

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2020-0058

韩梦梦, 宋桂龙, 隋永超. DMTU 对镉胁迫下高羊茅根系的缓解作用. 草业科学, 2020, 37(8): 1488-1496.

HAN M M, SONG G L, SUI Y C. Mitigation effect of dimethyl thiourea on tall fescue (*Festuca arundinacea*) roots under cadmium stress. Pratacultural Science, 2020, 37(8): 1488-1496.

DMTU 对镉胁迫下高羊茅根系的缓解作用

韩梦梦, 宋桂龙, 隋永超

(北京林业大学草坪研究所, 北京 100083)

摘要: 采用水培法研究两个不同耐性高羊茅 (*Festuca arundinacea*) 品种‘Commander’(耐镉型)和‘Crossfire III’(镉敏感型)在不同处理条件下 [CK、50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd、50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd + 1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 二甲基硫脲 (dimethyl thiourea, DMTU)] 根系生长、 H_2O_2 、吲哚乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA) 和玉米素 (zeatin riboside, ZR) 含量及相关基因表达量变化特征。结果表明: Cd 胁迫下两个高羊茅品种的初生根生长受到抑制, 侧根数量显著上升 ($P < 0.05$), IAA 和 ZR 含量显著下降 ($P < 0.05$), 根尖伸长区细胞死亡率增大, 随着胁迫时间的延长, H_2O_2 含量呈上升趋势, 其中‘Crossfire III’变化更明显。DMTU 处理后, 过氧化氢 (hydrogen peroxide, H_2O_2) 含量与根尖伸长区细胞死亡率降低, IAA 含量显著上升 ($P < 0.05$), 初生根生长抑制有所缓解, 其中‘Crossfire III’缓解效果更明显。AUX1 基因与 IAA 含量的变化趋势相反, ipt 基因与 ZR 含量的变化趋势一致。综上可知, DMTU 能够减少植物体内 Cd 胁迫导致的 H_2O_2 积累, 降低根尖细胞死亡水平, 调节 H_2O_2 和激素的平衡, 从而减缓 Cd 胁迫对植物根系生长的抑制。此外, DMTU 对 Cd 胁迫下两个不同耐性高羊茅品种的缓解效果存在着一定的差异, 对‘Crossfire III’的缓解效果要优于‘Commander’。

关键词: 过氧化氢; 植物激素; 二甲基硫脲; 根系生长; 基因表达

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2020)08-1488-09

Mitigation effect of dimethyl thiourea on tall fescue (*Festuca arundinacea*) roots under cadmium stress

HAN Mengmeng, SONG Guilong, SUI Yongchao

(Institute of Turfgrass Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Under hydroponic conditions, root growth; hydrogen peroxide (H_2O_2), indole-3-acetic acid (IAA), and zeatin riboside (ZR) content; and related gene expression were assessed in two tolerant tall fescue (*Festuca arundinacea*) varieties, ‘Commander’ (Cd-tolerant) and ‘Crossfire III’ (Cd-sensitive), under different conditions (CK, 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd, 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd + 1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ dimethyl thiourea [DMTU]). Our results showed that the growth of primary roots of both varieties was inhibited, and the number of lateral roots significantly increased under Cd stress ($P < 0.05$). IAA and ZR contents decreased significantly ($P < 0.05$), and cell mortality rate in the root tip elongation area increased. H_2O_2 content displayed an upward trend with increasing Cd stress time. Among the varieties, ‘Crossfire III’ showed significant changes. After DMTU treatment, H_2O_2 content and the cell mortality rate in the elongation zone of the root tip decreased, and IAA content increased significantly ($P < 0.05$). The inhibition of the growth of primary roots was alleviated, and it was more prominent in ‘Crossfire III’. The trend of AUX1 gene expression was opposite to that of IAA content, and the trend of ipt gene was consistent to that of ZR content. This showed that DMTU can reduce the accumulation of H_2O_2 caused by Cd stress in plants, reducing the

收稿日期: 2020-02-17 接受日期: 2020-05-08

基金项目: 深圳市铁汉生态环境股份有限公司 (THRD008)

第一作者: 韩梦梦 (1995-), 女, 湖南常德人, 在读硕士生, 研究方向为重金属植物修复。E-mail: hanmengmeng1120@126.com

通信作者: 宋桂龙 (1976-), 男, 河北沧州人, 副教授, 博士, 主要研究方向为草坪科学与管理、植被恢复理论与技术。E-mail: syihan@163.com

level of cell death, regulating the balance of H_2O_2 and hormones, and thus alleviating root growth inhibition induced by Cd stress. In addition, the mitigation effect of DMTU on the tolerant tall fescue varieties differed under Cd stress, and the mitigation effect on 'Crossfire III' is greater than on 'Commander.'

Keywords: Hydrogen peroxide; plant hormones; dimethyl thiourea; root growth; gene expression

Corresponding author: SONG Guilong E-mail: syihan@163.com

镉 (cadmium, Cd) 作为一种普遍存在于土壤中的剧毒元素, 能够引起植物根尖损伤, 光合作用降低, 诱导抗氧化反应和生长抑制^[1]。植物遭受 Cd 胁迫后, 首先受到毒害的是根系, 即使在非常低的浓度下植物也会受到严重损伤^[2]。在 Cd 胁迫下, 植物根系形态会发生明显变化。Cd 胁迫会严重影响根系细胞的活性, 导致细胞分裂能力减弱^[3-5]。研究发现, 植物根部遭受 Cd 胁迫后最早出现的症状是根系伸长受到抑制^[6-7]。

植物在 Cd 胁迫下遭受氧化损伤后, 根尖伸长区细胞会大量死亡, 从而阻碍根系伸长甚至造成死亡^[4]。植物遭受氧化损伤主要是由于活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 积累所导致的氧化还原状态失衡^[8]。此外, 激素水平也会产生相应的变化。吲哚乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA) 作为生长素的主要代表物, 能够抑制植物对重金属的吸附能力, 从而缓解重金属对植物的毒害症状^[9]。在低 Cd 胁迫下东南景天 (*Sedum alfredii*) 体内的 IAA 对 Cd 胁迫非常敏感, 在短时间内就会出现含量的变化^[10]。玉米素 (zeatin riboside, ZR) 可以促进细胞分裂, 与 IAA 具有协同作用^[11]。研究发现 IAA 和 ZR 含量随着 Pb 浓度的升高而降低, 导致植物生长速率降低并出现停滞现象^[12]。当植物受到 Cd 胁迫时, 其体内 ROS 和激素的平衡尤为重要^[13]。生长素可以通过影响 DELLA 蛋白的稳定性来间接地调节 ROS 的内稳态^[14-15]。激素还能够激发诱导活性氧解毒酶, 直接影响 ROS 的作用^[16], 同时各激素之间的相互作用也在很大程度上影响着 ROS 和激素的平衡^[17]。此外, ROS 在激素反应中的作用也有相关报道^[18], 表明 ROS 与植物激素相互作用, 影响并调节着植物的生长。

作为过氧化氢 (hydrogen peroxide, H_2O_2) 清除剂, 二甲基硫脲 (dimethyl thiourea, DMTU) 能够降低植物体内的 H_2O_2 含量, 从而减轻植物受到的活性氧损伤^[19]。高羊茅 (*Festuca arundinacea*) 是一种常见的冷季型草坪草, 对重金属有一定的耐受和富集能

力。王宝媛等^[20]研究表明, 不同耐性高羊茅品种的重金属耐受能力及富集能力有着显著的种内差异。但目前外源 DMTU 对 Cd 胁迫下高羊茅不同耐性品种的缓解差异还没有定论。基于此, 本研究选择了高羊茅的两个耐性差异较大的品种作为研究材料, 通过植物根系生长、 H_2O_2 、IAA 和 ZR 含量及相关基因表达量的变化, 比较 Cd 胁迫下施加外源 DMTU 对这两个品种的缓解差异, 以及 H_2O_2 如何从植物激素的途径来缓解高羊茅的根尖抑制, 为重金属污染地区植物修复的选育提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为高羊茅两个 Cd 耐性差异性品种, 即耐镉型品种 'Commander' 和镉敏感型品种 'Crossfire III'。纯度均在 95% 以上, 发芽率均在 92%~95%。

1.2 试验设计

采用单因素随机区组设计, 3 个处理, 即 CK、Cd、Cd + DMTU, 除表型指标外每组设 3 个重复。对照组 CK 处理液为蒸馏水; Cd 浓度为 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 将氯化镉粉末 ($\text{CdCl}_2\cdot 2.5 \text{H}_2\text{O}$ 形态) 溶于水配制 Cd 溶液; DMTU 浓度为 $1 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

试验于北京林业大学公共试验平台进行, 气候培养箱的生长条件为: 光照/黑暗时间为 14 h/10 h, 白天/黑夜温度为 $25^\circ\text{C}/20^\circ\text{C}$, 相对湿度 60%~75%。播种 7 d 后, 待幼苗出苗 3~5 cm 时, 选择长势一致的幼苗移至黑色塑料盒 ($44 \text{cm} \times 33 \text{cm} \times 21 \text{cm}$ 的水培容器) 中。按霍格兰营养液法加入 1/8 浓度的全素营养液, 并用 $1 \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氢氧化钠或 $0.5 \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 稀盐酸调整营养液的酸碱度, 使其达到弱酸性 (pH 在 5.6~6.5)。每 3 d 更换一次营养液。移苗后在营养液的水培环境下让幼苗适应 2 d, 根长为 6~8 cm 时进行 Cd 处理及 DMTU 处理。DMTU 溶液以

叶片喷洒的形式施加，每天喷施 2 次，08: 00 和 17: 00 各施加 1 次，每次施入量为 50 mL。处理 7 d 后，取高羊茅的根尖部位 1 cm，放入−80 ℃ 冰箱储藏备用。

1.3 指标测定及方法

1.3.1 根系形态及生理指标测定

参照隋永超^[21]的方法测定初生根生长速率、侧根数量及过氧化氢含量，参照刘润等^[22]的方法测定细胞死亡率，使用酶联免疫法测定 IAA 和 ZR^[23]。

1.3.2 激素相关基因表达量

选取 18s RNA 为高羊茅两个品种的内参基因。使用 Primer 5.0 为每个基因设计一对引物 (F 为上游引物，R 为下游引物)，引物序列如表 1 所列。

取根尖部位 50~100 mg，使用 OMEGA 试剂盒提取高羊茅两个品种总 RNA。经反转录合成 cDNA 后，在荧光定量 PCR 仪上进行荧光定量 RT-PCR 扩增。最后进行荧光定量 RT-PCR 表达分析，得出 Cq 值。运用公式得出基因的表达水平：

基因表达量 = 2^{−(目标基因 Cq−内参基因 Cq)}。

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2010 软件整理原始数据，运用 SPSS statistics 23 软件进行单因素方差分析，并用 Duncan 法对各测定数据进行多重比较；用 Origin Pro 2016 作图。

表 1 引物序列
Table 1 The primer sequences

名称 Primer name	序列 Sequence (5' – 3')
18s RNA-F	TAGTTGGACTTTGGGATGGC
18s RNA-R	AGAGCGTAGGCTTGCTTTGA
AUX1a-F	AGGTGTACGCCATGCCGATA
AUX1a-R	GGTGAGCGCGACGTAGGTAG
AUX1b-F	GCGCCAACGACCTATTTCTT
AUX1b-R	ATCTGCCTGAGCCCTCCGA
CKX2-F	AGAAGACGGCGGAGAAAGG
CKX2-R	CCAAGAAACCGGCGACAC
IPT-F	TACCATCTTTCTGTGCCTCAACCA
IPT-R	GACGATGACCGTGTCTTCTTCTTA

2 结果

2.1 初生根生长速率及侧根数量

在 Cd 胁迫下，高羊茅两个品种的初生根生长速率均显著下降 ($P < 0.05$) (图 1)。耐 Cd 型 ‘Commander’ 的初生根生长速率下降了 61.78%，而 Cd 敏感型 ‘Crossfire III’ 下降了 73.86%。外施 DMTU 后，‘Commander’ 和 ‘Crossfire III’ 的初生根生长速率相比对照分别下降了 53.21% 和 49.56%，与 Cd 处理组相比，下降程度降低，表明 DMTU 缓解了 Cd 对高羊茅根系伸长的抑制。其中 ‘Crossfire III’ 的初生

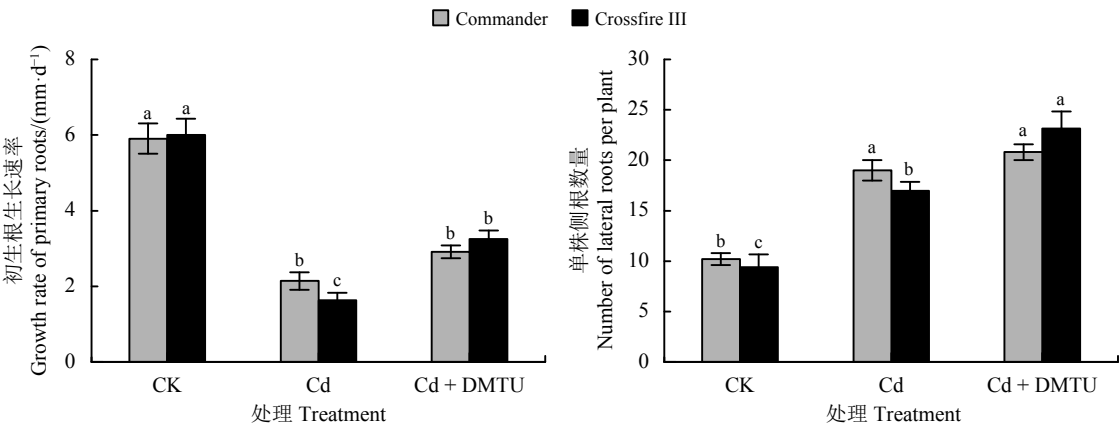


图 1 不同处理下两个高羊茅品种的初生根生长速率及侧根数量

Figure 1 Growth rate of primary root growth and number of lateral roots per plant of two tall fescue varieties (‘Commander’ and ‘Crossfire III’) under different treatments

不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)；下同。
Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at the 0.05 level in the same variety; this is applicable for the following figures as well.

根生长速率与 Cd 处理组相比缓解效果显著 ($P < 0.05$), 表明 DMTU 处理对‘Crossfire III’缓解效果比 ‘Commander’好。高羊茅的两个品种在 Cd 胁迫下侧根数量均显著上升 ($P < 0.05$), ‘Commander 和 ‘Crossfire III’分别较对照上升了 95.96% 和 87.00%。外施 DMTU 后, ‘Commander’和 ‘Crossfire III’的侧根数量分别比对照上升了 118.66% 和 144.38%, 与 Cd 处理组相比, ‘Crossfire III’的上升程度显著增加 ($P < 0.05$), 表明 DMTU 促进了高羊茅两个品种在 Cd 胁迫下的侧根发生, 且对 ‘Crossfire III’的促进效果更好。

表 2 不同处理下两个高羊茅品种的 H₂O₂ 含量变化
Table 2 Changes in H₂O₂ content in two tall fescue varieties under different treatments

品种 Variety	处理 Treatment	H ₂ O ₂ 含量 H ₂ O ₂ content/(μmol·g ⁻¹)		
		1 h	2 h	4 h
Commander	CK	1.232 ± 0.059cd	1.340 ± 0.096cd	1.388 ± 0.066c
	Cd	1.400 ± 0.089c	1.706 ± 0.115ab	1.908 ± 0.105a
	Cd + DMTU	1.115 ± 0.024d	1.459 ± 0.077bc	1.478 ± 0.089bc
Crossfire III	CK	1.067 ± 0.004b	1.134 ± 0.074b	1.016 ± 0.089b
	Cd	1.136 ± 0.035b	1.670 ± 0.024a	1.819 ± 0.075a
	Cd + DMTU	1.170 ± 0.028b	1.145 ± 0.075b	1.131 ± 0.060b

不同小写字母表示同一品种所有处理及测定时间间差异显著($P < 0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference between each treatments

2.3 细胞死亡率

在 Cd 胁迫下, 高羊茅两个品种的根尖细胞死亡率显著上升 ($P < 0.05$), ‘Commander’从 5.00% 上升至 22.11%, ‘Crossfire III’从 3.22% 上升至 29.67% (图 2)。经 DMTU 处理后, 细胞死亡的缓解效果明显。‘Commander’的细胞死亡率下降至 12.73%, ‘Crossfire III’下降至 12.02%, 这与 H₂O₂ 的变化趋势一致。表明外施 DMTU 后根尖细胞死亡率的降低与 H₂O₂ 的清除有关, 从而缓解了 Cd 对高羊茅根尖的伤害。

2.4 激素含量及相关基因表达量

Cd 胁迫下高羊茅两个品种根尖部位的 IAA 含量显著下降 ($P < 0.05$), 耐 Cd 型 ‘Commander’下降了 35.99%, 而 Cd 敏感型 ‘Crossfire III’下降了 53.15% (图 3)。AUX1a 和 AUX1b 基因表达量均显著上升 ($P < 0.05$), ‘Commander’分别上升了 296.72% 和 438.01%,

2.2 过氧化氢含量

高羊茅两个品种根尖部位在不同处理组下, 4 h 内 3 次取样所测得 H₂O₂ 含量的变化不同 (表 2)。Cd 胁迫 1 h 后, 高羊茅两个品种的 H₂O₂ 含量与对照组相比均有所升高, 但差异不显著 ($P > 0.05$), 而胁迫 2 和 4 h 后, H₂O₂ 含量均显著上升 ($P < 0.05$)。表明 Cd 胁迫的时间越长, 高羊茅两个品种的 H₂O₂ 含量越高。外施 DMTU 后, 两个品种在 Cd 胁迫下 H₂O₂ 含量的上升均有所缓解, 基本恢复至对照水平。随着时间的增加, DMTU 对高羊茅根尖中 H₂O₂ 的清除越多, 减缓 Cd 对高羊茅根尖损伤的程度增大, 对高羊茅根尖起到了保护作用。

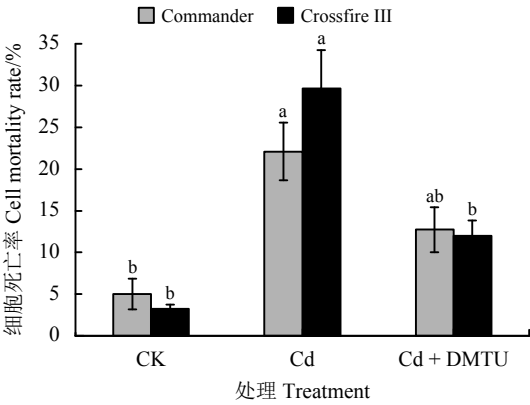


图 2 不同处理下两个高羊茅品种的根尖细胞死亡率
Figure 2 Cell mortality rate of root tips of two tall fescue varieties (‘Commander’ and ‘Crossfire III’) under different treatments

‘Crossfire III’分别上升了 104.42% 和 663.91%。外施 DMTU 后, ‘Commander’的 IAA 含量下降程度有所缓解, 而 ‘Crossfire III’较对照显著上升了 37.80% ($P < 0.05$), 这可能与 AUX1 基因的表达量相关。外源 DMTU 有效抑制了 ‘Commander’和 ‘Crossfire III’中 AUX1 基因表达量的上升, 与 Cd 处理组相比, 上

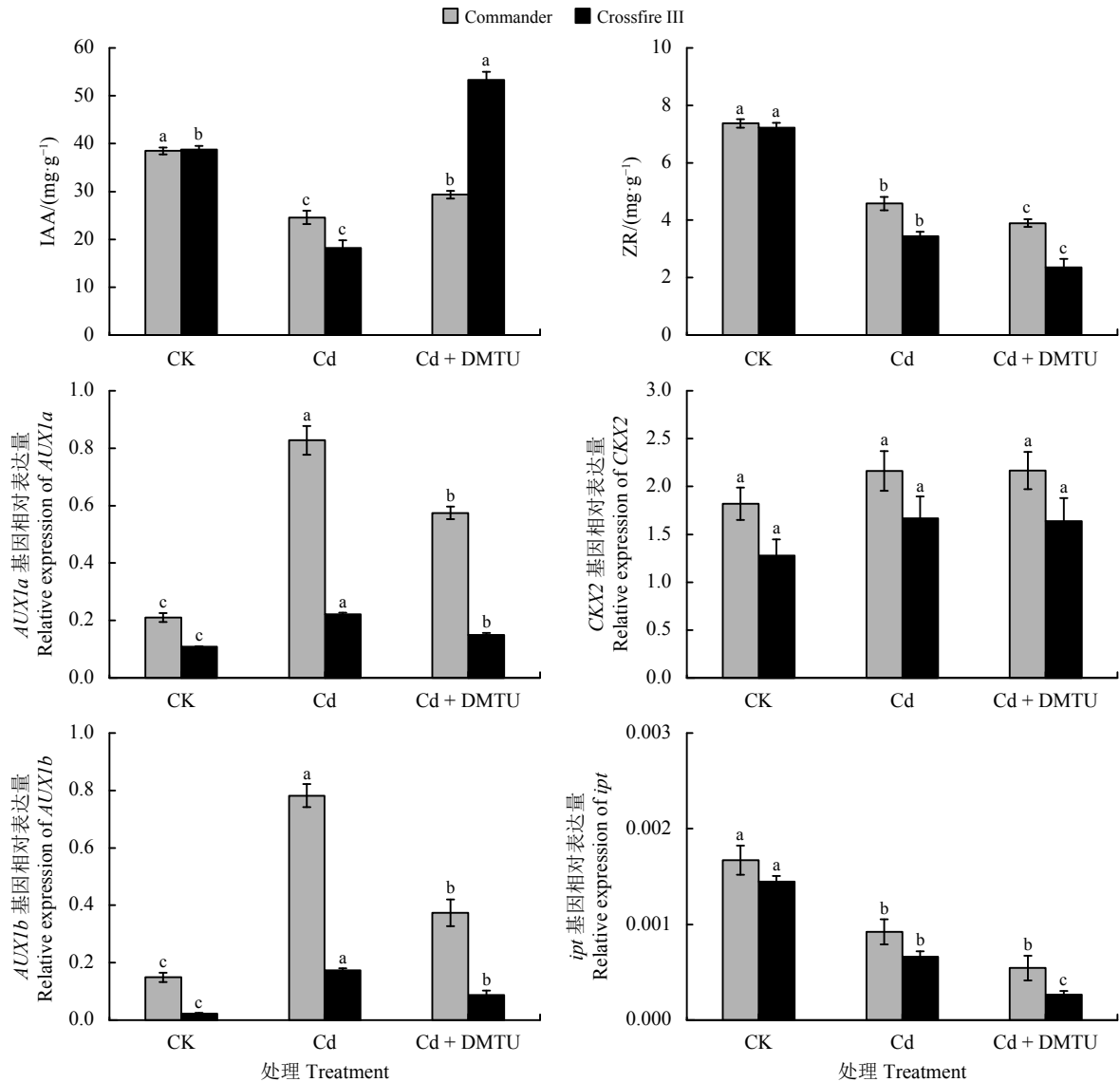


图 3 不同处理下激素含量及基因相对表达量

Figure 3 Hormone content and relative gene expression under different treatments

升程度显著降低 ($P < 0.05$)。表明 DMTU 通过影响 *AUX1* 基因表达量来调节 IAA 含量。

Cd 胁迫下高羊茅两个品种根尖部位的 ZR 含量显著下降 ($P < 0.05$)，耐 Cd 型‘Commander’和 Cd 敏感型‘Crossfire III’分别下降了 37.96% 和 52.42%。外施 DMTU 后，‘Commander’和‘Crossfire III’的 ZR 含量继续下降且差异显著 ($P < 0.05$)，分别比对照降低了 47.06% 和 67.25%。其中，‘Crossfire III’在 Cd 处理组和 DMTU 处理组中的 ZR 含量均低于‘Commander’(图 3)。Cd 胁迫一定程度上提高了高羊茅两个品种根尖 *CKX2* 基因的表达量，但差异不显著 ($P > 0.05$)。外施 DMTU 后，*CKX2* 基因表达量与 Cd 处理组相比无显著变化 ($P > 0.05$)，表明

DMTU 对 *CKX2* 基因表达量的作用效果不明显。此外，Cd 胁迫一定程度上降低了高羊茅两个品种根尖 *ipt* 基因的表达量，且差异显著 ($P < 0.05$)；外施 DMTU 后，*ipt* 基因表达量与 Cd 处理组相比显著下降 ($P < 0.05$)，此结果与 ZR 含量的变化趋势一致。

3 讨论与结论

已有研究表明，高浓度 Cd 胁迫会对植物的根系伸长起到严重的抑制作用^[24-25]，本研究中两个高羊茅品种根系也表现出相同的反应特征，Potters 等^[26]认为这与活性氧的产生有关。植物在 Cd 胁迫条件下活性氧水平紊乱，导致氧化损伤^[27]。H₂O₂

在植物体中作为伤害信号分子,当植物遭受Cd胁迫时,其内源 H_2O_2 含量会迅速升高^[28]。陈瑞捷^[29]研究发现,Cd胁迫使得水稻(*Oryza sativa*)根尖内的 H_2O_2 含量在短时间内急剧上升。Cd胁迫时间越长,高羊茅两个品种的 H_2O_2 含量越高,短时间内就在植物体内大量积累并对植物造成过氧化损伤,导致根尖伸长区细胞死亡率显著上升。在重金属胁迫下,植物的细胞死亡率和 H_2O_2 含量均随着时间不断上升,而DMTU不仅降低了植物体内的 H_2O_2 含量,同时还降低了细胞死亡水平^[30]。本研究结果表明,DMTU将植物体内多余的 H_2O_2 清除,以保护植物不被氧化损伤所毒害,显著降低了根尖伸长区细胞死亡率,有效缓解了Cd胁迫对根系伸长的抑制。此外,镉胁迫能够提高两个高羊茅品种的侧根数量,而 H_2O_2 的消除也能促进侧根的发生。

植物根系在胁迫条件下的生长抑制不仅与活性氧的产生有关,还与激素水平的变化有关。重金属胁迫可以改变植物内源激素水平,在根系响应胁迫条件中发挥重要作用^[26]。生长素能够促进植物的根系生长,大量研究表明Cd胁迫对IAA具有“低促高抑”的现象,袁祖丽和吴中红^[31]在Cd胁迫对烟草(*Nicotiana tabacum*)根部激素含量影响的研究中发现,在低Cd浓度下,IAA含量与对照组相比显著上升并达到最高峰,而后随着Cd浓度的升高显著降低。黄运湘等^[32]研究发现,大豆(*Glycine max*)幼苗根部随着Cd浓度的增加IAA含量持续降低。本研究中两个高羊茅品种在Cd胁迫下的IAA含量均显著下降,可能与根系中*AUX1*基因表达量的显著上升有关。*AUX1*基因是IAA极性运输的通道蛋白,通过调控IAA在植物体内的极性运输来控制其含量^[33]。Zhao等^[34]研究发现,水稻中的*AUX1*基因表达量过高会抑制初生根的生长,同时侧根大量爆发,本研究结果与其一致。外施DMTU后,IAA含量与Cd处理组相比明显上升,而*AUX1a*基因与*AUX1b*基因的表达量均呈下降趋势。*AUX1*基因表达量与IAA含量变化趋势相反,可能是由于在Cd胁迫下,高羊茅的*AUX1*基因表达量显著上调,导致超量表达,影响了IAA在根尖部位的极性运输,从而导致IAA含量降低。而外源DMTU将两个高羊茅品种的*AUX1*基因表达量降低至正常水平,

因而IAA含量上升。有趣的是,DMTU的应用显著提高了敏感型品种‘Crossfire III’中的IAA含量,这可能与该品种中较低水平的 H_2O_2 含量有关。众所周知, H_2O_2 在IAA介导的根系反应中可作为信号分子。一般来说,生理浓度内较高水平的IAA会降低细胞内的ROS水平^[35],从而缓解根系伸长抑制。细胞分裂素能够有效抑制植物侧根的生长^[36],本研究结果表明,ZR有效调控了高羊茅的侧根数量,Cd胁迫下与外施DMTU后高羊茅两个耐性差异品种的ZR含量均显著下降,这与曲丹阳等^[37]研究发现的Cd胁迫下玉米(*Zea mays*)幼苗根系的ZR含量变化趋势一致。ZR含量的降低可能是由于Cd引起的氧化应激,导致细胞分裂素的氧化降解^[38]。细胞分裂素氧化酶(cytokinin oxidase, CKX)是目前已知的降解植物体内过量细胞分裂素的唯一关键酶^[39]。异戊烯基转移酶(isopentenyl transferase, IPT)是细胞分裂素合成的重要限速酶,*ipt*基因的过量表达能够调控细胞分裂素含量^[40]。Kopečný等^[41]研究发现,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中*CKX2*基因表达水平上调会导致细胞分裂素含量降低,本研究也得到了类似结果。此外,*ipt*基因表达量与ZR含量的变化趋势一致,表明Cd与DMTU通过改变基因表达量水平来调控ZR含量,进而影响植物根系生长。

不同植物或同一植物的不同品种在耐Cd性上存在着差异^[42]。不论是在Cd处理组还是DMTU处理组,不同高羊茅品种根系的形态表现和生理反应都不同。在Cd胁迫下,敏感型品种‘Crossfire III’初生根生长速率的抑制程度、激素的下降程度和根尖伸长区细胞死亡率均显著高于‘Commander’,表现出较弱的耐性。外施DMTU后,‘Crossfire III’根系形态的缓解效果,IAA含量的上升程度及 H_2O_2 和细胞死亡率的下降程度均优于‘Commander’,尤其是IAA含量的变化,这可能与不同品种高羊茅的耐性机制有关。DMTU作为 H_2O_2 清除剂,通过影响激素相关基因表达量来诱导激素水平发生变化,进而影响植物根系的形态表现,其相关作用机理还有待于进一步深入研究。

综上,Cd胁迫下高羊茅两个耐性差异品种的初生根生长抑制与 H_2O_2 的产生和激素水平的变化有关。Cd处理能够导致植物体内ROS和激素水平紊乱,

从而影响植物表型。DMTU 能够减少植物体内 Cd 胁迫导致的 H_2O_2 积累, 调节 H_2O_2 和激素的平衡, 从而缓解高羊茅在 Cd 胁迫下的根系生长抑制, 且对‘Crossfire III’的缓解效果要优于‘Commander’。

参考文献 References:

- [1] WANG K, HE Z L, LIANG J, YANG X E, LU L L, BROWN P, ZHANG J, TIAN S K. Calcium protects roots of *Sedum alfredii* H. against cadmium-induced oxidative stress. *Chemosphere: Environmental Toxicology and Risk Assessment*, 2011, 84(1): 63-69.
- [2] LUX A, MARTINKA M, VACULIK M, WHITE P J. Root responses to cadmium in the rhizosphere: A review. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(1): 21-37.
- [3] RASCIO N, VECCHIA F D, ROCCA N L, BARBATO R, PAGLIANO C, RAVIOLO M, GONNELLI C, GABBRIELLI R. Metal accumulation and damage in rice (cv. Vialone nano) seedlings exposed to cadmium. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62(3): 267-278.
- [4] HUTTOVA J, MISTRIK I, TAMAS L, BOCOVA B, ZELINOVA V, LIPTAKOVA L, VALENTOVICOVA K. Impact of the auxin signaling inhibitor p-chlorophenoxyisobutyric acid on short-term Cd-induced hydrogen peroxide production and growth response in barley root tip. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(14): 1375-1381.
- [5] CAMUSSO W, FUSCONI A, GALLO C. Effects of cadmium on root apical meristems of *Pisum sativum* L.: Cell viability, cell proliferation and microtubule pattern as suitable markers for assessment of stress pollution. *Mutation Research: International Journal on Mutagenesis, Chromosome Breakage and Related Subjects*, 2007, 632(1/2): 9-19.
- [6] TAMAS L, MISTRIK I, PAVLOVKIN J, BOCOVA B. Cadmium disrupts apoplastic ascorbate redox status in barley root tips. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(6): 2297-2302.
- [7] ORTEGA-VILLASANTE C, HERNANDEZ L E, RELLAN-ÁLVAREZ R, DEL CAMPO F F, CARPENA-RUIZ R O. Rapid alteration of cellular redox homeostasis upon exposure to cadmium and mercury in alfalfa seedlings. *New Phytologist*, 2007, 176(1): 96-107.
- [8] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405-410.
- [9] ZAMBRZYCKA E, PIOTROWSKA-NICZYPORUK A, GODLEWSKA B, BAJGUZ A. Phytohormones as regulators of heavy metal biosorption and toxicity in green alga *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 52(1): 52-65.
- [10] 邓金群. 锌或镉胁迫对东南景天 (*Sedum alfredii*) 光合作用与内源激素水平的影响. 南宁: 广西大学硕士学位论文, 2013.
DENG J Q. The effect of zinc or cadmium stress on photosynthesis and endogenous hormone levels of *Sedum alfredii*. Master Thesis. Nanning: Guangxi University, 2013.
- [11] 燕辉, 杨秀霞, 赖发英. 铜胁迫对油菜叶片内源生长因子的影响. 湖北农业科学, 2018, 57(20): 23-26.
YAN H, YANG X X, LAI F Y. Effect of Cu stress on endogenous growth regulators in oilseed rape. *Hubei Agricultural Sciences*, 2018, 57(20): 23-26.
- [12] 林伟, 周娜娜, 王刚, 萧浪涛, 张燕, 李珍. 铅胁迫下黄瓜幼苗期叶片内源激素的变化. 生态环境学报, 2007, 16(5): 1446-1448.
LIN W, ZHOU N N, WANG G, XIAO L T, ZHANG Y, LI Z. Effect of lead pollution on the content of endogenous hormones in cucumber leaves. *Ecology and Environment*, 2007, 16(5): 1446-1448.
- [13] TAMAS L, MISTRIK I, ALEMAYEHU A. Low Cd concentration-activated morphogenic defence responses are inhibited by high Cd concentration-induced toxic superoxide generation in barley root tip. *Planta*, 2014, 239(5): 1003-1013.
- [14] PAPONOY I A, PAPONOY M, TEALE W, MENGES M, CHAKRABORTEY S, MURRAY J A H, PALME K. Comprehensive transcriptome analysis of auxin responses in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 2008, 1(2): 321-337.
- [15] WEISS D, ORI N. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones. *Plant Physiology*, 2007, 144(3): 1240-1246.
- [16] LASKOWSKI M J, DREHER K A, GEHRING M A, ABEL S, GENSLER A L, SUSSEX I M. *FQR1*, a novel primary auxin-response gene, encodes a flavin mononucleotide-binding quinone reductase. *Plant Physiology*, 2002, 128(2): 578-590.

- [17] TOGNETTI V B, MUHLENBOCK P, BREUSEGEM F V. Stress homeostasis: The redox and auxin perspective. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35(2): 321-333.
- [18] KWAK J M. The role of reactive oxygen species in hormonal responses. *Plant Physiology*, 2006, 141(2): 323-329.
- [19] 王菲, 生吉萍, 范蓓, 于萌萌, 申琳. 冷激及 H_2O_2 处理对采后番茄果实抗病性的诱导. *食品科学*, 2008, 29(5): 453-456.
WANG F, SHENG J P, FAN B, YU M M, SHEN L. Induced disease-resistance of postharvest tomato by cold-shock and H_2O_2 treatment. *Food Science*, 2008, 29(5): 453-456.
- [20] 王宝媛, 濮阳雪华, 宋桂龙, 周述琼, 赵克奇, 蒋凯. 20 个高羊茅品种镉耐性评价及富集特征. *草地学报*, 2017, 25(1): 107-114.
WANG B Y, PU YANG X H, SONG G L, ZHOU S Q, ZHAO K Q, JIANG K. The cadmium tolerance evaluation and absorption characteristic of twenty tall fescue varieties. *Acta Agrestia Sinica*, 2017, 25(1): 107-114.
- [21] 隋永超. DMTU 对高羊茅两个品种镉胁迫缓解作用的比较研究. 北京: 北京林业大学硕士学位论文, 2018.
SUI Y C. Comparative study of DMTU on mitigation of cadmium stress in two varieties of tall fescue. Master Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2018.
- [22] 刘润, 杨丽, 阮晓, 潘存德, 王强. DHAP 胁迫对天山云杉幼苗生长过程中抗氧化酶活性的影响. *天津农业科学*, 2016, 22(4): 1-7.
LIU R, YANG L, RUAN X, PAN C D, WANG Q. Effects of DHAP stress on the activity of antioxidogenic enzymes during seedling growth of *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2016, 22(4): 1-7.
- [23] 徐如涓, 季本仁, 段金玉. 玉米素核苷的酶标免疫测定法. *云南植物研究*, 1986, 8(3): 333-342.
XU R J, JI B R, DUAN J Y. Enzyme-labeled immunoassay for zeatin riboside. *Acta Botanica Yunnanica*, 1986, 8(3): 333-342.
- [24] LIPTAKOVA L, BOCOVA B, HUTTOVA J, MISTRIK I, TAMAS L. Superoxide production induced by short-term exposure of barley roots to cadmium, auxin, alloxan and sodium dodecyl sulfate. *Plant Cell Reports*, 2012, 31(12): 2189-2197.
- [25] 张司南, 高培尧, 谢庆恩, 赵旭华, 李霞. 镉诱导拟南芥根尖过氧化氢积累导致植物根生长抑制. *中国生态农业学报*, 2010, 18(1): 136-140.
ZHANG S N, GAO P Y, XIE Q E, ZHAO X H, LI X. Cadmium-induced root growth inhibition is mediated by hydrogen peroxide production in root tip of *Arabidopsis*. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(1): 136-140.
- [26] POTTERS G, PASTERNAK T P, GUISEZ Y, JANSEN M A K. Different stresses, similar morphogenic responses: Integrating a plethora of pathways. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32(2): 158-169.
- [27] NA X F, HU Y F, ZHOU G Y, LI J L, NAN W B, ZHANG Y Q, BI Y R, LIU X, YANG L J. Cadmium interferes with maintenance of auxin homeostasis in *Arabidopsis* seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(11): 965-975.
- [28] 唐东民, 伍钧, 唐勇, 宗贵仪, 曾容. 重金属胁迫对植物的毒害及其抗性机理研究进展. *四川环境*, 2008, 27(5): 87-91.
TANG D M, WU J, TANG Y, ZONG G Y, ZENG R. The research advance in toxic hazard of heavy metal stress on plant and its resistance mechanism. *Sichuan Environment*, 2008, 27(5): 87-91.
- [29] 陈瑞捷. 镉诱导水稻根细胞壁果胶合成及去甲酯化机制的研究. 杭州: 浙江理工大学硕士学位论文, 2017.
CHEN R J. Studies on the mechanisms of cadmium-induced pectin synthesis and demethylesterification in the cell wall of rice roots. Master Thesis. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology University, 2017.
- [30] 冯汉青, 白晶月, 管冬冬, 贾凌云, 孙坤. 胞外 H_2O_2 及 NADPH 氧化酶参与了铜胁迫对植物细胞死亡的诱导. *植物研究*, 2015, 35(5): 710-715.
FENG H Q, BAI J Y, GUAN D D, JIA L Y, SUN K. Extracellular H_2O_2 and NADPH oxidase are involved in the copper-induced cell death. *Bulletin of Botanical Research*, 2015, 35(5): 710-715.
- [31] 袁祖丽, 吴中红. 镉胁迫对烟草根抗氧化能力和激素含量的影响. *生态学报*, 2010, 30(15): 4109-4118.
YUAN Z L, WU Z H. Effect of cadmium on antioxidative capability and phytohormone level in tobacco roots. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(15): 4109-4118.
- [32] 黄运湘, 廖柏寒, 肖浪涛, 刘素纯, 王志坤. 镉处理对大豆幼苗生长及激素含量的影响. *环境科学*, 2006, 27(7): 1398-1401.
HUANG Y X, LIAO B H, XIAO L T, LIU S C, WANG Z K. Effects of Cd^{2+} on seedling growth and phytohormone contents of *Glycine max*. *Environmental Science*, 2006, 27(7): 1398-1401.

- [33] 相吉山. 谷子穗发育调控基因图位克隆与功能分析. 兰州: 甘肃农业大学博士学位论文, 2017.
XIANG J S. Map-based cloning and functional analysis of genes which responsible for panicle development in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]. PhD Thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2017.
- [34] ZHAO H, MA T, WANG X, DENG Y, ZHAO J. OsAUX1 controls lateral root initiation in rice (*Oryza sativa* L.). [Plant, Cell and Environment](#), 2015, 38(11): 2208.
- [35] FEI Y, XIAO B, YANG M, DING Q, TANG W. MicroRNAs, polyamines, and the activities antioxidant enzymes are associated with in vitro rooting in white pine (*Pinus strobus* L.). [Springer Plus](#), 2016, 5: 416.
- [36] 郝西, 杨铁钢. 激素调控植物侧根发生的研究进展. [河南农业科学](#), 2009, 38(9): 90-93.
HAO X, YANG T G. Research progress of hormones regulating plant lateral roots. [Journal of Henan Agricultural Sciences](#), 2009, 38(9): 90-93.
- [37] 曲丹阳, 顾万荣, 张立国, 陈喜昌, 李晶, 李彩凤, 魏湜. 壳聚糖对镉胁迫下玉米幼苗根系抗氧化酶活性和内源激素水平的影响. [西北植物学报](#), 2017, 37(4): 719-727.
QU D Y, GU W R, ZHANG L G, CHEN X C, LI J, LI C F, WEI S. Effects of exogenous chitosan on antioxidant enzyme activities and endogenous hormones in maize seedling roots under cadmium stress. [Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica](#), 2017, 37(4): 719-727.
- [38] GUO J J, QIN S Y, RENGEL Z, GAO W, NIE Z J, LIU H, LI C, ZHAO P. Cadmium stress increases antioxidant enzyme activities and decreases endogenous hormone concentrations more in Cd-tolerant than Cd-sensitive wheat varieties. [Ecotoxicology and Environmental Safety](#), 2019, 172: 380-387.
- [39] 李嘉, 周雪, 李婷婷, 王中华, 权力. 二穗短柄草细胞分裂素氧化酶 BdCKX 编码基因的克隆及功能分析. [干旱地区农业研究](#), 2016, 34(3): 261-266.
LI J, ZHOU X, LI T T, WANG Z H, QUAN L. Cloning and functional analysis of a Bd CKX gene in *Brachypodium distachyon*. [Agricultural Research in the Arid Areas](#), 2016, 34(3): 261-266.
- [40] 吴吉林, 王再花, 叶庆生, 李玲. 细胞分裂素合成基因 *ipt* 研究进展. [亚热带植物科学](#), 2005, 34(2): 66-69.
WU J L, WANG Z H, YE Q S, LI L. A review of the advance in cytokinin biosynthesis *ipt* gene. [Subtropical Plant Science](#), 2005, 34(2): 66-69.
- [41] KOPECNY D, MAJIRA A, HOUBA-HERIN N, LAURIERE M, TARKOWSKI P, LALOUE M, NOGUE F, SANDBERG G, BOUCHEZ-MAHIOUT I. Probing cytokinin homeostasis in *Arabidopsis thaliana* by constitutively overexpressing two forms of the maize cytokinin oxidase/dehydrogenase 1 gene. [Plant Science](#), 2006, 171(1): 114-122.
- [42] 杨居荣, 贺建群, 张国祥, 毛显强. 农作物对 Cd 毒害的耐性机理探讨. [应用生态学报](#), 1995, 6(1): 87-91.
YANG J R, HE J Q, ZHANG G X, MAO X Q. Discussion on the mechanism of crop tolerance to Cd toxicity. [Chinese Journal of Applied Ecology](#), 1995, 6(1): 87-91.

(责任编辑 魏晓燕)

如有印装质量问题, 请将原杂志寄回本刊编辑部, 由本部负责调换。