

镉胁迫对抽穗期水稻生理生化特性的影响

郭文燕, 田雄, 李尚锐, 李伟, 黄永相, 胡燕, 赵夏夏, 郭建夫* (广东海洋大学农学院, 广东湛江 524088)

摘要 [目的]研究抽穗期镉胁迫对不同水稻生理生化的影响。[方法]采用土培法,研究镉胁迫(镉离子浓度为0、50和100 μmol/L)下4个水稻品种(盐粳7号、楚粳香1号、嘉育253、南恢511)生理生化指标的变化,包括SOD、POD、CAT保护酶、丙二醛、脯氨酸、可溶性糖、叶绿素、光合速率等。[结果]4个品种SOD酶活性在镉胁迫下极不稳定,低浓度镉处理下,嘉育253和盐粳7号的SOD活性分别下降54.62%、29.60%,高浓度镉处理下分别增加47.58%、29.20%,楚粳香1号在表现为低促高浓抑的现象;在低浓度镉处理下楚粳香1号和嘉育253的POD活性下降最明显,不同品种间差异显著;高镉处理下,盐粳7号CAT活性较对照增加101.2%;盐粳7号在高浓度镉处理下脯氨酸含量与对照相比增加了74%,不同浓度之间差异显著;4个品种的MDA变化趋势基本一致,盐粳7号和南恢511在低浓度镉处理下MDA含量分别下降7.4%、2.0%。随着镉浓度增加,2个品种的MDA含量与低浓相比分别增加5.0%、1.9%。镉胁迫下不同品种叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总量的反应不同,总体上变化不明显。盐粳7号在高浓度镉处理下脯氨酸含量与对照相比增加了74%,不同浓度之间差异显著。[结论]该研究为生产安全无公害稻米提供技术基础和科学依据。

关键词 水稻;镉胁迫;生理生化特性;抽穗期

中图分类号 S511 文献标识码 A 文章编号 0511-6611(2018)14-0037-07

Effects of Cadmium Stress on the Physiological and Biochemical Characters of Rice at Heading Stage

GUO Wen-yan, TIAN Xiong, LI Shang-kun et al (College of Agronomy, Guangdong Ocean University, Zhanjiang, Guangdong 524088)

Abstract [Objective] To research the effects of cadmium stress on the physiological and biochemical characters of rice at heading stage. [Method] Soil culture method was adopted. We researched the changes of physiological and biochemical characters of four rice varieties (Yanjing 7, Chujingxiang 1, Jiayu 253, Nanhui 511) under the stress of cadmium (cadmium concentration 0, 50 and 100 μmol/L), including SOD, POD, CAT protective enzyme, malonaldehyde, proline, soluble sugar, chlorophyll and photosynthetic rate. [Result] The SOD activities of 4 varieties were highly unstable under cadmium stress. At low concentrations of cadmium, SOD activity of Jiayu 253 and Yanjing 7 dropped to 54.62%, 29.6%, respectively. At high concentrations of cadmium, they increased to 47.58%, 29.2%, respectively. At low concentrations, SOD of Chujingyou 1 was promoted, but it was inhibited at high concentrations. At low concentrations of cadmium, POD activity of Chujingyou 1 and Jiayu 253 decreased most obviously, and there were significant differences among varieties. At high concentrations of cadmium, CAT activity of Yanjing 7 was increased by 101.2% compared with the control group. The proline content of Yanjing 7 was increased by 74% compared with the control group at high concentrations of cadmium, and there were significant differences among varieties. The MDA variation trend of 4 varieties was basically consistent. The MDA content decreased by 7.4% and 2.0%, respectively, in the treatment of low concentration of cadmium. With the increase of cadmium concentration, MDA content of two varieties increased by 5.0% and 1.9%, respectively. The reactions of chlorophyll a, chlorophyll b and chlorophyll in different varieties under cadmium stress were different, and the overall change was not obvious. Compared with the control group, proline content of Yanjing 7 increased by 74%, and the difference was significant. [Conclusion] This research provided technical and scientific basis for the production of safe and harmless rice.

Key words Rice; Cadmium stress; Physiological and biochemical characters; Heading stage

20世纪70年代中期我国开始有关农田土壤镉污染的调查工作,目前,我国受镉污染的土壤涉及11个省和25个地区,致使每年我国粮食减产1000万t,经济损失达200亿元^[1]。镉是环境中毒性最强的污染物,在环境中通过食物链进入人体,富集在人体的肝和肾中会引起肾损伤、骨痛病,甚至致癌^[2]。大量研究发现作物对镉的吸收和积累存在明显的基因型差异。近年来,我国在预防重金属污染环境方面做出了大量工作,研究者找出各种防治镉污染的措施,例如生物技术、工程技术和农业栽培技术等,但迄今均未能有效地应用于大面积土壤治理中。重金属镉污染已经严重影响人类的生存环境和身体健康。水稻是我国主要粮食作物,研究镉胁迫下水稻生理生化的变化规律,对开展镉污染防治及相关研究具有重要的生物学意义。

镉胁迫条件下,植株的生长受到抑制,光合作用受限,营

养代谢失调,氧化胁迫以及一系列生理代谢紊乱,最终导致生物量下降^[3]。杨建昌等^[4]通过盆栽试验研究镉胁迫对水稻根系的影响,结果表明镉处理增强了不同基因型根系SOD、CAT酶活性;Shah^[5]和Chien^[6]研究发现低浓度镉胁迫刺激SOD和POD活性,而高镉胁迫抑制POD活性。Stobart等^[7]研究发现,镉通过降低叶绿素含量来抑制光合作用;史静等^[8]研究表明,镉胁迫显著提高MDA含量;章秀福等^[9]发现,水稻叶片POD活性因生育期而异;毛盈等^[10]对大麦幼苗进行镉处理的研究结果表明,SOD活性表现为低促高抑的现象。前人的研究主要集中在水稻幼苗时期,但对于抽穗期不同品种水稻叶片生理生化和生物量的研究鲜见报道。鉴于此,笔者选用4种不同水稻品种,研究抽穗期不同水稻生理生化和生物量特性,探索籽实中重金属镉可减少或消除的措施及方法,为生产安全无公害稻米提供技术基础和科学依据^[11]。

1 材料与方法

1.1 材料 水稻材料为嘉育253、盐粳7号、南恢511和楚粳香1号共4个品种。

1.2 方法 采用盆栽试验的方法。为了能使4个品种的水稻抽穗期一致,分批进行泡种育苗。待水稻幼苗长到3叶

基金项目 2017年广东省科技计划项目(2017A020208065);2017广东海洋大学“创新强校工程”项目(GDOU2017052607);广东省大学生创新创业训练计划项目(201510566066, 201610566062)。

作者简介 郭文燕(1993—),女,河南洛阳人,硕士研究生,研究方向:农作物种业。*通讯作者,研究员,硕士,从事水稻育种研究。

收稿日期 2018-02-02;修回日期 2018-03-13

期,选取长势、长相一致的植株,移栽到含沙土 20 kg 的培养箱(56 cm × 42 cm × 19 cm)中固定,每箱 30 株苗。每箱施基肥 N、P 和 K 各 2.0、0.26 和 0.35 g。14 d 后采用 50 和 100 $\mu\text{mol/L}$ 的 CdCl_2 溶液胁迫,以清水(0 $\mu\text{mol/L}$)作对照,共 3 次重复。在抽穗扬花期分别对 4 个水稻品种取样进行叶绿素、脯氨酸含量、可溶性糖、MDA(丙二醛)、SOD 活性(超氧化物歧化酶)、POD 活性(过氧化物酶)、CAT 活性(过氧化氢酶)和鲜重与干重等生理生化的检测。

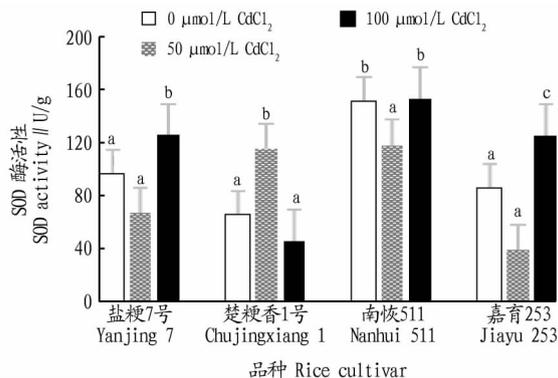
1.3 性状检测 叶绿素含量的测定参照 Arnon 的方法^[12],叶绿素含量基于鲜质量以 mg/g 表示;脯氨酸含量测定采用茚三酮比色法^[13];可溶性糖含量采用 Bradford 的方法测定^[14];丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸(TBA)法^[15];总 SOD 活性根据 Ries 和 Giannopolitis 的方法^[16]以抑制 NBT 光化学还原的能力来衡量,酶活性基于蛋白质质量以 U/mg 表示;POD 活性测定采用 Braber 的方法^[17],根据 470 nm 波长下吸光度的增加来计算,酶活性基于单位蛋白质质量以 U/mg 表示。CAT 的活性根据 Havir 和 McHale 的方法^[18],通过测定 H_2O_2 在 240 nm 下的降解速度来计算,酶活性基于蛋白质质量以 U/mg 表示;光合特性参数采用 Li-6400(美国)便携式光合作用测定仪测定,项目包括净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r);相对电导率测定采用浸泡法^[19]。

2.1 镉胁迫对水稻叶片保护酶活影响

2.1.1 镉胁迫对水稻叶片 SOD 酶活性的影响。由图 1 可知,在镉处理下 4 个水稻品种的 SOD 活性发生变化,说明镉胁迫影响水稻叶片的 SOD 活性,不同处理影响程度存在差异。在不同镉浓度处理下嘉育 253 和盐梗 7 号变幅最大,与对照相比在低浓度镉污染下分别迅速下降 54.62%、29.6%;高镉处理下增加 47.58%、29.2%,不同浓度处理间差异达到显著水平。在低镉胁迫下楚梗优 1 号显著增加 72.4%,高镉胁迫下开始下降,但降幅不明显,表现为低促高抑的现象。将不同水稻叶片 SOD 活性在同一镉处理水平下比较,结果显示在同一环境下不同水稻品种 SOD 活性存在差异。由图 2 可知,南恢 511 的镉耐受力较强,SOD 活性最高,不同品种间差异显著性随着镉胁迫浓度的增加而减小。

2.1.2 镉胁迫对水稻叶片 POD 酶活性的影响。同一品种不同镉胁迫下的 POD 活性差异比较显示(图 3),在 50 $\mu\text{mol/L}$ 的镉胁迫下楚梗优 1 号和嘉育 253 叶片 POD 活性急剧下降,说明 50 $\mu\text{mol/L}$ 对楚梗优 1 号和嘉育 253 造成严重伤害,随着镉浓度的增加,伤害程度减小;南恢 511 与镉胁迫浓度呈负相关,说明镉胁迫对其负作用较强。同时,通过同一镉处理水平下不同水稻叶片 POD 活性对比可知(图 4),盐梗 7 号的 POD 合成最少。随着镉胁迫浓度增加,品种间的差异性开始显现,说明不同品种镉耐受力不同。

2.1.3 镉胁迫对水稻叶片 CAT 酶活性的影响。由图 5 可知,不同镉处理各品种 CAT 活性表现不同。高镉处理下,盐梗 7 号 CAT 活性较对照增加 101.2%,达到显著差异,这说明高浓度镉胁迫下,盐梗 7 号能迅速启动自身的保护机制。嘉育

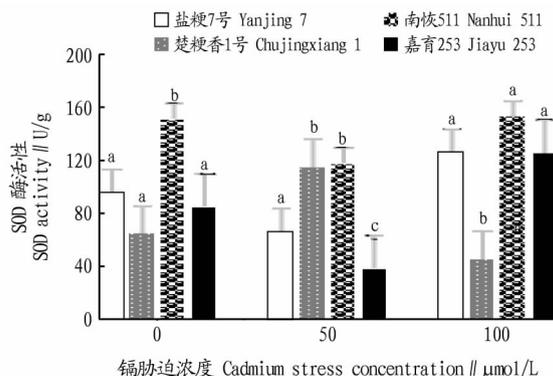


注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 1 不同水稻品种对 SOD 酶活性的影响

Fig. 1 Effects of different rice cultivars on SOD activity

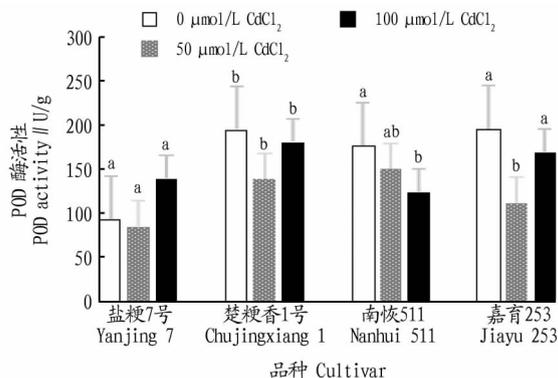


注:不同小写字母表示差异在 0.05 水平显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 2 不同镉胁迫浓度对 SOD 酶活性的影响

Fig. 2 Effects of cadmium stress concentration on SOD activity



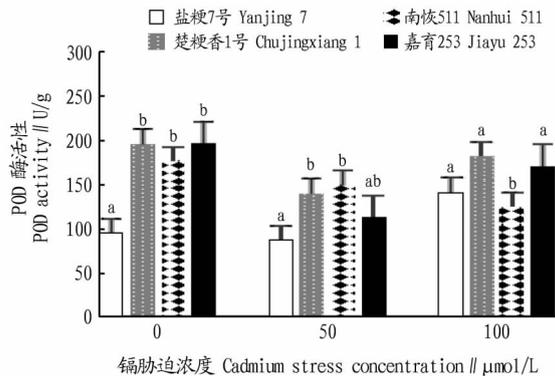
注:不同小写字母表示差异在 0.05 水平显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 3 不同水稻品种对 POD 酶活性的影响

Fig. 3 Effects of different rice cultivars on POD activity

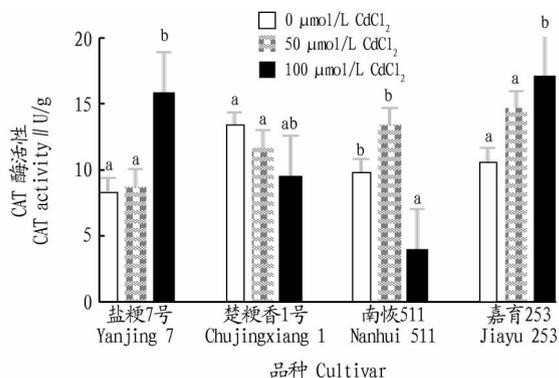
253 的 CAT 活性随镉浓度的升高而增加,不同镉处理之间差异显著。楚梗优 1 号的 CAT 活性在各胁迫下受到抑制,说明该品种自身对镉危害的缓解作用有限。南恢 511 在镉胁迫下表现为低促高抑的现象。由图 6 可知,不同品种在相同浓



注:不同小写字母表示差异在 0.05 水平显著
Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 4 不同镉胁迫浓度对 POD 酶活性的影响

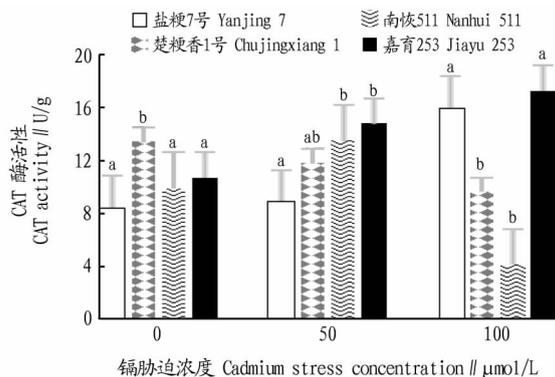
Fig.4 Effects of cadmium stress concentration on POD activity
度镉胁迫下,CAT 活性不同,品种间差异显著,这说明不同品种对镉胁迫的适应能力不同。



注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著
Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 5 不同水稻品种对 CAT 酶活性的影响

Fig.5 Effects of different rice cultivars on CAT activity



注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著
Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

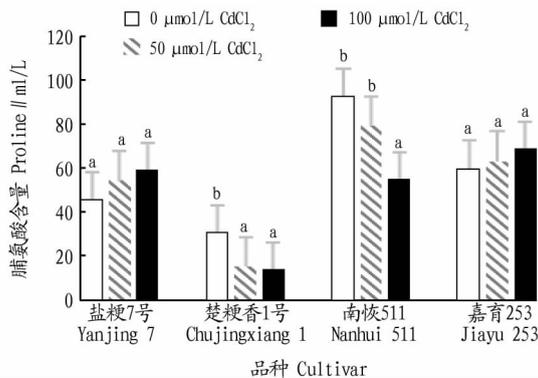
图 6 不同镉胁迫浓度对 CAT 酶活性的影响

Fig.6 Effects of cadmium stress concentration on CAT activity

2.2 镉胁迫对水稻叶片相容性溶质的影响

2.2.1 镉胁迫对水稻叶片脯氨酸的影响。由图 7 可知,外

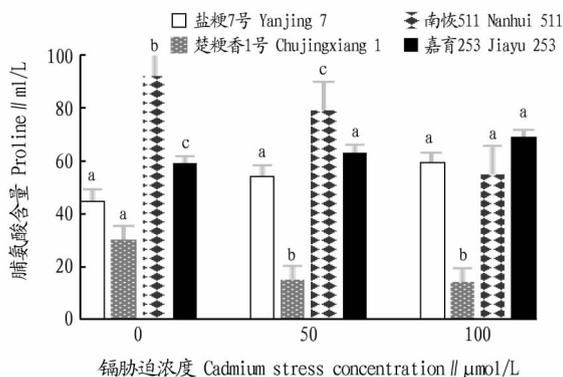
加镉处理对盐粳 7 号和嘉育 253 没有产生明显的毒害效应,说明这 2 个品种水稻叶片具有一定的防御功能,可以避免叶片细胞免受伤害。随着镉浓度的增加,楚粳优 1 号和南恢 511 的脯氨酸含量呈下降趋势,但差异不显著。由图 8 可知,同一镉胁迫下,南恢 511 的脯氨酸含量高于其他品种,楚粳优 1 号的脯氨酸含量最少,说明抗性较好的品种在受到镉胁迫时被破化程度小。随着镉浓度的增加,品种间脯氨酸含量的差异减小。



注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著
Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 7 不同水稻品种对脯氨酸含量的影响

Fig.7 Effects of different rice cultivars on proline content

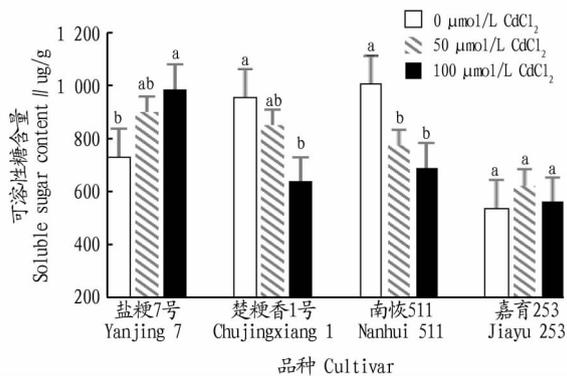


注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著
Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 8 不同镉胁迫浓度对脯氨酸含量的影响

Fig.8 Effects of cadmium stress concentration on proline content

2.2.2 镉胁迫对水稻叶片可溶性糖含量的影响。由图 9 可知,不同品种水稻叶片的可溶性糖含量在不同镉处理下响应程度不同,盐粳 7 号与镉胁迫浓度成正相关,说明镉胁迫下能够促进盐粳 7 号叶片内可溶性糖的合成;在镉毒害下楚粳优 1 号和南恢 511 叶片的可溶性糖含量呈下降趋势,高浓度处理与对照之间差异显著;镉污染下嘉育 253 的可溶性糖没有发生显著变化。由图 10 可知,随着镉浓度的增加,品种间差异减小,正常环境下楚粳优 1 号、南恢 511 共 2 个品种的可溶性糖含量显著大于盐粳 7 号和嘉育 253,高隔处理下该差异减小。

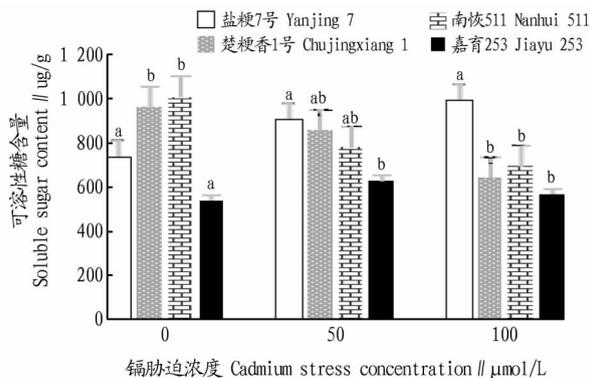


注:不同小写字母表示在0.05水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图9 不同水稻品种对可溶性糖含量的影响

Fig. 9 Effects of different rice cultivars on soluble sugar content



注:不同小写字母表示在0.05水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

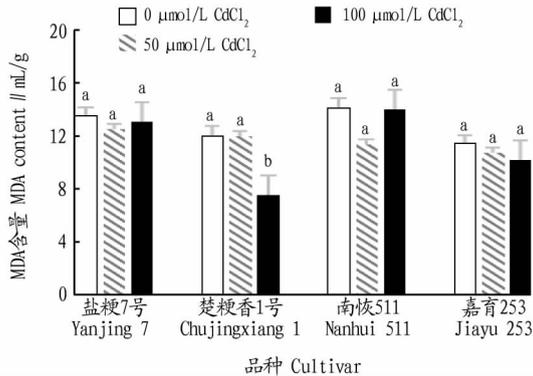
图10 不同镉胁迫浓度对可溶性糖含量的影响

Fig. 10 Effects of cadmium stress concentration on soluble sugar content

2.3 镉胁迫对水稻叶片细胞膜生理特性的影响

2.3.1 镉胁迫对水稻叶片MDA含量的影响 膜系统受到伤害重要的标志是MDA。由图11可知,镉胁迫下供试4个水稻品种叶片的MDA含量都呈下降趋势,但不同品种下降的幅度不同,在低镉处理下南恢511叶片MDA含量比对照显著下降35.7%,随着镉浓度增加,MDA含量比低浓度增加24.8%,但仍低于对照。高镉污染下,楚梗优1号叶片MDA含量显著下降到对照的53%。说明在高浓度镉污染下,楚梗优1号保护机制失效,受到毒害。从品种间的差异上可以看出(图12),高镉胁迫下,盐粳7号和南恢511、楚梗优1号和嘉育253之间MDA含量存在显著差异性。随着镉污染强度增加,品种间差异减小。

2.3.2 镉胁迫对水稻叶片相对电导率的影响 由图3可知,在不同浓度镉胁迫下,盐粳7号、南恢511、嘉育253的相对电导率基本保持一致,随着镉浓度增加,电导率缓慢加强,说明这3个品种抗镉胁迫能力较强。楚梗优1号在低浓度镉胁迫下相对电导率显著下降143%,说明楚梗优1号在镉胁迫下质膜结构受到破坏,且程度较大。从图14可以看出,

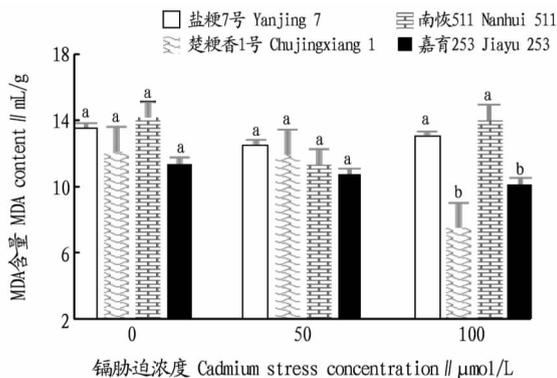


注:不同小写字母表示在0.05水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图11 不同水稻品种对MDA含量的影响

Fig. 11 Effects of different rice cultivars on MDA content



注:不同小写字母表示差异在0.05水平显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

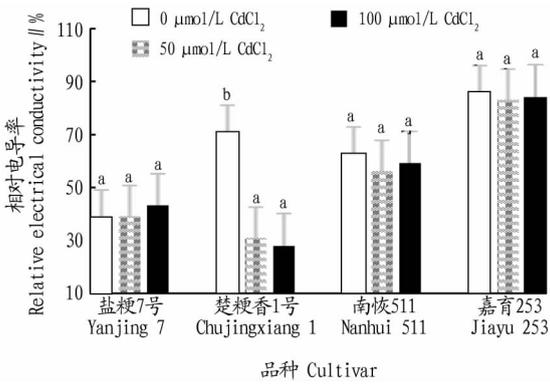
图12 不同镉胁迫浓度对MDA含量的影响

Fig. 12 Effects of cadmium stress concentration on MDA content

在相同镉处理下,嘉育253的相对电导率高于其他品种,在100 μmol/L镉污染下品种间差异显著。

2.4 镉胁迫对水稻叶片光合特性的影响 从表1可以看出,镉胁迫下4个水稻品种的光合速率均下降,在100 μmol/L镉处理下嘉育253的净光合速率显著下降13%,南恢511的光合速率表现为低促高抑。从气孔导度和胞间二氧化碳浓度的变化来看,镉胁迫条件下盐粳7号和楚梗优1号的气孔导度呈上升趋势,胞间CO₂浓度呈下降趋势,这说明光合下降的原因可能来自于气孔限制。镉胁迫促进4个品种的蒸腾速率,随着镉浓度的加强4个水稻品种的蒸腾作用均不同程度地上升,但差异不显著,说明镉加速水稻的代谢速率,影响水稻正常生长。

2.5 镉胁迫对水稻叶绿素的影响 镉胁迫对叶绿素有一定的影响。由表2可知,在镉胁迫下盐粳7号和楚梗优1号叶绿素a变化趋势相同,呈低抑高促的现象,差异显著。南恢511和嘉育253均随着镉处理浓度的增加先增加(分别为42%、66%),然后下降(分别为32%、23%),出现低促高抑的现象。4个品种的叶绿素b呈下降趋势,差异不显著。镉胁迫



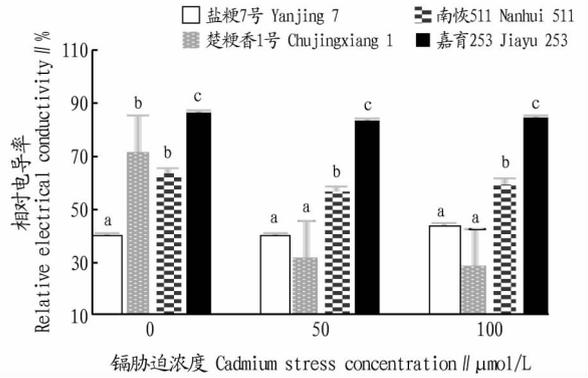
注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著
Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 13 不同水稻品种对相对电导率的影响

Fig. 13 Effects of different rice cultivars on relative electrical conductivity

胁迫对 4 个品种的叶绿素 a/b 没有显著影响,4 个品种的叶绿素总量的变化趋势与叶绿素 a 相同,但差异不同,除南恢 511

叶绿素总量差异较小,其他 3 个品种盐粳 7 号、楚梗优 1 号、嘉育 253 叶绿素总量不同浓度处理之间差异显著。在相同镉胁迫下,叶绿素 a 受影响程度高于叶绿素 b,品种间差异显著。



注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著
Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 14 不同镉胁迫浓度对相对电导率的影响

Fig. 14 Effects of cadmium stress concentration on relative electrical conductivity

表 1 不同镉胁迫浓度对水稻光合指标的影响

Table 1 Effects of cadmium stress concentration on photosynthetic indexes of rice

品种 Cultivars	净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)			蒸腾作用 Transpiration (T_r)		
	0 μmol/L	50 μmol/L	100 μmol/L	0 μmol/L	50 μmol/L	100 μmol/L
盐粳 7 号 Yanjing 7	6.42 ± 0.46 a/e	6.42 ± 0.46 a/e	6.42 ± 0.46 a/e	4.85 ± 0.45 a/cd	6.38 ± 0.36 a/c	6.42 ± 0.46 a/e
楚梗优 1 号	6.59 ± 0.38 a/de	6.59 ± 0.38 a/de	6.59 ± 0.38 a/de	5.79 ± 1.07 a/d	6.26 ± 0.77 a/c	6.59 ± 0.38 a/de
南恢 511 Nanhui 511	5.34 ± 0.35 b/c	5.34 ± 0.35 b/c	5.34 ± 0.35 b/c	4.29 ± 0.41 a/b	4.47 ± 0.45 ab/a	5.34 ± 0.35 b/c
嘉育 253 Jiayu 253	3.79 ± 0.22 a/a	3.79 ± 0.22 a/a	3.79 ± 0.22 a/a	3.29 ± 0.26 a/a	3.68 ± 0.19 a/a	3.79 ± 0.22 a/a

品种 Cultivars	气孔导度 Stomatal conductance (G_s)			胞间二氧化碳浓度 Intercellular carbon dioxide concentration (C_i)		
	0 μmol/L	50 μmol/L	100 μmol/L	0 μmol/L	50 μmol/L	100 μmol/L
盐粳 7 号 Yanjing 7	0.29 ± 0.05 a/ab	0.32 ± 0.03 a/ab	0.32 ± 0.06 a/b	257.11 ± 6.72 a/ab	264.44 ± 3.15 a/abc	264.78 ± 9.21 a/b
楚梗优 1 号 Chujingyou 1	0.35 ± 0.13 a/bc	0.29 ± 0.07 a/ab	0.22 ± 0.07 a/a	265.67 ± 12.36 a/ab	260.44 ± 10.08 a/abc	243.67 ± 4.50 a/a
南恢 511 Nanhui 511	0.20 ± 0.04 a/a	0.22 ± 0.04 ab/a	0.30 ± 0.04 b/ab	297.00 ± 15.12 a/d	285.33 ± 5.56 a/c	281.10 ± 9.99 a/cd
嘉育 253 Jiayu 253	0.18 ± 0.02 a/a	0.22 ± 0.02 ab/a	0.24 ± 0.03 b/ab	260.00 ± 2.16 a/ab	250.78 ± 18.57 a/ab	261.67 ± 5.63 a/b

注:表中的数据表示方式为平均数 ± 标准差。/前字母表示同一品种不同浓度间在 0.05 水平上差异显著,/后的字母表示同一浓度不同品种间在 0.05 水平上差异显著

Note: The data in the table were denoted by mean ± SD. The letter before ‘/’ indicated that the different concentrations of the same cultivar was significantly different at 0.05 level. The letter after ‘/’ indicated that the different cultivars at the same concentration were significantly different at the 0.05 level

表 2 不同镉胁迫浓度对水稻光合指标的影响

Table 2 Effects of cadmium stress concentration on photosynthetic indexes of rice

品种 Cultivars	叶绿素 a Chlorophyll a			叶绿素 b Chlorophyll b		
	0 μmol/L	50 μmol/L	100 μmol/L	0 μmol/L	50 μmol/L	100 μmol/L
盐粳 7 号 Yanjing 7	12.49 ± 0.11 c/ab	7.26 ± 0.10 a/a	10.17 ± 0.16 b/a	6.88 ± 0.01 a/a	1.58 ± 0.39 a/ab	5.45 ± 0.13 a/b
楚梗优 1 号	16.58 ± 0.10 b/c	13.13 ± 0.10 a/b	17.85 ± 0.09 c/d	8.64 ± 0.04 b/a	1.32 ± 0.49 a/ab	9.58 ± 0.03 c/c
南恢 511 Nanhui 511	12.11 ± 1.11 a/a	17.25 ± 1.57 b/b	11.65 ± 0.36 a/ab	14.30 ± 0.60 a/b	1.56 ± 0.29 a/ab	10.39 ± 1.71 a/c
嘉育 253 Jiayu 253	13.94 ± 0.71 a/ab	23.15 ± 0.78 c/c	17.80 ± 0.20 b/d	8.54 ± 0.74 b/a	1.43 ± 0.44 a/a	8.31 ± 0.06 a/a

品种 Cultivars	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b			叶绿素总量 Total chlorophyll		
	0 μmol/L	50 μmol/L	100 μmol/L	0 μmol/L	50 μmol/L	100 μmol/L
盐粳 7 号 Yanjing 7	1.87 ± 0.03 a/bc	1.58 ± 0.39 a/ab	1.37 ± 0.14 a/a	19.37 ± 0.11 c/a	12.68 ± 1.02 a/a	15.61 ± 0.29 b/a
楚梗优 1 号 Chujingyou 1	1.69 ± 0.02 a/bc	1.32 ± 0.49 a/ab	1.49 ± 0.31 a/a	25.22 ± 0.09 b/bc	20.27 ± 0.07 a/ab	27.43 ± 0.12 c/e
南恢 511 Nanhui 511	1.03 ± 0.31 a/a	1.56 ± 0.29 a/ab	1.24 ± 0.43 a/a	26.41 ± 1.10 a/bc	30.70 ± 4.17 a/c	22.04 ± 1.92 a/bcde
嘉育 253 Jiayu 253	1.82 ± 0.02 a/bc	1.43 ± 0.44 a/a	1.86 ± 0.04 a/a	22.48 ± 1.42 b/ab	31.46 ± 0.60 c/c	28.11 ± 0.25 a/abc

注:表中的数据表示方式为平均数 ± 标准差。/前字母表示同一品种不同浓度间在 0.05 水平上差异显著,/后的字母表示同一浓度不同品种间在 0.05 水平上差异显著

Note: The data in the table were denoted by mean ± SD. The letter before ‘/’ indicated that the different concentrations of the same cultivar was significantly different at 0.05 level. The letter after ‘/’ indicated that the different cultivars at the same concentration were significantly different at the 0.05 level

3 结论与讨论

镉污染影响水稻的产量,降低水稻质量,镉含量超标的稻米威胁人类的身体健康,因而镉污染越来越受到人们的重视^[20],开展镉污染防治相关研究对保障食品安全和人民健康具有重要意义。该试验证明,镉胁迫对水稻生长产生影响。前人曾对镉对水稻的毒害进行了大量的研究,发现镉胁迫下抗氧化酶活性降低,尹永强等^[21]、李子芳等^[22]研究发现在低浓度镉胁迫下,植物体内所具有的活性氧清除酶系统和具抗性特征的生理活动被诱导而加快,在此诱导下 SOD 活性逐渐增加。但是当重金属浓度继续增加时,SOD 活性被抑制,呈先急剧后缓慢下降的趋势。该研究发现,在镉胁迫下楚梗优 1 号的 SOD 酶活性表现为“低促高抑”,童建华等^[23]把这种现象解释为低浓度重金属对植物的生长具有积极的“刺激作用”,随着浓度的提高,超过植物的伤害阈限,则表现为毒害效应。但嘉育 253 和盐梗优 7 号在镉毒害下,SOD 酶活性表现为“低抑高促”。POD 和 CAT 与 SOD 酶一样,都具有清除自由基,保护作物的能力。该研究发现,镉胁迫抑制 POD 的活性,而 Zhang 等^[24]研究指出耐镉较强的水稻在镉胁迫下会增加 POD 活性。研究发现,植物的 CAT 活性随着环境胁迫的加重而下降,这与该研究结果不一致,在镉胁迫下盐梗 7 号和嘉育 253 叶片 CAT 活性程增加的趋势。造成上述差异的原因有遗传上的差异,作物的种以及品种间在对土壤中重金属的吸收和体内的分配上存在很大差异,另外有研究发现,不同水稻在重金属胁迫下分泌的一些与金属离子发生络合反应的物质质量不同,一些能降低植物周围环境中镉离子含量,相反一些会增加镉离子的量,造成植物代谢紊乱,加速植物衰老^[25]。从表面上看这些结果与前人结果之间存在矛盾,但也存在相同之处,即植物对外界不良环境会产生相应的反应,镉能诱导植物产生氧化胁迫^[26]。

植物器官在逆境的条件,细胞内便会产生大量的活性自由基,并与脂质发生过氧化反应,产生丙二醛(MDA),通常利用 MDA 表示植物对逆境条件反应的强弱和细胞膜脂过氧化程度^[11]。该研究发现 4 个品种的丙二醛含量随镉浓度的增加而下降,这与孙俊威等^[27]丙二醛含量随镉胁迫强度的增加而增加的结果相矛盾。苏立同^[28]报道不同土壤 pH,不同 Cd^{2+} 浓度处理对水稻种子的发育产生影响,当 Cd^{2+} 浓度是 10 mg/L 时土壤 pH 达到 19 时, Cd^{2+} 胁迫对稻苗的生长有很大的抑制作用,当 pH 达到 9 时,这种抑制作用得到了明显的缓解,究其原因,应该是碱性条件下将可吸收 Cd^{2+} 转变成不可吸收的物质,所以减轻了 Cd^{2+} 对水稻的危害。由于土壤 pH 的条件不同,可能导致该试验结果与前人结果相矛盾。另一种可能是不同土壤环境下产生的差异,有研究指出,不同基因型水稻对不同土壤环境镉的吸收分配上有显著性差异,由此可以推断在镉胁迫下不同品种的水稻在不同的土壤背景下会产生不同的敏感性。

植物通过积累渗透调节物质以抵制重金属胁迫的伤害^[29]。张振宇^[30]以及国外的一些研究学者发现,逆境胁迫下水稻剑叶的游离脯氨酸明显增加,Youngner 等^[31]发现,在

镉胁迫下植物叶片的可溶性糖急剧或缓慢上升,浓度越高可溶性糖含量越高。笔者研究发现,盐梗 7 号和嘉育脯氨酸含量和可溶性糖含量的变化与镉胁迫浓度成正相关,这与上述结果一致,即楚梗优 1 号和南恢 511 的脯氨酸含量和可溶性糖含量随着镉毒害浓度的增加而下降。这与张杰等的研究结果不一致,因为植物在环境胁迫下,能产生大量的脯氨酸且发现脯氨酸的积累与活性氧产生有关,该结果也说明,水稻叶片有一定的防御功能,脯氨酸的增加使植物提高了抗胁迫性^[32]。还有一些学者认为脯氨酸积累似乎只是胁迫的结果,与抗胁迫性之间缺少相关^[33]。对于可溶性糖产生的结果,有学者认为可能是由于叶片内不溶性糖以及蛋白质等物质的分界和光合产物的运输受阻所引起的^[34]。关于叶片脯氨酸和可溶性糖含量与水稻耐胁迫关系的研究仍需要进一步探索。

光合作用是作物生长的基础,叶片是植物进行光合作用的主要器官,植物受重金属毒害后会出现叶片失绿,变薄,变白,从而影响植物进行正常的光合作用^[35]。大量研究表明,镉胁迫下镉处理使水稻幼苗叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度等光合指标下降。王逸群等^[36]的研究发现,光合速率与镉处理浓度呈明显负相关。该试验供试的 4 个品种在镉响应下光合速率的变化出现低促进高抑制的现象。因为水稻在低浓度胁迫下,对某些物质的合成产生了一定的刺激作用,从而促进光合作用,当镉浓度增加到一定程度时,光合速率开始下降^[37]。不同品种各处理之间的胞间二氧化碳浓度差异均不显著,说明镉胁迫下胞间二氧化碳浓度不是造成光合速率变化的原因。国内外的一些研究学者认为,逆境胁迫下影响植物叶片光合作用的因素有气孔因素和非气孔因素^[38]。从 C_i 的变化来看,盐胁迫条件下 C_i 并没有显著下降, G_s 也没有显著增加,说明 P_n 的下降并非完全是因为气孔的限制作用^[39]。该试验主要探究了镉胁迫下水稻叶片生理生化的变化规律,在今后的研究中需要进行分子层面的分析,为防治镉污染、选育低镉品种提供保障。

参考文献

- [1] 李婧,周艳文,陈森,等.我国土壤镉污染现状、危害及其治理方法综述[J].安徽农业通报,2015,21(24):104-107.
- [2] 牛丽丽.我国农田土壤和周边树皮中持久性有毒物质的残留特征及健康风险[D].杭州:浙江大学,2015.
- [3] 孙亚莉,徐庆国,贾巍.镉胁迫对水稻的影响及其调控技术研究进展[J].中国农学通报,2017,33(10):1-6.
- [4] 黄冬芬,奚岭林,杨立年,等.不同耐镉基因型水稻农艺和生理性状的比较研究[J].作物学报,2008,34(5):809-817.
- [5] SHAH K,KUMAR R G,VERMA S,et al. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings[J]. Plant Sci, 2001, 161(6): 1135-1144.
- [6] CHIEN H, KAO C H. Accumulation of ammonium in rice leaves in response to excess cadmium[J]. Plant Sci, 2000, 156: 111-115.
- [7] SATOFUKA H, FUKUI T, TAKAGI M, et al. Metal-binding properties of phytochelatin-related peptides[J]. Journal of inorganic biochemistry, 2001, 86(2/3): 593-602.
- [8] 赵青青,王海波,史静. 生物物质炭对 Cd 污染土壤根际微团聚体 Cd 形态转化的影响[J]. 环境科学研究, 2018, 31(3): 555-561.
- [9] 章秀福,王丹英,储开富,等. 镉胁迫下水稻 SOD 活性和 MDA 含量的变化及其基因型差异[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(2): 194-198.
- [10] 毛盈,裴波音,陈鑫,等. 大麦籽粒植酸及其他相关化学组分的动态变化[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2009, 35(5): 557-563.

- [11] 邓刚. 镉胁迫下不同水稻品种产量与镉累积差异比较[D]. 长沙:湖南农业大学,2016.
- [12] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiol*, 1949, 24(1): 1-15.
- [13] 王丽萍, 刘丹丹, 闫小凤, 等. 耐盐水稻品种 H5 和 H6 的耐盐性研究[J]. *沈阳农业大学学报*, 2012, 43(5): 586-590.
- [14] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Anal Biochemistry*, 1976, 72: 248-254.
- [15] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [16] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants[J]. *Plant Physiol*, 1977, 59(2): 309-314.
- [17] BRABER J M. Catalase and peroxidase in primary bean leaves during development and senescence[J]. *Z Pflanzphysiol*, 1980, 97(2): 135-144.
- [18] HAVIR E A, MCHALE N A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves[J]. *Plant Physiol*, 1987, 84(2): 450-455.
- [19] 徐新娟, 李勇超. 2种植物相对电导率测定方法比较[J]. *江苏农业科学*, 2014, 42(7): 311-312.
- [20] 陈笑. 水稻镉(Cd)毒害及其防治研究进展[J]. *广东微量元素科学*, 2010, 17(7): 1-7.
- [21] 尹永强, 胡建斌, 邓明军. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展[J]. *中国农学通报*, 2007, 23(1): 105-110.
- [22] 李子芳, 刘惠芬, 熊肖霞, 等. 镉胁迫对小麦种子萌发幼苗生长及生理生化特性的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2005, 24(S1): 17-20.
- [23] 彭琼, 董建华, 栢连阳, 等. 干旱胁迫对辣椒果实中辣椒素、二氢辣椒素及 VC 含量的影响[J]. *中国蔬菜*, 2015(12): 44-47.
- [24] ZHANG G P, FUKAMI M, SEKIMOTO H. Influence of cadmium on mineral concentrations and yield components in wheat genotypes differing in Cd tolerance at seeding stages[J]. *Field crops research*, 2002, 77(2/3): 93-98.
- [25] 王琴儿, 曾英, 李丽美. 镉毒害对水稻生理生态效应的研究进展[J]. 北方水稻, 2007(4): 12-16.
- [26] 王公卿. 重金属镉对小麦的影响[J]. *河南农业*, 2017(4): 22, 25.
- [27] 孙骏威. 水稻根系、光合和抗氧化酶对干旱胁迫的反应[D]. 杭州: 浙江大学, 2004.
- [28] 王振. 复合微生物菌剂对水稻生长发育影响研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017.
- [29] 李倩, 刘景辉, 武俊英, 等. 盐胁迫对燕麦质膜透性及 Na⁺、K⁺ 吸收的影响[J]. *华北农学报*, 2009, 24(6): 88-92.
- [30] 张振宇. 生物炭对稻田土壤镉生物有效性的影响研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2013.
- [31] HASSAN M J, SHAO G S, ZHANG G P. Influence of cadmium toxicity on growth and antioxidant enzyme activity in rice cultivars with different grain cadmium accumulation[J]. *Journal of plant nutrition*, 2005, 28(7): 1259-1270.
- [32] 朱虹, 祖元刚, 王文杰, 等. 逆境胁迫条件下脯氨酸对植物生长的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2009, 37(4): 86-89.
- [33] 王慧春. 干旱胁迫条件下光对脯氨酸合成的影响及其与 ABA 的关系[D]. 扬州: 扬州大学, 2013.
- [34] 王秋京. 低温对水稻秧苗电导率及可溶性糖含量的影响[J]. *黑龙江气象*, 2011, 28(4): 25-26.
- [35] 徐红霞, 翁晓燕, 毛伟华, 等. 镉胁迫对水稻光合、叶绿素荧光特性和能量分配的影响[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(4): 338-342.
- [36] 高芳, 林英杰, 张佳蕾, 等. 镉胁迫对花生生理特性、产量和品质的影响[J]. *作物学报*, 2011, 37(12): 2269-2276.
- [37] 孙亚莉, 刘红梅, 徐庆国. 镉胁迫对不同水稻品种苗期光合特性与生理生化特性的影响[J]. *华北农学报*, 2017, 32(4): 176-181.
- [38] MORRIS S M Jr. Arginine: Beyond protein[J]. *The American journal of clinical nutrition*, 2006, 83(2): 508-512.
- [39] GOLLDACK D, LÜCKING I, YANG O. Plant tolerance to drought and salinity: Stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network[J]. *Plant cell reports*, 2011, 30(8): 1383-1391.

(上接第 28 页)

- [4] 蒋志刚, 江建平, 王跃招, 等. 中国脊椎动物红色名录[J]. *生物多样性*, 2016, 24(5): 500-551, 615.
- [5] TANAKA-UENO T, MATSUI M, SATO T, et al. Phylogenetic relationships of brown frogs with 24 chromosomes from Far East Russia and Hokkaido assessed by mitochondrial cytochrome *b* gene sequences (*Rana*: Ranidae) [J]. *Zoological science*, 1998, 15(2): 289-294.
- [6] 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 《中国动物志》两栖纲(下卷)无尾目蛙科[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
- [7] 陆宇燕, 李丕鹏, 蒋得斌. 中国蛙类一新种(无尾目, 蛙科)[J]. *动物分类学报*, 2007, 32(4): 792-801.
- [8] YAN F, JIANG K, CHEN H M, et al. Matrilineal history of the *Rana longicrus* species group (*Rana*, Ranidae, Anura) and the description of a new species from Hunan, Southern China[J]. *Asian herpetological research*, 2011, 2(2): 61-71.
- [9] 陆宇燕, 王晶琦, 董丙君, 等. 吉林省两栖动物一种新纪录——桓仁林蛙[J]. *四川动物*, 2005, 24(3): 259.
- [10] 陆宇燕, 李丕鹏. 山东崂山蛙属林蛙群一新种(两栖纲: 无尾目: 蛙科)[J]. *动物分类学报*, 2002, 27(1): 162-166.
- [11] 沈献慧, 江建平, 杨道德. 中国林蛙属(无尾目: 蛙科)一新种——寒露林蛙 *Rana hanluica* sp. nov. [J]. *动物学报*, 2007, 53(3): 481-488.
- [12] BOULENGER G A. Records of the Indian Museum, Vol. 20: A monograph of the South Asian, Papuan, Melanesian, and Australian frogs, of the genus *Rana* [M]. Calcutta: Baptist Mission Press, 1920: 1-226.
- [13] Pope C H. A new pelobatid frog from Fukien Province, China[J]. *Copeia*, 1947, 7(2): 109-112.
- [14] 刘承钊, 胡淑琴. 中国无尾两栖类[M]. 北京: 科学出版社, 1961.
- [15] 陆宇燕, 李丕鹏. 我国林蛙的研究概况和开展环渤海区域林蛙多样性研究的意义[J]. *四川动物*, 2005, 24(3): 271-275.
- [16] NOBLE G K. The biology of the Amphibia [M]. American: McGraw-Hill, 1931.
- [17] MATSUI M, WU G F, SONG M T. Morphometric comparisons of *Rana chensinensis* from Shaanxi with three Japanese brown frogs (genus *Rana*) [J]. *Japanese journal of herpetology*, 1993, 15(1): 29-36.
- [18] 谢锋, 叶昌媛, 费梁, 等. 中国林蛙 *Rana chensinensis* 遗传多样性初步研究[J]. *应用与环境生物学报*, 1997, 3(4): 328-332.
- [19] MORESCALCHI A. Chromosome evolution in the caudate Amphibia [J]. *Journal of herpetology*, 1975, 4(1): 141-221.
- [20] MORESCALCHI A. Le relazioni tra il cariotipo di *Anuri diplasioceli*: I. Il corredo cromosomico di alcuni *Ranidae* [J]. *Caryologia*, 1967, 20(1): 65-85.
- [21] MORESCALCHI A. The karyotypes of two specimens of *Leipelma hochstetteri* Fitz. (*Amphibia Salientia*) [J]. *Caryologia*, 1968, 21(1): 37-46.
- [22] BOGART J P. Evolution of anuran karyotypes [J]. *Vital evolutionary biology*, 1973, 4(2): 240-274.
- [23] 吴政安. 北京产中国林蛙的染色体组型[J]. *遗传学报*, 1981(2): 44-50, 97.
- [24] 赵尔宓, 胡其雄. 中国有尾两栖动物的研究[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1984.
- [25] 魏刚, 华浩根, 徐宁, 等. 中国林蛙 *RANA CHENSINENSIS* 四亚种性状主成分分析[J]. *遵义医学院学报*, 1991, 14(1): 27-31.
- [26] 魏刚, 陈服官. 中国林蛙 *Rana chensinensis* 系统发育及物种形成和分化的研究[J]. *动物学报*, 1990, 36(1): 76-81.
- [27] 江建平, 周开亚. 中国林蛙的分子系统关系[J]. *动物学研究*, 2001, 22(1): 27-32.
- [28] 江建平. 中国蛙科系统学研究[D]. 南京: 南京师范大学, 1999.
- [29] 杨学干, 王义权, 周开亚, 等. 从细胞色素 *b* 基因序列探讨我国林蛙属动物的系统发生关系[J]. *动物学研究*, 2001, 22(5): 345-350.
- [30] CHE J, PANG J F, ZHAO E M, et al. Phylogenetic relationships of the Chinese brown frogs (genus *Rana*) inferred from partial mitochondrial 12S and 16S rRNA gene sequences [J]. *Zoological science*, 2007, 24(1): 71-80.
- [31] ZHAN A B, LI C, FU J Z. Big mountains but small barriers: Population genetic structure of the Chinese wood frog (*Rana chensinensis*) in the Tsinling and Daba Mountain region of northern China [J]. *BMC Genetics*, 2009, 10(2): 55-92.