

根区通氧状况对水稻幼苗生长及吸收镉的影响

邓 丹¹, 吴可为¹, 邓 泓^{1,2,*}

(1. 华东师范大学环境科学系; 2. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室,
天童森林生态系统国家野外科学观测研究站 华东师范大学, 上海 200062)

摘要: 采用水培的方法研究了根区通氧状况对水稻根系结构、根系泌氧、根表铁膜生成以及水稻耐受、吸收 Cd 的影响。水培条件下, 根区氧处理对水稻幼苗的生长产生了一定的影响, 缺氧条件下的水稻根的伸长量降低, 生物量增加, 直径增粗, 根系泌氧量增加, 并降低幼苗对 Cd 的吸收。当培养溶液 Cd^{2+} 浓度为 1.0 mg/L 时, 缺氧处理相对于通氧处理, 根表吸附的 Cd 降低了 85.5%, 地下部分吸收的 Cd 降低了 35%, 转运到地上部分的 Cd 降低了 58%。根表铁膜对 Cd 的吸收和转运也有一定的抑制作用, 但其作用因环境中 Cd^{2+} 浓度和根区通氧状况而异。在根区通氧充分的培养条件下, 水稻幼苗铁膜对较高浓度 Cd^{2+} (1.0 mg/L) 的吸收和转运起着重要的作用, DCB-Cd 占根系吸收 Cd 的 50%, 茎叶对 Cd 的吸收显著降低 ($p < 0.05$)。研究表明在缺氧胁迫下, 根系结构本身 (如根表通透性降低) 是影响水稻吸收 Cd 的重要因素。

关键词: 水稻; 根系结构; 泌氧; 铁膜; 镉

文章编号: 1000-0933 (2009) 05-2520-07 中图分类号: Q948, S314, X171 文献标识码: A

Effects of root zone oxygenation on growth and Cd accumulation in paddy rice (*Oryza sativa* L.)

DENG Dan¹, WU Ke-Wei¹, DENG Hong^{1,2,*}

1 Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China

2 Shanghai Key Laboratory of Urbanization & Ecological Restoration, Tiantong National Station of Forest Ecosystem, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2520 ~ 2526.

Abstract: The effects of root zone oxygenation on rice (*Oryza sativa* L.) roots architecture, radial oxygen loss (ROL), iron plaque formation and Cd accumulation were investigated in aerated and stagnant nutrient solutions. The results indicated that seedlings grown in stagnant solutions developed shorter and thicker roots but higher biomass and ROL rate than those in aerated ones. In addition, Cd accumulation was greatly inhibited in tissues of stagnant rice seedlings. When exposed to 1.0 mg/L Cd^{2+} solutions, Cd adsorbed on stagnant root surface was decreased by 85.5%, while Cd accumulated in the same roots and shoots reduced by 35% and 58% respectively, comparing with those on and in aerated ones. Iron plaque could inhibit Cd uptake by and translocation in rice seedlings by adsorbing 50% of the total Cd accumulated in root system, but only in conditions with sufficient root-zone-oxygen and higher Cd concentration (1.0 mg/L). As for in condition of root zone with deoxygenation, root structure (e. g. reduced root permeability) *per se* may be more important than Fe plaque to affect Cd uptake in rice seedlings.

Key Words: paddy rice; root architecture; radial oxygen loss; iron plaque; Cd

水稻是全球的主要粮食作物。由于工业污染, 污水灌溉, 化肥和杀虫剂施用等导致稻田重金属污染日趋

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30570345); 上海市自然科学基金资助项目 (08ZR1406800)

收稿日期: 2008-07-09; 修订日期: 2008-11-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lilac_deng@yahoo.com.cn

严重,其中 Cd 是一种重要的重金属污染元素^[1]。据统计,我国受 Cd 污染的农田面积约 $2179 \times 10^4 \text{ hm}^2$, 1992 年全国不少地区生产的稻米达到“镉米”的程度,每年生产“镉米”数亿千克^[2]。如何减少环境中的 Cd 进入植物体,避免 Cd 在食物链中的累积成为 Cd 污染治理的一个重要方面。根系是植物吸收水分和养分的重要器官,其形态和结构不仅影响植物对水分和养分的吸收,同时也对 Cd 等毒害性元素的吸收和运输有影响。水稻的茎和根系具有发达的通气组织,可将叶片光合作用制造的氧气及从外部环境中摄入的氧气输送到根部,以供处于厌氧条件下的根系进行呼吸。同时,向根系输送的氧气会有一部分渗出根的皮层细胞向根际环境扩散^[3],从而使根际的氧化还原条件发生改变,并能够在根表形成铁氧化物胶膜^[4,5]。研究表明,水稻根表铁氧化物膜对介质中重金属的吸收及其在水稻体内的转移起重要作用。它既可以促进也可抑制水稻根系对 Cu、Zn、Cd、Ni 等的吸收,其作用程度取决于水稻根表铁膜的厚度^[6-8]。另一方面,植物根区的供氧状况使根系的形态和结构发生改变,包括根长、数量、比表面积、直径等^[9],不仅对污染物吸收有直接的影响,而且很有可能通过根系泌氧方式的改变^[3]影响根表铁膜的形成并进一步影响水稻对 Cd 的吸收。因此,本文研究两种不同的根区通氧状况下水稻幼苗的根系生长和泌氧情况,以及在这两种供氧条件下铁膜的形成及其对 Cd 吸收的影响,为深入了解水稻对 Cd 的吸收和调控机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 水稻幼苗培养

将水稻(*Oryza sativa* L.)种子(广恢 998)在 30% 的 H_2O_2 中浸泡 15min,用去离子水冲洗,置于洗净的砂粒表层下,保持湿润直至发芽并长出两片叶子,其间定期施以 50% 强度的 Hoagland 营养液。Hoagland 营养液 1 L 溶液中含有: KNO_3 , 606.6 mg; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 656.4 mg; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 240.8 mg; $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$, 110.0 mg; H_3BO_3 , 2.86 mg; $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 1.81 mg; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.22 mg; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0.08 mg; H_2MoO_4 , 0.02 mg; EDTA-Fe, 5.0 mg。

1.2 试验设计

如上述培养的水稻幼苗从砂粒中移出后洗净,选择大小一致的幼苗并分为两组。一组生长于充氧的 100% Hoagland 营养液中,每天用充气泵曝气 8h,溶解氧为 6.0 ~ 8.0 mg/L,模拟根区好氧处理。另一组生长于通 N_2 的 0.1% 琼胶 Hoagland 完全营养液中,溶解氧约为 0.6 ~ 1 mg/L,模拟根区缺氧处理^[10]。营养液每周更换 1 次,并调节 pH 值为 5.5。两组幼苗分别在好氧和缺氧条件下培养 21d 后,一部分用于测定根系泌氧速率及根系形态分析,另一部分将先后用于如下实验。

1.2.1 根区通氧状况对水稻幼苗吸收镉的影响

两种氧处理后的水稻分别选择大小一致的植株若干,于含有 0 或 2.5 mg/L Cd^{2+} (CdCl_2) 的完全营养液中培养 2 周,每 3d 更换 1 次营养液。溶液中溶解氧为 $(3.0 \pm 0.2) \text{ mg/L}$ 。共 4 组(即好氧预培养 + Cd、好氧预培养 - Cd、缺氧预培养 + Cd、缺氧预培养 - Cd),每组 6 株植物。2 周后以总生物量(干重)计算水稻幼苗对 Cd 的耐性,并测定植株各部分对 Cd 的吸收。

1.2.2 根区通氧状况对水稻幼苗根表铁膜形成及 Cd 吸收的影响

两种氧处理后的水稻分别选择大小一致的植株若干,首先分别放入含有 0 或 30 mg/L Fe^{2+} ($\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) 的溶液中培养 48h,以使根表形成铁氧化物膜。共形成 4 种处理,即通氧条件预培养后诱导水稻根表铁膜形成(A + Fe);通氧条件预培养后没有诱导水稻根表铁膜形成(A - Fe);缺氧条件预培养后诱导水稻根表铁膜形成(S + Fe);缺氧条件预培养后没有诱导水稻根表铁膜形成(S - Fe),每种处理各含 9 株植物。然后将该 4 种处理的水稻植株分别于含有 0, 0.1 和 1.0 mg/L Cd^{2+} (CdCl_2) 的完全营养液中培养 1 周。每株植物分别生长于直径为 5 cm 的玻璃试管中(外面用黑色胶带包被以避免光),其中含 100 ml 不同 Cd^{2+} 浓度的营养液,每个镉浓度重复 3 次,培养液每天更换。试验结束后分析根表铁膜的数量、镉在植物茎叶、根组织及根表铁膜的含量。

所有植物在培养室内进行,湿度 70%,温度 22 ~ 25℃,光照时间 14 /10 h (白天/晚上),光照强度约为

$100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.3 测定方法

1.3.1 根系泌氧(ROL)的测量

本研究采用 Ti-citrate 法^[11]测量单株水稻根系释放氧气的总量,具体做法如下。在 N_2 的条件下准备柠檬酸钛溶液,以防暴露空气。在 30 ml 1.16 mol/L 的 TiCl_3 中加入 300 ml 0.2 mol/L 柠檬酸钠溶液而得到柠檬酸钛溶液,用饱和的 Na_2CO_3 溶液调节 pH 值至 5.6。在 50 ml 的试管中加入 40 ml 通 N_2 气 20h 的 1/2 Hoagland 营养液。将洗净的植物用封口膜包住根茎分节处及以上大约 6 cm 并插入试管。用注射器在每个试管中注入 5 ml 柠檬酸钛溶液,立即向溶液表面倒入 2 cm 厚的石蜡油以防大气 O_2 的进入,同时小心避免石蜡油与植物的根接触。对照组不放入植物。6h 后,轻轻地摇动试管,用注射器沿着插入植物根部的橡皮管取样(图 1)。

利用紫外-可见分光光度计在 527 nm 条件下测量样品溶液中被氧化的柠檬酸钛溶液。根据公式 $ROL = c(y - z)$ 计算渗氧,其中 ROL 表示根系放氧量($\mu\text{mol O}_2 / (\text{plant} \cdot \text{d})$), c 表示加入每个试管的柠檬酸钛的起始体积(L), y 表示对照组柠檬酸钛溶液的浓度($\mu\text{mol Ti}^{3+} / \text{L}$), z 表示放入植物 6h 后柠檬酸钛溶液的浓度($\mu\text{mol Ti}^{3+} / \text{L}$)。

1.3.2 根表铁膜上 Fe 和 Cd 的测定

采用 DCB(dithionite-citrate-bicarbonate)法^[12]提取根表铁膜中的 Fe 和 Cd,即 DCB-Fe 和 DCB-Cd。具体方法为:将植株整个根系放入 150 ml 烧杯中,加 60 ml 浓度为 0.03 M $\text{Na}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 和 0.125 M NaHCO_3 的混合提取液,并加入 1.2 g $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ 。根系在室温下静置浸泡约 1h 直至根变为白色。将提取液移入 100 ml 容量瓶中,根系用去离子水冲洗 3 次,冲洗的液体一并转移到 100 ml 容量瓶中定容。DCB 提取液中 Fe 和 Cd 的含量用火焰原子分光光度计测量。提取后的根系用去离子水洗净后与地上部分于 70℃ 下烘干至恒重,并称重。

1.3.3 根比表面积、总根长及根直径等根的指标

采用甲烯蓝法^[13]测定植物根的比表面积($\text{m}^2 / \text{g dw}$)。用扫描仪扫描根系并用 image J 软件测量总根长^[14];用 Motic Images Plus 2.0 软件于显微镜下测量根直径;用刻度尺测量地上部分高度和地下部分长度。

1.3.4 植物体内 Cd 和 Fe 含量的测定

植物烘干、粉碎后于消化管中经 $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$ 消解^[15]。消解液用石墨炉原子吸收法测定其中的金属(Fe 和 Cd)含量。

1.4 水稻对 Cd 的耐性指数(TI)

本研究中以水稻的总生物量(包括根和地上部分)为耐性指标,水稻对 Cd 的耐性指数通过如下公式计算:

$$TI(\%) = \frac{\text{生长在有 Cd 溶液中的生物量}}{\text{生长在无 Cd 溶液中的生物量}}$$

1.5 统计分析

用 SPSS 13.0 统计软件对不同处理条件的数据进行方差分析,显著性及相关性检验。

2 结果及分析

2.1 不同氧处理条件下的水稻幼苗生长

溶液培养条件下根系通氧状况对水稻幼苗生长有显著影响(表 1)。尽管根区缺氧抑制了根的伸长(约为

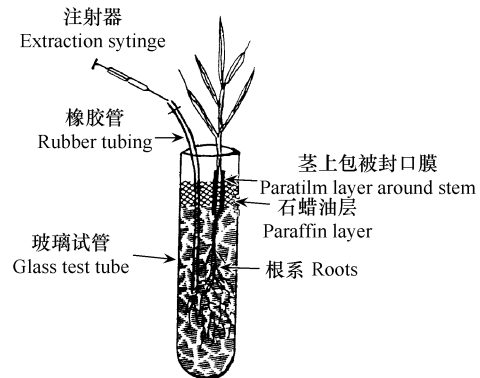


图 1 根系泌氧测定装置图

Fig. 1 Experimental apparatus used to estimate oxygen leaked from rice roots into Ti^{3+} -citrate solution

通氧条件下的 70%) ,但是却显著提高了地上部分和根系的生物量以及地上部分的高度、单株植物不定根数量。缺氧还导致根的直径和根总长有一定程度的提高,但相对于通氧状况并无显著性差异。根系的比表面积几乎不受根区通氧状况的影响。缺氧处理的水稻根系释放的氧气明显高于通氧处理,放氧速率约为通氧处理的 1.7 倍。

2.2 根区通氧状况对水稻幼苗耐受和吸收 Cd 的影响(14d 培养实验)

根区不同氧处理的水稻幼苗对 2.5 mg/L Cd 的耐性没有显著性差异(表 2),但是缺氧条件下培养的幼苗茎叶及根组织对 Cd 的吸收(均值分别为 155mg/kg 和 1704 mg/kg)均受到明显抑制,仅为通氧条件下培养植株的2/3。

表 1 不同氧处理 21d 后水稻幼苗的生长及根系泌氧(ROL)
Table 1 Growth of rice seedlings and root ROL cultured in aerated and stagnant solutions for 21d

项目 Item	通氧 Aerated	缺氧 Stagnant
根干重 Roots dry weight(mg)	36 ± 1.5	68 ± 3.9 *
地上部分干重 Shoots dry weight(mg)	139 ± 8.9	224 ± 3.3 *
根比表面积 Roots ratio surface area (m ² /g)	14 ± 0.07	12 ± 0.35
最大根长 The longest root length(cm)	20 ± 1.1 *	14 ± 0.77
根系总长度 Total length of the roots system(cm)	304 ± 12.4	348 ± 22.2
地上部分高度 Height of the shoot(cm)	35 ± 0.61	44 ± 0.72 *
根直径 Diameter of roots** (mm)	4.2 ± 0.74	6.2 ± 0.11
不定根数量 Number of adventitious roots	25 ± 2.2	34 ± 2.2 *
ROL(μmol O ₂ /(plant·d))	16 ± 2.9	27 ± 2.2 *

表中数据为均值 ± 标准误(n = 3);不同氧处理有显著性差异(P < 0.05)时用星号(*)表示;*:距根尖 5cm 处的根直径 Data are means ± SE (n = 3). Significant differences between treatments at P < 0.05 are indicated by asterisk (*); *: Diameter was determined at 5 cm behind root apex

表 2 根区不同氧处理 21 天后对水稻幼苗耐受及吸收 Cd(2.5 mg/L, 培养 14d)的影响

Table 2 Tolerance indices (TI) to Cd and Cd accumulation of rice seedlings upon exposure to 2.5 mg/kg Cd solution for 14d after 21d-preculture in aerated and stagnant solutions

项目 Item	TI (%)	茎叶 Cd	根 Cd
		Shoot Cd concentrations (mg/kg)	Root Cd concentrations (mg/kg)
通氧 Aerated	101 ± 6.7	243 ± 20 *	2641 ± 184 *
缺氧 Stagnant	98 ± 5.2	155 ± 5.8	1704 ± 153

数据为均值 ± 标准误,不同氧处理有显著性差异时(P < 0.05)以星号(*)表示 Significant differences between root zone oxygenation treatments at P < 0.05 are indicated by asterisk (*)

表 3 不同通氧状况下水稻幼苗根表铁膜(DCB-Fe,mg/kg)的浓度
Table 3 Effects of root aeration on Fe plaque formation (DCB-Fe, mg/kg) Cd²⁺ concentrations

项目 Item	Cd ²⁺ concentrations (mg/L)		
	0	0.1	1.0
A + Fe	14533 ± 188 *	12871 ± 1173 *	14409 ± 620 *
S + Fe	5878 ± 295	5659 ± 483	7331 ± 412

数据为均值 ± 标准误,同一 Cd 浓度不同氧处理有显著性差异时(P < 0.05)以星号(*)表示; A + Fe:通氧条件培养后根表有铁膜形成;S + Fe:缺氧条件培养后有铁膜形成 A + Fe: with iron plaque after areation; S + Fe: with iron plaque after stagnation; Significant differences between root zone oxygenation treatments with the same Cd concentration culture at P < 0.05 were indicated by asterisk (*)

2.3 根表铁膜对水稻吸收 Cd 的影响(7d 培养实验)

水稻对 Cd 的吸收随培养溶液中 Cd 浓度的提高而增加,且主要分布在根部。无铁膜的情况下,根区氧处理对水稻幼苗吸收 Cd 的影响仅表现在较高浓度,即缺氧处理的水稻幼苗根表(DCB)、根内(Root)及地上部分(Shoot)对 1.0 mg/L Cd 的吸附/吸收明显低于通氧处理,而在 0.1 mg/L 溶液中却无明显差别。图 2 的数

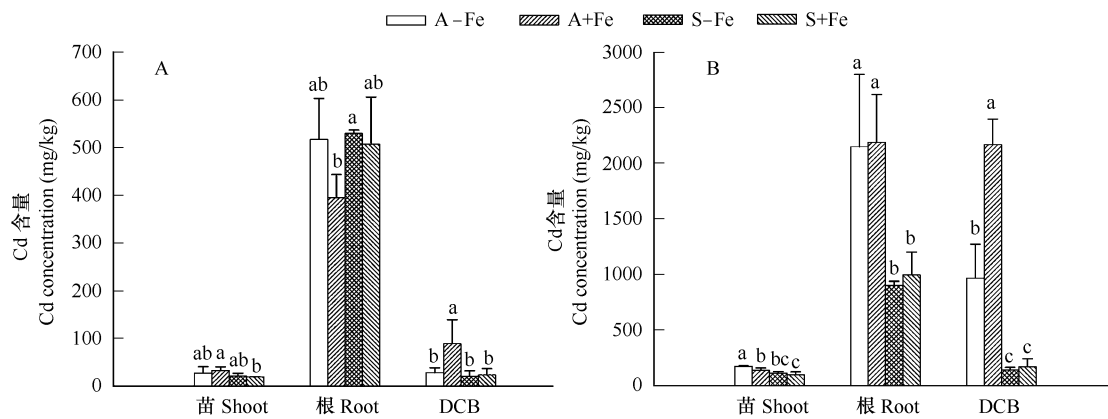


图2 水稻各部分组织中 Cd 的浓度(mg/kg)

Fig. 2 Concentrations of Cd (mg/kg) in different tissues of rice seedlings after 6d exposure

A: 为 0.1 mg/L Cd 处理, B: 为 1.0 mg/L Cd 处理; 同一组织中相同字母代表没有显著性差异 ($P < 0.05$); A + Fe: 通氧条件培养后根表有铁膜形成; A - Fe: 通氧条件培养后无铁膜形成; S + Fe: 缺氧条件培养后有铁膜形成; S - Fe: 缺氧条件培养后无铁膜形成 A: 0.1 mg/L Cd (A), B: 1.0 mg/L Cd; The differences in the same tissue with same letters were not significant ($P < 0.05$); A + Fe: With iron plaque after aeration; A - Fe: Without iron plaque after aeration; S + Fe: With iron plaque after stagnation; S-Fe: Without iron plaque after stagnation

据表明,当培养溶液 Cd^{2+} 浓度为 1.0 mg/L 时,缺氧处理相对于通氧处理,根表吸附的 Cd 降低了 85.5%,地下部分吸收的 Cd 降低了约 35%,转运到地上部分的 Cd 降低了 58%。因此高浓度的 Cd^{2+} 环境下,根区缺氧会降低水稻幼苗根表和根组织对 Cd 的吸附、吸收及其向地上部分的运输。

当水稻幼苗的根经过 30 mg/L Fe^{2+} 处理 48h 后,根系表面形成棕色铁膜。根表铁膜的数量受根区通氧状况影响显著。表 3 数据表明,水稻幼苗的根系受不同氧处理 21d 后,经同一浓度的 Fe^{2+} 处理并生长于不同浓度的 Cd 溶液中,根表铁膜的厚度有显著性差异,其中通氧状况下 DCB-Fe 的浓度明显高于缺氧状况。根表铁膜影响水稻幼苗对 Cd 的吸收(图 1)。在通氧状况下,相对于无铁膜的情况,有铁膜形成的根不仅提高了根表面对 Cd^{2+} 的吸附(即 DCB-Cd),而且在较高浓度的 Cd(1.0 mg/L)溶液中,还能明显抑制水稻幼苗地上部分对 Cd 的吸收(即图示 Shoot-Cd,均值分别为 137mg/kg 和 175 mg/kg,图 1B)。但是,经缺氧条件培养后,无论是在低浓度还是高浓度的 Cd 溶液中,根表铁膜的形成对 Cd 的吸附(DCB-Cd)、吸收(Shoot-Cd、Root-Cd)均无显著影响。铁膜对水稻幼苗 Cd 吸收的影响还与溶液中 Cd 的浓度有关。低浓度下(即 0.1 mg/L Cd^{2+}),尽管有铁膜的通氧幼苗比无铁膜的通氧幼苗有较高的 DCB-Cd,但是由于这部分 Cd 仅占整个根系吸收总量的比例很低(低于 19%),不能有效阻止 Cd 进入根及茎叶等组织。当溶液中 Cd^{2+} 增加至 1.0 mg/L 时,DCB-Cd 占根系吸收 Cd 的 50%,有效降低了茎叶对 Cd 的吸收($P < 0.05$)。

3 讨论

本研究结果显示根区通氧状况对水稻幼苗吸收 Cd 产生了一定的影响。在较高浓度的 Cd 溶液中(1.0、2.5 mg/L),根区缺氧的培养条件均抑制了水稻幼苗地上部分对 Cd 的吸收(表 2、图 1)。这可能是与缺氧条件下,根形态结构的改变有关。本研究结果表明相对于通氧条件,缺氧条件培养的水稻幼苗根的伸长受抑制,不定根的数量增多,根直径增粗。这一系列形态结构的改变直接导致根系泌氧(ROL)数量的明显增加(表 1)。缺氧胁迫下,根系的厌氧环境促进了乙烯的生成和积累^[16],通常诱导通气组织的进一步发展,表现为根的直径增粗^[17],这不仅减少了根细胞自身对氧气的消耗,还为根系内氧气的输送提供了便利的通道。另外,根基部的根表皮和皮层之间通常存在若干层厚壁细胞,避免大量的氧气在运输过程中通过根轴向根际扩散,称为泌氧屏障(ROL barrier)^[18],而缺氧能促进根皮层组织的木质化和栓质化^[19],提高基部根表的泌氧屏障效应,使根系泌氧集中于根尖部分^[3]。泌氧屏障效应越明显,说明根表通透程度越低。本研究中缺氧条件下生长的水稻根直径增粗,且根系放氧量约为通氧处理的 1.7 倍,说明缺氧胁迫诱导了水稻幼苗根系通气组织

的进一步发育及降低了根表通透性。

根表铁膜是湿地植物的特有现象,其形成与数量在外界 Fe^{2+} 浓度一定的情况下,与根表面的泌氧量正相关^[21],因此可以从一定程度上反映根表面对氧气的通透程度。本研究结果表明,缺氧胁迫下根表面铁膜的数量明显低于通氧条件(表 3),这是由于缺氧胁迫降低了根表的通透性,提高了泌氧屏障效应。

在还原性土壤中,泌氧屏障对植物具有重要的意义,不仅保证大量的氧气运输到根尖细胞维持其好氧呼吸的代谢过程,是水生或湿地植物对缺氧环境的适应性机制,还能阻止过量的毒害性物质经根系被植物吸收^[3]。通过对本实验中缺氧和通氧条件培养的植株吸收 Cd(无铁膜时)的比较分析,根表通透性(或泌氧屏障)极可能是影响水稻幼苗吸收 Cd 的重要因素之一。

铁膜具有特殊的电化学特性^[22],属两性胶体,可通过离子间的吸附-解吸、氧化-还原、有机-无机的络合等作用方式改变根际环境中金属阴、阳离子的存在形态^[23],从而影响这些离子的生物有效性。大量研究表明铁膜能吸附大量的金属离子,但是对植物尤其是地上部分吸收金属离子究竟是促进还是抑制作用仍有争议^[2,22,24~27]。如 Liu 等^[8]的研究中铁膜的形成显著降低水稻根部和地上部分对 Cd 的吸收。Zhang 等^[7]和 Otte 等^[23]发现随着根表铁膜的增加,水稻对 Zn 的吸收先增加然后减少。这些研究结果的不一致性可能与植物种类、金属离子及环境因子有关。本实验中,铁膜对水稻幼苗吸收 Cd 的作用与溶液中 Cd 的浓度有关,并且还受到与根区通氧状况有关的根系结构因素的影响(图 1)。在通氧充分的条件下,根表面通透程度高,有利于泌氧并形成大量的铁膜,对较高浓度 Cd(1.0 mg/L)的吸收有抑制作用。然而在缺氧条件下,根表铁膜的形成对 Cd 的吸收则无影响。分析通氧和缺氧条件下铁膜对水稻幼苗吸收 Cd 的影响发现,尽管缺氧胁迫培养的水稻根表面形成的铁膜及其吸附的 Cd 较通氧条件明显减少(表 3),但在不同浓度的 Cd 溶液中仍然有效阻止了茎叶对 Cd 的吸收(图 1)。这说明虽然铁膜通过其强大的吸附作用能阻止过量的 Cd^{2+} 进入植物的地上部分,但根系结构自身,在对重金属的吸收方面具有更重要的作用。Liu 等^[8]的研究也认为根表铁膜不是水稻 Cd 吸收和转运的障碍层,建议需要从水稻根系本身的情况来研究。当根表通透性程度较高时,被铁膜附着的 Cd^{2+} 仍能大量进入根部,并运输到地上部分。而当植物根部有较多木质素等成分时^[19],根表通透性降低,成为植物吸收重金属离子的有效屏障。因此铁膜对植物吸收重金属的影响与根的形态结构有关,这也解释了目前关于铁膜在植物吸收重金属作用中研究结果不一致的原因。

植物通常采取避性对策(exclusion strategy)即减少转运到地上部分的比例,提高其对高浓度重金属的耐受能力^[28]。虽然本研究结果显示了缺氧胁迫诱导的根结构的改变降低了水稻植株各部分对 Cd 的吸收,但是并没有降低 Cd 的转运比例(地上与地下部分 Cd 浓度之比均为 0.09),因此未能影响水稻幼苗对 2.5 mg/L Cd^{2+} 的耐受性(表 2)。这说明根系结构是影响水稻吸收 Cd 的重要因素,但不是耐受 Cd 的主要机制。关于根系结构对水稻吸收 Cd 的影响还需从吸收的动力学过程及机制方面进一步研究。

4 结论

水培条件下,根区氧处理对水稻幼苗的生长产生了一定的影响,缺氧条件下的水稻根的伸长量降低,生物量增加。缺氧条件下水稻直径增粗、根基部的泌氧屏障及根尖泌氧能力增强,并降低幼苗对 Cd 的吸收。根表铁膜对 Cd 的吸收和转运也有一定的抑制作用,但其作用因环境中 Cd^{2+} 浓度和根区通氧状况而异。在根区通氧充分的培养条件下,水稻幼苗铁膜对较高浓度 Cd^{2+} 的吸收和转运起着重要的作用,但在缺氧胁迫下,根系结构本身是影响水稻吸收 Cd 的重要因素。

References:

- [1] Junta Y, Misutaka Y, Kang Y M, Huang B, Luo G B, Takashi K. Heavy metal pollution of agricultural soils and sediments in Liaoning Province, China. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1998, 4:367–375.
- [2] Liu H J, Hu X B, Zhang J L, Zhang F S. Dynamics of Cd adsorption on rice seedlings root surface with iron coating and Cd uptake by plant. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18 (2):425–430.
- [3] Colmer T D. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell and Environment*, 2003, 26: 17–36.

- [4] Liu W J, Zhu Y G, Smith F A. Effects of iron and manganese plaques on arsenic uptake by rice seedlings (*Oryza sativa* L.) grown in solution culture supplied with arsenate and arsenite. *Plant and soil*, 2005, 277:127—138.
- [5] Zhou X B, Shi W M. Effect of Root Surface Iron Plaque on Se Translocation and Uptake by Fe-Deficient Rice. *Pedosphere*, 2007, 17(5): 580—587.
- [6] Greipsson S. Effect of plaque on roots of rice on growth and metal concentration of seeds and plant tissues when cultivated in excess Cu. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 1994, 25: 2761—2769.
- [7] Zhang X K, Zhang F S, Mao D R. Effect of iron plaque outside roots on nutrient uptake by rice (*Oryza sativa* L.); Zinc uptake by Fe-deficient rice. *Plant and Soil*, 1998, 202:33—39.
- [8] Liu H J, Zhang J L, Zhang F S. Role of iron plaque in Cd uptake by and translocation within rice (*Oryza sativa* L.) seedlings grown in solution culture. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59:314—320.
- [9] Visser E J W, Voesenek L A C J, Vartapetian B B, Jackson M B. Flooding and plant Growth. *Annals of Botany*, 2003, 91: 107—109.
- [10] Visser E J W, Cohen J D, Barendse G W M, Blom C W P M, Voesenek L A C J. An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex palustris* Sm. *Plant Physiology*, 1996, 112: 1687—1692.
- [11] Zehnder A J B, and Wuhmann K. Titanium (III) citrate as a nontoxic oxidation reduction buffering system for the culture of obligate anaerobes. *Science (Washington, DC)*, 1976, 194:1165—1166.
- [12] Taylor G J, Crowder A A. Use of DCB technique for extraction of hydrous iron oxides from roots of wetland plants. *Am. J. Bot.*, 1983, 70:1254—1257.
- [13] Mu Z X, Zhang S Q, Zhang L S, Liang A H, Liang Z S. Hydraulic conductivity of whole root system is better than hydraulic conductivity of single root in correlation with the leaf water status of maize. *Botanical Studies*, 2006, 47:145—151.
- [14] Kimura K, Kikuchi S, Yamasaki S. Accurate root length measurement by image analysis. *Plant and Soil*, 1999, 216: 117—127.
- [15] Page A L, Miller R H, Keeney D R. *Methods of Soil Analysis-Chemical and Microbiological Properties*, 2nd ed. Madison, Wisconsin, USA: ASA and SSSA Inc, 1982.
- [16] Jackson M B, Fenning T M, Drew M C. Stimulation of ethylene production and gas space formation in adventitious roots of *Zea mays* L. by small partial pressures of oxygen. *Planta*, 1985, 165: 486—4921.
- [17] Colmer T D. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deepwater rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*, 2003, 91: 301—309.
- [18] Armstrong J, Armstrong W. Rice and Phragmites: Effects of organic acids on growth, root permeability, and radial oxygen loss to the rhizosphere. *American Journal of Botany*, 2001, 88: 1359—1370.
- [19] Hose E, Clarkson D T, Steudle E, Schreiber L, Hartung W. The exodermis: a variable apoplastic barrier. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 2245—2264.
- [20] Armstrong W, Cousins D, Armstrong J, Turner D W, Beckett P M. Oxygen distribution in wetland plant roots and permeability barriers to gas-exchange with the rhizosphere: a microelectrode and modeling study with *Phragmites australis*. *Annals of Botany*, 2000, 86: 687—703.
- [21] Hansel C M, Force M J L, Fendorf S, Sutton S. Spatial and temporal association of As and Fe species on aquatic plant roots. *Environmental Science and Technology*, 2002, 36: 1988—1994.
- [22] Batty LC, Baker A J M, Wheeler B D, Curtis C D. The effect of pH and plaque on the uptake of Cu and Mn in *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Steudel. *Annals of Botany*, 2000, 86: 647—653.
- [23] Otte M L, Rozema J, Koster L, Haarsma M S, Broekman R A. Iron plaque on roots of *Astertripolium* L.: interaction with zinc up take. *New Phytologist*, 1989, 111:309—317.
- [24] Greipsson S. Effects of iron plaque on roots of rice on growth of plants in excess zinc and accumulation of phosphorus in plants in excess copper or nickel. *Journal of Plant Nutrition*, 1995, 18: 1659—1665.
- [25] Ye Z H, Baker A J M, Wong M H, Willis A J. Copper and nickel uptake, accumulation and tolerance in *Typha latifolia* with and without iron plaque on the root surface. *New Phytologist*, 1997, 136: 481—488.
- [26] Ye Z H, Baker A J M, Wong M H, Willis A J. Zinc, lead and cadmium accumulation and tolerance in *Typha latifolia* as affected by iron plaque on the root surface. *Aquatic Botany*, 1998, 61: 55—67.
- [27] Liu Y J, Zhu Y G, Ding H, Guo W, Chen Z, Liu W J. The effect of root surface iron plaque on Pb uptake by rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Environmental Chemistry*, 2007, 26(3): 327—330.
- [28] Baker A J M. Accumulators and excluders- strategies in the response of plants to heavy metals. *Journal of Plant Nutrition*, 1981, 3: 643—654.

参考文献:

- [2] 刘侯俊, 胡向白, 张俊伶, 张福锁. 水稻根表铁膜吸附镉及植株吸收镉的动态. *应用生态学报*, 2007, 18(2): 425—430.
- [27] 刘艳菊, 朱永官, 丁辉, 郭伟, 陈正, 刘文菊. 水稻根表铁膜对水稻根吸收铅的影响. *环境化学*, 2007, 26(3): 327—330.