

## 水禾对镉胁迫的生理响应

谢德志<sup>1</sup>, 魏子璐<sup>1</sup>, 朱峻熠<sup>1</sup>, 杜莹<sup>1</sup>, 金水虎<sup>1</sup>, 岳春雷<sup>2</sup>

(1. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江杭州 311300; 2. 浙江省林业科学研究院, 浙江杭州 310023)

**摘要:** 【目的】研究镉(Cd)胁迫下水禾 *Hygroryza aristata* 的生理响应, 以利于水禾的保护利用。【方法】采用水培试验, 设置 2(T<sub>1</sub>)、4(T<sub>2</sub>) 和 6 (T<sub>3</sub>) mg·L<sup>-1</sup> 3 个质量浓度镉胁迫处理, 以不添加镉为对照(ck), 分别在处理 0、4、8 和 12 d 时, 研究了不同镉胁迫处理对水禾的生长、光合生理和抗氧化酶活性的影响。【结果】随着镉质量浓度的增加, 水禾株高呈逐渐降低的趋势, 到处理 12 d 时, T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的株高分别比对照降低了 16.35%、21.27% 和 27.29%; 根系总长度和根尖数均显著降低( $P<0.05$ )。水禾叶片的总叶绿素、叶绿素 a 和叶绿素 b 的质量分數呈降低趋势, 叶绿素 a/b 也随之降低。水禾叶片的净光合速率( $P_n$ )显著降低( $P<0.05$ ), 到处理 12 d 时, T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的  $P_n$  分别比对照降低了 55.44%、58.77% 和 96.47%; 处理 8 d 后, T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的  $P_n$ 、蒸腾速率( $T_p$ )和气孔导度( $G_s$ )均显著降低( $P<0.05$ ), 胞间二氧化碳摩尔分数( $C_i$ )则显著升高( $P<0.05$ )。水禾叶片的过氧化氢( $H_2O_2$ )和丙二醛(MDA)的质量摩尔浓度随着镉质量浓度的增加逐渐升高, 随着处理时间的延长, 各处理  $H_2O_2$  和 MDA 质量摩尔浓度升高速率均呈下降趋势, 最大升高速率均在 0~4 d; T<sub>3</sub> 的脯氨酸(Pro)质量分數呈先升高后降低的趋势, 在处理 8 d 时达到峰值, 到处理 12 d 时, T<sub>3</sub> 的 Pro 质量分數比对照降低了 53.85%。水禾叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性随着镉质量浓度的增加逐渐升高。【结论】镉胁迫下, 水禾植株的生长和叶片的光合作用受到了明显的抑制。镉对水禾可产生严重的毒害作用, 长期镉胁迫下, 抗氧化酶在清除活性氧(ROS)、防御氧化伤害上发挥的作用有限, 水禾抵御逆境胁迫的能力较弱。图 4 表 2 参 47

**关键词:** 植物生理学; 水禾; 镉胁迫; 生理响应; 抗氧化酶

中图分类号: S718.4 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2020)04-0683-10

## Physiological responses of *Hygroryza aristata* to cadmium stress

XIE Dezhi<sup>1</sup>, WEI Zilu<sup>1</sup>, ZHU Junyi<sup>1</sup>, DU Ying<sup>1</sup>, JIN Shuihu<sup>1</sup>, YUE Chunlei<sup>2</sup>

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, Zhejiang, China)

**Abstract:** [Objective] The purpose of this study is to observe the physiological responses of *Hygroryza aristata* to cadmium (Cd) stress, for protection and utilization of *H. aristata*. [Method] The effects of cadmium on the growth, photosynthetic physiology and antioxidant enzyme activities of *H. aristata* were studied using hydroponic test in which plants of *H. aristata* were treated with cadmium at concentrations of 0 (ck), 2 (T<sub>1</sub>), 4 (T<sub>2</sub>), and 6 (T<sub>3</sub>) mg·L<sup>-1</sup> and sampled at 0, 4, 8 and 12 days after treatment. [Result] The plant height of *H. aristata* gradually decreased as the concentration of cadmium increased. By 12 days after treatment, the plant height of T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> and T<sub>3</sub> was 16.35%, 21.27% and 27.29% lower than that of ck, respectively. Similarly, the total length of roots and the total number of root tips decreased significantly( $P<0.05$ ). The mass fraction of total chlorophyll, chlorophyll a and chlorophyll b in the leaves of *H. aristata* decreased, so did chlorophyll a/b. The net photosynthetic rate ( $P_n$ ) dropped significantly( $P<0.05$ ). By 12 days after treatment,  $P_n$  in T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> and T<sub>3</sub>

收稿日期: 2019-07-08; 修回日期: 2020-01-22

基金项目: 浙江省科技厅省属科研院所扶持专项(2019F1065-1)

作者简介: 谢德志, 从事植物分类与资源利用研究。E-mail: [252317552@qq.com](mailto:252317552@qq.com)。通信作者: 金水虎, 教授, 从事植物分类与资源利用研究。E-mail: [jsh501@163.com](mailto:jsh501@163.com)

decreased by 55.44%, 58.77% and 96.47% respectively, compared with ck. After treatment for 8 days,  $P_n$ , the transpiration rate ( $T_r$ ), and the stomatal conductance ( $G_s$ ) in T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> and T<sub>3</sub> decreased significantly ( $P < 0.05$ ), while the intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) increased significantly ( $P < 0.05$ ). Compared with ck, the mass molality of hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) and malondialdehyde (MDA) in the leaves of *H. aristata* increased gradually with the increase of cadmium concentration. With the extension of treatment time, the increasing rate of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and MDA mass molality in each treatment showed a downward trend, and the maximum increasing rate occurred between 0–4 d after treatment. The proline (Pro) content in T<sub>3</sub> first increased and then decreased, reaching a peak on day 8 and decreasing by 53.85% on day 12 compared with ck. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) in the leaves of treated *H. aristata* plants gradually increased with the increase of cadmium concentration. [Conclusion] Cadmium has a serious toxic effect on *H. aristata*, whose growth and photosynthetic activities are obviously inhibited under cadmium stress. Long-term cadmium stress limits the activity of antioxidant enzymes in removing reactive oxygen species (ROS) and protecting against oxidative damages, which further weakens the ability of *H. aristata* to resist adverse stress.

[Ch, 4 fig. 2 tab. 47 ref.]

**Key words:** plant physiology; *Hygroryza aristata*; cadmium stress; physiological response; antioxidant enzymes

随着工农业生产的发展，工业废水和生活污水大量排入水系，造成水污染。重金属污染是水污染中比较突出的问题<sup>[1]</sup>。在所有的重金属污染物中，镉(Cd)又以其移动性强、毒性高、污染面积最大被列为“五毒之首”<sup>[2]</sup>，在《重金属污染综合防治“十二五”规划》中镉被列为重点防控的重金属污染物之一。镉在自然环境中常以化合物的形式存在，相对于其他重金属来说，更容易被植物吸收，对植物造成的危害更大<sup>[3]</sup>。镉通过水流和食物链在水中迁移，形成循环危害，对水生植物的危害更大<sup>[4]</sup>；且能同其他重金属发生协同效应，加剧毒害作用<sup>[5–6]</sup>。有关重金属镉对植物的毒害和植物对镉的抗性机理等方面的研究主要集中在陆生植物<sup>[7–12]</sup>。植物受到镉毒害后，植株脱水萎蔫<sup>[13]</sup>，株高和根数都显著减少<sup>[3, 14]</sup>，生物量下降<sup>[3, 15–16]</sup>，干物质减轻<sup>[17]</sup>，叶片褪绿变黄并出现坏死斑<sup>[13]</sup>，植株的生长受到强烈抑制<sup>[17–19]</sup>。镉导致植物膜系统损伤<sup>[20–21]</sup>，膜透性增加<sup>[13]</sup>，线粒体和叶绿体的结构和功能受到破坏<sup>[22–23]</sup>，叶绿素降低<sup>[18, 24]</sup>，进而影响植物的呼吸作用和光合作用<sup>[17]</sup>。植物遭受镉胁迫后体内会不断积累大量活性氧(ROS)，过量的ROS会对植物产生氧化损伤。植物主要通过体内的酶促和非酶促两大类保护系统清除过量的ROS，以维持正常代谢和减轻受到的损伤<sup>[25]</sup>。酶促清除系统主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)等抗氧化酶。各抗氧化酶活性变化与镉质量浓度相关。郝怀庆等<sup>[26]</sup>对水鳖 *Hydrocharis dubia* 的研究发现：SOD、CAT 和 POD 活性随镉质量浓度的增加呈先升高后降低的趋势；杨海燕等<sup>[27]</sup>研究发现：竹叶眼子菜 *Potamogeton wrightii* 叶片的 SOD 活性随镉质量浓度的增加持续下降，POD 和 CAT 活性则表现出先升高后降低的趋势。水禾 *Hygroryza aristata* 属禾本科 Poaceae 多年生水生草本，以独特的叶柄气囊漂浮水面，是一种珍稀濒危植物，世界自然保护联盟(IUCN)把它的濒危等级列为易危(VU)。水禾株形清秀，叶色青翠，浙江和广东等地多将它用于水体美化。目前关于重金属对水禾的毒害及水禾的抗性机理在国内外未见报道。本研究以水禾为研究对象，通过镉胁迫对水禾的生长、光合生理和抗氧化酶活性等的影响，探究水禾对镉胁迫的生理响应机制，以期为水禾的进一步保护利用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料培养

供试材料水禾于2017年7月采自浙江省杭州天景水生植物园有限公司苗圃，栽植于浙江农林大学林业与生物技术学院楼旁池塘内。当年9月，选择株高约25 cm，生长良好、长势一致且无病虫害的水

禾植株, 清水冲洗干净后, 在塑料盆中用 Hoagland 营养液培养, 15 株·盆<sup>-1</sup>, 室温(25±3)℃, 自然光照培养1周, 再转入光照培养箱内, 14 h 光照/10 h 黑暗, 光合光子强度为 400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 温度光照时 25 ℃, 黑暗时 18 ℃, 相对湿度 50%~60%, 适应 3 d 后用于实验。培养期间, 每 2 d 更换 1 次营养液。

## 1.2 实验处理

将氯化镉(CdCl<sub>2</sub>)加入到 Hoagland 营养液中, 设置 2(T<sub>1</sub>)、4(T<sub>2</sub>) 和 6(T<sub>3</sub>) mg·L<sup>-1</sup> 共 3 组镉质量浓度处理, 每处理 3 盆。处理 0、4、8 和 12 d 时, 测定各生长指标和光合参数; 采集植株中上部功能叶片测定各生理生化指标; 以未进行镉处理为对照(ck)。处理期间每 2 d 更换 1 次培养液。

## 1.3 测定指标与方法

测定水禾植株茎的基部至顶芽的长度表示株高。各处理选择 5 株植株, 利用 WinRHZO 根系分析系统测定水禾根系总长度和根尖数。叶绿素测定采用体积分数为 95% 乙醇浸提法<sup>[28]</sup>。利用 Li-6800 便携式光合仪测定水禾的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )和胞间二氧化碳摩尔分数( $C_i$ ), 测定条件: 光合光子强度 400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 叶室温度 25 ℃, 相对湿度 60%。过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)采用过氧化氢试剂盒测定; 脯氨酸(Pro)采用酸性茚三酮法测定<sup>[29]</sup>; 丙二醛(MDA)采用硫代巴比妥酸比色法测定<sup>[30]</sup>; 过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)活性分别采用过氧化物酶试剂盒、过氧化氢酶试剂盒和超氧化物歧化酶试剂盒测定; 以上试剂盒均购于南京建成生物工程研究所。

## 1.4 数据分析

利用 Excel 和 Origin 进行数据整理和图形制作, 结果用平均值±标准误表示; 利用 SPSS 20.0 进行单因素方差分析, 并进行 Turkey 多重比较。

# 2 结果与分析

## 2.1 镉胁迫对水禾株高的影响

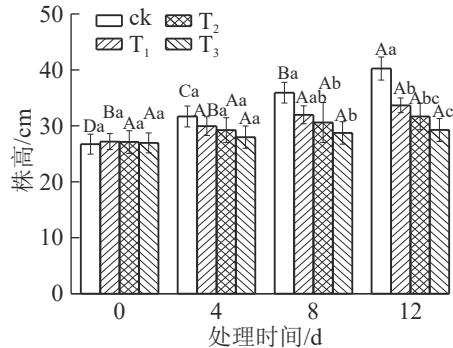
由图 1 可知: 随着镉质量浓度的增加, 水禾株高均呈逐渐降低的趋势, 到处理 12 d 时, T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的株高分别比对照降低了 16.35%、21.27% 和 27.29%。说明镉抑制了水禾株高的增长, 镉质量浓度越高, 抑制作用越强。随着处理时间的延长, 各处理的株高增长量均呈下降趋势。说明镉胁迫时间越长, 抑制作用越强。

## 2.2 镉胁迫对水禾根系的影响

由图 2 可知: 所有镉处理的根系总长度和根尖数均显著小于对照( $P<0.05$ ), 说明镉胁迫对水禾根系生长产生了明显的抑制作用。随着处理时间的延长, 各处理根系总长度和根尖数均呈先减后增的趋势。T<sub>1</sub> 的根系总长度和根尖数最小值均出现在处理 8 d 时, 根系总长度比对照短 78.60%, 根尖数比对照少 76.79%; T<sub>2</sub>、T<sub>3</sub> 的根系总长度和根尖数最小值均出现在处理 4 d 时, T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的根系总长度分别比对照短 58.22% 和 69.27%, 根尖数分别比对照少 64.98% 和 71.79%。表明随着处理时间的延长, 抑制作用得到缓解, 且处理质量浓度越高, 抑制作用得到缓解也越早。

## 2.3 镉胁迫对水禾叶绿素质量分数的影响

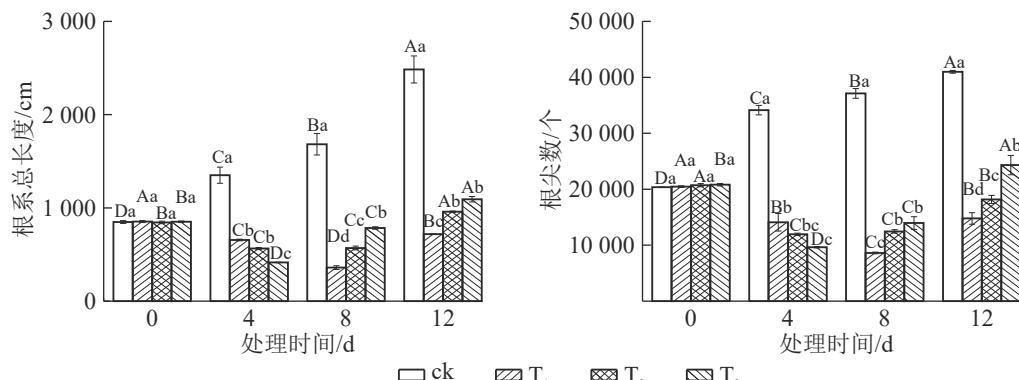
由表 1 可知: 除 T<sub>1</sub> 的叶绿素 a/b 在处理 4 d 时与对照差异不显著外, 其他镉处理的总叶绿素、叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a/b 均显著低于对照( $P<0.05$ )。说明镉对水禾叶绿素产生了明显的抑制, 而叶绿素的变化趋势与镉质量浓度和处理时间相关。处理 4 d 时, T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的总叶绿素分别比对照降低了 20.19%、22.54% 和 33.33%; 到处理 12 d 时, T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的总叶绿素分别比对照降低了 75.65%、78.14% 和 85.14%。说明镉质量浓度越高, 处理时间越长, 总叶绿素降幅越大; 叶绿素 a 和叶绿素 a/b 也表现出同样的趋势。由此推断, 随着镉质量浓度的增加和处理时间的延长, 镉对叶绿素的抑制作用增强。而



不同大写字母表示同一镉质量浓度下, 不同处理时间之间差异显著( $P<0.05$ ); 不同小写字母表示同一处理时间下, 不同镉质量浓度之间差异显著( $P<0.05$ )

图 1 镉胁迫下水禾株高的变化

Figure 1 Changes of height of *H. aristata* under cadmium stress



不同大写字母表示同一镉质量浓度下，不同处理时间之间差异显著( $P<0.05$ )；不同小写字母表示同一处理时间下，不同镉质量浓度之间差异显著( $P<0.05$ )

图2 镉胁迫下水禾根系的变化

Figure 2 Changes of roots of *H. aristata* under cadmium stress

表1 镉胁迫下水禾叶片叶绿素质量分数的变化

Table 1 Changes of chlorophyll contents in leaves of *H. aristata* under cadmium stress

处理天数/d	镉处理	叶绿素质量分数/(mg·g <sup>-1</sup> )			叶绿素a/b
		总叶绿素	叶绿素a	叶绿素b	
0	ck	2.02±0.13	1.61±0.10	0.41±0.06	3.89±0.12
	ck	2.13±0.09 a	1.71±0.08 a	0.42±0.02 a	4.06±0.02 a
	T <sub>1</sub>	1.70±0.01 b	1.36±0.01 b	0.34±0.01 b	3.96±0.03 a
	T <sub>2</sub>	1.65±0.01 b	1.30±0.01 b	0.35±0.01 b	3.70±0.02 b
	T <sub>3</sub>	1.42±0.01 c	1.12±0.01 c	0.31±0.02 c	3.63±0.02 b
	ck	2.03±0.15 a	1.62±0.12 a	0.41±0.03 a	3.93±0.01 a
4	T <sub>1</sub>	1.61±0.01 b	1.27±0.01 b	0.34±0.01 b	3.68±0.02 b
	T <sub>2</sub>	1.56±0.02 b	1.22±0.02 b	0.34±0.01 b	3.61±0.01 b
	T <sub>3</sub>	1.29±0.02 c	0.92±0.01 c	0.36±0.01 b	2.58±0.03 c
8	ck	2.15±0.02 a	1.72±0.01 a	0.43±0.01 a	3.98±0.02 a
	T <sub>1</sub>	0.52±0.02 b	0.41±0.01 b	0.11±0.01 b	3.65±0.02 b
	T <sub>2</sub>	0.47±0.01 c	0.35±0.01 c	0.12±0.01 b	3.06±0.02 c
	T <sub>3</sub>	0.32±0.01 d	0.21±0.01 d	0.11±0.01 b	2.03±0.01 d
12	ck	2.15±0.02 a	1.72±0.01 a	0.43±0.01 a	3.98±0.02 a
	T <sub>1</sub>	0.52±0.02 b	0.41±0.01 b	0.11±0.01 b	3.65±0.02 b
	T <sub>2</sub>	0.47±0.01 c	0.35±0.01 c	0.12±0.01 b	3.06±0.02 c
	T <sub>3</sub>	0.32±0.01 d	0.21±0.01 d	0.11±0.01 b	2.03±0.01 d

说明：不同小写字母表示同一处理时间下不同镉质量浓度间差异显著( $P<0.05$ )

T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 之间的叶绿素 b 在处理 8 d 后就无显著差异。说明叶绿素 a 比叶绿素 b 对镉更敏感。

#### 2.4 镉胁迫对水禾光合作用的影响

由表2可知：随着镉质量浓度的增加和处理时间的延长，P<sub>n</sub>呈逐渐降低的趋势。到处理 12 d 时，T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的 P<sub>n</sub> 分别比对照降低了 55.44%、58.77% 和 96.47%。说明镉对水禾的光合作用产生了明显的抑制，且处理质量浓度越高，处理时间越长，抑制作用越强。处理 4 d 时，T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 的 T<sub>r</sub>、G<sub>s</sub> 和 C<sub>i</sub> 均比对照显著升高( $P<0.05$ )，而 T<sub>3</sub> 的 T<sub>r</sub> 和 G<sub>s</sub> 比对照显著降低( $P<0.05$ )，C<sub>i</sub> 则显著升高( $P<0.05$ )。处理 8 d 后，所有镉处理的 T<sub>r</sub> 和 G<sub>s</sub> 均比对照显著降低( $P<0.05$ )，C<sub>i</sub> 则显著升高( $P<0.05$ )。由此推断，较低质量浓度镉短期胁迫对水禾光合作用的抑制是由气孔限制和非气孔限制共同作用的结果，随着处理质量浓度增加，或处理时间延长，抑制作用则主要由非气孔限制引起。

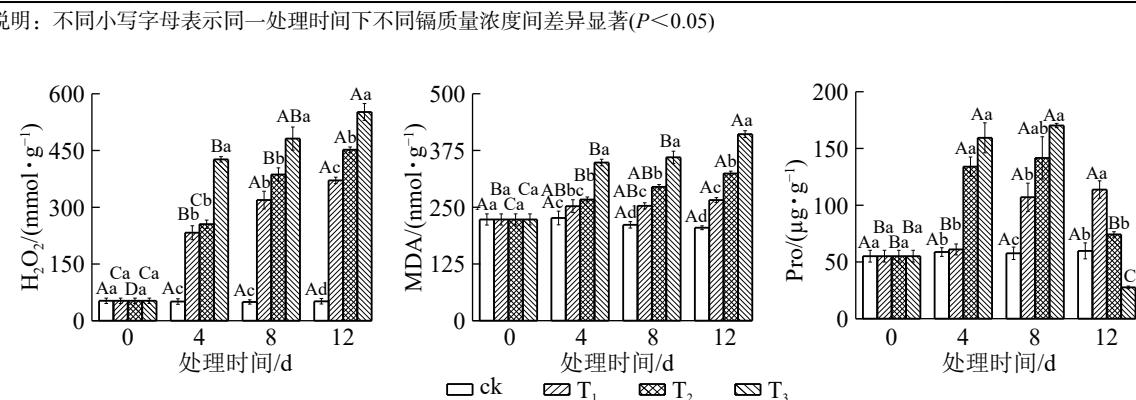
#### 2.5 镉胁迫对水禾 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、MDA 和 Pro 的影响

由图3可知：镉胁迫对水禾 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、MDA 和 Pro 的影响与处理质量浓度和时间相关。随着镉处理质量浓度的增加，H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 逐渐升高；处理时间越长，升幅越大。到处理 12 d 时，T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 质量摩尔浓度分别是对照的 7.21 倍、8.79 倍和 10.73 倍。MDA 变化趋势同 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>，到处理 12 d 时，T<sub>1</sub>、

表2 镉胁迫下水禾叶片光合参数的变化

Table 2 Changes of photosynthetic parameters in leaves of *H. aristata* under cadmium stress

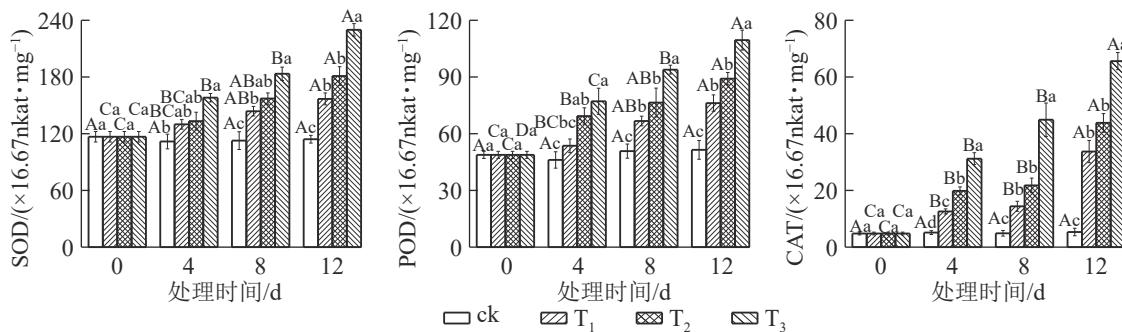
处理天数/d	镉处理	$P_n$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$T_r$ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$G_s$ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$C_i$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )
0	ck	10.32±0.55	1.80±0.03	230.76±9.51	334.36±5.92
	ck	9.98±0.27 a	1.83±0.01 c	234.41±4.15 b	337.72±2.76 c
	T <sub>1</sub>	8.35±0.04 b	2.14±0.01 a	264.41±4.06 a	394.94±0.51 a
	T <sub>2</sub>	6.35±0.10 c	2.06±0.01 b	259.90±2.63 a	386.37±1.87 ab
	T <sub>3</sub>	4.80±0.06 d	1.30±0.01 d	140.55±1.94 c	377.38±3.63 b
	ck	9.46±0.02 a	2.07±0.01 a	246.28±4.76 a	339.38±0.38 c
4	T <sub>1</sub>	5.35±0.02 b	0.89±0.01 c	213.64±1.52 b	373.28±5.60 b
	T <sub>2</sub>	4.91±0.02 c	1.21±0.02 b	115.23±3.77 c	374.48±3.58 b
	T <sub>3</sub>	0.57±0.02 d	0.80±0.01 d	79.83±0.69 d	404.33±1.37 a
8	ck	9.14±0.03 a	2.17±0.07 a	253.39±4.27 a	341.14±0.67 c
	T <sub>1</sub>	4.07±0.04 b	1.52±0.01 b	194.70±1.02 b	374.57±7.36 b
	T <sub>2</sub>	3.77±0.03 c	1.30±0.01 c	134.09±4.39 c	377.42±1.51 b
	T <sub>3</sub>	0.32±0.01 d	0.55±0.01 d	50.56±1.39 d	405.83±0.47 a
说明: 不同小写字母表示同一处理时间下不同镉质量浓度间差异显著( $P<0.05$ )					

图3 镉胁迫下水禾 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、MDA 和 Pro 的变化Figure 3 Changes of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, MDA and Pro contents in *H. aristata* under cadmium stress

T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 分别比对照升高了 29.78%、58.34 和 100.06%。说明镉对水禾产生严重的毒害作用，随着处理质量浓度的增加和处理时间的延长，毒害作用增强。另一方面，随着处理时间的延长，各处理的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 质量摩尔浓度升高速率均呈下降趋势，最大升高速率均出现在 0~4 d。说明随着处理时间的延长，H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 的产生速率受到一定抑制。随着处理时间的延长，T<sub>1</sub> 的 Pro 逐渐升高，在处理 12 d 时达最大值，显著高于对照 ( $P < 0.05$ )；T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 呈先升高后降低的趋势，在处理 8 d 时达最大值，显著高于对照 ( $P < 0.05$ )，到处理 12 d 时，T<sub>2</sub> 与对照差异不显著，T<sub>3</sub> 比对照降低了 53.85%。说明镉胁迫对 Pro 的促进作用有一定限度，而高质量浓度镉长期处理使 Pro 受到抑制。

## 2.6 镉胁迫对水禾抗氧化酶活性的影响

由图4可知：随着镉质量浓度的增加，SOD、POD 和 CAT 活性均逐渐升高。处理 4 d 时，T<sub>1</sub> 的 SOD 和 POD 活性变化不明显，CAT 活性显著升高 ( $P < 0.05$ )；T<sub>2</sub> 的 SOD 活性变化不明显，POD 和 CAT 活性显著升高 ( $P < 0.05$ )；T<sub>3</sub> 的 SOD、POD 和 CAT 活性显著升高 ( $P < 0.05$ )；处理 8 和 12 d 时，各处理的 SOD、POD 和 CAT 活性均显著升高 ( $P < 0.05$ )；到处理 12 d 时，T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的 SOD 活性分别比对照升高了 37.40%、58.63% 和 101.45%，POD 活性分别比对照升高了 48.10%、73.22% 和 112.83%，CAT 活性分别比对照升高了 5.32 倍、7.23 倍和 11.32 倍。这表明镉诱导了抗氧化酶活性升高，处理质量浓度越高，处理时间越长，抗氧化酶活性升幅越大。



不同大写字母表示同一镉质量浓度下，不同处理时间之间差异显著( $P < 0.05$ )；不同小写字母表示同一处理时间下，不同镉质量浓度之间差异显著( $P < 0.05$ )

图 4 镉胁迫下水禾抗氧化酶活性的变化

Figure 4 Changes of antioxidant enzyme activities in *H. aristata* under cadmium stress

### 3 讨论与结论

重金属积累会影响植物的正常生理过程，抑制植株的生长发育，降低植株的生物量。镉对植物生长的影响与其质量浓度有关，一般认为，低质量浓度镉能刺激种子萌发及幼苗生长，而较高质量浓度镉则对其产生抑制作用<sup>[31]</sup>。本研究发现：各质量浓度镉处理到一定时间后均抑制了水禾株高的生长，随着镉质量浓度的增加，抑制作用增强；镉对水禾株高的抑制作用还与处理时间有关，即随着镉处理时间的延长抑制作用增强，可能是长时间的胁迫导致镉在植株体内不断积累，增强了对植株生长的抑制作用。这与冯君等<sup>[32]</sup>对大豆 *Glycine max* 幼苗的研究结论一致。同时，各质量浓度镉处理均抑制了水禾根系的生长；随着镉处理时间的延长，水禾的根系总长度和根尖数均呈先减后增的趋势。闫志强等<sup>[31]</sup>认为根部最先接触镉，交换吸附的量比较多，从而导致前期根系的生长受到明显抑制；随着镉被转运至植株上部，抑制作用得到减缓，甚至一定程度上促进了根系生长。由此推断，水禾的根系对镉有一定的耐受性。 $T_2$  和  $T_3$  处理下根系总长度和根尖数最小值的出现早于  $T_1$  处理，说明高质量浓度镉处理对根系的抑制作用缓解得更早。这可能是因为高质量浓度胁迫使根系活力迅速降低，根对镉的吸收能力减弱，随着镉从根部转运到植株体上部，导致镉在根部的积累量下降，故而其抑制作用缓解更早。

镉胁迫可严重影响植物的叶绿素质量分数<sup>[33]</sup>，并导致黄化这一植物叶片常见的镉毒害症状发生<sup>[34]</sup>。本研究表明：镉对水禾叶绿素产生了明显的抑制作用，随着镉质量浓度的增加和时间的延长，抑制作用增强。 $T_1$ 、 $T_2$  和  $T_3$  处理之间的叶绿素 b 在处理 8 d 后就无显著差异，说明叶绿素 a 比叶绿素 b 对镉更敏感，受到镉的影响更大。有研究认为：镉可通过影响叶绿素酸酯还原酶的活性而抑制叶绿素的合成<sup>[35]</sup>；直接破坏叶绿体微结构，或抑制叶绿素前体的合成，促进叶绿素分解<sup>[36]</sup>。叶绿素降低会导致叶片减少对光能的捕捉和转化，光合效率减弱。

本研究表明：镉能抑制植物叶片光合作用，随着镉质量浓度的增加和时间的延长，抑制作用增强。这首先归因于叶绿素的持续降低。再者，较低质量浓度镉短期胁迫对水禾光合作用的抑制是由气孔限制和非气孔限制共同作用的结果；随着镉质量浓度增加，或处理时间延长，抑制作用则主要由非气孔限制引起，即光合作用的限制位点在叶肉细胞内，不是由于气孔导度的下降使二氧化碳供应不足所致，而是由于破坏了光合机构或抑制了暗反应的酶降低了光合作用<sup>[37]</sup>，且随着镉质量浓度的升高和毒害作用的加剧而越来越明显。这与李贺等<sup>[11]</sup>对大蒜 *Allium sativum* 和冯建鹏等<sup>[34]</sup>对黄瓜 *Cucumis sativus* 的研究结论一致。另一方面， $T_r$  的显著降低，可能是镉胁迫下水禾通过降低蒸腾速率以调节水分的损失，保证体内水分的有效利用<sup>[38]</sup>，这也是光合速率降低的重要原因之一。

镉胁迫会产生 ROS，如超氧阴离子 ( $O_2^-$ )、 $H_2O_2$ 、氢氧根和羟自由基 ( $\cdot OH$ ) 等<sup>[39]</sup>。ROS 破坏脂质类物质、蛋白质以及核酸，减缓植物体的生长发育<sup>[40]</sup>。MDA 作为膜脂过氧化作用的终极产物，其变化可解释逆境胁迫对植物细胞膜的破坏程度及植物对逆境的响应<sup>[41]</sup>。本研究发现：随着镉质量浓度的增加和处理时间的延长，水禾叶片的  $H_2O_2$  和 MDA 逐渐升高。可能是因为镉胁迫导致水禾叶片产生和积累大量 ROS 而无法及时清除，引发膜脂过氧化作用增强，这与刘俊等<sup>[42]</sup>对大豆和何俊瑜等<sup>[43]</sup>对水稻 *Oryza sativa* 的研究结论一致。

*sativa* 的研究结论一致。另一方面, 随着处理时间的延长, 各质量浓度镉处理的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 产生速率均受到一定抵制, 这说明水禾体内对 ROS 的清除的速率小于 ROS 的产生速率, ROS 的动态平衡被打破<sup>[44]</sup>。

Pro 具有较强的水合能力, 在受到逆境胁迫时, Pro 可作为溶质来调节细胞水分环境的变化, 从而减轻胁迫对植物体内水分亏缺的影响, 使细胞维持相对稳定的水环境<sup>[45]</sup>。张建新等<sup>[12]</sup>研究表明: 随着镉质量浓度的增加, 朱砂根 *Ardisia crenata* 和虎舌红 *A. mamillata* 的 Pro 都受到抑制。本研究发现: 低质量浓度镉长期处理或高质量浓度镉短期处理对 Pro 有促进作用, 而高质量浓度镉长期处理使 Pro 受到一定程度的抑制, 与张建新等<sup>[12]</sup>的研究结论基本一致。这可能是因为高质量浓度镉长期处理导致水禾植株“失水”严重, 破坏了水禾的生理代谢活动。说明水禾的抗胁迫能力有一定限度, 与镉质量浓度水平和处理时间有关, 高质量浓度镉长期处理下水禾的抗胁迫能力显著降低。

抗氧化酶是 ROS 的清除系统的重要组成部分。SOD 是抗氧化系统中第一道屏障, 是防御细胞膜脂过氧化的主要酶, 有利于 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的清除, 减少膜系统的伤害<sup>[46]</sup>, 与植物的抗逆性、抗衰老密切相关<sup>[39]</sup>。POD 是植物体内普遍存在、活性较高的一种酶, 它与呼吸作用、光合作用以及生长素的氧化等密切相关。POD 和 CAT 使体内某些氧化酶的毒性产物 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 分解, 有效阻止 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的积累, 从而限制这些自由基对膜脂过氧化的启动<sup>[47]</sup>。当植物体内镉达一定浓度时, 膜脂过氧化作用增强, 使得 POD 活性升高; 同时, CAT 浓度增加, 也会导致 POD 酶活性增加<sup>[41]</sup>。本研究发现: 随着镉质量浓度的增加和处理时间的延长, 水禾叶片产生过多 ROS, 抗氧化酶活性逐渐升高。说明 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的积累诱导叶片中 SOD 活性升高, 催化 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 歧化产生基态分子氧和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>; 水禾叶片中的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 逐渐升高, 由于 POD 和 CAT 的作用, 其升高速率减缓。总之, 在镉胁迫下, 水禾的抗氧化酶防御系统能有效清除因胁迫导致过多积累的 ROS, 使 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 的升高速率减缓, 表明一方面在胁迫条件下过多 ROS 的积累能够对水禾叶片产生伤害, 另一方面 ROS 的积累会诱导抗氧化酶活性的升高, 有效清除 ROS, 以维持水禾叶片中 ROS 的动态平衡, 防止氧化损伤的加剧。结合本研究对 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 的分析结果推断可知: 镉对水禾有严重的毒害作用, 长期镉胁迫下, 水禾的抗氧化酶在清除 ROS、防御氧化伤害上发挥的作用有限, 水禾的抗胁迫能力较弱。

综上所述, 镉对水禾植株的生长产生了明显的抑制作用, 随着镉质量浓度的增加和处理时间的延长, 抑制作用增强; 水禾根系对镉有一定的耐受性, 随着处理时间的延长, 镉对水禾根系生长的抑制作用缓解。镉抑制了水禾的叶绿素, 叶绿素 a 比叶绿素 b 对镉更敏感, 受到镉的影响更大; 镉胁迫下, 水禾的光合作用受到抑制, 随着处理质量浓度增加, 或处理时间延长, 抑制作用主要由非气孔限制引起。镉胁迫导致水禾叶片产生和积累大量 ROS 而无法及时清除, 引发膜脂过氧化作用增强; 水禾的抗胁迫能力有一定限度, 高质量浓度镉长期处理下水禾的抗胁迫能力显著降低。长期镉胁迫下, 抗氧化酶在清除 ROS、防御氧化伤害上发挥的作用有限, 水禾的抗胁迫能力较弱。

## 4 参考文献

- [1] ISLAM M S, TANAKA M. Impacts of pollution on coastal and marine ecosystems including coastal and marine fisheries and approach for management: a review and synthesis [J]. *Mar Pollut Bull*, 2004, **48**(7): 624–649.
- [2] 张路, 张锡洲, 李廷轩, 等. 水稻镉安全亲本材料对镉的吸收分配特性[J]. *中国农业科学*, 2015, **48**(1): 174–184.
- [3] 张静, 赵秀侠, 汪翔, 等. 重金属镉(Cd)胁迫对水芹生长及生理特性的影响[J]. *植物生理学报*, 2015, **51**(11): 1969–1974.  
ZHANG Jing, ZHAO Xiuxia, WANG Xiang, et al. Effects of cadmium stress on the growth and physiological property of *Oenanthe javanica* [J]. *Plant Physiol J*, 2015, **51**(11): 1969–1974.
- [4] 孙翰昌, 丁诗华. Cd 污染对淡水生物的危害与防治[J]. *水利渔业*, 2005, **25**(5): 110–112.  
SUN Hanchang, DING Shihua. Effects of Cd pollution on freshwater organisms and control methods [J]. *Reservoir Fish*, 2005, **25**(5): 110–112.
- [5] 努扎艾提·艾比布, 张艳慧, 阿斯娅·克里木, 等. 不同 Zn、Cu 水平对香根草 *Vetiveria zizanioides* 体内 Cd 积累及生理指

- 标的影响[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2012, 43(5): 543 – 550.
- Nuzahat Habibul, ZHANG Yanhui, Asiya Kerim, et al. Influence of different zinc and copper levels on cadmium accumulation and physiological characterization in *Vetiveria zizanioides* L. [J]. *J Inner Mongolia Univ Nat Sci Ed*, 2012, 43(5): 543 – 550.
- [6] 张嘉桐, 关颖慧, 司莉青, 等. Pb<sup>2+</sup>、Cd<sup>2+</sup>复合胁迫对桑树光合作用的影响[J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(4): 16 – 23.
- ZHANG Jiatong, GUAN Yinghui, SI Liqing, et al. Effects of Pb<sup>2+</sup> and Cd<sup>2+</sup> combined stress on photosynthesis of *Morus alba* [J]. *J Beijing For Univ*, 2018, 40(4): 16 – 23.
- [7] 陈浩东, 贺云新, 郭利双, 等. 镉胁迫对3个棉花品种生理生化特征及农艺性状的影响[J]. 棉花学报, 2018, 30(1): 62 – 70.
- CHEN Haodong, HE Yunxin, GUO Lishuang, et al. Effects of cadmium stress on physiological and biochemical characteristics and agronomic traits of three upland cotton cultivars [J]. *Cott Sci*, 2018, 30(1): 62 – 70.
- [8] 任红菲, 梁尧, 姜晓莉, 等. 人参生长与生理特性对镉胁迫的响应[J]. 中草药, 2016, 47(4): 661 – 665.
- REN Hongfei, LIANG Yao, JIANG Xiaoli, et al. Effects of cadmium stress on growth and physiological characteristics of *Panax ginseng* [J]. *Chin Tradit Herbal Drugs*, 2016, 47(4): 661 – 665.
- [9] 郭天荣, 陈丽萍, 冯其芳, 等. 铝、镉胁迫对空心菜生长及抗氧化特性的影响[J]. 核农学报, 2015, 29(3): 571 – 576.
- GUO Tianrong, CHEN Liping, FENG Qifang, et al. Effect of aluminum and cadmium treatments on the growth and antioxidant property of water spinach [J]. *Acta Agric Nucl Sin*, 2015, 29(3): 571 – 576.
- [10] 顾翠花, 王懿祥, 白尚斌, 等. 4种园林植物对土壤镉污染的耐受性[J]. 生态学报, 2015, 35(8): 2536 – 2544.
- GU Cuihua, WANG Yixiang, BAI Shangbin, et al. Tolerance and accumulation of four ornamental species seedlings to soil cadmium contamination [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35(8): 2536 – 2544.
- [11] 李贺, 连海峰, 刘世琦, 等. 镉胁迫对大蒜苗生理特性的影响及施钙的缓解效应[J]. 应用生态学报, 2015, 26(4): 1193 – 1198.
- LI He, LIAN Haifeng, LIU Shiqi, et al. Effect of cadmium stress on physiological characteristics of garlic seedlings and the alleviation effects of exogenous calcium [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, 26(4): 1193 – 1198.
- [12] 张建新, 鄢枫, 马丽, 等. 镉胁迫下朱砂根和虎舌红生理响应及其镉抗性[J]. 水土保持学报, 2017, 31(5): 321 – 327.
- ZHANG Jianxin, LI Feng, MA Li, et al. Physiological responses and resistances of *Ardisia crenata* and *A. mamillata* to the treatment of cadmium stress [J]. *J Soil Water Conserv*, 2017, 31(5): 321 – 327.
- [13] TOPPI L S, GABBRIELLI R. Response to cadmium in higher plants [J]. *Environ Exp Bot*, 1999, 41(2): 105 – 130.
- [14] DRESLER S, WOJCIK M, BEDNAREK W, et al. The effect of silicon on maize growth under cadmium stress [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2015, 62(1): 86 – 92.
- [15] DAS S, GOSWAMI S, TALUKDAR A D. A study on cadmium phytoremediation potential of water lettuce, *Pistia stratiotes* L. [J]. *Bull Environ Contam Toxicol*, 2014, 92(2): 169 – 174.
- [16] 朱娜, 李富荣, 李敏, 等. 铅镉复合污染对不同品种蕹菜生长和重金属累积特性的影响[J]. 热带农业科学, 2016, 36(6): 69 – 73.
- ZHU Na, LI Furong, LI Min, et al. Effects of combined Pb and Cd pollution on growth and heavy metal accumulation characteristics of different *Ipanoea aquatica* cultivars [J]. *Chin J Trop Agric*, 2016, 36(6): 69 – 73.
- [17] ASGHER M, KHAN M I R, IQBAL N, et al. Cadmium tolerance in mustard cultivars: dependence on proline accumulation and nitrogen assimilation [J]. *J Funct Environ Bot*, 2013, 3(1): 30 – 42.
- [18] LI Jian, DU Zhiwei, ZOU C B, et al. The mutual restraint effect between the expansion of *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb and cadmium mobility in aquatic environment [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2018, 148: 237 – 243.
- [19] HOREMANS N, van HEES M, van HOCEK A, et al. Uranium and cadmium provoke different oxidative stress responses in *Lemna minor* L. [J]. *Plant Biol*, 2015, 17(suppl 1): 91 – 100.
- [20] NAHAR K, HASANUZZAMAN M, ALAM M, et al. Polyamine and nitric oxide crosstalk: antagonistic effects on cadmium toxicity in mung bean plants through upregulating the metal detoxification, antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2016, 148: 245 – 255.
- [21] 陈琪, 朱润良, 葛飞, 等. 2种典型粘土矿物对狐尾藻镉毒害效应的缓解作用[J]. 环境化学, 2017, 36(7): 1596 – 1601.
- CHEN Qi, ZHU Runliang, GE Fei, et al. Alleviating effect of two clay minerals toward cadmium treated *Myriophyllum*

- verticillatum* [J]. *Environ Chem*, 2017, **36**(7): 1596–1601.
- [22] 王逸群, 郑金贵, 陈文列, 等.  $Hg^{2+}$ 、 $Cd^{2+}$ 污染对水稻叶肉细胞伤害的超微观察[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2004, **33**(4): 409–413.  
WANG Yiqun, ZHENG Jingui, CHEN Wenlie, et al. Ultrastructural study of mesophyll cells damaged from  $Hg^{2+}$  and  $Cd^{2+}$  pollution in rice [J]. *J Fujian Agric For Univ Nat Sci Ed*, 2004, **33**(4): 409–413.
- [23] YANG Haiyan, WU Wenrong, LI Weilin, et al. Accumulation and physiological response of cadmium in *Hydrocharis dubia* [J]. *Biologia*, 2017, **72**(2): 145–152.
- [24] VARUN M, OGUNKUNLE C O, SARATHAMBAL C. Effect of cadmium uptake on growth and physiology of water lettuce [J]. *Indian J Weed Sci*, 2017, **49**(1): 102–104.
- [25] 顾帆, 季梦成, 顾翠花, 等. 高温干旱胁迫对黄薇抗氧化防御系统的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2019, **36**(5): 57–64.  
GU Fan, JI Mengcheng, GU Cuihua, et al. Heat and drought stress with an antioxidant defense system in *Heimia myrtifolia* [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2019, **36**(5): 57–64.
- [26] 郝怀庆, 施国新, 杜开和, 等. 镉污染对水鳖的毒害影响[J]. *西北植物学报*, 2001, **21**(6): 1237–1240.  
HAO Huaiqing, SHI Guoxin, DU Kaihe, et al. Toxic effect of cadmium on *Hydrocharis dubia* [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2001, **21**(6): 1237–1240.
- [27] 杨海燕, 施国新, 徐勤松, 等.  $Cd^{2+}$ 胁迫对竹叶眼子菜的毒理学效应分析[J]. *应用与环境生物学报*, 2008, **14**(3): 366–370.  
YANG Haiyan, SHI Guoxin, XU Qinsong, et al. Phytotoxicity of  $Cd^{2+}$  on leaf cells of *Potamogeton malaisanus* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2008, **14**(3): 366–370.
- [28] 郑炳松. 现代植物生理生化研究技术[M]. 北京: 气象出版社, 2006.
- [29] 张建新, 葛淑芳, 吴玉环, 等. 干旱胁迫对紫金牛叶片碳氮代谢的影响[J]. 水土保持学报, 2015, **29**(2): 278–282.  
ZHANG Jianxin, GE Shufang, WU Yuhuan, et al. Effects of drought stress on carbon and nitrogen metabolism of *Ardisia japonica* leaves [J]. *J Soil Water Conserv*, 2015, **29**(2): 278–282.
- [30] MA Ling, LI Wei, WANG Hanqing, et al. A simple and rapid method to identify and quantitatively analyze triterpenoid saponins in *Ardisia crenata* using ultrafast liquid chromatography coupled with electrospray ionization quadrupole mass spectrometry [J]. *J Pharm Biomed Anal*, 2015, **102**(1): 400–408.
- [31] 闫志强, 陈银萍, 薛苗苗, 等. 镉胁迫对紫花苜蓿幼苗生理特性和镉富集的影响[J]. 广西植物, 2019, **39**(2): 80–89.  
YAN Zhiqiang, CHEN Yinping, QU Miaomiao, et al. Effects of Cd stress on physiological characteristics of alfalfa and its Cd uptake [J]. *Guizhou J Bot*, 2019, **39**(2): 80–89.
- [32] 冯君, 赵毅, 高婷, 等. 野生和栽培大豆对镉胁迫的响应差异分析[J]. 大豆科学, 2018, **37**(5): 756–761.  
FENG Jun, ZHAO Yi, GAO Ting, et al. The difference of responses to the cadmium stress between a wild soybean and a cultivated soybean [J]. *Soybean Sci*, 2018, **37**(5): 756–761.
- [33] 刘劲松, 石辉, 李秧秧. 镉胁迫对黄瓜幼苗光合和叶绿素荧光特性的影响[J]. 水土保持研究, 2011, **18**(5): 187–190, 196.  
LIU Jinsong, SHI Hui, LI Yangyang. Effects of  $Cd^{2+}$  stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of cucumber seedlings [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2011, **18**(5): 187–190, 196.
- [34] 冯建鹏, 史庆华, 王秀峰, 等. 镉对黄瓜幼苗光合作用、抗氧化酶和氮代谢的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, **15**(4): 970–974.  
FENG Jianpeng, SHI Qinghua, WANG Xiufeng, et al. Effects of cadmium on photosynthesis, antioxidant enzyme and nitrogen metabolism of cucumber seedlings [J]. *Plant Nutr Fert Sci*, 2009, **15**(4): 970–974.
- [35] 曲丹阳, 张立国, 顾万荣, 等. 壳聚糖对镉胁迫下玉米幼苗根系生长及叶片光合的影响[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(5): 1300–1309.  
QU Danyang, ZHANG Liguo, GU Wanrong, et al. Effects of chitosan on root growth and leaf photosynthesis of maize seedlings under cadmium stress [J]. *Chin J Ecol*, 2017, **36**(5): 1300–1309.
- [36] LIANG Peng, ANRTHUR B P. Differential display of eukaryotic messenger RNA by means of the polymerase chain reaction [J]. *Science*, 1992, **257**(5072): 967–971.
- [37] MOBIN M, KHAN N A. Photosynthetic activity, pigment composition and antioxidative response of two mustard (*Brassica*

- juncea*) cultivars differing in photosynthetic capacity subjected to cadmium stress [J]. *J Plant Physiol*, 2007, **164**(5): 601 – 610.
- [38] 赵丽丽, 吴佳海, 王普昶, 等. 高羊茅种质光合及叶绿素荧光参数对高温胁迫的响应[J]. 草地学报, 2015, **23**(4): 151 – 157.  
ZHAO Lili, WU Jiahai, WANG Puchang, et al. Effects of high temperature stress on photosynthetic and chlorophyll II fluorescence of *Festuca arundinacea* [J]. *Acta Agrestia Sin*, 2015, **23**(4): 151 – 157.
- [39] 王业社, 刘可慧. 美人蕉 (*Canna indica* Linn.) 镉胁迫的抗氧化机理[J]. 生态学报, 2009, **29**(5): 2710 – 2715.  
WANF Yeshe, LIU Kehui. Stress responses and resistance mechanism of *Canna indica* Linn. to cadmium [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29**(5): 2710 – 2715.
- [40] 刘建新, 胡浩斌, 赵国林. 干旱胁迫下多裂骆驼蓬 (*Peganum multisectum* Bobr) 叶片乙烯释放和多胺含量变化与活性氧积累的关系[J]. 生态学报, 2008, **28**(4): 247 – 253.  
LIU Jianxin, HU Haobin, ZHAO Guolin. The relationship between the release of ethylene and the concentration of polyamines and the accumulation of reactive oxygen in *Peganum multisectum* Bobr leaves under drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28**(4): 247 – 253.
- [41] 韩一林, 王鑫朝, 许馨露, 等. 毛竹幼苗抗氧化酶和 AsA-GSH 循环对高温干旱及协同胁迫的响应[J]. 浙江农林大学学报, 2018, **35**(2): 268 – 276.  
HAN Yilin, WANG Xinzhaoh, XU Xinlu, et al. Responses of anti-oxidant enzymes and the ascorbate-glutathione cycle to heat, drought, and synergistic stress in *Phyllostachys edulis* seedlings [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2018, **35**(2): 268 – 276.
- [42] 刘俊, 廖柏寒, 周航, 等. 镉胁迫下大豆生长发育的生理生态特征[J]. 生态学报, 2010, **30**(2): 333 – 340.  
LIU Jun, LIAO Bohan, ZHOU Hang, et al. Main characteristics of physiological ecological dynamics of soybean during the growth cycle under Cd stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30**(2): 333 – 340.
- [43] 何俊瑜, 任艳芳, 王阳阳, 等. 不同耐性水稻幼苗根系对镉胁迫的形态及生理响应[J]. 生态学报, 2011, **31**(2): 522 – 528.  
HE Junyu, REN Yanfang, WANG Yangyang, et al. Root morphological and physiological responses of rice seedlings with different tolerance to cadmium stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31**(2): 522 – 528.
- [44] 李德燕, 周运超. 钙浓度对马尾松幼苗生长和生理特征的影响[J]. 林业科学研究, 2017, **30**(1): 174 – 180.  
LI Deyan, ZHOU Yunchao. Effects of calcium concentration on growth and physiological characteristics of *Pinus massoniana* seedling [J]. *For Res*, 2017, **30**(1): 174 – 180.
- [45] 李力, 刘玉民, 王敏, 等. 3 种北美红枫对持续高温干旱胁迫的生理响应机制[J]. 生态学报, 2014, **34**(22): 86 – 95.  
LI Li, LIU Yumin, WANG Min, et al. Physiological response mechanism of three kinds of *Acer rubrum* L. under continuous high temperature and drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34**(22): 86 – 95.
- [46] 余萍中, 廖柏寒, 宋稳成. 模拟酸雨和 Zn 对四季豆根与叶酶活性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2004, **23**(5): 917 – 920.  
YU Pingzhong, LIAO Bohan, SONG Wencheng. Effects of simulated acid rain and Zn on protective enzyme activity in the leaves and roots of *Phaseolus vulgaris* L. [J]. *J Agro-Environ Sci*, 2004, **23**(5): 917 – 920.
- [47] 王兴明, 涂俊芳, 李晶, 等. 镉处理对油菜生长和抗氧化酶系统的影响[J]. 应用生态学报, 2006, **17**(1): 102 – 106.  
WANG Xingming, TU Junfang, LI Jing, et al. Effects of Cd on rape growth and antioxidant enzyme system [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, **17**(1): 102 – 106.