

不同积累型苋菜 (*Amaranthus mangostanus* L.) 镉吸收转运特征差异性研究

迟克宇, 范洪黎*

(中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 农业部植物营养与肥料重点开放实验室, 北京 100081)

摘要: 【目的】比较高积累型苋菜品种 Tianxingmi 与低积累型苋菜品种 Zibeixian 在 Cd 胁迫下 Cd 吸收转运特征差异性, 揭示苋菜品种 Tianxingmi 高积累镉的机理。【方法】采用水培试验, 添加代谢抑制剂来研究两品种苋菜根系吸收 Cd 的主要途径。分别在 30 $\mu\text{mol/L}$ CdCl₂ 处理 4 h、8 h、16 h、1 d 和 2 d 采样测定, 采用非损伤微测技术 (Non-invasive micro-test technique, NMT), 进行植物活体动态测试, 调查、测量两品种苋菜根系 Cd²⁺ 离子流特征, 比较了两品种对代谢抑制剂的反应。【结果】在 30 $\mu\text{mol/L}$ CdCl₂ 处理 1 d 后, Tianxingmi 生物量达到最大值 5.90 g/plant, 是 Zibeixian 生物量的二倍; Tianxingmi 根、茎和叶中 Cd 浓度分别为 609、254 和 62.3 mg/kg, 分别是 Zibeixian 的 1.4 倍、1.9 倍和 1.6 倍, 地上部和全株的 Cd 累积量分别高达 602.0、1308 $\mu\text{g/plant}$; Tianxingmi 富集系数 (BCF) 与转运系数 (TF) 分别为 Zibeixian 的 2.1 倍和 1.5 倍, 这些结果两品种均表现出显著性差异 ($P < 0.05$)。NMT 技术测定两品种根系 Cd²⁺ 离子流, 通过扫描位点测定发现, 距根尖 0~300 μm 范围内两品种苋菜根系 Cd²⁺ 内流最强且差别最大, 并在此做定点位点测定, 发现 Tianxingmi 根系 Cd²⁺ 内流是 Zibeixian 根系 Cd²⁺ 内流的 3.75 倍, 说明了两品种的富集特征与 NMT 结果一致。添加代谢抑制剂处理显著降低了高积累型 Tianxingmi 各器官中的 Cd 浓度, 富集系数 (BCF) 与转运系数 (TF), 以及根系 Cd²⁺ 内流 ($P < 0.05$), 主动吸收特征明显, 而对低积累型 Zibeixian 的相关生理指标影响不大。【结论】两苋菜品种 Cd 吸收转运特征均表现出显著性差异。Tianxingmi 具有更强的 Cd 吸收和向地上部转运与累积能力, 并且根系对 Cd 的吸收与转运是主动需能的过程, 共质体途径在 Cd 进入 Tianxingmi 根系并向地上部运输的过程中起着主要作用。

关键词: 苋菜; Cd 吸收转运; 代谢抑制剂; 非损伤微测技术; 共质体运输

中图分类号: S636.4

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2016)06-1612-08

Characteristics of Cd uptake and translocation in two cultivars of Amaranth (*Amaranthus mangostanus* L.)

CHI Ke-yu, FAN Hong-li*

(Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences/
Key Laboratory of Plant Nutrition and Fertilizer, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China)

Abstract: 【Objectives】 Characteristics of absorption and translocation of Cd in amaranth (*Amaranthus mangostanus* L.) with different Cd accumulation abilities were compared under cadmium (Cd) stress. 【Methods】 Hydroponic experiments basing Hoagland nutrient solution were conducted with two amaranth cultivars, Zibeixian (ZBX, a low Cd accumulator) and Tianxingmi (TXM, a high Cd accumulator) as testing materials. Plant samples were collected after the exposure to Cd stress solution (30 $\mu\text{mol/L}$ CdCl₂) of 4 h, 8 h, 16 h, 1 d and 2 d. The Cd contents were determined using ICP-OES method, and the dynamic accumulation in roots was monitored using none-invasive micro-test technique (NMT). The responses of the two cultivars to metabolic inhibitor were also compared. 【Results】 After 1 d exposure, the total dry biomass of TXM is twice of ZBX, and

收稿日期: 2015-11-11 接受日期: 2016-03-11

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31372134); 国家重点研发计划项目 (2016YFD0800806) 资助。

作者简介: 迟克宇 (1990—), 男, 辽宁丹东人, 硕士研究生, 主要从事重金属污染修复研究。E-mail: chikeyu@yeah.net

* 通信作者 E-mail: fanhongli@caas.cn

reached to the maximum value of 5.90 g/plant. The cadmium contents in the roots, stems and leaves of TXM reached 609, 254 and 62.3 mg/kg, which were 1.4, 1.9 and 1.6 times of those of ZBX. The Cd accumulation amounts in the shoots and whole plants of TXM reached 602.0 and 1308 $\mu\text{g}/\text{plant}$. The bioaccumulation factor and translocation factor of TXM were 2.1 and 1.5 times of those of ZBX. All these results were significant difference between the two cultivars of amaranth ($P < 0.05$). The biggest net Cd^{2+} influx difference in the screening test of roots was within 0–300 μm from the tips. The net Cd^{2+} influx in roots of TXM was 3.75 times of that of ZBX, and the enrichment characteristic was consistent with the result of NMT. Metabolic inhibitor significantly reduced the Cd indexes of TXM ($P < 0.05$), but had little effect on Zibeixian. 【Conclusions】 Compared with the cultivar ZBX, the cultivar TXM has stronger ability of Cd uptake and root-to-shoot translocation capacity, which is an active process, and has the symplastic pathway rather than the apoplastic bypass.

Key words: amaranth (*Amaranthus mangostanus* L.); Cd uptake and translocation; metabolic inhibitor; NMT; symplastic transport

土壤中过量的 Cd 不仅会对其上所生长的植物产生毒害作用, 还会通过食物链影响人类和动物的健康^[1]。土壤 Cd 污染引起的农产品质量与安全问题已经严重影响到农田生态系统的食物链安全^[2]。自然界存在一些可以积累大量镉而不出现中毒现象的植物^[3], 此类植物被称作超积累植物^[4-5]。不同积累型植物品种对镉的耐性和积累能力差异很大^[6]。高积累生态型植物东南景天其地上部茎、叶中 Cd 含量可分别高达 9000 和 6500 $\mu\text{g}/\text{g}$ ^[7-8], 而低积累生态型东南景天在 Cd 处理浓度 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 下已经无法存活^[9]。高积累型茄属植物 *Solanum melongena* 与低积累型 *Solanum torvum* 根系的 Cd 浓度差别很小, 但前者木质部伤流液中的 Cd 浓度却是后者的几倍, 并且地上部 Cd 浓度前者显著高于后者^[10]。低积累型 *Solanum torvum* 中 Cd 的木质部装载过程受到限制导致 Cd 从根系向地上部转运能力较低, 而高积累型 *Solanum melongena* 中 Cd 与必需微量元素 Zn 和 Fe 有类似的转运通道, 通过木质部的高效转运, 伤流液及地上部中 Cd 浓度显著高于低积累型 *Solanum torvum*^[11]。一般情况下, 植物根系可以通过质外体吸收离子, 包括阳离子交换和扩散两个过程, 属于被动吸收, 不需要消耗能量^[12]。根系也可以通过共质体吸收离子, 属于主动吸收, 需要代谢过程产生的 ATP 水解所提供的能量^[13]。这主要表现在对离子的高度选择性吸收机制上, 介质中离子通过与植物根系的载体蛋白相结合形成离子-载体蛋白复合物, 借助代谢产生的能量将其转运至细胞内^[14]。Cd 从植物根部吸收并向地上部转运过程的跨膜运输方式因植物种类及环境的不同存在差异, 一般认为超积累植物根系吸收与转运 Cd 的过程以依赖能量的主动吸收过程为主^[15-16]。苋菜 (*Amaranthus mangostanus* L.) 生物量大且生长迅速, 在中国品种

资源丰富, 已有研究对国内地域代表性的苋菜品种进行筛选并获得了高积累型苋菜品种 Tianxingmi 与低积累型 Zibeixian^[17]。在溶液 Cd 浓度 3 mg/L 条件下培养, 高积累型 Tianxingmi 地上部 Cd 含量高达 260 mg/kg。比较两种不同积累型苋菜 Cd 吸收与转运特征的差异性, 可探究植物不同生理机制对 Cd 积累的贡献。本研究采用水培试验, 评价两种 Cd 积累型苋菜不同 Cd 胁迫下其吸收与转运特征的差异性, 采用代谢抑制剂、ICP-OES、NMT 技术等手段进一步研究超积累植物 Cd 积累分布特征与高效转运机制的分子机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料与生长条件

选用两个苋菜品种, 分别是高积累型 Tianxingmi 和低积累型 Zibeixian, 采自中国农业科学院蔬菜花卉研究所种质库。

将两个苋菜品种的种子用 0.5% (V/V) NaOCl 进行 15 min 表面消毒后, 漂洗, 并在 25 $^{\circ}\text{C}$ 去离子水中浸泡过夜。播种于蛭石-草炭基质中培养, 种苗生长出 3~4 片真叶后将其转移至装有 1/2 浓度的 Hoagland 营养液^[18]的育苗盆中培养, 营养液组成列于表 1。培养 9 d (每 3 d 更换一次营养液) 后将苋菜种苗移入全 Hoagland 营养液, 再培养 9 d。营养液每天用 0.1 mol/L HCl 或者 0.1 mol/L NaOH 将 pH 调到 5.5~6.5, 保持全天候通气。环境温度光照/黑暗为 25 $^{\circ}\text{C}$ /20 $^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 60%~70%, 光照/黑暗时间为 14 h/10 h。

1.2 电感耦合等离子体发射光谱分析 (ICP-OES)

1.2.1 植株全镉含量的测定 将苋菜种苗移入 CdCl_2

表 1 Hoagland 营养液组成 (mmol/L)

Table 1 Composition of the Hoagland nutrient solution

组成 Composition	浓度 Concentration	组成 Composition	浓度 Concentration
(NH ₄) ₂ SO ₄	0.18	EDTA-FeNa·3H ₂ O	20
MgSO ₄ ·7H ₂ O	0.27	MnCl ₂ ·4H ₂ O	6.7
KNO ₃	0.09	H ₃ BO ₃	9.4
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	0.18	(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ·4H ₂ O	0.015
KH ₂ PO ₄	0.09	ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0.15
		CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.16

浓度为 30 μmol/L 的营养液中, 分别在镉处理 4 h、8 h、16 h、1 d、2 d 时间点收获。将苋菜分为根、茎、叶三部分, 根系用 20 mmol/L 的 Na₂-EDTA 交换 15 min 后, 用去离子水冲洗干净。105℃ 杀青后放入烘箱 70~80℃ 烘干、称重, 磨碎 (1 mm) 保存于干燥器中。采用 HNO₃-HClO₄ (4 : 1, v : v) 消化法^[19], 称取烘干磨细 (1 mm) 植物样品 0.25 g 左右于 25 mL 消化管中, 加 4 mL 浓 HNO₃, 盖上小漏斗, 浸泡过夜。加入 HClO₄ 1 mL, 瓶口盖以小漏斗, 在电热板上加热至 HNO₃ 几乎被蒸尽, 瓶内白烟慢慢消失, 植物样品变白, 溶液呈无色透明, 取下冷却后定容至 25 mL。同时做空白。待测液用 ICP-OES 测定镉浓度。每个处理重复 3 次。

1.2.2 富集系数和转运系数计算方法 富集系数 (Bioconcentration factor, BCF) 用于评价不同品种苋菜从污染环境中对重金属镉的富集能力: BCF = 茎叶中 Cd 含量 / 水中 Cd 含量。转运系数 (Translocation factor, TF) 用于评价苋菜自身 Cd 从根部向地上部的转运能力: TF = 茎叶中 Cd 含量 / 根中 Cd 含量^[20]。

1.2.3 代谢抑制剂羰基氰化物间氯苯腙 (carbonylcyanide-m-chlorophenylhydrazone, 简称为 CCCP) 对苋菜镉吸收与转运特征差异性影响 将苋菜种苗移入 CdCl₂ 浓度、代谢抑制剂 CCCP 浓度均为 30 μmol/L 的营养液中, 吸收 8 h 后收获^[21]。以后步骤同 1.2.1。

1.3 非损伤微测技术 (NMT) 测量 Cd²⁺ 离子流

利用非损伤微测技术可以在植物体没有任何损坏的情况下测量植物根系对 Cd²⁺ 的动态吸收情况 (BIO-001A; Younger USA Sci. & Tech. Corp., Beijing, China), 精确探测离子或分子的运动方向和流速^[22]。离子选择性电极带有一个直径为 3 μm 的外部尖端, 是通过三正丁基氯硅烷经过硅烷化制成, 并用一种

工业离子选择性混合剂填充 (Cd Ionophore I, 20909, Fluka, Switzerland)。以往的研究已经证明 Cd²⁺ 电极对于其他阳离子具有高度排斥性, 可作为 Cd²⁺ 在生命体系中运输的研究工具^[23]。离子流测试前, 在 30 μmol/L 和 300 μmol/L 的 Cd²⁺ 溶液中校正微电极, 至电极的十进制能斯特斜率 > 25 mV^[24]。植株样品经 30 μmol/L CdCl₂ 或 30 μmol/L CdCl₂ + 30 μmol/L 代谢抑制剂 CCCP 处理 24 h 后, 选取生长良好的根段进行 Cd²⁺ 离子流测试。测试溶液组成为 30 μmol/L CdCl₂、100 μmol/L KCl、20 μmol/L CaCl₂、20 μmol/L MgCl₂、500 μmol/L NaCl、100 μmol/L Na₂SO₄、300 μmol/L 2 (N-吗啡基) 乙磺酸 (MES), pH 6.0^[25]。非损伤微测技术测量的 Cd²⁺ 浓度梯度是依靠 Cd²⁺ 特殊微电极在距离根系表面 1.5 μm 范围内的两个不同探测位点往复摆动获得的。采用计算机 ASET 软件记录 8~10 min 的 Cd²⁺ 离子流数据, 使用 MageFlux (<http://xuyue.net/mageflux>) 对获得的三维离子流量数据进行换算。正负值表示阴阳离子流的运动方向。负值表示阳离子内流或阴离子外排, 反之亦然。每个处理分析 6~8 个植株样品, 所有试验至少重复 3 次。

1.4 数据分析

数据采用 IBM SPSS Statistics (Version 20) 进行统计分析, ANOVA 计算数据平均值和标准差, Excel 拟合图形。

2 结果与分析

2.1 两种苋菜镉吸收与转运特征差异性比较

2.1.1 苋菜生物量 两品种苋菜各部分生物量如图 1 所示。在 CdCl₂ 30 μmol/L 处理后不同时段, 两品种根、茎、叶生物量间均表现出显著性差异。与 Zibeixian 相比较, Tianxingmi 根、茎和叶生物量变化随着 Cd 处理时间变化的更加明显。Tianxingmi 各器官生物量随着 Cd 处理时间延长而增大, 在 Cd 处理 1 d 之后, 生物量开始呈现下降趋势。当 30 μmol/L CdCl₂ 处理 1 d 后, Tianxingmi 生物量达到最大值 5.90 g/plant, 是 Zibeixian 生物量的二倍。

2.1.2 植株镉浓度 植物各器官中 Cd 浓度随着 Cd 处理持续时间的延长而增加 (表 2)。从 CdCl₂ 处理 4 h 开始, 两品种苋菜叶片 Cd 浓度就表现出显著性差异, 处理 8 h 后, 茎中 Cd 浓度表现出显著性差异, 16 h 后, 根系 Cd 浓度表现出显著性差异。两品种苋菜在 30 μmol/L CdCl₂ 处理 1 d 后, Tianxingmi 根、茎和叶中 Cd 浓度分别是 Zibeixian 的 1.4 倍、1.9 倍

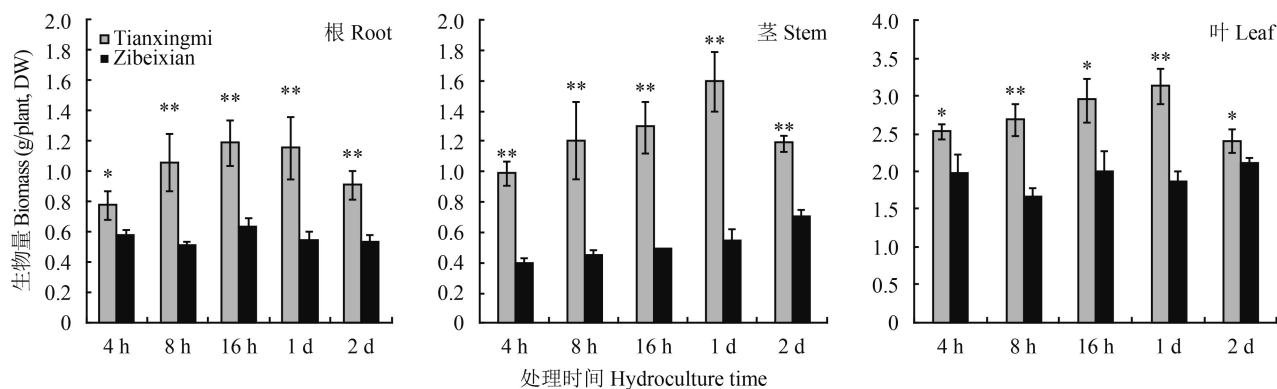


图 1 镉处理不同培养时间两品种苋菜生物量干重 (CdCl_2 30 $\mu\text{mol/L}$)

Fig. 1 Dry biomass of two amaranth cultivars in different hydroculture time

[注 (Note): *, ** 表示两品种同一部位镉浓度差异达到显著和极显著水平

* and ** mean significant different between the two cultivars in the same part at 0.05 and 0.01 levels. respectively.]

表 2 不同 Cd 处理时间两品种苋菜不同部位 Cd 浓度 (mg/kg)

Table 2 Cd contents in the root, stem and leaves of two amaranth cultivars in different Cd hydroculture time

处理时间 Hydroculture time	根系 Root		茎 Stem		叶 Leaf	
	Tianxingmi	Zibeixian	Tianxingmi	Zibeixian	Tianxingmi	Zibeixian
4 h	183 ± 47	126 ± 22	6.72 ± 2.67	4.90 ± 0.98	3.79 ± 1.64*	0
8 h	245 ± 36	181 ± 34	63.8 ± 2.7**	5.49 ± 1.86	28.9 ± 3.1*	21.8 ± 2.1
16 h	504 ± 35**	354 ± 30	134 ± 13*	91.1 ± 11.6	41.3 ± 6.4*	26.4 ± 2.4
1 d	609 ± 52*	448 ± 38	255 ± 48*	134 ± 13	62.3 ± 2.6**	39.7 ± 2.6
2 d	658 ± 40**	482 ± 12	359 ± 52*	264 ± 17	130 ± 4**	84.0 ± 7.1

注 (Note): *, **表示两品种同一部位镉浓度差异达到 0.05 和 0.01 显著水平 Mean significant different between the two cultivars in the same part at 0.05 and 0.01 levels.

和 1.6 倍。生物量最大时, Tianxingmi 根、茎和叶中 Cd 浓度分别为 609、254 和 62.3 mg/kg, 地上部和全株的 Cd 积累量分别高达 602.0 和 1308 $\mu\text{g/plant}$ 。

2.1.3 富集系数 (BCF) 与转运系数 (TF) 苋菜品种 Tianxingmi 表现出比 Zibeixian 更高的富集系数与转运系数 (表 3)。两品种苋菜富集系数与转运系数随着 Cd 处理持续时间的延长而增加。30 $\mu\text{mol/L}$ CdCl_2 处理 1 d 后, Tianxingmi 的富集系数为 Zibeixian 的 2.1 倍, 表明 Tianxingmi 从环境中富集重金属 Cd 能力相对较强; Tianxingmi 的转运系数为 Zibeixian 的 1.5 倍, 表明 Tianxingmi 与 Zibeixian 相比, 向地上部转运更积极, 具有更强的 Cd 累积能力。

2.1.4 根系 Cd^{2+} 离子流 在 CdCl_2 处理的苋菜根系样品进行扫描位点测定 (图 2a), 发现从根尖顶端起向根方向 0~2100 μm 范围内存在稳定的 Cd^{2+} 内流, 即根系从外界介质中吸收 Cd^{2+} 。对根尖 0~300 μm 范围内定点位点进行测定, 因为此区域经常观察到最强有力的 Cd^{2+} 内流现象且两品种差别最大。如图 2b

和图 2c 所示, 两品种根系 Cd^{2+} 离子流具有显著性差异。在 8 min 的定点位点测定中, Tianxingmi 根系 Cd^{2+} 内流平均值达到 380 $\text{nmol}/(\text{cm}^2 \cdot \text{s})$, 是 Zibeixian 的 3.75 倍, 表明与 Zibeixian 相比, Tianxingmi 根系存在更强的 Cd^{2+} 吸收能力。NMT 测试结果也与两品

表 3 不同 Cd 处理时间两品种苋菜富集系数 (BCF) 与转运系数 (TF)

Table 3 Bioaccumulation factor (BCF) and translocation factor (TF) of two amaranth cultivars hydrocultured in different time (CdCl_2 30 $\mu\text{mol/L}$)

处理时间 Hydroculture time	BCF		TF	
	Tianxingmi	Zibeixian	Tianxingmi	Zibeixian
4 h	1.37	0.24	0.03	0.01
8 h	11.78	5.44	0.16	0.10
16 h	20.67	11.61	0.14	0.11
1 d	37.74	18.13	0.21	0.14
2 d	60.96	38.27	0.31	0.27

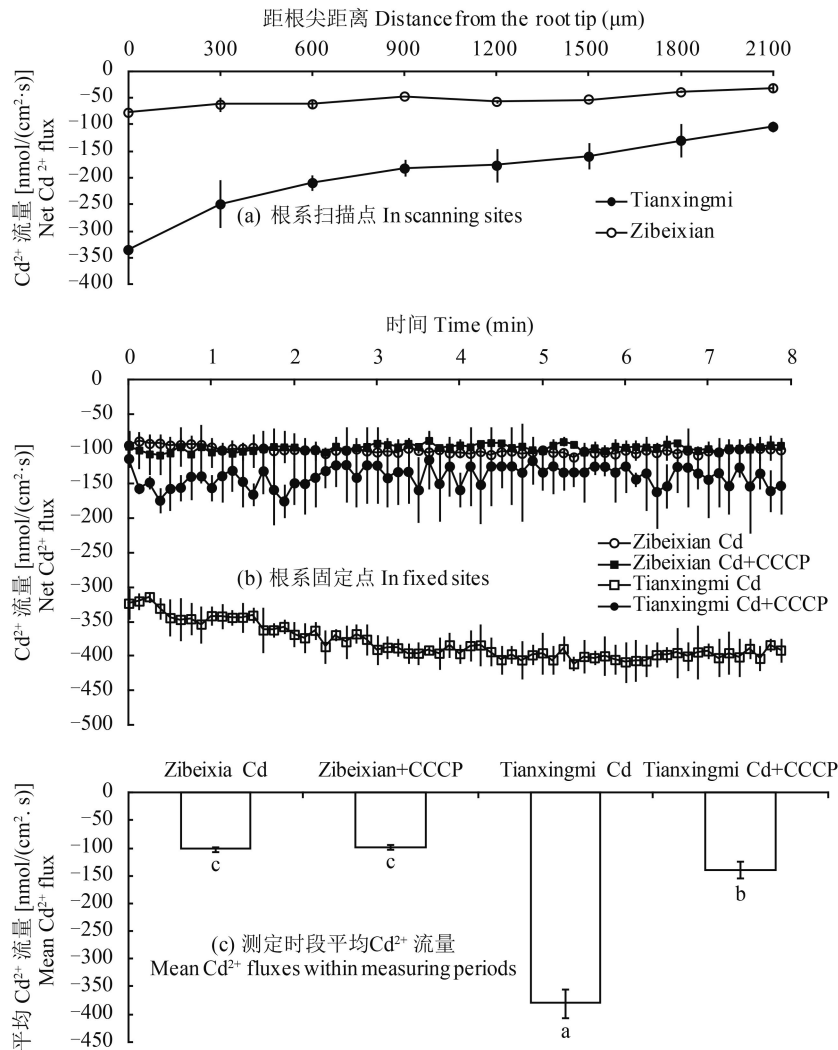


图2 Tianxingmi 与 Zibeixian 根系 Cd²⁺ 离子流

Fig. 2 Net Cd²⁺ fluxes in the roots of Tianxingmi and Zibeixian

[注 (Note): 每点为 5~6 个植物根系样品平均值 ± 标准差 Each point is the mean of five to six rootsamples ± Sd; 柱上不同小写字母表示差异达到 5% 显著水平 Different small letters above the bars indicate significant at the 5% level.]

种的富集特征相一致。这一结果与 Cd 高积累型富集材料 *Solanum nigrum*^[25] 相比较, Tianxingmi 根系 Cd²⁺ 内流平均值是 *Solanum nigrum* 的 8 倍左右, 表明 Tianxingmi 在根系 Cd²⁺ 吸收方面具有更大的研究价值与应用潜力。

2.2 代谢抑制剂 CCCP 对植物镉吸收与转运特征的影响

在 30 μmol/L 代谢抑制剂 CCCP 与 CdCl₂ 处理 8 h 后, 两品种苋菜根、茎和叶的 Cd 浓度表现出不同的特征 (表 4)。添加代谢抑制剂 CCCP 明显抑制了 Cd 在两品种苋菜各器官中的累积。同时, 代谢抑制剂 CCCP 处理显著降低了高积累型 Tianxingmi 根、茎和叶中的 Cd 浓度 ($P < 0.05$), 但低积累型 Zibeixian 各器官中的 Cd 浓度影响不大。如表 4 所示, 从富集

系数与转运系数中也可以看出, 添加代谢抑制剂 CCCP 处理, 高积累型 Tianxingmi 富集系数与转运系数显著降低 ($P < 0.05$), 但低积累型 Zibeixian 富集系数与转运系数没有显著变化。

研究添加代谢抑制剂 CCCP 对两苋菜品种根系 Cd 吸收特征的影响, 用非损伤微测技术 (NMT) 进行 Tianxingmi 与 Zibeixian 根系 Cd²⁺ 离子流测定。结果表明, 代谢抑制剂 CCCP 明显降低了 Tianxingmi 根系 Cd²⁺ 内流 ($P < 0.05$), 即降低了根系对 Cd²⁺ 的吸收能力; 但对 Zibeixian 根系 Cd²⁺ 内流影响不大 (图 2b、图 2c)。

3 讨论

高积累型 Tianxingmi 比低积累型 Zibeixian 具有

表 4 添加代谢抑制剂 CCCP 后两品种苋菜的镉浓度、富集系数 (BF) 与转运系数 (TF)

Table 4 Cd concent, bioaccumulation factor (BF) and translocation factor (TF) of two amaranth cultivars after addition of metabolic inhibitor CCCP

处理 Exposure time	品种 Cultivar	镉浓度 Cd content (mg/kg)			富集系数 BF	转运系数 TF
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf		
Cd	Tianxingmi	245 ± 36 a	63.8 ± 2.7 a	28.9 ± 3.1 a	11.78 ± 0.57 a	0.16 ± 0.02 a
	Zibeixian	181 ± 34 b	5.49 ± 1.86 b	21.8 ± 2.1 b	5.44 ± 0.51 b	0.10 ± 0.03 b
Cd + CCCP	Tianxingmi	105 ± 21 c	2.14 ± 0.44 b	7.61 ± 1.18 c	1.77 ± 0.19 c	0.06 ± 0.02 c
	Zibeixian	150 ± 26 bc	4.67 ± 1.89 b	17.2 ± 3.7 b	4.28 ± 1.01 b	0.10 ± 0.03 bc

注 (Note): 数值后不同小写字母表示同一部位间或指标间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different small letters are significantly different among the same parts or index at the 5% level.

更强的 Cd 耐受能力。生物量最大时, Tianxingmi 茎和叶中的 Cd 浓度分别为 Zibeixian 茎和叶中的 1.9 倍和 1.6 倍, Tianxingmi 富集系数 (BCF) 为 Zibeixian 的 2.1 倍 (表 2、表 3), 证明 Tianxingmi 不仅有从环境中富集 Cd 的高效吸收系统, 其本身还有很强的 Cd 解毒能力。有研究关于 *Solanum* 根系离子流在一定时间内的定点位点测定中发现, 高积累型 *Solanum* 根系 Cd^{2+} 内流平均值是低积累型的 2.78 倍, 证明高积累型 *Solanum* 根系具有更强的 Cd 吸收能力^[26]。为了支持这一观点, 我们利用非损伤微测技术证明了根系吸收特征差异导致 Tianxingmi 与 Zibeixian 不同的 Cd 积累特征 (图 2)。同时与高积累型 *Solanum* 相比较, 高积累型苋菜品种 Tianxingmi 根系 Cd 吸收能力更强, 在应用价值方面体现出一定优势。植物根系对 Cd^{2+} 的吸收通常有两个途径: 质外体吸附和共质体吸收^[27]。有关 *S. melongena* 与 *S. torvum* 根系 Cd 吸收特征的研究结果表明, *S. torvum* 根系 Cd^{2+} 横向运输在内皮层和中柱鞘受到限制而很难进入中柱向地上部积累, 而 *S. melongena* 根系 Cd^{2+} 横向运输并未受到此限制^[28]。由于凯氏带^[29]和栓化组织的存在, 通过质外体吸附途径向中柱运输 Cd^{2+} 会在内皮层受到限制, 这可能是造成 Tianxingmi 与 Zibeixian 根系吸收以及 Cd 积累特征存在差异的原因。

超积累植物品种 Cd 从根系中间维管束向地上部转运效率较高, 例如 *Arabidopsis thaliana*^[30]和 *Echinochloa polystachya*^[31]。依照这些结果, Cd 处理时间为 4 h 时, 两品种苋菜叶片 Cd 浓度首先表现出显著差异性; Cd 处理时间为 1 d 时, Tianxingmi 的转运系数 (TF) 为 Zibeixian 的 1.5 倍 (表 2、表 3)。研究结果表明 Tianxingmi 向地上部转运 Cd 更加积极, 叶片具有很强的积累能力和耐 Cd 机制。同时有关

Solanum 的研究表明, 即使根系 Cd 浓度相同, 高积累型品种地上部 Cd 浓度依然显著高于低积累型品种^[32], 也证明了这一点。超积累植物的超积累能力很大程度上是由于其具有向地上部高效转运 Cd 的能力^[33-34]。有研究认为转运蛋白向木质部装载 Cd 不同的装载能力是导致木质部汁液及地上部 Cd 浓度差异的重要因素^[10]。这些结果表明两种苋菜存在不同的转运机制或木质部装载调控系统。

金属离子进入植物根系一般分为被动吸收和主动吸收两种。被动吸收是离子通过扩散及杜南平衡进入细胞, 是顺着电化学势梯度 (浓度差) 不需要消耗植物代谢能量的一种物理过程^[35]。主动吸收是利用代谢过程中产生的 ATP 水解所释放的能量, 逆电化学势梯度 (浓度差) 对离子进行的高度选择性吸收过程。本研究表明, 高积累型 Tianxingmi 未添加代谢抑制剂 CCCP 组中根、茎和叶中的 Cd 浓度分别是添加代谢抑制剂 CCCP 组的 2.3 倍、31.5 倍和 4 倍, 各器官 Cd 浓度均表现出显著性差异 ($P < 0.05$) (表 4), 这种差异在茎中格外明显。而且添加代谢抑制剂 CCCP 组高积累型 Tianxingmi 的富集系数 (BCF) 与转运系数 (TF) 显著降低 ($P < 0.05$) (表 4), 表明高积累型 Tianxingmi 向地上转运过程被代谢抑制剂 CCCP 完全抑制了。有关相关研究也证实添加代谢抑制剂 CCCP 后明显抑制了高积累型 *Arabidopsis halleri* 根系 Cd 向木质部装载与地上部转运^[16]。我们也测定了 Tianxingmi 根系 Cd^{2+} 离子流 (图 2b、图 2c), 代谢抑制剂 CCCP 明显降低了 Tianxingmi 根系 Cd^{2+} 内流 ($P < 0.05$), 添加代谢抑制剂 CCCP 组根系 Cd^{2+} 内流下降为未添加组的 0.6 倍, 代谢抑制剂 CCCP 直接抑制了高积累型 Tianxingmi 根系 Cd 的吸收, 表明共质体途径对于高积累型 Tianxingmi 根系中 Cd 跨越凯氏带进入木质部及向地上部运输起主要作用。然

而另一苋菜品种 Zibeixian 对代谢抑制剂 CCCP 不敏感,表明共质体途径作用不明显,其根系对 Cd 的吸收及在木质部装载以质外体途径为主。相关研究也表明,共质体途径是高积累植物品种吸收和转运 Cd 的主要方式^[36-37]。

4 结论

高积累型苋菜品种 Tianxingmi 与低积累型 Zibeixian 相比较,具有更高的根系 Cd 吸收能力和根系向地上部的转运能力。高积累型 Tianxingmi 共质体途径(主动吸收)在 Cd 进入植物根系,木质部装载和向地上部转运的过程中起主要作用。而低积累型 Zibeixian 中则是质外体途径(被动吸收)起主要作用。

高积累型 Tianxingmi 生物量大、生长迅速,从环境中吸收及向地上部转运镉能力强,是一种良好的污染修复植物材料。

参考文献:

- [1] Schwerdtle T, Ebert F, Thuy C, *et al.* Genotoxicity of soluble and particulate cadmium compounds: impact on oxidative DNA damage and nucleotide excision repair [J]. *Chemical Research in Toxicology*, 2010, 23(2): 432–442.
- [2] Thomsen M, Faber J H, Sorensen P B. Soil ecosystem health and services-Evaluation of ecological indicators susceptible to chemical stressors [J]. *Ecological Indicators*, 2012, 16(6): 67–75.
- [3] Mortel J E V D, Schat H, Moerland P D, *et al.* Expression differences for genes involved in lignin, glutathione and sulfate metabolism in response to cadmium in *Arabidopsis thaliana* and the related Zn/Cd-hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. [J]. *ResearchGate*, 2008, 31(3): 301–324.
- [4] Ent A V D, Baker A J M, Reeves R D, *et al.* Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: Facts and fiction [J]. *Plant & Soil*, 2013, 362(1–2): 319–334.
- [5] Suchkova N, Darakas E, Ganoulis J. Phytoremediation as a prospective method for rehabilitation of areas contaminated by long-term sewage sludge storage: A Ukrainian-Greek case study [J]. *Ecological Engineering*, 2010, 36(4): 373–378.
- [6] 龙新宪, 王艳红, 刘洪彦. 不同生态型东南景天对土壤中Cd的生长反应及吸收积累的差异性[J]. *植物生态学报*, 2008, (1): 168–175.
Long X X, Wang Y H, Liu H Y, *et al.* Growth response and uptake differences between two ecotypes of *Sedum alfredii*. to soil Cd [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, (1): 168–175.
- [7] Lu L L, Tian S K, Yang X E, *et al.* Enhanced root-to-shoot translocation of cadmium in the hyperaccumulating ecotype of *Sedum alfredii*. [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(11): 3203–13.
- [8] Tian S K, Lu L L, Yang X E, *et al.* Stem and leaf sequestration of zinc at the cellular level in the hyperaccumulator *Sedum alfredii*. *New Phytol* [J]. *New Phytologist*, 2009, 182.
- [9] Yang X E, Long X X, Ye H B, *et al.* Cadmium tolerance and hyperaccumulation in a new Zn-hyperaccumulating plant species (*Sedum alfredii* Hance)[J]. *Plant & Soil*, 2004, 259(1–2): 181–189.
- [10] Mori S, Uruguchi S, Ishikawa S, *et al.* Xylem loading process is a critical factor in determining Cd accumulation in the shoots of *Solanum melongena* and *Solanum torvum* [J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2009, 67(1): 127–132.
- [11] Yamaguchi N, Mori S, Baba K, *et al.* Cadmium distribution in the root tissues of solanaceous plants with contrasting root-to-shoot Cd translocation efficiencies [J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2011, 71(2): 198–206.
- [12] Martin M H, Marschner H. Mineral nutrition of higher plants [J]. *Journal of Ecology*, 1988, 76.
- [13] Rugh C L, Wilde H D, Stack N M, *et al.* Mercuric ion reduction and resistance in transgenic *Arabidopsis thaliana* plants expressing a modified bacterial mer a gene [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1996, 93(8): 3182–3187.
- [14] Pence N S, Larsen P B, Ebbs S D, *et al.* The molecular physiology of heavy metal transport in the Zn/Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(9): 4956–4960.
- [15] Lombi E, Zhao F J, Mcgrath S P, *et al.* Physiological evidence for a high-affinity cadmium transporter highly expressed in a *Thlaspi caerulescens* ecotype [J]. *New Phytologist*, 2008, 149(1): 53–60.
- [16] Ueno D, Iwashita T, Zhao F J, *et al.* Characterization of Cd translocation and identification of the Cd form in xylem sap of the Cd-hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2008, 49(4): 540–548.
- [17] 范洪黎, 周卫. 镉超富集苋菜品种(*Amaranthus mangostanus* L.)的筛选[J]. *中国农业科学*, 2009, (04): 1316–1324.
Fan H L, Zhou W. Screening of amaranth cultivars (*Amaranthus mangostanus* L.) for cadmium hyperaccumulation [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, (04): 1316–1324.
- [18] Hoagland D R, Arnon D I. The water-culture method for growing plants without soil [J]. *Circular California Agricultural Experiment Station*, 1950, 347: 357–359.
- [19] Zhu Y G, Chen S B, Yang J C. Effects of soil amendments on lead uptake by two vegetable crops from a lead-contaminated soil from Anhui, China [J]. *Environment International*, 2004, 30(3): 351–356.
- [20] Yang X, Baligar V C, Martens D C, *et al.* Cadmium effects on influx and transport of mineral nutrients in plant species [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1996, 19(3): 643–656.
- [21] Cohen C K, Fox T C, Garvin D F, *et al.* The role of iron-deficiency stress responses in stimulating heavy-metal transport in plants [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(3): 1063–1072.
- [22] Sun R L, Zhou Q X, Jin C X. Cadmium accumulation in relation to organic acids in leaves of *Solanum nigrum* L. as a newly found cadmium hyperaccumulator [J]. *Plant & Soil*, 2006, 285(1–2): 125–134.
- [23] Pineros MASHaff J E, Kochian L V. Development, characterization, and application of a cadmium-selective microelectrode for the measurement of cadmium fluxes in roots of *Thlaspi* Species and Wheat [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(4): 1393–1401.

- [24] Ma W, Xu W, Xu H, *et al.* Nitric oxide modulates cadmium influx during cadmium-induced programmed cell death in tobacco BY-2 cells [J]. *Planta*, 2010, 232(2): 325–335.
- [25] Xu J, Sun J, Du L, *et al.* Comparative transcriptome analysis of cadmium responses in *Solanum nigrum* and *Solanum torvum* [J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 110–124.
- [26] Jin X, Yiyong Z, Qing G, *et al.* Comparative physiological responses of *Solanum nigrum* and *Solanum torvum* to cadmium stress [J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 125–138.
- [27] Hart J J, Welch R M, Norvell W A, *et al.* Characterization of cadmium binding, uptake, and translocation in intact seedlings of Bread and Durum wheat cultivars [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(4): 1413–1420.
- [28] Yamaguchi H, Fukuoka H, Arai T, *et al.* Gene expression analysis in cadmium-stressed roots of a low cadmium-accumulating solanaceous plant, *Solanum torvum* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(2): 423–37.
- [29] Brundrett M C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis [J]. *Plant & Soil*, 2009, 320(1–2): 37–77.
- [30] Isaure M P, Fayard B, Sarret G, *et al.* Localization and chemical forms of cadmium in plant samples by combining analytical electron microscopy and X-ray spectromicroscopy [J]. *Spectrochimica Acta Part B Atomic Spectroscopy*, 2006, 61(12): 1242–1252.
- [31] Solís-Domínguez F A, González-Chávez M C, Carrillo-González R, *et al.* Accumulation and localization of cadmium in *Echinochloa polystachya* grown within a hydroponic system [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2007, 141(3): 630–636.
- [32] Tomohito A, Hiroyuki T, Eiji N. Reduction of cadmium translocation from roots to shoots in eggplant (*Solanum melongena*) by grafting onto *Solanum torvum* rootstock [J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 2008, 54(4): 555–559.
- [33] Shen Z G, Zhao F J, McGrath S P. Uptake and transport of zinc in the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* and the non-hyperaccumulator *Thlaspi ochroleucum* [J]. *Plant Cell & Environment*, 2008, 20(7): 898–906.
- [34] Zhao F J, Jiang R F, Dunham S J, *et al.* Cadmium uptake, translocation and tolerance in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* [J]. *New Phytologist*, 2006, 172(4): 646–654.
- [35] Pettersson, Sune. Passive uptake of K^+ ($^{86}Rb^+$) in sunflower roots at low external K^+ concentrations [J]. *Physiologia Plantarum*, 1981, 52(4): 431–436.
- [36] Xing J P, Jiang R F, Ueno D, *et al.* Variation in root-to-shoot translocation of cadmium and zinc among different accessions of the hyperaccumulators *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi praecox*. *New Phytol* [J]. *New Phytologist*, 2008, 178(2): 315–325.
- [37] Reid R J, Dunbar K R, McLaughlin M J. Cadmium loading into potato tubers: the roles of the periderm, xylem and phloem [J]. *Plant Cell & Environment*, 2003, 26(2): 201–206.