*; photosynthesis; antioxidant system; light intensity; excess cadmium

基金项目: 浙江省自然科学基金 (No. Y504256)

Supported by the Natural Science Foundation of Zhejiang Province (No. Y504256)

作者简介: 柯世省 (1965—), 男, 副教授, 电话: 13819673218, 0576–85137065, E-mail: kss@tzc.edu.cn * 通讯作者 (责任作者)

Biography KE Shisheng (1965—), male, associate professor. Tel: 13819673218, 0576–85137065, E-mail: kss@tzc.edu.cn * **Corresponding author**

1 引言 (Introduction)

镉 (Cd) 是一种毒性很强的环境污染物, 它可通过改变植物的多种生理过程而影响植物的生长和发育. 镉能破坏叶片细胞的超微结构, 降低叶绿素含量, 诱导活性氧的形成而产生氧化胁迫, 改变植物水分状况, 扰乱矿质元素的吸收, 抑制植物的光合作用 (倪才英等, 2004; Ghnaya *et al.*, 2007), 并且镉在植物体内的积累和毒害程度往往与植物生长环境的光照强度有关 (Arteke *et al.*, 2002). 在我国许多地区, 镉污染给农业生产和人体健康造成了严重后果, 已经危及到我国食品安全, 土壤镉污染的治理已相当紧迫 (Wu *et al.*, 2002a; 宋波等, 2006; 曹会聪等, 2007). 近年来, 植物修复作为一种新兴的环境治理技术, 已成为学术界研究的热点 (杨肖娥, 2002; 陈同斌, 2005; 周启星, 2007). 目前已发现几百种超富集植物 (hyperaccumulator), 利用超富集植物治理土壤重金属污染的现实可能性不断增加, 但发现的超富集植物主要是 Ni 超富集植物, Cd 超富集植物却比较少见 (孙瑞莲等, 2006). 最近发现在我国广为分布和种植的紫茉莉 (*Mirabilis jalapa*) 是一种高生物量的镉、铅富集植物 (周启星等, 2006; 吴双桃, 2006; Cao *et al.*, 2007), 这对于我国镉富集植物资源筛选工作的开展具有积极的推动作用, 然而, 有关镉毒影响紫茉莉生理过程的研究鲜有报道. 本研究的目的是明确镉对紫茉莉的毒性是否受生长环境光照强度的影响, 以及不同光强下镉诱导的抗氧化系统的变化和镉、镁、铁等参与氧化胁迫的调节, 进而阐明光照强度影响镉毒性的可能机制.

2 材料与方法 (Materials and methods)

2.1 植物材料与生长条件

紫茉莉种子于 2007 年 4 月初播于校内生物园, 5 月初当紫茉莉幼苗长出 1~2 对真叶时移栽至塑料盆中, 每盆 3 株. 塑料盆高 15 cm, 上口内径 20 cm, 装风干棕壤土 1.5 kg. 土壤有效氮、磷、钾分别为 185、92、217 mg kg⁻¹, pH = 7.4. 有机质含量为 3.1%, 全镉含量为 0.215 mg kg⁻¹, DTPA 提取态镉、铁含量分别为 607、501 mg kg⁻¹, 全量镁和铁含量分别为 5264 mg kg⁻¹ 和 14429 mg kg⁻¹, 离子交换量 (CEC) 为 36.8 cmol kg⁻¹. 在高 2 m 的钢架上 (长 3 m, 宽 1.5 m) 覆盖不同层数黑色遮阳网以获得不同光强的光处理棚: 全光照 (不盖遮阳网) 下为

高光强 (high light HL); 1 层遮阳网下为中等光强 (intermediate light ML), 光照强度约为全光照的 50%; 2 层遮阳网下为低光强 (low light LL), 光照强度约为全光强的 10%. 光处理期间均为自然光照, 不补充额外光源, 光处理棚与外部环境通风良好. 实验期间, 晴天正午全光照 (HL) 下的最大光强范围为 1600~2100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. 紫茉莉幼苗移栽 1 d 后即进行光处理. 将 30 盆幼苗随机分成 3 组 (每组 10 盆), 每种光环境下放置 1 组. 移栽 2 d 后浇灌 1/2 Hoagland 营养液 150 mL, 7 d 后加 1 次尿素 (0.1 g kg⁻¹ 土) 和 KH₂PO₄ (0.2 g kg⁻¹ 土) 溶液. 我们的预实验结果表明, 25 mg kg⁻¹ 以上镉处理对紫茉莉生长产生了明显影响. 移栽 14 d 后将 CdCl₂ · 2 H₂O 配成水溶液分 3 次 (每天 1 次) 施入盆土中, 使添加到土壤中的镉浓度达到 30 mg kg⁻¹, 以未加镉处理作为对照 (CK), 每种光环境下对照和镉处理植株各 5 盆. 镉处理 35 d 后测定各指标. 处理期保持土壤含水量为最大田间持水量的 70% (称重补水法).

2.2 测定方法

2.2.1 光合参数测定 在室内控制条件下进行, 用 LCA4 型光合测定仪 (ADC, UK) 控温装置控制叶室温度为 (30 ± 1) °C, 光合有效辐射为 (1000 ± 50) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 空气 CO₂ 浓度为 (350 ± 10) $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 测定连体叶片的净光合速率 (P_n), 用黑布完全遮光测定暗呼吸速率 (R_d). 对于不同生长光强下的对照和镉处理, 分别测试 5 棵植株紫茉莉的第 4 对成熟叶片 (顶部下数) 的 P_n 和 R_d . 每叶片重复记录 4~6 组数据, 结果取平均值. 凌晨, 用 OS30P 型叶绿素荧光仪 (OPT-Sciences, USA) 采用快速动力学法测定最大光化学效率 (F_v/F_m), 所测叶片与测定 P_n 的相同, 测定前将叶片夹入暗适应夹 2 h.

2.2.2 生长分析 测定光合参数后, 每种处理选择 5 棵紫茉莉植株, 在土壤表面将植株剪断, 地上部分区分茎叶. 茎叶用蒸馏水洗净后 105 °C 杀青 10 min, 75 °C 下烘干称重. 从盆中取出整土, 用自来水小心冲刷土块, 收集紫茉莉全部根系, 蒸馏水洗净后烘干称重. 根、茎和叶分别用 XA-1 型植物样品粉碎机粉碎, 过 1 mm 尼龙筛, 贮瓶用于元素含量分析.

2.2.3 叶片镉、镁、铁和钾含量测定 称叶片粉碎样品 0.2 g 于消化管中, 加 5 mL 浓硝酸过夜, 放于控温式远红外消煮炉中 (LWY84B, 四平电子技术研究所), 温度分别为 90 °C (30 min)、140 °C (30

min)、180℃(30min);稍冷却,加1mL高氯酸,在180℃下消解120min,冷却后定容至50mL,经2层滤纸过滤,采用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES Optima 2100 DV, Perkin Elmer USA)测定Cd、Mg、Fe和K含量。

2.2.4 活性氧代谢测定 按中国科学院植物生理研究所等(1999)介绍的方法测定抗坏血酸(AsA)含量、细胞电解质渗漏率、丙二醛(MDA)含量、叶绿素(Chl)含量、类胡萝卜素(Car)含量和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性。APX活性单位(U)用每小时消耗的抗坏血酸的微摩尔数来表示;超氧化物歧化酶(SOD)活性用NBT法测定(Giannopolitis *et al*, 1977),以单位时间内抑制氮蓝四唑光化还原50%为一个酶活性单位(U);超氧阴离子(O₂⁻)产生速率按李忠光等(2005)的方法进行测定;过氧化氢含量的测定采用刘俊等(2000)介绍的方法;还原型谷胱甘肽的测定采用DTNB法(Gorinova *et al*, 2007);愈创木酚比色法(Wu *et al*, 2002b)测定过氧化物酶(POD)活性,以每分钟A₄₇₀变化值表示酶

活性大小;过氧化氢酶(CAT)活性采用比色法测定(Tarkan *et al*, 2005),以每分钟A₂₄₀的变化值表示酶活力大小。

2.3 数据统计分析

各测定数据用DPS软件进行方差分析(ANOVA),差异显著性($p < 0.05$)运用Duncan's 检验法进行多重比较。

3 结果(Results)

3.1 紫茉莉叶片光合参数

从表1可以看出,ML紫茉莉对照植株净光合速率显著高于HL和LL对照植株,镉处理下净光合速率(P_n)均显著降低,HL植株降低幅度最大。3种光强下,紫茉莉对照组植株的暗呼吸速率(R_d)差异显著,HL最高,镉处理下它们的暗呼吸速率均明显增大,ML增加幅度最高。ML对照组和镉处理组植株的最大光化学效率(F_v/F_m)差异不明显,镉处理下HL和LL植株 F_v/F_m 显著降低,HL降低幅度最大。

表 1 3种光强下镉处理对紫茉莉光合参数的影响

Table 1 Effect of cadmium stress on the photosynthetic parameters of *M. jalapa* under three light intensities

处理 Treatment		净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	最大光化学效率 F_v/F_m
CK	HL	6.35±0.38 ^b	2.36±0.24 ^b	0.754±0.023 ^c
	ML	8.10±0.39 ^a	1.82±0.26 ^c	0.806±0.031 ^b
	LL	5.16±0.31 ^c	1.10±0.21 ^c	0.836±0.011 ^a
Cd	HL	4.13±0.27 ^d	2.88±0.33 ^a	0.716±0.017 ^d
	ML	6.81±0.36 ^b	2.65±0.25 ^{ab}	0.802±0.032 ^b
	LL	3.97±0.26 ^d	1.49±0.21 ^d	0.809±0.013 ^b

注:表中数据为平均值±标准差($n=5$),同一列中的不同字母表示显著性差异($p < 0.05$); Data in the table are values of mean±SD ($n=5$), different letters in same column denote that differences are statistically significant ($p < 0.05$)

3.2 紫茉莉叶片光合色素含量

图1表明,随着生长环境光照强度的增加,对照

组紫茉莉叶片叶绿素含量(FW)差异显著,ML叶片含量最高,HL含量最低。镉处理下各植株的叶绿素

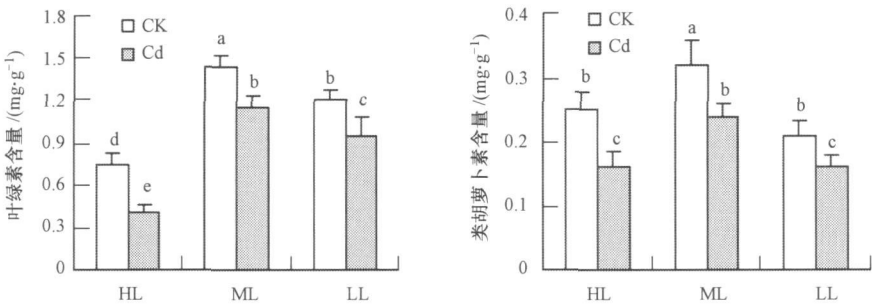


图 1 3种光强下镉处理对紫茉莉叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响(不同字母表示显著性差异($p < 0.05$))

Fig. 1 Effect of cadmium stress on the contents of chlorophyll and carotenoids in leaves of *M. jalapa* under three light intensities (Different letters denote that differences are statistically significant ($p < 0.05$))

含量 (FW) 均显著降低, HL 降低幅度最大. 类胡萝卜素含量的变化规律与叶绿素相似.

3 3 紫茉莉生物量和叶片矿质含量

随着叶龄的增加, 紫茉莉植株下部叶片逐渐衰老变黄并最终脱落, 叶片脱落数目与生长环境光强有关, HL 植株叶片脱落较多 (3~4 对), ML 和 LL 脱落较少且基本相当 (1~2 对). 镉胁迫使 HL 植株增加了 1~2 对叶片的脱落, 但 ML 和 LL 植株叶片脱落数目并没有增加. 表 2 表明, 不同生长光强下紫茉莉地上部分 (叶 + 茎) 干重和地下部分 (根系) 干

重差异显著, ML 植株生物量最大. 镉处理下各植株生物量显著降低, HL 植株受镉抑制程度最大. 镉处理下各植株叶片镉含量急剧增加, 三者之间差异显著, HL 植株叶片镉含量最高. 对照组植株叶片镁含量差异显著, ML 植株最高; 镉处理下各植株叶片镁含量显著降低, HL 降低幅度最大. 对照组植株叶片铁含量 LL 显著大于 HL 和 ML; 镉处理组植株叶片铁含量均显著降低, HL 降低幅度最大. 对照组植株叶片钾含量 ML 显著大于 HL 和 LL; 镉处理组植株叶片钾含量均显著降低, HL 降低幅度最大.

表 2 3 种光强下镉处理对紫茉莉地上部分干重、地下部分干重、叶片镉、镁、铁和钾含量的影响

Table 2 Effect of cadmium on the dry shoot and dry root weights and the contents of Cd, Mg, Fe and K in the leaves of *M. jalapa* under three light intensities

处理 Treatment		地上部分干重 Dry shoots weight / (g 株 ⁻¹)	地下部分干重 Dry roots weight / (g 株 ⁻¹)	叶片镉含量 Cd content in leaves / (μg g ⁻¹)	叶片镁含量 Mg content in leaves / (mg g ⁻¹)	叶片铁含量 Fe content in leaves / (μg g ⁻¹)	叶片钾含量 K content in leaves / (mg g ⁻¹)
CK	HL	1.98±0.22 ^c	1.14±0.08 ^c	2.28±0.29 ^d	7.60±0.30 ^b	92.58±2.61 ^c	18.5±1.46 ^b
	ML	2.65±0.24 ^a	1.53±0.17 ^a	2.10±0.19 ^d	8.24±0.25 ^a	89.75±1.86 ^c	20.48±1.60 ^a
	LL	2.31±0.22 ^b	0.98±0.11 ^d	1.85±0.15 ^d	7.05±0.32 ^c	103.75±1.59 ^a	16.28±1.35 ^c
Cd	HL	1.23±0.16 ^d	0.72±0.06 ^c	64.25±4.92 ^a	6.30±0.18 ^d	73.26±3.04 ^c	13.66±0.96 ^d
	ML	2.18±0.21 ^{bc}	1.36±0.17 ^b	53.18±4.68 ^b	7.66±0.25 ^b	82.59±2.30 ^d	18.56±1.38 ^b
	LL	1.92±0.20 ^c	0.84±0.08 ^c	45.97±4.08 ^c	6.75±0.27 ^c	98.83±1.21 ^b	14.54±1.02 ^d

注: 表中数据为平均值 ± 标准差 (n = 5), 同一列中的不同字母表示显著性差异 (p < 0.05); Data in the table are values of mean ± SD (n = 5), different letters in same column denote that differences are statistically significant (p < 0.05)

3 4 紫茉莉叶片超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量

图 2 表明, 紫茉莉对照组植株叶片 (FW) 的超氧阴离子产生速率差异显著, HL 植株最大; 镉处理

组植株超氧阴离子产生速率均显著增加, HL 植株增加幅度最大. 不同处理下紫茉莉叶片 (FW) 过氧化氢含量的变化规律与超氧阴离子产生速率相似.

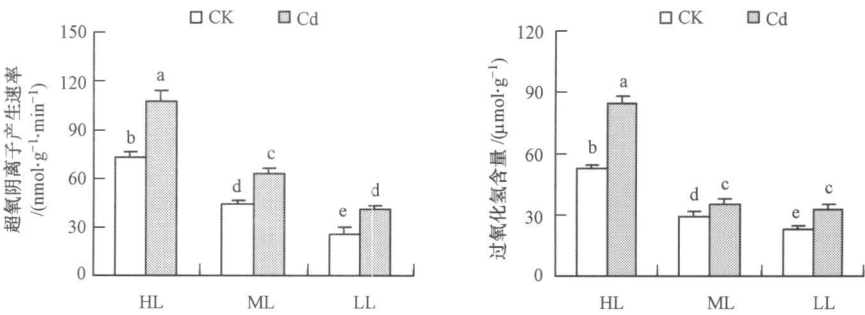


图 2 3 种光强下镉处理对紫茉莉叶片超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量的影响 (不同字母表示显著性差异 (p < 0.05))

Fig. 2 Effect of cadmium stress on the production rate of superoxide ($O_2^{\cdot-}$) and content of hydrogen peroxide (H_2O_2) in leaves of *M. jalapa* under three light intensities (Different letters denote that differences are statistically significant (p < 0.05))

3 5 紫茉莉叶片丙二醛含量和电解质渗漏

从图 3 中可看出, 紫茉莉对照组植株叶片

(FW) 的丙二醛含量和电解质渗漏差异显著, 均为 HL 植株最高. 镉处理组植株叶片的丙二醛含量和

电解质渗漏显著增加, HL 植株增加的幅度最大. 这表明, 镉处理加重了紫茉莉叶片的氧化胁迫 (见图

2), 导致膜脂过氧化加剧, 膜透性增强.

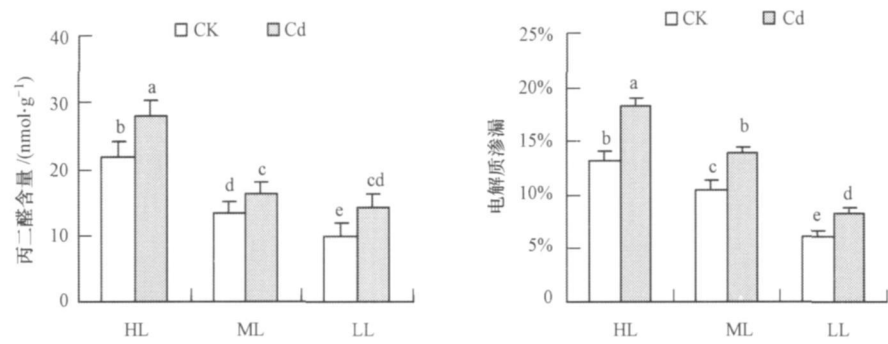


图 3 3种光强下镉处理对紫茉莉叶片丙二醛含量和电解质渗漏的影响 (不同字母表示显著性差异 ($p < 0.05$))

Fig 3 Effect of cadmium stress on the content of malondialdehyde (MDA) and electrolyte leakage in leaves of *M. jalapa* under three light intensities (Different letters denote that differences are statistically significant ($p < 0.05$))

3.6 紫茉莉叶片抗氧化酶活性

图 4表明, 3种光强条件下镉处理均显著提高了紫茉莉叶片 (FW) SOD和 POD活性, HL植株提

高幅度最大. 镉处理显著提高了 ML和 LL植株 CAT活性, 但 HL活性降低. 镉处理使 HL和 ML叶片 APX活性显著降低, LL植株显著提高.

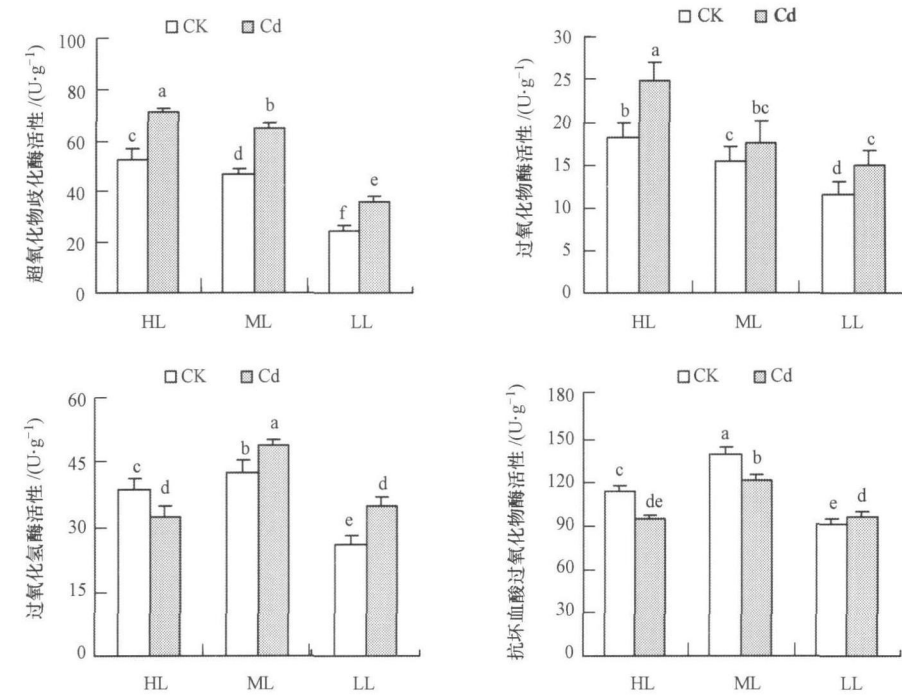


图 4 3种光强下镉处理对紫茉莉叶片超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶活性的影响 (不同字母表示显著性差异 ($p < 0.05$))

Fig 4 Effect of cadmium stress on the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) in leaves of *M. jalapa* under three light intensities (Different letters denote that differences are statistically significant ($p < 0.05$))

3.7 紫茉莉叶片抗氧化剂含量

图 5表明, 3种光强下紫茉莉对照组植株叶片 (FW)的抗坏血酸含量差异显著, ML植株最高, HL最低; 镉处理下抗坏血酸含量均显著降低, 其中 HL

降低幅度最大. 对照组植株叶片的谷胱甘肽含量随生长环境光强的减弱而降低; 镉处理下 HL和 ML植株降低显著, LL植株显著升高.

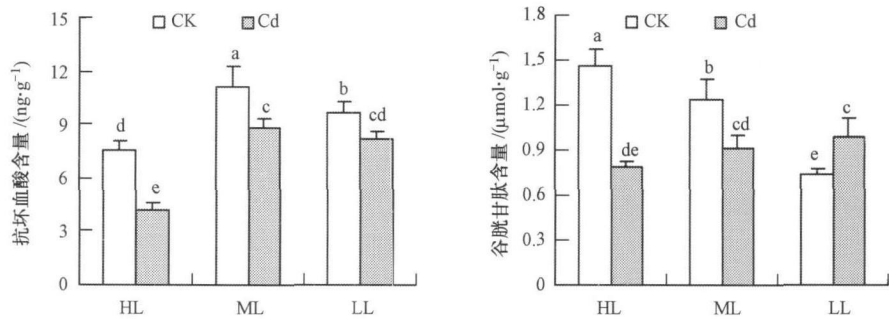


图 5 3种光强下镉处理对紫茉莉叶片抗坏血酸和谷胱甘肽含量的影响 (不同字母表示显著性差异 ($p < 0.05$))

Fig. 5 Effect of cadmium stress on the content of ascorbic acid (ASA) and glutathione (GSH) in leaves of *M. jalapa* under three light intensities (Different letters denote that differences are statistically significant ($p < 0.05$))

4 讨论 (Discussion)

重金属可通过改变植物的生理生化过程而影响其生长发育, 重金属对植物的毒害程度往往与植物生长环境的光照强度有关 (Arteke *et al.*, 2002; St. Clair *et al.*, 2004; Shi *et al.*, 2006; Janik *et al.*, 2008; Romanowska *et al.*, 2008). 本文的研究结果表明, 与中等光强和低光强相比, 高光强下镉胁迫更严重地抑制了紫茉莉植株的生长, 并更多地增加了叶片镉的含量 (见表 2); 因此, 高光强下叶片镉含量的增加可能是镉加重植物生长抑制的一个重要原因, 这与 Arteke 等 (2002) 和 McCain 等 (1989) 的研究结果一致.

包括镉在内的许多重金属都能严重抑制植物的光合作用, 而叶绿体类囊体膜上的光系统 II (PS II) 通常被认为是主要的抑制目标, 并且这种抑制强烈依赖于植物生长的光照条件. 在低光强下, 光系统 II 集光复合物 (LHCII) 叶绿素分子中的镁被重金属取代, 使集光天线的功能受到损害; 在高光强下, PSII 的反应中心受到直接损伤而受到重金属更严重的抑制 (Kupper *et al.*, 2007). 镉还会抑制叶绿素和类胡萝卜素的合成 (Bhattacharjee *et al.*, 2003; Mobin *et al.*, 2007), 也会降低卡尔文循环酶的活性 (Khan *et al.*, 2007). 在本实验条件下, 镉处理显著降低了紫茉莉叶片的净光合速率、叶绿素含量和类胡萝卜素含量, HL 植株受抑制程度更高 (见表 1 和图 1). 随着生长光强的增加, 紫茉莉叶片的暗呼吸速率增大, 镉处理使暗呼吸速率进一步升高, HL 植株提高幅度更大 (见表 1). 重金属对植物叶片呼吸的影响依赖于重金属的种类和浓度, 轻度重金属胁迫会增加暗呼吸速率, 但重度胁迫下暗呼

吸速率则降低 (Vega *et al.*, 2006). 植物对重金属的解毒和对受损部位的修复都需要增加能量 (ATP) 供应, 这通常通过加强呼吸作用来满足 (Clemens, 2006; 柯文山等, 2007). 镉处理下紫茉莉暗呼吸速率有较大幅度的增加, 植物加强了分解代谢以获取更多的能量, 这有利于提高植物对重金属胁迫的抗性. 镉处理下紫茉莉叶片最大光化学效率的降低幅度远低于净光合速率的降低幅度 (见表 1), 表明紫茉莉光合作用电子传递对镉毒的耐性高于 CO_2 同化对镉毒的耐性, 光合作用的暗反应比光反应对镉的毒性更敏感, 这与 Vinit-Dunand 等 (2002) 的研究结果一致. 光合作用是植物物质和能量积累的基础, 而在强光和镉胁迫下紫茉莉净光合速率大幅下降, 导致其生物量积累明显减小 (见表 2).

有研究表明, 镉胁迫能显著降低植物叶片中镁、铁和钾的含量 (Labiet *et al.*, 2002; Ghnaya *et al.*, 2007). 在本研究中, 镉胁迫显著降低了紫茉莉叶片中镁、铁和钾的含量, 特别在高光强条件下 (见表 2). 镁和铁含量的降低可能会导致植物对高光强的敏感性增强 (Cakmak *et al.*, 1992, 1998). 此外, 低铁会影响叶绿素的合成和叶绿体的结构, 降低叶绿素含量, 进而减弱光合作用强度 (Siedlecka *et al.*, 1999). 钾是植物组织中含最丰富的阳离子, 它在维持液泡的渗透势和细胞膨压中起着重要作用, 为叶片扩展所必需, 叶片细胞的伸长与钾含量有密切的关系 (郭英等, 2006), 因此, 镉胁迫下紫茉莉叶片钾含量降低不利于叶片的扩展而减少光合器官的面积, 影响整体光合效率. Fisher 等 (1993) 的研究结果表明了菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 在镁缺乏时其同化物会在叶片中积累, 导致光合速率因反馈抑制而降低; 此外, 刘厚诚等 (2006) 也证明了镁在 1, 5-二

磷酸核酮糖羧化酶 (RuBisCo) 的活性调节中起着关键作用, 因此, 镉处理下紫茉莉叶片镁含量的降低可能导致光合产物在叶片中积累并降低光合速率, 同时减少同化物的输出而降低茎和根的干物质积累 (见表 2)。

当植物在盐分 (Amor *et al.*, 2005)、干旱 (Tarkan *et al.*, 2005)、高温 (Shao *et al.*, 2007) 和重金属 (Zhang *et al.*, 2007) 等各种因素胁迫下会直接或间接地增加活性氧 (ROS) 水平而遭受氧化损伤。ROS 包括超氧阴离子 ($O_2^{\cdot-}$)、羟自由基 ($\cdot OH$) 和过氧化氢 (H_2O_2) 等, 它们是多种代谢过程中膜电子传递活动的产物, 可损害膜脂、蛋白质、叶绿体色素、各种酶类和核酸等生物大分子。镉不是过渡态金属, 因此不能像铜、锰那样通过催化 Haber-Weiss 或 Fenton 反应形成 ROS (Mobin *et al.*, 2007), 但是, 镉对植物的毒害作用使植物因净光合速率降低而导致吸收的光能过剩及引起活性氧代谢紊乱而间接产生氧化胁迫, 增加 ROS 水平, 并促进植物细胞的脂质过氧化 (Foyer *et al.*, 2005)。抗氧化酶, 如 SOD、POD、CAT 和 APX 等能清除代谢产生的活性氧。植物正常生长时, 抗氧化酶的功能彼此协调, 使体内 ROS 维持在一个较低的平衡状态。但当处于胁迫状态时, 植物体内 ROS 产生和清除的平衡遭到破坏, ROS 的积累增加, 植物的正常生长也受到影响。因此, 植物对 ROS 的清除能力是决定其胁迫抗性的关键因素, 抗氧化酶系对植物的保护能力取决于各种酶彼此协调的综合作用结果。SOD 催化 $O_2^{\cdot-}$ 歧化为 H_2O_2 和 O_2 , 它是一种诱导酶, $O_2^{\cdot-}$ 促进 SOD 基因的表达, 使 SOD 活性增强 (Lombardi *et al.*, 2005)。 H_2O_2 能被 CAT、POD 和抗坏血酸-谷胱甘肽循环 (ascorbate-glutathione cycle) 所清除。CAT 是清除 H_2O_2 的一种关键酶, 它催化 H_2O_2 分解为 H_2O 和 O_2 。POD 的作用具有双重性, 一方面, POD 能催化 H_2O_2 与其它底物进行氧化反应而被清除; 另一方面, POD 又能催化 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 转变为羟自由基而加重过氧化作用, 而 H_2O_2 是这种转变的限速底物 (Drazkiewicz *et al.*, 2004)。抗坏血酸-谷胱甘肽循环的第一步反应是 APX 催化的以抗坏血酸为电子供体进行的 H_2O_2 还原 (Mobin *et al.*, 2007)。镉处理下, HL 紫茉莉叶片 $O_2^{\cdot-}$ 产生速度加快 (见图 2), 引起 SOD 活性增强 (见图 4), H_2O_2 必然增多, 但 CAT 和 APX 因活性降低 (见图 4) 不能有效清除 H_2O_2 而使 H_2O_2 含量升高 (见图 2)。在 $O_2^{\cdot-}$ 产生速率、 H_2O_2

含量和 POD 活性升高 (见图 4) 的情况下, 羟自由基含量增加。增多的羟自由基加剧了膜脂过氧化, 使得 MDA 含量增加, 同时细胞电解质渗漏加重 (见图 3), 而膜结构的破坏则进一步降低了净光合速率 (见表 1)。本文的研究结果与 Mobin 等 (2007) 对芥菜 (*Brassica juncea*) 所作的研究一致, 他们发现, 在镉胁迫下芥菜叶片 SOD 大幅上升引起 H_2O_2 水平升高, 但清除 H_2O_2 的酶活性没有相应增强而导致细胞损伤加重。

植物细胞内 ROS 的有效清除还需要抗氧化剂共同作用。抗坏血酸 (AsA) 是植物光合组织中重要的抗氧化剂, 不仅在抗坏血酸-谷胱甘肽循环中作为 APX 的底物, 还可作为抗氧化剂直接清除 ROS (Lin *et al.*, 2007)。还原型谷胱甘肽 (GSH) 是生物体内普遍存在的一种三肽, 在抗坏血酸-谷胱甘肽循环中作为脱氢抗坏血酸 (DHA) 的还原剂, 还可与 ROS 直接作用, 保护含巯基的蛋白质。此外, GSH 还是合成植物螯合肽 (phytochelatins, PCs) 的原料, 重金属胁迫下植物大量合成 PCs 以结合重金属而起到解毒作用 (Seth *et al.*, 2008)。类胡萝卜素 (Car) 存在于叶绿体中, 一方面可阻止激发态叶绿素分子的激发能从反应中心向外传递, 另一方面也可保护叶绿素分子免遭光氧化损伤。类胡萝卜素含量降低, 导致其对过刺激发能的耗散作用减弱, 使 ROS 增加 (Janik *et al.*, 2008)。在本试验中, 与镉处理下的紫茉莉 ML 和 LL 植株相比, 上述 3 种抗氧化物质在 HL 植株叶片中的含量降低幅度更大, 导致 HL 叶片的抗氧化能力更弱, 所受的氧化胁迫更重。

5 结论 (Conclusions)

1) 镉胁迫 ($30 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 降低了紫茉莉叶片的净光合速率和最大光化学效率, HL 植株降低幅度最大, 其净光合速率和最大光化学效率分别为 $4.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 0.716 。镉胁迫也增强了叶片的呼吸作用, ML 植株暗呼吸速率增加的幅度最大并达到 $2.65 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表现出对镉毒害有较强的抗性。

2) 镉处理极大地增加了紫茉莉叶片 (干重) 中镉的含量, HL 植株叶片镉含量最高 (达到 $64.25 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)。镉处理 HL 植株地上部分和地下部分干重最小 (其值分别为 $1.23 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ 和 $0.72 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$), 叶片叶绿素含量和类胡萝卜素含量及镁、铁和钾含量最低。

3) 镉胁迫下, HL 植株超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性最强, 过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶活性最弱, 谷胱甘肽和抗坏血酸含量最低, 超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量最高, 使膜脂过氧化加剧, 丙二醛含量升高, 电解质渗漏加重, 细胞损伤程度加深。

4) 总体上, 镉处理加重了紫茉莉叶片氧化胁迫程度和强化了对紫茉莉植株的生长抑制, 特别在高光强条件下。

参考文献 (References):

- Amor N B, Hamed K B, Debez A, *et al* 2005 Physiological and antioxidant responses of the perennial halophyte *Critium maritimum* to salinity [J]. *Plant Science* 168: 889—899
- Artetxe U, Garcia-Plazaola J I, Hernandez A, *et al* 2002 Low light grown duckweed plants are more protected against the toxicity induced by Zn and Cd [J]. *Plant Physiology and Biochemistry* 40: 859—863
- Bhattacharjee S, Mukherjee A K 2003 Heavy metals alter photosynthetic pigment profiles as well as activities of chlorophyllase and 5-aminolevulinic acid dehydratase (ALAD) in *Amaranthus lividus* seedlings [J]. *Journal of Environmental Biology* 24: 395—399
- Cakmak I, Erenoglu B, Gulut K Y, *et al* 1998 Light mediated release of phytoalexins in wheat and barley under iron or zinc deficiency [J]. *Plant and Soil* 202: 309—315
- Cakmak I, Marschner H 1992 Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase in bean leaves [J]. *Plant Physiology* 98: 1222—1227
- Cao A, Canucci A, Lai T, *et al* 2007 Effect of biodegradable chelating agents on heavy metals phytoextraction with *M. inabilis jakapa* and on its associated bacteria [J]. *European Journal of Soil Biology* 43: 200—206
- 曹会聪, 王金达, 任慧敏, 等. 2007 土壤镉暴露对玉米和大豆的生态毒性评估 [J]. *环境科学学报*, 27(2): 298—303
- Cao H C, Wang J D, Ren H M, *et al* 2007 Ecotoxicity assessment of cadmium in soil to maize (*Zeamays*) and soybean (*Glycine max*) [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae* 27 (2): 298—303 (in Chinese)
- 陈同斌, 张斌才, 黄泽春, 等. 2005 超富集植物蜈蚣草在中国的地理分布及其生境特征 [J]. *地理研究*, 24(6): 825—833
- Chen T B, Zhang B C, Huang Z C, *et al* 2005. Geographical distribution and characteristics of habitat of As-hyperaccumulator *Pteris vittata* L. in China [J]. *Geographical Research*, 24(6): 825—833 (in Chinese)
- Clemens S 2006. Toxic metal accumulation: responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants [J]. *Biochimie* 88: 1707—1719
- Dzadziewicz M, Skrzyńska-Polite E, Krupa Z 2004 Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Biometal* 17: 379—387
- Fischer E S, Bruner E 1993. Influence of magnesium deficiency on rates of leaf expansion, starch and sucrose accumulation, and net assimilation in *Phaseolus vulgaris* [J]. *Physiologia Plantarum*, 89: 271—276
- Foyer CH, Noctor G 2005 Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context [J]. *Plant Cell and Environment* 28: 1056—1071
- Ghnaya T, Slama I, Messedi D, *et al* 2007 Effects of Cd²⁺ on K⁺, Ca²⁺ and N uptake in two halophytes *Sesuvium portulacastrum* and *Mesembryanthemum crystallinum*: Consequences on growth [J]. *Chemosphere* 67: 72—79
- Giamopolitis C N, Ries S K 1977 Superoxide dismutase II: Purification and quantitative relationship with water-soluble protein in seedlings [J]. *Plant Physiology* 59: 315—318
- Gornova N, Nedkovska M, Todorovska E, *et al* 2007. Improved phytoaccumulation of cadmium by genetically modified tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.). Physiological and biochemical response of the transformants to cadmium toxicity [J]. *Environmental Pollution* 145: 161—170
- 郭英, 孙学振, 宋宪亮, 等. 2006 钾营养对棉花苗期生长和叶片生理特性的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 12(3): 363—368
- Guo Y, Sun X Z, Song X L, *et al* 2006 Effects of potassium nutrition on growth and leaf physiological characteristics at seedling stage of cotton [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* 12(3): 363—368 (in Chinese)
- Janek E, Gnidzinski W, Gruszecki W I, *et al* 2008. The xanthophyll cycle pigments in *Secale cereale* leaves under combined Cd and high light stress conditions [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 90: 47—52
- 柯文山, 熊治廷, 柯世省, 等. 2007 铜毒对海州香薷 (*Elsholtzia splendens*) 不同种群光合作用和蒸腾作用的影响 [J]. *生态学报*, 27(4): 1368—1375
- Ke W S, Xiong Z T, Ke S S, *et al* 2007. Effects of copper toxicity on photosynthesis and transpiration of three *Elsholtzia splendens* Nakai ex F. Maekawa populations [J]. *Acta Ecologica Sinica* 27(4): 1368—1375 (in Chinese)
- Khan N A, Samiullah, Singh S, *et al* 2007. Activities of antioxidative enzymes, sulphur assimilation, photosynthetic activity and growth of wheat (*Triticum aestivum*) cultivars differing in yield potential under cadmium stress [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 193: 435—444
- Kopper H, Parameswaran A, Leitenmaier B, *et al* 2007. Cadmium-induced inhibition of photosynthesis and long-term acclimation to cadmium stress in the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* [J]. *New Phytologist* 175: 655—674
- Larbi A, Morales F, Abadia A, *et al* 2002 Effects of Cd and Pb in the sugar beet plants grown in nutrient solution induced Fe deficiency and growth inhibition [J]. *Functional Plant Biology* 29: 1453—1464
- 李忠光, 龚明. 2005 植物中超氧阴离子自由基测定方法的改进 [J]. *云南植物研究*, 27(2): 211—216
- Li Z G, Gong M 2005. Improvement of measurement method for superoxide anion radical in plant [J]. *Acta Botanica Yunnanica* 27(2): 211—216 (in Chinese)
- 刘厚诚, 陈细明, 陈日远, 等. 2006 缺镁对菜薹光合作用特性的影响 [J]. *园艺学报*, 33(2): 311—316
- Liu H C, Chen X M, Chen R Y, *et al* 2006 Effects of magnesium deficiency on photosynthesis characteristic of flowering Chinese cabbage [J]. *Acta Horticulturae Sinica* 33(2): 311—316 (in Chinese)

- Chinese)
- 刘俊, 吕波, 徐朗莱. 2000. 植物叶片中过氧化氢含量测定方法的改进 [J]. 生物化学与生物物理进展, 27(5): 548—551
- Liu J L, B Xu L L. 2000. An improved method for the determination of hydrogen peroxide in leaves [J]. Progress in Biochemistry and Biophysics, 27(5): 548—551 (in Chinese)
- Liu Y, Wang X, Zeng G, *et al*. 2007. Cadmium-induced oxidative stress and response of the ascorbate—glutathione cycle in *Beckermia nivea* (L.) Gaud [J]. Chemosphere, 69: 99—107
- Lombardi L, Sebastiani L. 2005. Copper toxicity in *Pinus ceraster* growth and antioxidant enzymes responses of in vitro grown plants [J]. Plant Science, 168: 797—802
- McCain D C, Markley J L. 1989. More manganese accumulation in maple sun leaves than in shade leaves [J]. Plant Physiology, 90: 1417—1421
- Mobin M, Khan N A. 2007. Photosynthetic activity, pigment composition and antioxidative response of two mustard (*Brassica juncea*) cultivars differing in photosynthetic capacity subjected to cadmium stress [J]. Journal of Plant Physiology, 164: 601—610
- 倪才英, 李华, 骆永明, 等. 2004. 铜、镉及其交互作用对泡泡草细胞超微结构的影响 [J]. 环境科学学报, 24(2): 343—348
- Ni C Y, Li H, Luo Y M, *et al*. 2004. The influence of copper, cadmium and their combined pollution on ultrastructure of *Commelina bengalensis* Linn [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 24(2): 343—348 (in Chinese)
- Romanowska E, Wróblewska B, Drożdżak A, *et al*. 2008. Effect of Pb ions on superoxide dismutase and catalase activities in leaves of pea plants grown in high and low irradiance [J]. Biologia Plantarum, 52: 80—86
- Seth C S, Chaturvedi P K, Mishra V. 2008. The role of phytochelatin and antioxidants in tolerance to Cd accumulation in *Brassica juncea* L. [J]. Ecology and Environmental Safety, 71: 76—85
- 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会. 1999. 现代植物生理学实验指南 [M]. 北京: 科学出版社, 96—97, 301—316
- Shanghai Institute of Plant Physiology of Chinese Academy of Science Shanghai Society for Plant Physiology. 1999. Modern experimental manual of plant physiology [M]. Beijing: Science Press, 96—97, 301—316 (in Chinese)
- Shao L, Shu Z, Sun S L, *et al*. 2007. Antioxidation of anthocyanins in photosynthesis under high temperature stress [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 49: 1341—1351
- Shi Q, Zhu Z, Xu M, *et al*. 2006. Effect of excess manganese on the antioxidant system in *Cucumis sativus* L. under two light intensities [J]. Environmental and Experimental Botany, 58: 197—205
- Siedlecka A, Krupa Z. 1999. Cd/Fe interaction in higher plants — its consequences for the photosynthetic apparatus [J]. Photosynthetica, 36: 321—331
- 宋波, 陈同斌, 郑袁明, 等. 2006. 北京市菜地土壤和蔬菜镉含量及其健康风险分析 [J]. 环境科学学报, 26(8): 1343—1353
- Song B, Chen T B, Zheng Y M, *et al*. 2006. A survey of cadmium concentrations in vegetables and soils in Beijing and the potential risks to human health [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 26(8): 1343—1353 (in Chinese)
- St Clair S B, Lynch J P. 2004. Photosynthetic and antioxidant enzyme responses of sugar maple and red maple seedlings to excess manganese in contrasting light environments [J]. Functional Plant Biology, 31: 1005—1014
- 孙瑞莲, 周启星, 王新. 2006. 镉超积累植物龙葵叶片中镉的积累与有机酸含量的关系 [J]. 环境科学, 27(4): 765—769
- Sun R L, Zhou Q X, Wang X. 2006. Relationships between cadmium accumulation and organic acids in leaves of *Solanum nigrum* L. as a cadmium-hyperaccumulator [J]. Environmental Science, 27(4): 765—769 (in Chinese)
- Tarkan B, BorM, Özdemir F, *et al*. 2005. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. aatifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress [J]. Plant Science, 168: 223—231
- Vega J M, Garbayo J, Dominguez M J, *et al*. 2006. Effect of abiotic stress on photosynthesis and respiration in *Chlamydomonas reinhardtii*. Induction of oxidative stress [J]. Enzyme and Microbial Technology, 40: 163—167
- Vinit-Dunand F, Epron D, Alaoui-Soss B, *et al*. 2002. Effects of copper on growth and on photosynthesis of mature and expanding leaves in cucumber plants [J]. Plant Science, 163: 53—58
- Wu F B, Zhang G P. 2002a. Genotype variation in kernel heavy metal concentrations in barley and as affected by soil factors [J]. Journal of Plant Nutrition, 25: 1163—1173
- 吴双桃. 2006. 紫茉莉修复镉污染土壤的研究 [J]. 污染防治技术, 19(4): 17—18
- Wu S T. 2006. Study on phytoremediation with *Mirabilis jalapa* for Soil Polluted by Cd [J]. Pollution Control Technology, 19(4): 17—18 (in Chinese)
- Wu Y X, von Tiedemann A. 2002b. Impact of fungicides on active oxygen species and antioxidant enzymes in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) exposed to ozone [J]. Environmental Pollution, 116: 37—47
- 杨肖娥, 龙新宪, 倪吾钟. 2002. 超积累植物吸收重金属的生理及分子机制 [J]. 植物营养与肥料学报, 8(1): 8—15
- Yang X E, Long X X, Ni W Z. 2002. Physiological and molecular mechanisms of heavy metal uptake by hyperaccumulating plants [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 8(1): 8—15 (in Chinese)
- Zhang F Q, Wang Y S, Lou Z P, *et al*. 2007. Effect of heavy metal stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of two mangrove plant seedlings (*Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*) [J]. Chemosphere, 67: 44—50
- 周启星, 刘家女. 2006. 一种利用紫茉莉花卉植物修复重金属污染土壤的方法 [P]. 中国: 200610046244.9
- Zhou Q X, Liu J N. 2006. A method of Cd-contaminated soils phytoremediation with the flower plant *Mirabilis jalapa* [P]. China: 200610046244.9 (in Chinese)
- 周启星, 魏树和, 刁春燕. 2007. 污染土壤生态修复基本原理及研究进展 [J]. 农业环境科学学报, 26(2): 419—424
- Zhou Q X, Wei S H, Diao C Y. 2007. Basic principles and researching progresses in ecological remediation of contaminated soils [J]. Journal of Agro-Environment Science, 26(2): 419—424 (in Chinese)