主持人：张洪亮，徐　冉　　Open Access

橡胶树幼苗铜胁迫症状及其吸收转运特性分析

尤　洁[1,2#]，付瑛格[2]，王纪坤[2]，刘婉婷[2]，刘子凡[1*]，安　锋[2*]

（1. 海南大学 热带农林学院，海南 儋州 571737 中国；
2. 中国热带农业科学院 橡胶研究所，海南 海口 571101 中国）

摘　要： 探究不同质量浓度铜（Cu）胁迫及随时间延长对橡胶树（*Hevea brasiliensis*）幼苗根系和叶片铜胁迫症状以及铜积累动态的影响，揭示胁迫的时序性效应，为阐明橡胶树对铜的耐受性及机制提供依据。采用水培试验，以橡胶树热研 73 397 组培苗为材料，设置 0.1（对照）、0、6、12、24 mg·L^{-1} Cu^{2+}（以 $CuSO_4·5H_2O$ 形式添加）5 个处理水平，于胁迫后第 3、6、9、12 天取样。测定表型变化，定期观察并记录根系和叶片的变化；同时测定铜含量：采用原子吸收光谱法（AAS）测定不同胁迫时间点下根、叶片、树皮、木质部的铜积累量。研究结果表明，铜在橡胶树幼苗体内的积累是一个质量浓度与时间依赖过程，橡胶苗各组织铜含量随胁迫质量浓度与时间的增加而持续上升。铜缺乏（0 mg·L^{-1}）引发叶片黄化、叶尖干枯和根系褐变，缺铜条件下根部与树皮中的铜含量在胁迫后期出现下降，叶片中铜含量也明显降低，木质部中铜含量未发生显著变化。铜过量处理中，6 mg·L^{-1} 下橡胶苗遭受胁迫程度较轻，没有危害橡胶苗的整体生存；12、24 mg·L^{-1} 导致根系由褐变至黑变腐烂，叶片出现锈斑，根部首先积累大量铜，起初步解毒作用后，根系固持机制失效，铜大量向上运输并积累于叶片，致使叶片铜含量在胁迫后期急剧升高。缺铜（0 mg·L^{-1}）诱发典型缺素症状（叶片黄化、根系褐变），短期缺铜抑制了铜向地上部的转运，以维持根系基本功能后向地上部转运满足代谢需求而增强铜吸收与转运的长期补偿机制；在过量铜胁迫下，铜质量浓度 6 mg·L^{-1} 橡胶苗产生毒害反应，激活保护机制，0.1 ~ 6 mg·L^{-1} 为本次试验条件下橡胶树幼苗的铜耐受质量浓度范围；高质量浓度铜处理（12、24 mg·L^{-1}）则导致铜在根部大量积累后向地上部转运，最终在叶片中显著积累，引发毒害症状（根系黑变、叶片锈斑）甚至死亡。

关键词： 橡胶树幼苗；铜胁迫；铜含量；表型变化

中图分类号： S794.1　　**文献标志码：** A　　**文章编号：** 1674 − 7054(2026)06 − 0950 − 10

尤洁, 付瑛格, 王纪坤, 等. 橡胶树幼苗铜胁迫症状及其吸收转运特性分析[J]. 热带生物学报 (中英文), 2026, 17(6): 950−959.　DOI: 10.15886/j.cnki.rdswxb.20250124　CSTR: 32425.14.j.cnki.rdswxb.20250124

铜（Cu）是植物必需的微量营养元素，在植物体内具有多重生理功能[1]。作为氧化还原活性金属，铜在植物体内充当多种关键酶的结构组分，包括细胞色素氧化酶（cytochrome c oxidase, COX）、铜锌超氧化物歧化酶（Cu/Zn-superoxide dismutase, Cu/Zn-SOD）、多酚氧化酶（polyphenol oxidase, PPO）以及质体蓝素（plastocyanin, PC）等，这些酶广泛参与光合电子传递链、呼吸代谢、木质素生物合成及氧化应激防御等重要生理过程，与植物生长与物质代谢密切相关[1−2]。铜缺乏或过量都会对植物造成严重影响[3]，缺铜会导致植物根系变短、增粗，侧根形成减少，通常伴随着颜色的加深（褐变），新叶发黄，凋萎干枯，叶尖卷曲发白，有坏死斑点[1, 4]；过量的铜会产生极大的毒性，导致植物出现黄化、坏死、生长受阻及根茎生长受抑制等症状[1]。为了应对铜胁迫，植物演化出一系列的适应策略。比如，在铜缺乏条件下，植物通常通过增加根系表面积（促进侧根发生）和上调高亲和力转运体表达来增强吸收[5]；而铜过量时，根系生长则会受到抑制且铜主要积累于根部以限制向地上部转运[6]。在生理和分子层面，包括激活抗氧化酶系统以清除过量活性氧[2, 7]、合成金属螯合分子以降

CC BY 4.0
收稿日期： 2025−12−01　　**修回日期：** 2026−01−26
基金项目： 国家天然橡胶产业技术体系项目（CARS33-ZP1）；国家自然科学基金面上项目（31670633）
#第一作者： 尤洁（1999—），女，海南大学热带农林学院 2023 级硕士研究生。E-mail: yj3220296726@163.com
***通信作者：** 刘子凡（1975—），男，教授。研究方向：热带作物高效栽培。E-mail: jiangxilaobiao@163.com
安锋（1977—），男，研究员。研究方向：作物栽培与生理生态。E-mail: an-f@163.com

低游离铜的毒性[8]、调控铜转运蛋白(如 COPT 和 HMA 家族)以维持细胞内铜稳态和区隔化(如液泡储存)维持体内铜稳态植物等[9−11]。不同植物对铜胁迫的耐受能力存在显著差异, 例如, 水稻(*Oryza sativa*)在水培体系中, 当 Cu^{2+}浓度 ⩾0.5 μmol·L^{-1} 时即表现出生长抑制, 5 μmol·L^{-1} 时生物量显著下降[12]; 吊兰(*Chlorophytum comosum*)在短期内低质量浓度 Cu^{2+}胁迫(15 mg·L^{-1})下光合过程存在促进作用, 高质量浓度 Cu^{2+}胁迫(30 mg·L^{-1} 和 60 mg·L^{-1})存在明显抑制作用[13]。铜(Cu^{2+})等可变价金属的溶解度高度依赖于 pH 和氧化还原电位, 在酸性 pH 条件下, Cu^{2+}是稳定的可溶性形态; 随着 pH 升高, 会逐步形成 $Cu(OH)_2$、$CuCO_3$、$Cu_2(OH)_2CO_3$ 等沉淀, 溶解度急剧下降, 生物有效性也因此降低[14]。

橡胶树(*Hevea brasiliensis*)原产于巴西亚马逊河流域[15], 是目前唯一大面积商业化种植生产天然橡胶的树种, 在中国主要种植于云南、广东及海南[16], 这些区域普遍为酸性土壤[17]。近年来, 随着全球气候变化的加剧和化学肥料的大量使用, 土壤酸化日趋严重[18]。刘长安等[19]通过对热带雨林及由其垦殖而来的不同年龄的橡胶林进行研究发现, 热带雨林垦殖为橡胶林, 加剧了土壤酸化和盐基流失的进程, 提高了有效铜的含量; 有效铜主要受土壤酸化进程的影响, 在雨季和旱季, 土壤酸碱度分别降低了 13.4% 和 9.9%, 土壤有效铜的平均值分别增加了 82.7% 和 65.8%。覃怀德等[20]研究表明, 对割面涂施硫酸铜对干胶含量、无机磷含量无明显影响, 但能够在一定程度上提高胶乳的蔗糖含量、硫醇含量和蔗糖转化酶活性, 降低镁离子含量和黄色体破裂指数, 提高橡胶树的干胶产量; 在橡胶树茎干上钻孔注入大于 1000 mg·L^{-1} 的硫酸铜可以刺激并增加胶乳产量, 但割面涂施少量的硫酸铜并不能产生明显的增产效果。肖再云等[21]的研究发现, 在一定乙烯刺激范围内, 乙烯浓度与胶乳中的铜离子含量成正比, 而橡胶树胶乳中铜离子的含量对其加工性能、老化稳定性等具有一定的影响。可见, 以往研究多关注施用硫酸铜对橡胶树胶乳产量和胶乳生理参数的影响, 而关于橡胶树对铜胁迫的生理响应, 尤其是其幼苗阶段的耐受阈值、体内铜的吸收积累动态及跨器官转运规律等基础科学问题, 仍缺乏系统研究。因此, 本研究以橡胶树幼苗为对象, 设置不同质量浓度铜处理, 结合叶片、根系表型症状与游离脯氨酸含量的变化及各组织铜含量分析, 重点解析铜在橡胶树各器官中的吸收积累与分配模式, 以及橡胶树幼苗铜毒害耐受质量浓度, 为橡胶树栽培中的铜营养调控提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　实验材料与设计

1.1.1　供试植物　采用 3 蓬叶、顶蓬叶稳定、生长均一的‘热研 73397’橡胶树组培幼苗, 移栽至 Hoagland 营养液中进行水培预培养 31 d(条件详见 1.1.2), 之后用于正式胁迫试验。

1.1.2　实验设计　采用水培法, 将生长一致的组培苗移栽至容积为 5 L 的深色塑料桶中, 以 Hoagland 营养液为培养介质, 营养液 pH 调节至 5.5, 在培养房进行水培预培养 31 d, 培养条件设定为温度 25 °C、光周期 16 h 光照 : 8 h 黑暗, 并使用增氧泵持续向营养液通气, 以保证根系氧气供应。对恢复生长后的橡胶苗分别进行铜胁迫处理, 以 Hoagland 全营养液为对照, 胁迫培养营养液中的 Cu^{2+}(以 $CuSO_4·5H_2O$ 供给)质量浓度和 pH 如表 1 所示。选择 pH5.5 和 7.0 作为对照条件主要是排除 pH 波动对实验结果的影响。对照组铜质量浓度设置为 0.1 mg·L^{-1}, 此为 Hoagland 营养液的标准配方质量浓度[22], 经已发表的报道和前期预实验证实, 此质量浓度在研究期间并未对橡胶苗生长造成明显抑制作用, 故将其设为对照[23−24]。此外, 预实验阶段曾在 0.1 ~ 6 mg·L^{-1} 中设置 3 mg·L^{-1}, 通过测定相关生长生理指标和表型观察, 发现橡胶苗未表现出明显缺铜或铜害症状, 无法

表 1　试验处理

Tab. 1　Experiment

处理 Treatment	pH	$\rho(CuSO_4·5H_2O)$/(mg·L^{-1})
CK	5.5	0.1
T_1	7.0	0.1
T_2	5.5	0
T_3	5.5	6
T_4	5.5	12
T_5	5.5	24

体现质量浓度梯度对橡胶苗生长的渐进式影响，未达到预期实验目的。为突出铜胁迫的质量浓度效应，避免无效梯度对实验结果的干扰，经综合评估后删除，形成重点突出的质量浓度梯度。胁迫处理 3、6、9、12 d 每个时间间隔结束时进行叶片与根系的观察并，测定各根部、叶片、树皮及木质部的铜含量，每个处理质量浓度 16 株橡胶苗，共计 96 株。

1.2 游离脯氨酸含量测定方法 采用酸性茚三酮染色法测定[25]。

1.3 铜含量测定方法 将采集的样品（橡胶苗各组织）用自来水、二次蒸馏水淋洗干净，阴干后于电热恒温干燥箱 60 ℃ 烘干，粉碎后过筛（孔径约 150 μm），装入干燥样品袋内放在干燥器中备用。分别称取其根、叶、木质部及树皮各 1 g 于烧杯中，加浓硝酸–高氯酸（3+1）的混合酸 15 mL，盖上表面皿，消化 24 h 后进行低温消解。待白烟冒尽，液体呈淡黄色或白色沉渣析出，残渣用二次蒸馏水溶解，定容至 25 mL，过滤后待测。同时做试剂空白，根据火焰原子吸收光谱仪的说明及实验选择 324.75 nm 测定，并且吸取铜的储备液，按比例稀释成 0、0.25、0.50、1.00、1.50、2.00、2.50、5.00 $mg·L^{-1}$ 标准溶液，分别测定吸光值[26–27]。计算出橡胶苗各器官溶液与空白溶液中铜的质量浓度。具体橡胶苗各器官铜含量计算公式为

$$X = \frac{(\rho - \rho_0) \times V \times f}{m \times \mathrm{F}} \tag{1}$$

式（1）中：X——试样中铜的含量；

ρ——试样溶液中铜的质量浓度；

ρ_0——试样空白液中铜的质量浓度；

V——试样消解液的定容体积；

f——试样稀释倍数；

m——试样称取质量或吸取体积；

F——换算系数。

1.4 铜转运系数的计算 铜转运系数（translocation factor，TF）可反映植物吸收重金属后从根部转移到地上部的能力，具体计算公式如下[28–29]：

$$TF = \frac{\text{地上部总铜含量}}{\text{根部总铜含量}} = \frac{(C_{\mathrm{stem}} \times DW_{\mathrm{stem}}) + (C_{\mathrm{leaf}} \times DW_{\mathrm{leaf}})}{C_{\mathrm{root}} \times DW_{\mathrm{root}}} \tag{2}$$

式（2）中：TF——铜转运系数；

C_{stem}——茎的铜含量；

DW_{stem}——茎的干质量；

C_{leaf}——叶片的铜含量；

DW_{leaf}——叶片的干质量；

C_{root}——根部的铜含量；

DW_{root}——根部的干质量。

1.5 数据处理 使用 Microsoft Excel 2019 录入和整理原始数据，初步计算各处理组的平均值（mean）和标准差（standard deviation，SD），采用 SPSS Statistics v17.0 软件进行统计分析，通过 Origin 2025b 软件进行图表绘制。

2 结果与分析

2.1 不同铜处理水平下橡胶苗根系生长的差异 不同铜水平处理下，橡胶苗根系生长的形态响应具有显著的质量浓度与时间依赖性（图 1）。对照组和 T_1 组（pH 调控）在整个处理周期（3 ~ 12 d）中，根系始终呈现出典型的白色外观。缺铜处理（T_2 组）在 12 d 时和 T_3 组在处理 9 ~ 12 d 时能观察到有小部分区域出现褐变；T_4 组引发了典型的铜毒害症状，仅处理 3 d 时就能观察到褐化现象，6 ~ 9 d 时褐色逐渐变得更深，到了 12 d，出现大面积深黑色病变，并且有根系减少现象，根系组织已经遭受了不可逆的损伤；T_5 组则出现了急性毒害效应，处理 3 ~ 6 d 时就出现较多根系区域黑变现象，9 ~ 12 d 时根系几乎完全变黑，同时伴随着根系死亡现象。

2.2 不同铜处理水平下橡胶苗叶片生长的差异 不同铜水平处理下，橡胶苗叶片生长的形态响应具有显著的质量浓度与时间依赖性（图 2），CK 与 T_1 组叶片生长表型未发生明显变化。缺铜处理（T_2 组）表现出典型的缺铜症状，主要表现为叶片黄化，叶尖有干枯现象，在第 12 天时最明显；T_3 组在处理 6 ~ 12 d 时叶片有所黄化，但与 T_4 组和 T_5 组相比，程度较轻，T_4 组和 T_5 组明显叶片黄化加剧，并伴随老叶枯萎及锈褐色斑块的形成，其中 T_5 组症状最为严重。

2.3 不同铜处理下橡胶苗游离脯氨酸含量的差异 如图 3 所示，从同一质量浓度铜随胁迫时间延长的变化趋势来看，在 pH 调控处理组（T_1）中，根系与叶片游离脯氨酸含量与对照组（CK）基本没有明显差异；缺铜处理组（T_2）根系和叶片的游离脯氨酸含量在第 12 天时达到峰值，在整个处理期内

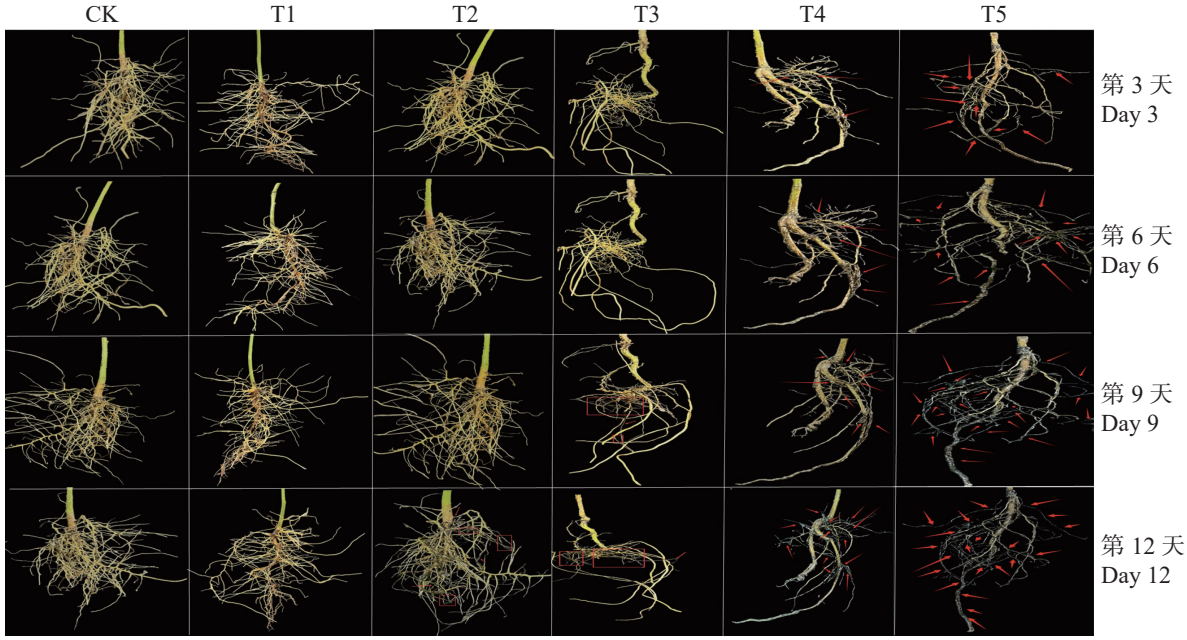


图 1　不同铜处理质量浓度下橡胶苗根系生长的差异

Fig. 1　Variation in root growth performance of rubber tree plants under treatment at different copper concentrations

注: 红色框区指橡胶苗在缺铜和轻微铜害时的褐变症状; 红色箭头区域突出显示根系较早出现明显铜害且逐渐严重, 最后出现大面积黑变坏死的情况。

Note: The red box highlights the browning symptoms in rubber tree plants under copper deficiency and mild copper toxicity, while the red arrows accentuate the root system where pronounced copper toxicity manifested earlier, became progressively more severe, and ultimately led to extensive black necrotic lesions.

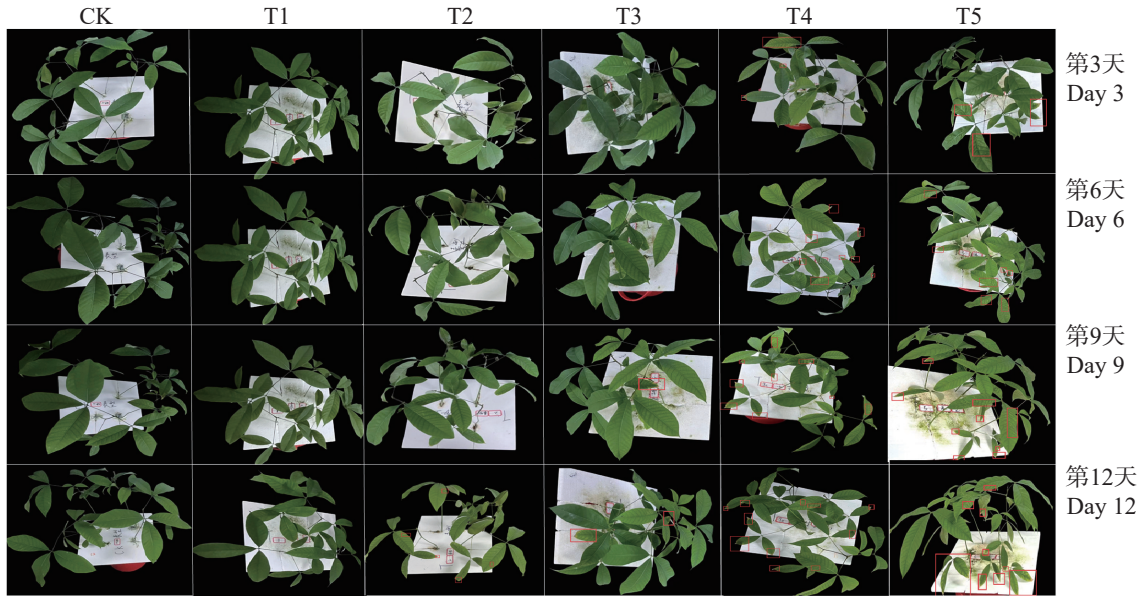


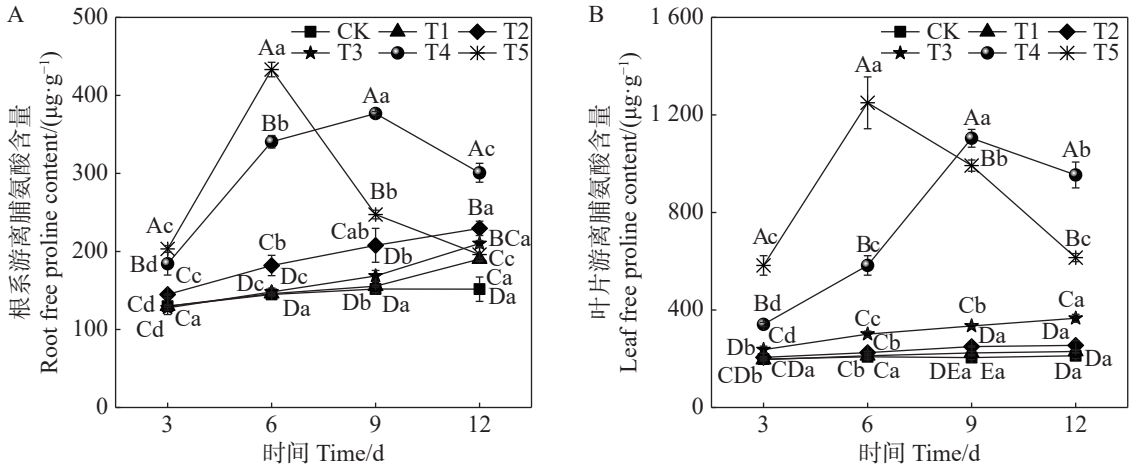
图 2　不同铜处理质量浓度下橡胶苗叶片生长的差异

Fig. 2　Change in leaf growth performance of rubber tree plants under treatment at different copper concentrations

注: 红色框区橡胶苗在缺铜和受到铜害情况下叶片出现典型胁迫症状, 包括黄化、叶尖干枯以及锈褐色坏死斑块。

Note: The rubber tree plants in the red box exhibit typical stress symptoms under both copper deficiency and copper toxicity, including leaf chlorosis, leaf tip desiccation, and rust-brown necrotic patches.

(3 ~ 12 d)两组处理组相对对照的比值分别为 1.59 和 1.24; 铜过量处理下, T_3 组的根系与叶片游离脯氨酸含量呈上升趋势, 至第 12 天达到峰值, 相对对照比值为 1.65 和 1.54; T_4 组和 T_5 组则表现出“快速积累–下降的变化特征, 在第 9 天, T_4 组达到峰值后开始明显下降; 在第 6 天, T_5 组出现峰值后开始出现显著下降趋势。从同一胁迫时间下不同质量浓度铜处理组间的差异来看, 在第 6 天的关键响应期, 各处理组脯氨酸积累量显著分化, T_2 ~ T_5 根系脯氨酸含量相对对照比值依次为 1.26、



A. 不同铜水平下橡胶苗根系游离脯氨酸含量差异；B. 不同铜水平下橡胶苗叶片游离脯氨酸含量差异。
A. Copper concentration-dependent changes in root free proline content; B. Copper concentration-dependent changes in leaf free proline content.

图 3　不同铜水平下橡胶苗游离脯氨酸含量差异

Fig. 3　Differences in free proline content among rubber seedlings under varying copper levels

1.02、2.35 和2.99,叶片依次为1.08、1.45、2.80 和6.01。

2.4　不同铜处理下橡胶苗各组织铜含量的差异

如图 4 所示，在不同质量浓度铜处理下，橡胶树幼苗根部、树皮、木质部及叶片中的铜含量随胁迫时间延长呈现出各自的变化动态。根部在正常(CK)和 pH 调控(T_1)条件下铜含量无明显差异，仅随时间轻微上升；缺铜处理(T_2)则导致根部铜含量在处理后期显著下降；而铜过量处理中，T_3 组铜含量在第 6 天显著上升后趋于平稳，T_4 组和 T_5 组则在整个胁迫期内持续上升，表现出明显的时间依赖性。树皮中，CK 与 T_1 组铜含量始终无显著变化，T_2 组后期明显下降，T_3 组在第 12 天显著上升，T_4 组和 T_5 组则从早期开始持续积累。木质部在 CK、T_1 组和 T_2 组中变化不显著，而 T_3 ~ T_5 组均出现不同程度上升，其中 T_4 组和 T_5 组在 3 ~ 9 d 显著上升后趋于稳定。叶片中，CK 与 T_1 组铜含量轻微上升，T_2 组在第 6 天下降后稳定，T_3 组整体无显著变化，T_4 组和 T_5 组分别在 6 ~ 12 d 和 3 ~ 12 d 时持续显著上升，表现出持续的铜富集效应。在同一胁迫时间下，不同质量浓度铜的处理对各组织铜含量的影响存在显著差异。根部在早期(第 3 天)仅 T_3 至 T_5 组铜含量显著高于对照，随时间推移，T_4 组和 T_5 组铜含量持续上升，至第 12 天铜含量相较于对照组的比值分别达到 6.22 和 11.47，而 CK、T_1 与 T_2 组间始终无显著差异。树皮中，T_3 至 T_5 组从第 3 天起铜含量即显著高于对照，且随处理质量浓度上升而递增，至第 12 天 3 组处理组相较于对照组的比值分别为 6.47、9.07 和 9.67，CK 与 T_2 组在多数时间点无显著差异。木质部中，T_3 至 T_5 组铜含量始终显著高于对照，而 CK、T_1 组和 T_2 组间始终无显著差异。叶片中，T_4 组和 T_5 组铜含量自第 3 天起即显著高于对照，且随时间延长差异急剧扩大，至第 12 天铜含量相较于对照组的比值分别达到 35.17 和 56.17，T_3 组仅在第 6 天略高于对照，其余时间与对照无显著差异。通过比较不同处理下各组织的铜含量变化，可清晰观察到组织间的铜积累差异。总体而言，根部是铜积累的主要器官，其含量在各处理下均显著高于其他组织；木质部铜含量最低，呈持续低积累状态；叶片与树皮的铜含量介于二者之间。值得注意的是，在铜过量处理后期，叶片铜含量超越树皮，表现出更强的铜积累潜力。上述结果证实，不同组织对铜的积累能力存在显著差异，且该差异受外界铜浓度与处理时间的双重调控。根部表现出极强的铜储存能力，而叶片在高铜胁迫下则展现出显著的铜积累特性。

2.5　不同铜处理下橡胶苗铜转运系数的差异

根据结果显示(图 5)，CK 与 T_1 组在整个处理期间(3 ~ 12 d)的转运系数未出现显著变化，其值始终维持在 1.0 左右波动；T_2 处理组的转运系数在处理第 3 天时为 1.28，与对照组无显著差异，至第 6 天时显著下降至 0.90，在第 9 天和第 12 天时回升至 1.05 和 1.74；T_3 组和 T_4 组在整个处理期间，其转运系数均保持在高位(T_3：1.89 ~ 2.43；T_4：

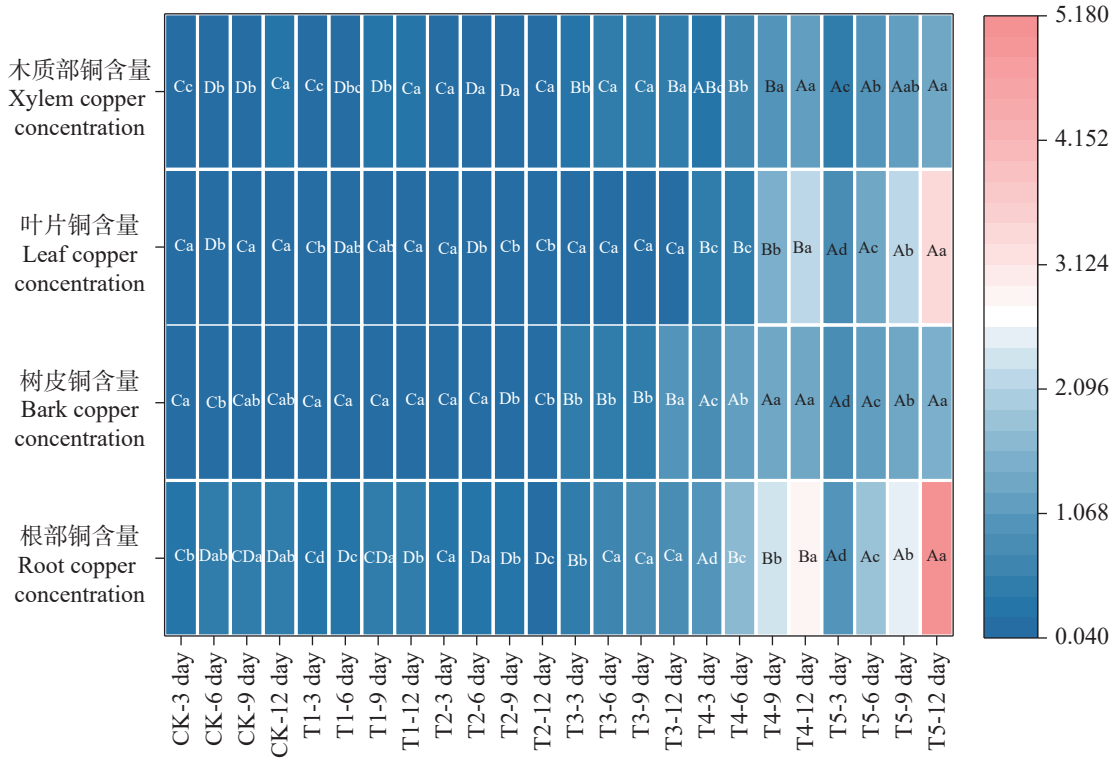


图 4　不同铜处理下橡胶苗各组织铜含量的变化

Fig. 4　Changes in copper content among various tissues of rubber tree plants under different copper treatments

1.67 ~ 1.92), 且随时间推移未发生显著变化; T_5 组的时间效应最为显著, 在处理前 9 天, 转运系数维持在极高水平(2.33 ~ 2.03), 然而, 至第 12 天时出现急剧且显著的下降至 1.42。从质量浓度效应来看, 在处理初期(3 d), T_3、T_4、T_5 处理的转运系数均显著高于对照组; 在第 6 天和第 9 天, 质量浓度效应模式保持一致, T_3 ~ T_5 组的转运系数始终显著高于对照组; 到第 12 天, 质量浓度效应格局发生了关键变化, T_3 组和 T_4 组的转运系数(2.43, 1.89)依然显著高于对照组, 最高浓度处理 T_5 的转运系数(1.42)相较于前几个时间点自身大幅降低。

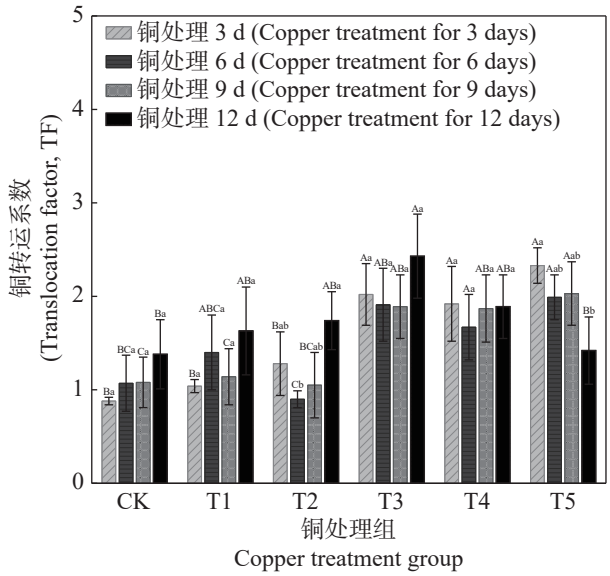


图 5　不同铜处理浓度下橡胶苗铜转运系数的变化

Fig. 5　Comparison of copper translocation factor in rubber tree plants under treatment at different copper concentrations

3　讨　论

本研究系统分析了不同铜处理质量浓度、胁迫时间与 pH 处理方式对橡胶树幼苗根系与叶片形态, 以及铜在根部、树皮、木质部和叶片中积累的动态影响。结果表明, 橡胶树幼苗对铜胁迫的响应具有明显的组织特异性和时间–质量浓度依赖性, 其形态与生理变化揭示了铜吸收、转运及毒害的关键过程。从形态学响应来看, 根系和叶片对铜胁迫极为敏感。对照组(CK)及 pH 调控组(T_1)条件下根系保持白色健康状态, 叶片未出现明显异常, 说明单纯的 pH 改变并未引发形态学方面的胁迫, 这一结果与多数研究中植物对轻度 pH 波动具备较强耐受性的结论相吻合[4]。

铜缺乏处理组(T_2)在试验后期出现叶片黄化、叶尖干枯及根系褐变等典型的缺铜症状, 符合

植物在铜匮乏时光合受阻和氧化胁迫加剧的典型症状[30]。铜过量处理组（T_3 ~ T_5）则产生典型的剂量和时间依赖性毒害症状，特别是 T_4 组和 T_5 组的根系从褐变逐渐发展为黑变，甚至出现腐烂现象，这是高质量浓度铜毒害的直接表现。高质量浓度的铜能够引发强烈的氧化胁迫，从而导致脂质过氧化、膜系统遭到破坏及电解质外渗，最终致使细胞死亡和组织坏死[7]。此外，铜离子可能会直接抑制根尖分生组织的活性，破坏细胞分裂和伸长功能，进而导致根系减少[6]，叶片黄化加剧及出现锈褐色斑块，同样是氧化损伤和叶绿体结构被破坏的结果[4]，T_5 组呈现出急性毒害效应，这意味着当环境中的铜质量浓度超出某一临界阈值时，橡胶苗的防御机制将会瓦解。游离脯氨酸作为植物重要的渗透调节物质，通过维持渗透平衡或细胞膨胀来提高植物胁迫耐受性，从而稳定膜结构，有效减少胁迫对植物造成的损害[25]，它的积累动态为不同铜处理下橡胶苗的形态响应提供了生理学依据。本研究结果表明，脯氨酸的积累模式与形态损伤的严重程度和发生时间高度一致，在 T_2 组和 T_3 组中，脯氨酸的持续积累至第 12 天达到峰值，为形态观察到的根系局部褐变和叶片轻度黄化等症状提供了内在依据，说明脯氨酸的合成被有效激活，以应对铜稳态失衡所造成的渗透压和氧化平衡挑战，橡胶苗具备一定的耐受与适应能力[31−32]。最具代表性的是 T_4 组和 T_5 高铜胁迫组，其脯氨酸呈现“快速积累–下降”的特征性变化，尤其是 T_5 组在第 6 天叶片脯氨酸含量急剧上升，充分反映了橡胶苗在急性毒害下的强烈生理应激，而峰值后的迅速下降，则从生理层面指示了细胞防御系统的崩溃[33]，为橡胶苗根系大面积黑变、组织死亡及叶片黄化加剧、出现锈斑和枯萎等不可逆损伤的最终定性结论提供了定量支撑。后续研究可系统整合根系总长、根平均直径、叶面积等定量指标，以更深入地解析铜胁迫对橡胶树生长的影响机制。

本研究系统揭示了铜胁迫下的橡胶苗铜吸收、积累及转运特性，不同器官的响应特性存在显著差异，并体现出明显的浓度与时间依赖效应。在对照（CK）和 pH 调控（T_1）条件下，根部、树皮、木质部和叶片中的铜含量在整个试验期间基本保持稳定，且组间无显著差异，同时转运系数（TF）维持在 1.0 左右波动，表明在正常铜供应及一定 pH 波动范围内，植物体内铜稳态调控机制运行有效，能够维持铜含量的动态平衡[1]，而单纯的 pH 改变在并未引发不同器官铜含量和铜转运特性的变化[4]。缺铜处理（T_2）下，橡胶苗根部与树皮中铜含量在胁迫后期显著下降，叶片中含量也明显降低，表明铜长期缺失情况下橡胶苗启动了资源再分配策略以优先保障关键生理活动；与之相应，T_2 组的 TF 在处理第 6 天时 TF 显著降至 0.90，说明植物短期内抑制了铜向地上部的转运，以维持根系基本功能；而在 9 ~ 12 d，TF 回升至 1.74，可能与高亲和力铜转运蛋白（如 COPT 家族）表达上调有关，反映出植物为满足地上部代谢需求而增强铜吸收与转运的长期补偿机制[34]。铜过量处理（T_4 组和 T_5）显著促进了铜在各组织中的积累，尤以根部和叶片最为明显，且积累程度随胁迫浓度升高和处理时间延长而加剧。T_4 组和 T_5 处理下根部铜含量急剧上升，表明根部是过量铜的主要吸收和富集器官；树皮与木质部中铜含量的持续增加，说明铜过量时可向上运输。特别值得注意的是，T_4 组和 T_5 处理叶片中铜含量至第 12 天时相较于对照组，比值达到了 35.17 和 56.17，揭示出铜已大量迁移至地上部，极可能引发严重的光合毒性及氧化损伤[12]。而 T_4 组的转运系数在处理期间一直显著高于对照组，也证实了高铜时铜会向地上部运输，这可能源于根部积累饱和后的被动外排[4]。相比之下，T_5 组 TF 在前 9 天处于极高水平（>2.0），但在第 12 天急剧下降至 1.42，说明长期高强度胁迫已导致根系转运功能严重受损，作为一种终极保护机制限制了铜向上运输的途径，标志着重度铜胁迫下植物生理功能的崩溃[6]。T_3 组的结果展现了一种典型的植物重金属“区隔化耐受”（separtitioning tolerance）策略，其根部铜含量在处理第 6 天后达到稳定状态，可能是因为根系通过上调植物螯合素（phytochelatins, PCs）合成和液泡区隔化机制，将过量铜离子固定于根部细胞中，从而限制了其向细胞质关键部位的扩散[1]；树皮和木质部中铜含量的显著积累，结合持续高于对照组的转运系数，说明铜离子能够向上转移，然而叶片铜含量始终未发生显著变化，这一现象揭示了橡胶苗体内存在保护机制，比如叶片通过调节木质部卸载效率和增强细胞壁固定能力，有效阻止了铜向光合组织的进入[6]；这种将重金属限制在非光

合器官而保护关键生理功能的策略, 体现了橡胶苗在此质量浓度下维持生长与防御平衡的适应性机制[7]。虽然 T_3(6 mg·L^{-1})下橡胶苗出现了根系褐变和叶片黄化, 表明橡胶苗确实遭受了胁迫, 但没有出现像 T_4 组和 T_5(12 ~ 24 mg·L^{-1})那样严重的坏死、黑化和叶片枯萎, 说明造成的损伤是轻度的, 并没有危及橡胶苗整体生存, 因此, 6 mg·L^{-1} 在本试验条件下符合耐受阈值特征, 而高于 12 ~ 24 mg·L^{-1} 则导致铜向上运输失控, 叶片铜含量急剧升高, 造成不可逆的氧化损伤和组织坏死。综上, 随着铜质量浓度的增加和胁迫时间的延长, 橡胶苗根部铜含量显著增高且向地上部运输, 尽管本研究对象为幼苗, 尚未形成产胶的乳管系统, 但根据转运趋势推测, 在成龄橡胶树中, 长期高质量浓度施用铜制剂可能导致胶乳中铜含量升高, 后续研究可拓展至成龄树及胶乳中铜的积累动态加以验证, 本次研究结果可为该方向提供基础数据支撑。并且, 本研究首要目标是建立铜胁迫对橡胶树幼苗影响的基础数据库, 明确单一主栽品种的响应规律是后续开展比较研究的前提。当然, 未来若能引入对铜敏感性存在差异的不同种质资源进行对比研究, 将能更深刻地揭示橡胶树种的铜耐受与排斥机制, 为品种选育提供更为全面的理论依据。基于本研究结果, 生产环境中高浓度的铜是可以通过根部吸收后向橡胶树地上部分运输的, 土壤中过高质量浓度的铜可能会造成橡胶树胶乳中铜含量的升高, 影响胶乳质量, 并有可能对橡胶树生长造成伤害。在长期使用硫酸铜的橡胶园、土壤酸化严重地区及土壤母质中铜含量高的地区, 应定期监测土壤有效铜含量, 防范铜累积风险; 在橡胶生产中应加强铜营养的监测管理; 在硫酸铜刺激剂使用中, 必须严格将施用浓度控制在安全范围内, 可以先通过小范围试验确定最佳用量, 避免因盲目追求短期产量而导致铜在树体内累积; 在幼苗培育阶段可将铜耐受性纳入品种选育指标, 筛选培育具有较强铜排除或耐受能力的优良品种。

4　结　论

铜胁迫对橡胶苗的影响呈现质量浓度与时间依赖性。缺铜处理下, 短期胁迫抑制铜向地上部转运, 根系通过优先截留铜来维持基本功能; 而长期缺铜(0 mg·L^{-1})则诱发典型缺素症状(叶片黄化、根系褐变), 并激活长期补偿机制, 增强铜的吸收与向地上部的转运以满足代谢需求。高质量浓度铜处理(12 ~ 24 mg·L^{-1})引发根系黑变、叶片锈斑甚至植株死亡。根部作为铜胁迫的初始屏障, 通过固持大量铜来减轻地上部损伤; 但随着胁迫时间延长和强度增加, 根部的保护机制被突破, 导致铜大量向地上部(尤其是叶片)运输。综合上述结果, 本研究确定 0.1 ~ 6 mg·L^{-1} 为本试验条件下橡胶树幼苗的铜耐受质量浓度范围。

参考文献:

[1] Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions[J]. Functional Plant Biology, 2009, 36(5): 409−430. https://doi.org/10.1071/fp08288

[2] Ravet K, Pilon M. Copper and iron homeostasis in plants: the challenges of oxidative stress[J]. Antioxidants & Redox Signaling, 2013, 19(9): 919−932. https://doi.org/10.1089/ars.2012.5084

[3] Rai S, Singh P K, Mankotia S, et al. Iron homeostasis in plants and its crosstalk with copper, zinc, and manganese[J]. Plant Stress, 2021, 1: 100008. https://doi.org/10.1016/j.stress.2021.100008

[4] Marschner P. Marschner's mineral nutrition of higher plants[M]. 3rd ed. London: Elsevier/Academic Press, 2012: 651. https://doi.org/10.1016/C2009-0-63043-9

[5] Sancenón V, Puig S, Mateu-Andrés I, et al. The *Arabidopsis copper transporter COPT1* functions in root elongation and pollen development[J]. Journal of Biological Chemistry, 2004, 279(15): 15348−15355. https://doi.org/10.1074/jbc.M313321200

[6] Lequeux H, Hermans C, Lutts S, et al. Response to copper excess in *Arabidopsis thaliana*: impact on the root system architecture, hormone distribution, lignin accumulation and mineral profile[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(8): 673−682. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.05.005

[7] Adrees M, Ali S, Rizwan M, et al. The effect of excess copper on growth and physiology of important food crops: a review[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2015, 22(11): 8148−8162. https://doi.org/10.1007/s11356-015-4496-5

[8] Cobbett C, Goldsbrough P. Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis[J]. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53: 159−182. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100301.135154

[9] Peñarrubia L, Andrés-Colás N, Moreno J, et al. Regulation of copper transport in *Arabidopsis thaliana*: a biochemical oscillator?[J]. JBIC Journal of Biological Inor-

ganic Chemistry, 2010, 15(1): 29−36. https://doi.org/10.1007/s00775-009-0591-8

[10] Deng F L, Yamaji N, Xia J X, et al. A member of the heavy metal P-type ATPase OsHMA5 is involved in xylem loading of copper in rice[J]. Plant Physiology, 2013, 163(3): 1353−1362. https://doi.org/10.1104/pp.113.226225

[11] Carrió-Seguí À, Romero P, Curie C, et al. Copper transporter *COPT5* participates in the crosstalk between vacuolar copper and iron pools mobilisation[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 4648. https://doi.org/10.1038/s41598-018-38005-4

[12] Thounaojam T C, Panda P, Mazumdar P, et al. Excess copper induced oxidative stress and response of antioxidants in rice[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 53: 33−39. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.01.006

[13] 谢晓霄, 徐劼, 方学雷, 等. 铜胁迫下吊兰的生理响应及对铜的吸收特性[J]. 广州化工, 2023, 51(10): 41−43. https://doi.org/10.3969/j.issn.1001-9677.2023.10.014

[14] Sposito G. The chemistry of soils[M]. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 2008: 329.

[15] 李明谦, 张凤良, 李小琴, 等. 橡胶树无性系苗期生长和光合生理特性的比较[J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2020, 40(2): 18−22. https://doi.org/10.11929/j.swfu.201905032

[16] 贝美容, 蔡隽, 戚春林, 等. 2 种新型种植材料 (苗木) 橡胶幼树的施肥效应[J]. 热带作物学报, 2019, 40(11): 2105−2111. https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-2561.2019.11.002

[17] 张婷婷, 刘子凡, 安锋, 等. 铝胁迫造成橡胶苗死亡的机制研究[J]. 热带作物学报, 2020, 41(12): 2439−2445. https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-2561.2020.12.010

[18] Bolan N S, Adriano D C, Curtin D. Soil acidification and liming interactions with nutrientand heavy metal transformationand bioavailability[J]. Advances in Agronomy, 2003, 78: 215−272. https://doi.org/10.1016/s0065-2113(02)78006-1

[19] Liu C A, Liang M Y, Nie Y, et al. The conversion of tropical forests to rubber plantations accelerates soil acidification and changes the distribution of soil metal ions in topsoil layers[J]. Science of the Total Environment, 2019, 696: 134082. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134082

[20] 覃怀德, 高乐, 吴炳孙, 等. 橡胶树割面涂施硫酸铜对胶乳生理特性影响的初步分析[J]. 热带农业科学, 2013, 33(6): 1−4. https://doi.org/10.3969/j.issn.1009-2196.2013.06.001

[21] 肖再云, 校现周. 橡胶树胶乳铜离子含量与乙烯刺激强度的关系初探[J]. 热带农业科技, 2010, 33(3): 10−12.https://doi.org/10.3969/j.issn.1672-450X.2010.03.003

[22] Hoagland D R, Arnon D I. The water-culture method for growing plants without soil[M]. Berkeley: The College of Agriculture, University of California, 1950: 32.

[23] 韩志平, 张海霞, 赵智灵, 等. 铜胁迫对小白菜幼苗生长的影响[J]. 长江蔬菜, 2015(12): 28−32. https://doi.org/10.3865/j.issn.1001-3547.2015.12.010

[24] 陆奇杰, 巢建国, 谷巍, 等. 铜胁迫对茅苍术光合特性及生理指标的影响[J]. 中药材, 2018, 41(7): 1534−1538. https://doi.org/10.13863/j.issn1001-4454.2018.07.004

[25] 张筱, 张海芹, 高宇琪, 等. 不同地被覆盖物对干旱胁迫下银杏生长及抗旱性的影响[J]. 贵州农业科学, 2025, 53(12): 135−144. https://doi.org/10.3969/j.issn.1001-3601.2025.12.015

[26] 李辉容, 唐天君, 杨文亮. 火焰原子吸收光谱法测定铜锤草中锰铁铜锌[J]. 食品与发酵科技, 2013, 49(3): 72−73. https://doi.org/10.3969/j.issn.1674-506X.2013.03-020

[27] 郭英. 火焰原子吸收分光光度法测定地表水中的铜、锌、铅、镉[J]. 环境科学导刊, 2017, 36(3): 106−108. https://doi.org/10.13623/j.cnki.hkdk.2017.03.022

[28] 张艳, 李勋, 彭彬, 等. 雅砻江上游甘孜段历史遗留矿山乡土植物重金属富集能力比较[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29(6): 1373−1380. https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2022.10006

[29] 孟桂元, 蒋文杰, 韩杰铖, 等. 锑胁迫对苎麻生长及锑富集转运的影响[J]. 生态学杂志, 2026, 45(5): 1577−1585. https://doi.org/10.13292/j.1000-4890.202605.015

[30] Yamasaki H, Hayashi M, Fukazawa M, et al. *SQUAMOSA* promoter binding Protein-Like7 is a central regulator for copper homeostasis in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2009, 21(1): 347−361. https://doi.org/10.1105/tpc.108.060137

[31] Hayat S, Hayat Q, Alyemeni M N, et al. Role of proline under changing environments: a review[J]. Plant Signaling & Behavior, 2012, 7(11): 1456−1466. https://doi.org/10.4161/psb.21949

[32] Szabados L, Savouré A. Proline: a multifunctional amino acid[J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(2): 89−97. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009

[33] Dar M I, Naikoo M I, Rehman F, et al. Proline accumulation in plants: roles in stress tolerance and plant development[M]//Iqbal N, Nazar R, Khan N A. Osmolytes and plants acclimation to changing environment: emerging omics technologies. New Delhi: Springer, 2016: 155−166. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2616-1_9

[34] Sancenón V, Puig S, Mira H, et al. Identification of a copper transporter family in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Molecular Biology, 2003, 51(4): 577−587. https://doi.org/10.1023/A:1022345507112

Copper stress symptoms and absorption-transport characteristics analysis in rubber tree plants

You Jie[1,2#], Fu Yingge[2], Wang Jikun[2], Liu Wanting[2], Liu Zifan[1*], An Feng[2*]

（1. School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Danzhou, Hainan 571737, China; 2. Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China）

Abstract: An attempt was made to investigate the effects of different copper (Cu) concentrations and prolonged exposure on copper stress symptoms and the dynamic accumulation of copper in the roots and leaves of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) plants in a view to revealing the temporal sequence of stress effects and provide a basis for elucidating the tolerance mechanisms of rubber tree plants to copper. A hydroponic experiment was conducted using tissue-cultured plants of rubber tree clone Reyan 73397. Five treatment levels of Cu^{2+} (supplied as $CuSO_4 \cdot 5H_2O$) were set at 0.1 (control), 0, 6, 12, and 24 $mg \cdot L^{-1}$. Sampling was performed on the 3rd, 6th, 9th, and 12th days after stress treatment. The measured indicators included phenotypic changes (regular observation and recording of changes in roots and leaves), and copper content (atomic absorption spectrometry (AAS) was used to determine copper accumulation in roots, leaves, bark, and xylem at different stress time points). The results indicate that copper accumulation in tissue cultured rubber tree plants is a concentration- and time-dependent process. The copper content in various tissues of the rubber tree olants continuously increased with higher stress concentrations and prolonged duration. Copper deficiency (0 $mg \cdot L^{-1}$) induced leaf chlorosis, leaf tip desiccation, and root browning. Under copper-deficient conditions, copper content in the roots and bark decreased during the late stages of stress, while copper content in the leaves also significantly declined. However, no significant change was observed in the copper content of the xylem. Under excessive copper treatment at 6 $mg \cdot L^{-1}$ the rubber tree plants experienced relatively mild stress, which did not jeopardize their overall survival. In contrast, copper treatment at the concentrations of 12–24 $mg \cdot L^{-1}$ turned the roots from brown to black and became rot, and rust spots appeared on the leaves. Initially, the roots accumulated a large amount of copper, serving as a preliminary detoxification mechanism. However, once the root immobilization mechanism failed, copper was extensively transported upward and accumulated in the leaves, resulting in a sharp increase in leaf copper content during the late stage of stress. Copper deficiency (0 $mg \cdot L^{-1}$) triggered typical nutrient deficiency symptoms (leaf chlorosis, root browning). Short-term deficiency inhibited copper translocation to the shoots to maintain basic root function, while a long-term compensatory mechanism likely enhanced copper uptake and transport to meet metabolic demands in the shoots later on. Under excessive copper stress, the treatment at a concentration of 6 $mg \cdot L^{-1}$ induced toxic responses and activated protective mechanisms, and the tolerance range for the rubber tree plants in this experiment was determined to be 0.1–6 $mg \cdot L^{-1}$. High-concentration copper treatments (12–24 $mg \cdot L^{-1}$) resulted in massive copper accumulation in the roots followed by translocation to the shoots, culminating in significant accumulation in the leaves and causing toxic symptoms (root blackening, leaf rust spots) and even death.

Keywords: rubber tree plant; copper stress; copper content; phenotypic changes.

(责任编辑:邹游兴)