



欢迎投稿 http://www.aed.org.cn

野生小花南芥体内AsA-GSH循环对土壤Cd、Pb胁迫的响应

刘梅,李祖然,张光群,王吉秀,祖艳群

引用本文:

刘梅,李祖然,张光群,等.野生小花南芥体内AsA-GSH循环对土壤Cd、Pb胁迫的响应[J].农业资源与环境学报,2021,38(4):558-569.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.13254/j.jare.2020.0404

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

沈抚灌区耕地重金属Cd、Pb的变化特征分析

徐宁,魏忠义 农业资源与环境学报.2019,36(6):783-791 https://doi.org/10.13254/j.jare.2019.0129

钝化剂种类和粒径对复合污染土壤镉铅有效态的影响

袁启慧,包立,张乃明 农业资源与环境学报.2019,36(2):192-197 https://doi.org/10.13254/j.jare.2018.0121

添加生物质炭改良剂对土壤--烟草中重金属含量的影响

赵建,朱文彬,汪玉,祝乾湘,彭玉龙,刘京,韩小斌,夏志林,王慎强 农业资源与环境学报.2019,36(5):664-672 https://doi.org/10.13254/j.jare.2018.0129

生物有机肥和生物炭对Cd和Pb污染稻田土壤修复的研究

马铁铮,马友华,付欢欢,王强,徐露露,聂静茹,于倩倩 农业资源与环境学报.2015(1):16-21 https://doi.org/10.13254/j.jare.2014.0198

模拟酸雨与镉复合胁迫对玉米幼苗生理状况的影响

陈佳月,姜洪进,解静芳,李萌,贾真真,石晶 农业资源与环境学报.2018,35(6):575-582 https://doi.org/10.13254/j.jare.2018.0031



关注微信公众号,获得更多资讯信息

农业资源与环境学报 2021, 38(4): 558-569

刘梅,李祖然,张光群,等.野生小花南芥体内AsA-GSH循环对土壤Cd、Pb胁迫的响应[J].农业资源与环境学报,2021,38(4): [558-569.

LIU Mei, LI Zu-ran, ZHANG Guang-qun, et al. Response of ascorbate-glutathione cycle in wild *Arabis alpina* L. to soil Cd and Pb stress [J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2021, 38(4): 558–569.



野生小花南芥体内AsA-GSH循环 对土壤Cd、Pb胁迫的响应

刘梅1,李祖然2,张光群1,王吉秀1,祖艳群1*

(1.云南农业大学资源与环境学院,昆明 650201; 2.云南农业大学园林园艺学院,昆明 650201)

摘 要:为探讨植物在重金属胁迫下的防御机制,通过野外调查的方法,分析了云南省会泽县铅锌矿区三个采样区野生小花南芥(Arabis alpina L. var. parviflora Franch)体内抗坏血酸-谷胱甘肽(Ascorbate-glutathione,AsA-GSH)循环对土壤Cd、Pb胁迫的响应。 结果表明:驰宏区、小马坪、三多多三个采样点的土壤Cd、Pb含量存在差异,驰宏区采样点土壤的Cd、Pb含量显著高于小马坪和三多 多采样点,同时驰宏区小花南芥根长、根表面积、根体积和株高均较高。驰宏区采样点野生小花南芥的丙二醛(Malondialdehyde, MDA)、过氧化氢(H₂O₂)、抗坏血酸(Ascorbic acid,AsA)和还原型谷胱甘肽(Reduced glutathione,GSH)含量显著高于小马坪。小花南 芥根和叶中抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase,APX)和谷胱甘肽转硫酶(Glutathione S-transferase,GST)活性随土壤Cd、Pb 含量的升高而显著提高;驰宏区野生小花南芥根部的谷胱甘肽还原酶(Glutathione reductase,GR)和谷胱甘肽过氧化物酶 (Glutathione peroxidase,GPX)活性显著低于小马坪。综上所述,在土壤Cd、Pb污染条件下,野生小花南芥通过体内AsA-GSH循环保 持较强的抗氧化物质再生能力,增强对Cd、Pb的耐性。

关键词:Cd;Pb;小花南芥;AsA-GSH循环

中图分类号:X53;X173 文献标志码:A 文章编号:2095-6819(2021)04-0558-12 **doi**: 10.13254/j.jare.2020.0404

Response of ascorbate-glutathione cycle in wild Arabis alpina L. to soil Cd and Pb stress

LIU Mei¹, LI Zu-ran², ZHANG Guang-qun¹, WANG Ji-xiu¹, ZU Yan-qun^{1*}

(1. College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. College of Horticulture and Landscape, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: A field investigation was conducted to explore the response of ascorbate-glutathione (AsA-GSH) cycle in wild *Arabis alpina* L. var. *parviflora* Franch to soil Cd and Pb stress in three sampling sites in the Huize Pb–Zn mine area, Yunnan Province, China. The results showed that there were differences in the soil Pb and Cd contents in the three sites. The contents of Cd and Pb in the soil of Chihong site (CHQ) were significantly higher than those in the soil of Xiaomaping site(XMP) and Sanduoduo site(SDD). The root length, root surface area, root volume, and plant height of *A. alpina* were the highest in CHQ. The malondialdehyde (MDA), hydrogen peroxide (H₂O₂), AsA, and reduced GSH contents of wild *A. alpina* in CHQ were significantly higher than those in XMP. Ascorbate peroxidase (APX) and glutathione S–transferase (GST) activities in the roots and leaves increased significantly with increase in soil Cd and Pb contents; The glutathione reductase (GR) and glutathione peroxidase (GPX) activities of wild *A. alpina* roots in CHQ were significantly lower those in XMP. In summary, wild *A. alpina* can maintain a strong antioxidant capacity through the AsA–GSH cycle and enhance its tolerance to Cd and Pb stress in Cd and Pb polluted soil.

Keywords: cadmium; lead; Arabis alpina L. var. parviflora Franch; AsA-GSH cycle

收稿日期:2020-08-04 录用日期:2020-09-16

作者简介:刘梅(1995一),女,云南昆明人,硕士研究生,主要从事土壤重金属污染的植物修复研究。E-mail:1027234231@qq.com

*通信作者:祖艳群 E-mail:649332092@qq.com

基金项目:国家自然科学基金项目(41867055,41967049,41761073)

Project supported : The National Natural Science Foundation of China (41867055, 41967049, 41761073)

镉(Cd)、铅(Pb)是植物的非必需微量元素^[1-2], Cd、Pb 胁迫会影响植物生长,抑制 RNA 的合成及 相关酶活性,使植物产生大量活性氧自由基,影响蛋 白、脂质及核酸合成,最终导致细胞结构破坏^[3]。在 一定的重金属浓度范围内,植物可以启动自身的解 毒机制,植物细胞通过抗氧化酶和抗氧化物协同作用 抵御胁迫,清除逆境胁迫产生的活性氧,提高植物对 重金属的耐性14。植物体内抗坏血酸-谷胱甘肽 (Ascorbate-glutathione, AsA-GSH)循环、GSH代谢等 生理活动存在交互作用,在植物耐受镉胁迫中发挥巨 大作用^[5]。其主要途径是抗坏血酸(Ascorbic acid, AsA)在抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)的作用下与H₂O₂反应生成水,从而清除受逆境 胁迫所产生的过氧化氢^{16-7]}。循环过程中单脱氢抗坏 血酸(Monodehydroascorbate, MDHA)和单脱氢抗坏血 酸还原酶(Monodehydroascorbate reductase, MDHAR) 等促进还原反应生成AsA,参与AsA水平的调节^[8]。 脱氢抗坏血酸还原酶(Dehydroascorbate reductase, DHAR)利用还原型谷胱甘肽(Reduced glutathione, GSH)作为电子供体可将脱氢抗坏血酸(Dehydroascorbate, DHA)还原为AsA, 而谷胱甘肽还原酶 (Glutathione reductase, GR)将氧化型谷胱甘肽催化成 GSH,促进AsA的再生,从而完成清除H₂O₂等活性氧 并再生AsA和GSH的过程¹⁹¹。GSH是谷胱甘肽过氧 化物酶(Glutathione peroxidase, GPX)和谷胱甘肽转硫 酶(Glutathione S-transferase, GST)等抗氧化酶底物, GPX 以GSH 为底物催化 H₂O₂、羟基过氧化物和脂过 氧化物等还原,GST通过与GSH结合清除内源产生的 有毒亲电物质,GPX和GST参与植物对重金属耐受与 解毒的过程^[10]。目前,关于植物AsA-GSH循环在不 同胁迫逆境中的变化规律已有较多报道,如重金属 胁迫下旱柳(Salix matsudana Koidz)幼苗^[10]、金丝草 (Pogonatherum crinitum)^四等植物的AsA-GSH循环中 酶活性的变化,而对于Cd、Pb污染土壤下,野生小花 南芥体内抗坏血酸-谷胱甘肽循环在抵抗 Cd、Pb 胁迫 中发挥的作用及规律的研究鲜见报道。

小花南芥(Arabis alpina L. var. parviflora Franch) 是云南本土超富集植物,十字花科,南芥属,多年生草 本植物^[11]。主要发现于云南省会泽县铅锌矿区,因长 期开采,矿区及周边土壤中Cd、Pb污染问题日益凸 显^[12]。小花南芥对重金属耐受性的研究具有重要的 理论和实践价值。本试验以云南省会泽县铅锌矿区 Cd、Pb污染土壤为研究背景,三个不同地区的野生小 花南芥为试验材料,研究原生条件下小花南芥根和叶 APX、GR、MDHAR、DHAR的活性和AsA、GSH的含量 变化,明确自然条件下Cd、Pb胁迫对小花南芥体内 AsA-GSH循环的影响,探索小花南芥适应Cd、Pb胁 迫的抗氧化机制,为小花南芥耐重金属胁迫的机理研 究提供一定理论依据。

1 材料与方法

1.1 采样地概况

采样点位于云南省曲靖市会泽县(25°48′~27° 04′N,103°34′~103°42′E),平均海拔2183 m,相对高 差389 m,以山地地貌为主,属亚热带季风气候。会泽 铅锌矿主要从事采矿、冶炼和化工等生产活动,是中国 重要的铅锌产地之一。采样点分布:①驰宏区(CHQ): 103.71°E,26.63°N,海拔2494 m,位于者海矿山镇驰宏 矿区;②三多多(SDD):103.62°E,26.47°N,海拔2254 m,位于者海镇三多多村;③小马坪(XMP):103.71°E, 26.63°N,海拔2471 m,位于者海矿山镇小马坪。三个 采样点土壤理化性质见表1。

1.2 样品采集

2019年10月,平均气温17~24℃,连续天晴的天 气下,分别在三个地区设置三个采样点,每个采样点 随机连根带土挖取野生小花南芥植株15株,小花南 芥要求分支不超过三支(1~2年),塑料袋密封根部, 保持湿度和鲜活度,带回实验室备用。选用鲜活的野 生小花南芥植株,轻轻抖动除去黏附在根表面的土 壤,根际土壤晾干,用于土壤重金属的测定,小花南芥 洗净,称取地上部和地下部各10份,每份质量0.1g, 密封,保存于-80℃冰箱,用于酶的测定。

1.3 指标测定

1.3.1 土壤基本理化性质

参照鲍士旦《土壤农化分析》(第三版)的测定方法^[13],测定pH、有机质、全氮、全磷、全钾、碱解氮、有效磷、速效钾。

1.3.2 植株生长指标

洗净小花南芥,采用 Epson Perfection V700 扫描 仪进行根系扫描,并利用 WinRHIZO-Pro 2013(Regent Instruments Inc.)分析软件对根系参数进行分 析,测得小花南芥的总根长、总根表面积、平均根系 直径、根体积和根尖数。随机选取5株用直尺测定 株高。105℃杀青30 min,70℃烘干至恒质量(地上、 地下部),称质量,磨碎,备用。

1.3.3 土壤和植株Cd、Pb含量测定

农业资源与环境学报·第38卷·第4期

表1 三个试验区的土壤理化性质及重金属Cd、Pb含量

Table 1 Soil physical and chemical properties in the three sampling sites

项目Items	驰宏区CHQ	三多多SDD	小马坪XMP
全磷Total phosphorus/(g·kg ⁻¹)	3.03±0.81b	3.62±0.85b	5.43±0.32a
全钾 Total potassium/(g·kg ⁻¹)	2.75±0.33c	7.18±1.02a	4.88±0.93b
全氮 Total nitrogen/(g·kg ⁻¹)	0.27±0.02a	0.21±0.01b	0.22±0.01b
有效磷 Available phosphorus/(mg•kg-1)	21.45±4.67a	23.56±3.23a	$15.90 \pm 2.04 b$
速效钾 Available potassium/(mg·kg ⁻¹)	281.69±66.57c	1 516.43±335.19a	$742.10 \pm 101.29 \mathrm{b}$
碱解氮 Alkali–hydrolyzable nitrogen/(mg·kg ⁻¹)	128.33±26.72a	$63.58 \pm 19.10 \mathrm{b}$	137.08±12.8a
有机质 Organic matter/(g·kg ⁻¹)	94.22±19.40b	164.85±15.81a	57.98±11.31c
pH	$6.39 \pm 0.12 \mathrm{b}$	6.62±0.13a	6.39±0.08b
Cd 含量 Cd content /(mg·kg ⁻¹)	106.54±11.31a	$72.73 \pm 16.05 b$	52.91±11.37c
Pb含量Pb content/(mg·kg ⁻¹)	7 512.75±1 066.54a	$6584.33 \pm 328.75 \mathrm{b}$	6 218.33±645.98b

注:同行不同小写字母表示差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different lowercase letters in a line indicate significant differences (P < 0.05). The same below.

(1)土壤Cd、Pb含量:称取1g土置于50mL三角 瓶中,少量水湿润,加浓硝酸3mL,封口过夜,低温加 热至微沸(140~160℃),待棕色氮氧化物基本赶完 后,取下冷却。沿壁加入高氯酸5mL,继续加热,样 品呈灰白色糊状,取下冷却,加水过滤到50mL容量 瓶中定容。用火焰原子吸收分光光度法测定。

(2) 植株 Cd、Pb 含量:称取混匀植株样品 0.1 g,置于消解罐,加入3 mL 硝酸(优级纯)和2 mL双 氧水(优级纯),于烘箱中 160 ℃加热4 h,取出冷 却,用超纯水定容至 50 mL。采用火焰原子吸收分 光光度计测定。

富集系数=植株 Cd、Pb 含量(mg·kg⁻¹)/土壤 Cd、 Pb 含量(mg·kg⁻¹)

转运系数=植株地上部 Cd、Pb 含量(mg·kg⁻¹)/植 株地下部 Cd、Pb 含量(mg·kg⁻¹)

1.3.4 AsA-GSH 循环相关酶、抗氧化物质及 MDA、 H₂O₂含量测定

称取根或叶0.1g,用剪刀剪碎放入研钵,加入提 取液,冰浴条件下研磨成匀浆。于高速冷冻离心机 (HC-3018R高速冷冻离心机,安徽中科中佳科学仪器 有限公司)中冷冻离心,取上清液待测。

根据试剂盒(购自苏州格锐思生物科技有限公司)说明书进行测定。还原型抗坏血酸(AsA):在534 nm 波长记录1h后吸光值。还原型谷胱甘肽(GSH):在412 nm 测定吸光值。丙二醛(MDA):在532 nm 和600 nm 处读取吸光值。过氧化氢(H₂O₂):在415 nm 处读取吸光值。抗坏血酸过氧化物酶(APX):在290 nm 比色,记录30 s 和 5 min 30 s 吸光

值。单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR):在340 nm比 色,记录10 s和5 min 10 s吸光值。脱氢抗坏血酸还 原酶(DHAR):在265 nm比色,记录10 s和3 min 10 s 吸光值。谷胱甘肽还原酶(GR):在412 nm比色,记 录30 s和10 min吸光值。谷胱甘肽转硫酶(GST):在 340 nm比色,记录3 s和10 min吸光值。谷胱甘肽过 氧化物酶(GSX):在412 nm比色,记录1 min吸光值。

1.4 数据统计分析

实验数据采用 Microsoft Excel 软件进行编辑和整理,采用 SPSS 19.0 软件对数据进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)和差异显著性检验(α=0.05), Origin 软件绘图。图表中的数据用 3 个重复的均值±标 准差表示。

2 结果与分析

2.1 三个试验区的土壤理化性质及重金属Cd、Pb含量

三个试验区土壤理化性质及重金属 Cd、Pb 含量 存在明显差异(表1)。其中全磷的含量由多到少依 次为小马坪>三多多>驰宏区;全钾的含量依次为三 多多>小马坪>驰宏区;全氮的含量依次为驰宏区>小 马坪>三多多;有效磷含量依次为三多多>驰宏区>小 马坪;速效钾的含量依次为三多多>小马坪>驰宏区; 碱解氮的含量依次为小马坪>驰宏区>三多多;有机 质的含量依次为三多多>驰宏区>小马坪;pH 值大小 依次为三多多>驰宏区>小马坪。驰宏区土壤的 Cd、 Pb 含量显著高于小马坪和三多多。

2.2 三个试验区野生小花南芥株高及根系形态

三个试验区野生小花南芥的株高及根系形态存

在差异(表2)。三多多和驰宏区小花南芥的总根长、 总根表面积显著高于小马坪(P<0.05)。其中,与小马 坪相比,三多多和驰宏区野生小花南芥总根长分别增 长107.32%、93.68%,总根表面积分别增长52.11%、 45.77%。驰宏区野生小花南芥的根体积显著大于小 马坪和三多多,分别增长61.90%和112.50%。三多多 野生小花南芥株高显著高于小马坪和驰宏区,相比小 马坪和驰宏区株高分别上升77.36%、49.05%。三个 试验区的野生小花南芥平均根系直径和根尖数差异 不显著(P>0.05,表2)。

2.3 三个试验区野生小花南芥植株 Cd、Pb 含量及累积特征

三个试验区野生小花南芥地上部和地下部的Cd 含量存在显著差异(P<0.05,表3)。野生小花南芥植 株地上部和地下部Cd含量由高到低依次为驰宏区> 三多多>小马坪。驰宏区小花南芥地上部Cd含量分 别比三多多和小马坪显著升高46.85%和199.72%,地 下部显著升高54.44%和140.63%。驰宏区野生小花 南芥植株地上部和地下部Pb含量显著高于小马坪和 三多多,相比小马坪和三多多,驰宏区地上部Pb含量 增幅为87.83%和291.04%,地下部Pb含量增幅为 360.76%和547.47%。驰宏区、小马坪、三多多三个试 验区Cd富集系数均大于1,Pb富集系数均小于1。三 多多和驰宏区Cd转移系数大于1,小马坪Pb转移系 数大于1(表3)。

2.4 三个试验区野生小花南芥植株 MDA 和 H₂O₂含量

三个试验区野生小花南芥植株根部和叶片的 MDA和H₂O₂含量存在明显差异(图1)。Cd、Pb背景 值高的驰宏区野生小花南芥叶和根中的MDA含量显 著高于三多多和小马坪,其中,叶中的MDA含量分别 上升74.06%、32.17%,根部的MDA含量分别上升 72.12%、99.73%。三多多和小马坪野生小花南芥叶片 和根部的MDA含量差异不显著(P>0.05,图1A)。Cd、 Pb背景值低的小马坪野生小花南芥植株的H₂O₂含量显 著低于驰宏区和三多多,小马坪野生小花南芥叶中 H₂O₂含量比驰宏区和三多多分别下降54.73%、 66.77%,根的H₂O₂含量分别下降30.00%、24.32%,三多 多和驰宏区野生小花南芥根部和叶片的H₂O₂含量差异 不显著(P>0.05,图1B)。

2.5 三个试验区野生小花南芥植株 AsA-GSH 循环相 关抗氧化物质的含量及酶活性

三个试验区野生小花南芥体内AsA的含量由高 到低依次为驰宏区>三多多>小马坪。三多多和小马 坪小花南芥叶片的AsA含量比驰宏区分别显著下降 54.55%和79.43%,根部分别显著下降44.86%和 94.39%(图2A)。Cd、Pb背景值低的小马坪野生小花 南芥叶和根的GSH含量显著低于驰宏区和小马坪。 其中,小马坪野生小花南芥叶的GSH含量比驰宏区 和小马坪分别显著下降28.08%、35.98%,根的GSH含 量分别显著下降66.67%、61.90%,三多多和驰宏区野

	Table	2 Plant height and root	morphology of wild A . a	<i>lpina</i> in three sam	ipling sites	
采样点 Sampling sites	总根根长 Total root length/ cm	总根表面积 Total root surface area/ cm ²	平均根系直径 Average root diameter/ mm	根体积 Root volume/ cm ³	根尖数 Root tips number	株高 Plant height/ cm
驰宏区 CHQ	122.21±10.42a	11.72±1.02a	0.66±0.15a	0.34±0.09a	706.29±150.33a	$13.72 \pm 1.50 b$
三多多SDD	130.84±33.03a	12.23±2.01a	0.37±0.20a	$0.16 \pm 0.09 \mathrm{b}$	864.18±145.05a	20.45±2.66a
小马坪XMP	63.10±11.41b	8.04±1.22b	0.54±0.12a	0.21±0.10b	685.40±223.01a	11.53±1.25b

表2 三个试验区野生小花南芥的株高及根系形态

注:同列不同小写字母表示差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different lowercase letters in a column indicate significant differences (P < 0.05). The same below.

表3 三个试验区野生小花南芥植株Cd、Pb含量及累积特征

Table 3 Cd and Pb contents and accumulation characteristics of wild A. alpina in three sampling sites

采样点	Cd/(mg	g•kg ⁻¹)	Pb/(mg	g•kg ⁻¹)	富集 Enrichm	系数 ent factor	转移 Transloca	转移系数 Translocation factor	
Sampling sites	地上部Shoot	地下部Root	地上部Shoot	地下部Root	Cd	Pb	Cd	Pb	
驰宏区CHQ	141.53±24.56a	114.90±19.28a	1 281.35±110.87a	2 602.50±637.11a	2.41	0.52	1.23	0.49	
三多多SDD	$96.38{\pm}4.57\mathrm{b}$	$74.40{\pm}1.54\mathrm{b}$	$327.68{\pm}53.04{\rm c}$	$401.95{\pm}48.68\mathrm{b}$	2.35	0.11	1.30	0.82	
小马坪XMP	47.22±5.39c	47.75±4.99c	$682.18 \pm 116.27 \mathrm{b}$	$564.83 \pm 113.82 \mathrm{b}$	1.80	0.20	0.99	1.21	

农业资源与环境学报·第38卷·第4期



同一部位不同小写字母表示试验区之间差异显著(P<0.05)。下同 Different lowercase letters in the same part indicate significant difference among sampling sites(P<0.05). The same below

图1 三个试验区野生小花南芥植株 MDA、H2O2含量

Figure 1 The contents of MDA and H2O2 in wild A. alpina plants in three sampling sites





生小花南芥根部和叶片的GSH含量差异不显著(P> 0.05)。野生小花南芥叶片的GSH含量均高于根部, 说明叶片对Cd、Pb胁迫的抗性更强(图2B)。

如图3所示,Cd、Pb背景值高的驰宏区野生小花 南芥叶和根的APX活性显著高于三多多和小马坪(P< 0.05)。其中,驰宏区野生小花南芥叶片的APX活性 相比三多多和小马坪分别显著上升135.48%、 87.18%;根部APX活性分别上升77.78%、29.73%(图 3A)。三个试验区野生小花南芥地上部GR活性均高 于地下部。其中,根部GR活性最高的是小马坪,小 马坪试验区野生小花南芥植株根部GR活性相比三 多多和驰宏区分别显著上升122.11%和46.53%,说明 Cd、Pb胁迫对小花南芥根部GR活性具有抑制作用, 叶片比根部对Cd、Pb胁迫抗性更强(图3B)。

三个试验区野生小花南芥植株叶片和根部 MD-

HAR活性差异显著,野生小花南芥植株叶片MDHAR 活性由强到弱依次表现为小马坪>驰宏区>三多多, 根部的MDHAR活性依次表现为三多多>小马坪>驰 宏区;小马坪野生小花南芥叶片MDHAR活性显著高 于驰宏区和三多多(P<0.05),分别显著上升97.24% 和200%。三多多小花南芥根部MDHAR活性显著高 于小马坪和驰宏区(P<0.05),分别上升32.84%和 118.37%(图4A)。而三个试验区野生小花南芥根部 的DHAR活性无显著差异(P>0.05),小马坪试验区野 生小花南芥叶片的DHAR活性最强,显著高于驰宏区 和三多多(P<0.05),分别上升94.16%、81.42%(图 4B)。

Cd、Pb背景值高的驰宏区野生小花南芥叶和根的GST活性显著高于三多多和小马坪(P<0.05),驰宏区野生小花南芥叶片GST活性相比小马坪和三多多

2021年7月

分别上升3.6倍和2.0倍,根部显著上升3.5倍和6.9 倍。小马坪和三多多地区野生小花南芥叶片和根部的GST活性差异不显著(P>0.05,图5A)。而三个试验区野生小花南芥叶片的GPX活性无显著差异(P> 0.05)。小马坪地区野生小花南芥植株根部GPX活性显著高于驰宏区(P<0.05)。与小马坪相比,三多多和 驰宏区野生小花南芥根部GPX活性分别下降20.47%和35.90%(图5B)。











Figure 4 MDHAR and DHAR activities of wild A. alpina plants in three sampling sites



图5 三个试验区野生小花南芥植株GST、GPX活性

Figure 5 GST and GPX activities of wild A. alpina plants in three sampling sites

http://www.aed.org.cn

2.6 相关性分析

由表4可知,野生小花南芥的总根长、根体积与土壤 的有机质、pH呈极显著正相关,总根长与土壤Cd含量呈 显著负相关;平均根直径与土壤的全磷、全钾、有效磷、速 效钾、碱解氮呈显著负相关,与pH、有机质呈显著正相 关;总根表面积和根尖数与全磷、全钾、有效磷、速效钾呈 显著正相关;株高与土壤Cd含量呈极显著正相关,与土 壤Pb含量呈显著正相关。土壤背景值对小花南芥生长 有一定的影响,小花南芥在三个试验区均具有适应性。

野生小花南芥根形态与叶部AsA-GSH循环的相 关性分析(表5)表明,小花南芥的根长、平均根直径、 根体积与叶片GSH呈显著正相关,与MDHAR呈极显 著负相关;小花南芥的总根表面积与叶片AsA、GST 呈极显著负相关,与MDA、APX呈显著负相关;小花 南芥根尖数与叶片GSH、H₂O₂呈极显著负相关,与 MDHAR呈极显著正相关;小花南芥植株株高与叶片 MDA、GST呈极显著正相关。小花南芥的根长、总根 表面积、平均根直径、根体积、根尖数和株高与植株叶 片GR和GPX无显著相关性。

野生小花南芥形态与根部AsA-GSH循环的相关

性分析(表6)表明,小花南芥总根长、平均根直径与 根系 MDA 呈极显著正相关,与GR 呈极显著负相关; 小花南芥总根表面积、根尖数与根系 GSH 呈显著负 相关,平均根直径与根系 GSH 呈显著正相关;根系 H₂O₂与总根长呈极显著负相关,与平均根直径和根体 积呈显著负相关,与根尖数呈显著正相关;植株株高 与根系 MDHAR 呈极显著负相关,与GST 呈极显著正 相关,植株根系特征和株高与根系 DHAR、GPX 无显 著相关性。表明植株根系特征受根系 AsA-GSH 循环 相关抗氧化物质和酶活性的影响。

野生小花南芥叶部AsA-GSH循环与Cd、Pb含量的相关性分析(表7)表明,野生小花南芥叶的Cd含量与AsA含量和GST活性呈极显著正相关;野生小花南芥叶的Pb含量与MDA含量和GST活性呈极显著正相关,与APX呈显著正相关;土壤Cd含量与野生小花南芥叶的APX、GST活性呈显著正相关;土壤Pb含量与野生小花南芥叶的MDA含量和GST、GPX活性呈显著正相关。

野生小花南芥根部AsA-GSH循环与Cd、Pb含量的相关性分析(表8)表明,野生小花南芥根的Cd含量

指标 Index	全磷 Total phosphorus	全钾 Total potassium	全氮 Total nitrogen	有效磷 Available phosphorus	速效钾 Available potassium	碱解氮 Alkali– hydrolyzable nitrogen	рН	有机质 Organic matter	土壤 Cd 含量 Soil Cd content	土壤 Pb 含量 Soil Pb content
总根长	-0.600	-0.583	-0.547	-0.572	-0.606	-0.975**	0.830**	0.971**	-0.767*	-0.266
Total root length										
总根表面积	0.716*	0.730*	0.742*	0.733*	0.714*	-0.262	0.297	-0.057	-0.642	-0.682*
Total root surface area										
平均根直径	-0.752*	-0.745*	-0.648	-0.735*	-0.741*	-0.865**	0.686*	0.928**	-0.587	-0.065
Average root diameter										
根体积 Root volume	-0.578	-0.561	-0.480	-0.559	-0.571	-0.967**	0.826**	0.941**	0.830**	-0.185
根尖数Root tips number	0.735*	0.722*	0.660	0.716*	0.731*	0.883**	-0.773*	-0.958**	0.297	0.113
株高 Plant height	-0.419	-0.424	-0.462	-0.454	-0.415	0.582	-0.688*	-0.272	0.855**	0.771*

表4 土壤背景值与野生小花南芥形态的相关性分析 Table 4 Correlation analysis of soil physical-chemical properties and morphology of wild *A. alpina*

注:*表示在0.05水平上显著相关,**表示在0.01水平上显著相关。下同。

Note:* indicates a significant correlation at the 0.05 level, and ** indicates a significant correlation at the 0.01 level. The same below.

表5 野生小花南芥形态与叶部AsA-GSH循环的相关性分析

Table 5 Correlation analysis between the morphology of wild A. alpina and the ascorbate-glutathione cycle in leaves

指标 Index	AsA	MDA	GSH	H_2O_2	DHAR	GR	MDHAR	GPX	APX	GST
总根长 Total root length	0.199	-0.555	0.733*	0.861**	-0.664	-0.011	-0.866**	-0.616	-0.324	-0.102
总根表面积Total root surface area	-0.941**	-0.699*	-0.304	-0.236	0.624	-0.444	0.424	-0.341	-0.796*	-0.959**
平均根直径 Average root diameter	0.436	-0.376	0.793*	0.924**	-0.792*	0.219	-0.893**	-0.539	-0.143	0.148
根体积Root volume	0.190	-0.585	0.773*	0.830**	-0.607	0.065	-0.843**	-0.57	-0.393	-0.098
根尖数Root tips number	-0.411	0.415	-0.852**	-0.933**	0.777*	-0.182	0.927**	0.579	0.212	-0.123
株高 Plant height	0.694*	0.952**	0.059	-0.145	-0.292	0.065	0.044	0.511	0.758*	0.895**

表6 野生小花南芥形态与根部 AsA-GSH 循环的相关性分析

Table 6 Correlation analysis between morphology of wild A. alpina and ascorbate-glutathione cycle in root

指标 Index	AsA	MDA	GSH	$\mathrm{H}_{2}\mathrm{O}_{2}$	DHAR	GR	MDHAR	GPX	APX	GST
总根长Total root length	0.341	0.932**	0.531	-0.859**	-0.441	-0.874**	0.608	-0.301	-0.621	-0.320
总根表面积Total root surface area	-0.892**	0.228	-0.699*	-0.137	-0.164	0.190	0.739*	0.632	-0.676*	-0.945**
平均根直径 Average root diameter	0.491	0.808**	0.749*	-0.687*	-0.423	-0.822**	0.340	-0.438	-0.363	-0.064
根体积 Root volume	0.288	0.927**	0.554	-0.765*	-0.567	-0.770*	0.563	-0.268	-0.557	-0.321
根尖数 Root tips number	-0.506	-0.851**	-0.734*	0.693*	0.420	0.810**	-0.399	0.378	0.430	0.093
株高 Plant height	0.640	-0.513	0.454	0.321	0.378	0.120	-0.832**	-0.628	0.776*	0.914**

表7 野生小花南芥叶的AsA-GSH循环与Cd、Pb含量的相关性分析

Table 7 Correlation between AsA-GSH cycle and contents of Cd and Pb in wild A. alpina leaves and soil

指标 Index	$\mathrm{H}_{2}\mathrm{O}_{2}$	DHAR	GR	MDHAR	GPX	APX	GST	叶 Cd 含量 Leaf Cd content	叶 Pb 含量 Leaf Pb content	土壤 Cd 含量 Soil Cd content	土壤 Pb 含量 Soil Pb content
AsA	0.505	-0.822**	0.493	-0.614	0.106	0.720*	0.921**	0.941**	0.660	0.446	0.590
MDA	-0.313	-0.128	-0.023	0.231	0.667*	0.755*	0.774*	0.511	0.853**	0.859**	0.717*
GSH	0.726*	-0.674*	-0.038	-0.817**	-0.385	-0.202	0.337	0.561	-0.061	-0.387	0.225
H_2O_2		-0.870**	0.299	-0.881**	-0.704*	-0.040	0.191	0.463	-0.264	-0.449	-0.214
DHAR			-0.307	0.874**	0.367	-0.411	-0.606	-0.770*	-0.152	0.046	-0.184
GR				-0.256	-0.097	0.361	0.308	0.411	0.311	0.241	0.032
MDHAR					0.429	-0.069	-0.350	-0.614	0.099	0.384	-0.066
GPX						0.422	0.355	0.183	0.565	0.562	0.673*
APX							0.791*	0.636	0.759*	0.797*	0.534
GST								0.911**	0.852**	0.677*	0.796*
叶 Cd 含量 Leaf Cd content									0.605	0.370	0.668*
叶 Pb 含量 Leaf Pb content										0.920**	0.771*

表8 野生小花南芥根的AsA-GSH循环与Cd、Pb含量的相关性分析

Table 8 Correlation analysis of relative enzyme activities in AsA-GSH cycle and Cd and Pb contents of wild A. alpina roots

指标 Index	H_2O_2	DHAR	GR	GPX	APX	GST	根 Cd 含量 Root Cd content	根 Pb 含量 Root Pb content	土壤 Cd 含量 Soil Cd content	土壤 Pb 含量 Soil Pb content
AsA	-0.275	0.093	-0.577	-0.796*	0.352	0.755*	0.887**	0.556	0.327	0.496
MDA	-0.803**	-0.452	-0.715*	-0.228	-0.678*	-0.463	0.010	-0.596	-0.809**	-0.317
GSH	-0.344	-0.157	-0.610	-0.790*	0.210	0.559	0.885**	0.325	0.047	0.457
H_2O_2		0.204	0.879**	0.390	0.669*	0.354	-0.039	0.543	0.668*	0.232
DHAR			0.139	0.013	0.111	0.257	-0.115	0.298	0.519	-0.233
GR				0.561	0.414	0.020	-0.386	0.322	0.453	0.136
MDHAR				0.382	-0.921**	-0.877**	-0.543	-0.931**	-0.908**	-0.691*
GPX					-0.365	-0.607	-0.713*	-0.444	-0.267	-0.626
APX						0.853**	0.542	0.900**	0.881**	0.779*
GST							0.820**	0.930**	0.831**	0.748*
根 Cd 含量 Root Cd content								0.605	0.370	0.668*
根 Pb 含量 Root Pb content									0.920**	0.771*

与AsA、GSH含量和GST活性呈极显著正相关,与GPX 活性呈显著负相关;野生小花南芥根的Pb含量与MD-HAR、APX、GST活性呈极显著相关;土壤Cd含量与野 生小花南芥根的MDA含量、MDHAR活性呈极显著负 相关,与APX、GST活性呈极显著正相关;土壤Pb含量 与野生小花南芥根的APX、GST活性呈显著正相关。

3 讨论

根系是植物和环境介质离子交换的主要界面,是 最先感知重金属Cd²⁺等有毒物质的器官^[14],根系形态 可以直观反映根系对逆境的适应状况。植物自身可 通过改变根长、根表面积、根体积等形态特征以适应 胁迫环境。本研究表明,野生小花南芥生长的地区 Cd含量为52.91~106.54 mg·kg⁻¹, Pb含量为6218.33~ 7512.75 mg·kg⁻¹,其根长、根体积、株高与土壤背景中 Cd含量存在相关性,呈现"低促高抑"的现象,与韩航 等四、田小霞等四研究结果一致。造成此种现象的原 因可能是小花南芥通过改变根系形态结构及其分布 格局获取生长所需能源物质(水、养分等),从而维持 根系生理功能的稳定,进而适应Cd、Pb胁迫,根长、根 体积等与土壤中碱解氮、pH、有机质具有显著相关 性,这与前人的研究结果相似,氮元素的增加,可以增 加植株生物量,增强植物抗氧化防御能力,促进植物 对Cd、Pb等重金属的吸收及转运[16-18];有机质含量 高、营养充足的条件利于植物生长,植株对Cd的吸附 与固定能力增强^[19];pH与土壤对Cd、Pb的吸附量存 在密切关系[20]。

MDA 是植物受逆境胁迫时膜脂发生过氧化的主要产物, MDA 含量变化可衡量逆境胁迫对植物伤害程度^[21],本试验结果表明,野生小花南芥叶的 MDA 含量与土壤 Cd 含量呈极显著正相关,表明野生小花南芥叶的膜脂受到伤害的程度与土壤 Cd 含量有关,驰 宏区野生小花南芥 MDA 含量最高,说明土壤 Cd 含量越高, 对小花南芥膜系统伤害程度越大, 这与相关研究结果^[7,22]一致。

AsA和GSH是自由基清除系统的重要非酶促抗 氧化物质,有利于维持细胞内氧化还原平衡。Anjum 等^[23]研究表明,植物细胞内AsA含量一定程度决定了 植物抗逆性。本试验中,AsA含量与野生小花南芥根 与叶中Cd含量呈极显著正相关,这可能是由于小花 南芥体内通过增加AsA的含量抵抗Cd胁迫,维持小 花南芥正常生长。韩航等^[1]也发现,超富集植物金丝 草(Pogonatherum crinitum)根系AsA含量的增加削弱 了 Pb胁迫毒害、延缓了细胞衰老进程,根系基本功能 得以正常运转。油菜(Brassica napus L.)体内 AsA 含 量的增加提高了其耐 Cd能力^[24]。植物体内较高含量 的 AsA和GSH,可确保较强的植物抗逆境能力。逆境 胁迫下植物可增加 GSH和 AsA 合成量来抵御逆境带 来的伤害^[25]。本研究表明,三多多和驰宏区野生小花 南芥 GSH 含量显著高于小马坪,可能是由于三多多 和驰宏区土壤中 Cd、Pb含量较高,植物在 Cd、Pb胁迫 下自身产生大量 GSH 以增强抗逆性。这与前人发现 逆境下金丝草通过保持体内较高的 GSH 含量增强植 株的抗氧化能力,且维持 DHAR、蛋白活性及膜稳定 性的结论相一致^[26]。

重金属对植物产生毒害的主要途径之一是产生 大量活性氧,造成细胞损伤、功能紊乱等,植物可通过 抗氧化系统响应来抵御过氧化毒害[27]。AsA-GSH循 环在清除活性氧方面发挥着重要作用,如金丝草 (Pogonatherum crinitum)^[1]、旱 柳 (Salix matsudana Koidz)^[10]、石竹(Dianthus chinensis)^[28]等,可通过AsA-GSH循环的响应来抵抗胁迫。AsA-GSH循环途径如 图6所示,AsA-GSH循环由GR、GSH、AsA、APX、MD-HAR、DHAR等抗氧化物、抗氧化酶组成。其中APX、 MDHAR、DHAR、GR作为AsA-GSH循环主要酶类, 相互协作清除H2O2,并使AsA和GSH再生[29]。APX是 细胞中有效清除H2O2的抗氧化酶之一,催化AsA-GSH 循环第一步反应[31]。本研究结果表明,野生小花南芥的 APX活性与根部的Pb含量、土壤的Cd含量呈极显著正 相关,驰宏区野生小花南芥APX活性显著高于另外两 个采样点,表明高浓度Cd、Pb胁迫可以增强小花南芥 APX的活性。针对许多植物的研究已发现重金属促使 APX活性变化来调控胁迫造成的危害,如Cd胁迫下旱 柳幼苗APX活性上升,叶部APX活性高于根部^{10]}。本 研究中,小花南芥地上部APX活性高于地下部,可能是 由于小花南芥吸收的Cd运输转移至地上部后,叶APX 活性增强,以抵御过氧化损伤及增强自身耐性。

AsA 通过非酶促或酶促反应氧化为 MDHA, MDHAR、DHAR可以催化 AsA 的再生,从而使 AsA 在 植物组织中保持较高的还原态,其含量与 AsA 含量有 一定的对应关系^[23]。本研究结果显示,野生小花南芥 DHAR 活性与土壤 Cd、Pb含量无显著相关性,究其原 因可能是逆境胁迫下维持循环的平衡过程中 DHAR 转化加剧,野生小花南芥根部 MDHAR 活性与土壤 Cd、Pb含量呈显著负相关,Cd、Pb胁迫会抑制野生小 花南芥的 MDHAR 活性,从而有效促进 MDHA 与 DHA

2021年7月



"↑" "↓" "V""—"表示野生小花南芥叶的 AsA-GSH 循环相关酶、抗氧化物质及 MDA、H₂O₂含量呈上升、下降、先下降后上升、不变的趋势, "↑" "↓" "→" "∧" 表示野生小花南芥根的 AsA-GSH 循环相关酶、抗氧化物质及 MDA、H₂O₂含量呈上升、下降、先上升后下降、不变的趋势 "↑" "↓" "V" "→" "N" asamptime of the second terms of terms of the second terms of the second terms of the second terms of the second terms of terms of the second terms of term

图6 AsA-GSH循环^[4,29-30]



进一步转化为AsA,维持细胞较充分的AsA库源,这 与杨卫东等^[10]研究得到低、中剂量Cd增加了旱柳幼 苗MDHAR活性的结果相一致。

GST、GR和GPX这3种酶在正常GSH代谢和植 株抵抗逆境胁迫中都发挥着特殊作用。GR 是组成 AsA-GSH循环通路的关键酶,以还原型辅酶Ⅱ(Triphos phopyridine nucleotide, NADPH)为电子供体催化 氧化型谷胱甘肽(Oxidized glutathione, GSSG)还原成 GSH^[32]。本研究结果显示,三个试验区小花南芥叶片 GR活性差异不显著,但叶片GR活性均高于根部,表 明小花南芥在Cd、Pb胁迫下叶部GR活性的优势更利 于抵抗胁迫。GR能有效维持GSH循环,保持植物细 胞中较高GSH水平,而维持GSH库不仅需要GR,还 需要GSH底物合成^[33]。GSH是GPX和GST等抗氧化 酶底物,GPX和GST参与植物对重金属的耐受与解毒 过程^[10]。本研究中,野生小花南芥GST活性与土壤 Cd、Pb含量呈显著正相关,驰宏区野生小花南芥根和 叶GST活性显著高于小马坪和三多多,表明GST参与 植物对Cd、Pb的耐受与解毒。Li等^[34]研究发现,Cd胁 迫过程中根和叶 GPX 与 GST 活性增加。本研究中 GPX活性变化与大多报道相反,随着土壤重金属背景 值的升高,根部GPX活性降低,这可能是由于重金属 胁迫下 GSH 主要参与循环平衡, 而较少作为 GPX 催 化H₂O₂的底物。本研究结果清楚地显示了植物体抵 御氧化胁迫的复杂性,如受金属的含量和植物自身的 耐性等影响,但植物体自身通过酶参与解毒过程的程 度还很难确定,为更好地了解小花南芥在Cd、Pb胁迫下的防御机制,还应该考虑金属特异性、基因表达等因素。

4 结论

(1)土壤氮、磷、有机质含量对小花南芥的生长具 有显著的影响。随土壤Cd、Pb含量的增加,驰宏区、三 多多、小马坪试验区野生小花南芥叶和根Cd、Pb含量显 著增加,植株根系的总根长、总根表面积、根体积及重金 属累积量也增加。

(2)小花南芥通过植物抗坏血酸-谷胱甘肽循环 根和叶中AsA、GSH含量增加,APX、GST活性升高, 根的GR、MDHAR活性降低,进而使小花南芥对Cd、 Pb胁迫的耐性增强。

参考文献:

- [1] 韩航, 陈顺钰, 赵雅曼, 等. 铅胁迫对金丝草 AsA-GSH 循环及铅积 累的影响[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(4):656-664. HAN Hang, CHEN Shun-yu, ZHAO Ya-man, et al. Influence of lead stress on the ascorbate-glutathione cycle and subcellular distribution in leaves and roots of *Pogonatherum crinitum*[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(4):656-664.
- [2] 曹佳鑫, 达梦婷, 庞海龙, 等. 胞外三磷酸腺苷对铅胁迫下植物细胞 损伤和过氧化氢及其清除酶水平的调节[J]. 植物研究, 2020, 40 (1):85-92. CAO Jia-xin, DA Meng-ting, PANG Hai-long, et al. Effects of extracellular adenosine - 5' - triphosphate on cellular damage, H₂O₂ content, and activities of H₂O₂ detoxifying enzymes under lead stress[J]. Bulletin of Botanical Research, 2020, 40(1):85-92.

- [3] 戴灵豪, 史冬玲, 王林燕, 等. 镉胁迫下植物膜蛋白的研究进展[J]. 农业工程, 2017, 7(6): 153-156. DAI Ling-hao, SHI Dong-ling, WANG Lin-yan, et al. Research progress of plant membrane proteins under cadmium stress[J]. Agricultural Engineering, 2017, 7(6): 153-156.
- [4] Gill S S, Anjum N A, Hasanuzzaman M, et al. Glutathione and glutathione reductase: A boon in disguise for plant abiotic stress defense operations[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2013, 70(1):204–212.
- [5] 范旭杪,秦丽,王吉秀,等.植物谷胱甘肽代谢与镉耐性研究进展
 [J].西部林业科学,2019,48(4):50-56. FAN Xu-miao,QIN Li, WANG Ji-xiu, et al. A review of glutathione metabolism and cadmium tolerance in plants[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2019,48 (4):50-56.
- [6] Noshi M, Yamada H, Hatanaka R, et al. Arabidopsis dehydroascorbate reductase 1 and 2 modulate redox states of ascorbate–glutathione cycle in the cytosol in response to photooxidative stress[J]. Bioscience Biotechnology & Biochemistry, 2017, 81(3):523–533.
- [7] 马进,郑钢,裴翠明,等.抗坏血酸-谷胱甘肽循环在紫花苜蓿突变体耐盐性中的作用[J].植物生理学报,2015,51(10):1749-1756.
 MA Jin, ZHENG Gang, PEI Cui-ming, et al. The function of ascorbate-glutathione cycle in salt tolerance of alfalfa mutant[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(10):1749-1756.
- [8] Qin D, Zhao L J, Gao Y G, et al. Effects of fruit thinning on ascorbate– glutathione cycle metabolism in black currants (*Ribes nigrum* L.)[J]. *Journal of Forestry Research*, 2017, 28(5):903–908.
- [9] 许馨露, 李丹丹, 马元丹, 等. 四季桂抗氧化防御系统对干旱、高温 及协同胁迫的响应[J]. 植物学报, 2018, 53(1):72-81. XU Xin-lu, LI Dan-dan, MA Yuan-dan, et al. Responses of the antioxidant defense system of Osmanthus fragrans cv. 'Tian Xiang TaiGe' to drought, heat and the synergistic stress[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2018, 53(1):72-81.
- [10] 杨卫东,李廷强,丁哲利,等.旱柳幼苗抗坏血酸-谷胱甘肽循环及谷胱甘肽代谢对镉胁迫的响应[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2014, 40(5):551-558. YANG Wei-dong, LI Ting-qiang, DING Zhe-li, et al. Responses of ascorbate-glutathione cycle and glutathione metabolism to cadmium stress in *Salix matsudana* koidz seedlings[J]. *Journal of Zhejiang University*(*Agriculture & Life Sciences*), 2014, 40(5):551-558.
- [11] Zu Y Q, Li Y, Chen J J, et al. Hyperaccumulation of Pb, Zn and Cd in herbaceous grown on lead-zinc mining area in Yunnan, China[J]. Environmental International, 2005, 31(5):755-762.
- [12] 米雅竹,李博,湛方栋,等. 会泽铅锌矿区农田土壤镉、铅和养分分布特征及污染评价[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2019, 34
 (2):344-352. MI Ya-zhu, LI Bo, ZHAN Fang-dong, et al. Distribution and evaluation of nutrient and Cd/Pb content in agricultural soils in Huize lead-zinc mine area[J]. Journal of Yunnan Agricultural University(Natural Science), 2019, 34(2):344-352.
- [13] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 三版. 北京:中国农业出版社, 2000.
 BAO Shi-dan. Agricultural soil analysis[M]. 3rd Ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [14] 郭俊娒,杨俊兴,杨军,等.Cd、Zn交互作用对三七景天根系形态

和重金属吸收积累的影响[J]. 环境科学, 2019, 40(1):470-479. GUO Jun-mei, YANG Jun-xing, YANG Jun, et al. Interaction of Cd and Zn affecting the root morphology and accumulation of heavy metals in *Sedum aizoon*[J]. *Environmental Science*, 2019, 40(1):470-479.

- [15] 田小霞,毛培春,郭强,等. 镉胁迫对马蔺根系形态及部分生理指标的影响[J].西北植物学报,2019,39(6):1105-1113. TIAN Xiao-xia, MAO Pei-chun, GUO Qiang, et al. Effect of cadmium on root morphology and partial physiological indexes of *Iris lactea* var. *Chinensi*[J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2019, 39(6):1105-1113.
- [16] 毕景文, 刘秒, 刘秀成, 等. 氮素与植物镉胁迫响应的研究进展[J]. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2020, 19(1):1-9. BI Jingwen, LIU Miao, LIU Xiu-cheng, et al. Nitrogen and the responses of plants to cadmium stress[J]. Journal of Hangzhou Normal University (Natural Science Edition), 2020, 19(1):1-9.
- [17] 李元,魏巧,祖艳群. 氮肥对小花南芥生理和Pb、Zn 累积特征的影响[J]. 农业环境科学学报, 2013, 32(8):1507-1513. LI Yuan, WEI Qiao, ZU Yan-qun. Effects of N application on physiological properties and accumulation characteristic of Pb and Zn in Arabis alpinal var. parviflora Franch[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2013, 32(8):1507-1513.
- [18] Cheng M M, Wang P, Kopittke P M, et al. Cadmium accumulation is enhanced by ammonium compared to nitrate in two hyperaccumulators, without affecting speciation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(17):5041-5050.
- [19] 王坤, 宁国辉, 谢建治, 等. 土壤有机质和螯合剂对龙葵富集重金属 Cd 的影响[J]. 水土保持学报, 2014, 28(3): 259-263, 270.
 WANG Kun, NING Guo-hui, XIE Jian-zhi, et al. Influence of soil organic matter and chelating agent on enrichment heavy metal Cd of *Solanum nigrum* L.[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2014, 28 (3): 259-263, 270.
- [20] 杨秀敏,任广萌,李立新,等.土壤pH值对重金属形态的影响及其 相关性研究[J]. 中国矿业, 2017, 26(6):79-83. YANG Xiu-min, REN Guang-meng, LI Li-xin, et al. Effect of pH value on heavy metals form of soil and their relationship[J]. *China Mining Magazine*, 2017, 26(6):79-83.
- [21] 董守坤, 马玉玲, 李爽, 等. 干旱胁迫及复水对大豆抗坏血酸-谷胱 甘肽循环的影响[J]. 东北农业大学学报, 2018, 49(1):10-18. DONG Shou-kun, MA Yu-ling, LI Shuang, et al. Effect of drought stress and re-watering on ascorbate-glutathione cycle of soybean[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2018, 49(1):10-18.
- [22] 王俊力, 王岩, 赵天宏, 等. 臭氧胁迫对大豆叶片抗坏血酸-谷胱苷 肽循环的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(8): 2068-2075. WANG Jun-li, WANG Yan, ZHAO Tian-hong, et al. Effects of ozone on AsA-GSH cycle in soybean leaves[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31 (8): 2068-2075.
- [23] Anjum N A, Chan M T, Umar S. Ascorbate-glutathione pathway and stress tolerance in plants[M]. Heidelberg:Springer Netherlands, 2010.
- [24] Wu Z C, Zhao X H, Sun X C, et al. Antioxidant enzyme systems and the ascorbate–glutathione cycle as contributing factors to cadmium accumulation and tolerance in two oilseed rape cultivars (*Brassica napus*)

— 568 —

L.) under moderate cadmium stress[J]. *Chemosphere*, 2015, 138:526–536.

- [25] 郭欣欣,李晓锋,朱红芳,等.淹水胁迫对不结球白菜抗坏血酸-谷 胱甘肽循环的影响[J]. 植物生理学报,2015,51(12):2181-2187. GUO Xin-xin, LI Xiao-feng, ZHU Hong-fang, et al. Effects of waterlogging stress on ascorbate-glutathione cycle in *Brassica campestris* ssp. *Chinensis[J]. Plant Physiology Journal*, 2015, 51(12):2181-2187.
- [26] Bashandy T, Guilleminot J, Vernoux T, et al. Interplay between the NADP-linked thioredoxin and glutathione systems in *A. alpinal* auxin signaling[J]. *Plant Cell*, 2010, 22(2):376-391.
- [27] 时萌, 王芙蓉, 王棚涛. 植物响应重金属镉胁迫的耐性机理研究进展[J]. 生命科学, 2016, 28(4):504-512. SHI Meng, WANG Furong, WANG Peng-tao. Research advances in the tolerance mechanism of plant response to heavy metal cadmium stress[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2016, 28(4):504-512.
- [28] 丁继军, 刘柿良, 潘远智, 等. 外源 AsA、GSH 对 Cd 胁迫下石竹幼 苗生长的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(2):419-426. DING Ji-jun, LIU Shi-liang, PAN Yuan-zhi, et al. Effects of exogenous AsA and GSH on the growth of *Dianthus chinensis* seedlings exposed to Cd[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(2):419-426.
- [29] Wu X X, He J, Ding H D et al. Modulation of zinc-induced oxidative

damage in *Solanum melongena* by 6-benzylaminopurine involves ascorbate-glutathione cycle metabolism[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 116:1-11.

- [30] Couto N, Wood J, Barber J. The role of glutathione reductase and related enzymes on cellular redox homoeostasis network[J]. Free Radical Biology & Medicine, 2016, 95:27-42.
- [31] Yin G K, Xin X, Song C, et al. Activity levels and expression of antioxidant enzymes in the ascorbate–glutathione cycle in artificially aged rice seed[J]. *Plant Physiology Biochemistry*, 2014, 80:1–9.
- [32] 丁顺华,陈珊,卢从明. 植物叶绿体谷胱甘肽还原酶的功能研究进展[J]. 植物生理学报, 2016, 52(11):1703-1709. DING Shun-hua, CHEN Shan, LU Cong-ming. Research progress on functions of glutathione reductase in chloroplasts of plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(11):1703-1709.
- [33] Wang Q, Ge C F, Xu S A, et al. The endophytic bacterium Sphingomonas SaMR12 alleviates Cd stress in oilseed rape through regulation of the GSH-AsA cycle and antioxidative enzymes[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1):63.
- [34] Li Y L, Liu Y F, Zhang J G. Advances in the research on the AsA-GSH cycle in horticultural crops[J]. Frontiers of Agriculture in China, 2010, 4(1):84–90.