

蜈蚣菊耐受土壤 Cu 污染胁迫的光合特性与机理

林茂兹^{1,2,3}, 金美芳^{1,2}, 陈奕安², 曾俏丽²

(1. 福建师范大学福清分校近海流域环境测控治理福建省高校重点实验室, 福清 350300;

2. 福建师范大学福清分校海洋与生化工程学院, 福清 350300;

3. 武夷学院福建省生态产业绿色技术重点实验室, 武夷山 354300)

摘要: 为揭示蜈蚣菊 (*Wedelia trilobata*) 耐受土壤 Cu 污染胁迫的机制, 设计盆栽试验模拟土壤 Cu 污染胁迫处理蜈蚣菊。处理 3 个月后, 测定其地上生物量, 叶片叶绿素含量, 用 Ciras-2 测定其叶片气体交换常数、 P_n -CO₂ 响应曲线及根呼吸强度, 用 Handy-PEA 测定其叶片荧光参数。结果显示, 不同程度的 Cu 污染胁迫显著 ($P < 0.05$) 影响蜈蚣菊叶片净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (E)、气孔导度 (G_s)、细胞间 CO₂ 浓度 (C_i); Cu 污染也影响蜈蚣菊叶片 P_n -CO₂ 响应曲线; Cu 污染胁迫使蜈蚣菊叶片光合性能指数 (PI_{abs}) 明显下降, 单位反应中心吸收的光能 (ABS/RC)、单位反应中心捕获的用于还原 Q_A 的能量 (TR_0/RC)、以吸收光能为基础的驱动力 (DF_{abs})、反应中心捕获的激子中用来驱动电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的激子占用来驱动 Q_A 还原激子的比率 (ψE_0)、用于电子传递的量子产额 (ϕE_0) 等指标均有所下降, 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP) 出现 K 点。但是, 不同程度的 Cu 污染胁迫对蜈蚣菊的地上生物量、根呼吸强度均无显著 ($P > 0.05$) 影响, 非高浓度 Cu 污染胁迫 ($\leq 373.27 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 对蜈蚣菊叶片 Chla、Chlb 也无显著 ($P > 0.05$) 影响。研究结果说明蜈蚣菊能耐受 Cu 污染胁迫以叶绿素不受破坏和根系活力不受影响为基础。

关键词: 土壤; 蜈蚣菊; Cu 污染; 光合作用; 根呼吸

中图分类号: X53

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2018)04-0657-07

Photosynthetic traits of *Wedelia trilobata* growing in Cu-contaminated soil and its resistance mechanism on Cu-contamination

LIN Maozi^{1,2,3}, JIN Meifang^{1,2}, CHEN Yian², ZENG Qiaoli²

(1 Key Laboratory of Measurement and Control System for Coastal Environment, Fuqing Branch of Fujian Normal University, Fuqing 350300; 2. School of Ocean Science and Biochemistry Engineering, Fuqing Branch of Fujian Normal University, Fuqing 350300; 3. Provincial Key Laboratory of Eco-Industrial Green Technology, Wuyi University, Wuyishan 354300)

Abstract: In order to reveal the resistance mechanism of *Wedelia trilobata* on Cu-contamination, a pot-culture experiment was designed to study the effect of soil Cu-contamination on the photosynthesis, root respiration and growth of *W. trilobata*. The plant was exposed to exogenous Cu application for three months, and the above-ground biomass and leaf chlorophyll content of *W. trilobata* were measured; leaf gas exchange parameters, root respiration rate and leaf P_n -CO₂ response curve were determined using CIRAS-2, and the leaf chlorophyll *a* fluorescence parameters were measured using Handy-PEA. The results showed that, the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (E), stomatal conductance (G_s) and intercellular CO₂ concentration (C_i) were significantly negatively associated with Cu-contamination; the P_n -CO₂ response curve was also negatively affected by Cu-contamination; the photosynthetic performance index (PI_{abs}) was clearly decreased with the Cu-contamination, and the probability that photon absorption (ABS/RC), energy flux for trapping at $t=0$ (TR_0/RC), electron driving forces (DF_{abs}), efficiency with which a trapped exciton can move an electron into the electron transport chain (ψE_0), an absorbed photon will move an electron into the electron transport chain (ϕE_0), and were also changed with Cu-contamination; K peak appeared in the fluorescence transient curves under Cu-contamination. However, aboveground biomass and root respiratory rate of *W. trilobata* had not been significantly affected by the Cu polluted stress in varying degrees ($P > 0.05$). In the low

收稿日期: 2017-12-19

基金项目: 国家自然科学基金 (31370589) 和福建省生态产业绿色技术重点实验室开放基金 (WYKF2017-3) 共同资助。

作者简介: 林茂兹, 博士, 副教授。E-mail: dragonlmz@163.com

or middle levels of Cu-contamination ($\leq 373.27 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$), chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a/b, root respiration rate or above-ground biomass of *W. trilobata* had not been significantly affected by Cu-contamination ($P>0.05$). The results indicated that the resistance of *W. trilobata* to Cu-contamination in soil was based on its non-damage of chlorophyll and root activity.

Key words: soil; *Wedelia trilobata*; Cu-contamination; photosynthesis; root respiration

由于饲料添加剂往往掺入铜, 一些地区养殖业的发展引起农田生态环境中 Cu 污染加剧^[1-2]; 同时随着 Cu 的社会需求增加, 铜矿开采及 Cu 产品加工过程也可能对土壤环境产生污染。农业生产中污泥还田或污水灌溉更容易引起包括 Cu 污染在内的重金属污染。虽然 Cu 是生命所必需的微量营养元素, 但由于 Cu 可通过“土壤-作物-食物链”传递而进入人体^[3], 加上生物富集和生物放大作用, Cu 将可能对人体产生毒性, 威胁人体健康。因此, 土壤 Cu 污染加剧, 形成严重的生态环境问题, 引起广泛关注^[4-6]。

土壤重金属污染的诸多治理方法中, 植物修复方法颇具优势, 包括: 可使地表长期稳定, 不形成二次污染, 不形成污染物转移; 有利于生态环境改善和野生植物的繁衍; 不占场地, 在修复环境的同时还可美化环境, 易被公众接受; 操作简便、成本低廉等^[7-10]。因此, 植物修复技术是值得推广使用的土壤污染治理方法之一。但是, 耐性植物的选择是该技术的关键^[11]。前期研究表明, 蜈蚣菊(*Wedelia trilobata*)对 Ni、Cu、Cr 等有超富集作用, 特别是在较高 Cu 含量的土壤基质下, 其各器官中 Cu 含量均高于土壤基质^[5]。

蜈蚣菊是菊科多年生草本植物, 原产于美洲, 适应性强, 能在不同土质中生长, 耐寒、耐旱又耐湿, 目前在我国华南地区有广泛分布, 取材方便。已有研究报道蜈蚣菊在 Cd 污染胁迫下, 光能转化与利用效率下降, 认为光合速率下降的原因来自叶绿素含量下降和光反应中心受损^[12]。但目前有关蜈蚣菊对 Cu 污染胁迫在光合作用、根系呼吸和生长发育方面的耐受机理还鲜见报道。本研究采用盆栽控制试验, 研究蜈蚣菊光合作用、根呼吸与生长等对土壤 Cu 污染胁迫的耐受机理, 为利用蜈蚣菊进行土壤 Cu 污染植物修复提供理论与试验参考。

1 材料与方法

1.1 盆栽试验

采用盆栽试验模拟土壤 Cu 污染。供试土壤为砂壤土, pH 6.4, 总氮 $2.24 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效氮 $24.2 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全磷 $1.15 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 有效磷 $9.03 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全钾 $68 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 粘粒 21.7%, 土壤 Cu 的背景值为

$117.27 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ^[5]。供试土壤的土壤容重 $1.51 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$, 阳离子交换量 $5.52 \text{ cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, 电导率 $167.6 \mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$, 田间持水量 20.7%。试验设 3 个处理梯度: 每 kg 干土加入不同的 (500、1 000、2 000 mg) $\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 充分混匀, 使盆栽试验土壤含 Cu 量分别为 254.27、373.27 和 $629.27 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 分别记为 T₁、T₂ 和 T₃。不加 $\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 的土壤为对照, 记为 CK。将自然风干的土壤与 $\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 按试验设计比例充分混匀后, 装入 D=200 mm, H=200 mm 的塑料盆中, 每盆 1.8 kg。

以扦插方式将蜈蚣菊植入盆中, 扦插枝条采自校园花圃路边。枝条长约 10 cm, 均含 2 个茎节和 4 片叶, 1 个盆里扦插 3 个枝条。盆栽试验在福建师范大学福清分校后山大棚中进行, 每日适量浇水保持土壤湿润。每处理重复 15 次。

1.2 光合作用相关指标和 $P_n\text{-CO}_2$ 响应曲线测定

试验处理 3 个月后, 选择晴朗天气, 用 Ciras-2 光合作用测定仪 (美国 PP system) 测定蜈蚣菊倒数第 4 片叶片的净光合作用速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (E)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)。测定时光照强度设定为 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。测定重复 45 次。

选择晴朗天气, 用 Ciras-2 光合作用测定仪测定蜈蚣菊倒数第 4 片叶片的 $P_n\text{-CO}_2$ 响应曲线。设定测定温度为 25°C , 设定光强 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光源诱导 30 min 后, 采用 CO_2 小钢瓶提供不同 CO_2 浓度梯度, 即: 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、700、600、500、400、300、200、150、100、80、50 和 $20 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。测定重复 5 次, 取平均值。数据用叶子飘^[13]修正的 Farquhar 生化模型^[14]开发的 ACi Curve 软件拟合。

1.3 根呼吸作用强度测定

每盆选取蜈蚣菊 1 株, 用 Ciras-2 光合作用测定仪携带的呼吸罩测定植株的根呼吸强度。测定时将待测根系小心从盆中取出, 用清水冲洗干净, 立即用纸吸干后测定。

1.4 叶绿素荧光参数测定

用 Handy-PEA 植物效率分析仪 (英国, Hansatech) 测定蜈蚣菊倒数第 4 片叶片的 PI_{abs} 、 F_v/F_m 、 ABS/RC 、 TR_0/RC 、 ET_0/RC 、 DI_0/RC 、 ϕP_0 、

ψE_0 、 ϕE_0 、 DF_{abs} 等参数, 以及 2 s 内的荧光变化强度 (F_v), 用以制作 OJIP 曲线。每处理随机重复 10 次测定。每测定前活体植株叶片暗适应 30 min。

1.5 叶绿素含量和地上生物量测定

随机选取 5 株蟛蜞菊, 取倒数第 4 片叶片, 用 80% 丙酮提取法^[15]测定叶绿素含量, 提取液在 645 nm、663 nm 波长下用 UV-1801 紫外-可见分光光度计 (北京, 北分瑞利公司) 测定吸光值, 叶绿素 a 和 b 含量的公式同文献^[5]。每处理重复 5 次测定。

利用烘干法测定蟛蜞菊地上部生物量。

1.6 土壤、蟛蜞菊叶片和根部 Cu 含量测定

试验处理 1 个月后, 从各处理随机取蟛蜞菊 3 株, 85℃ 烘干至恒重, 用便携式重金属分析仪 (X-MET7500, 英国 Oxford 公司) 测定土壤、蟛蜞菊根部和叶片的 Cu 含量。根部经研磨后测定,

土壤和叶片直接测定。每次测定时间设定为 30 s, 重复测定 3 次。

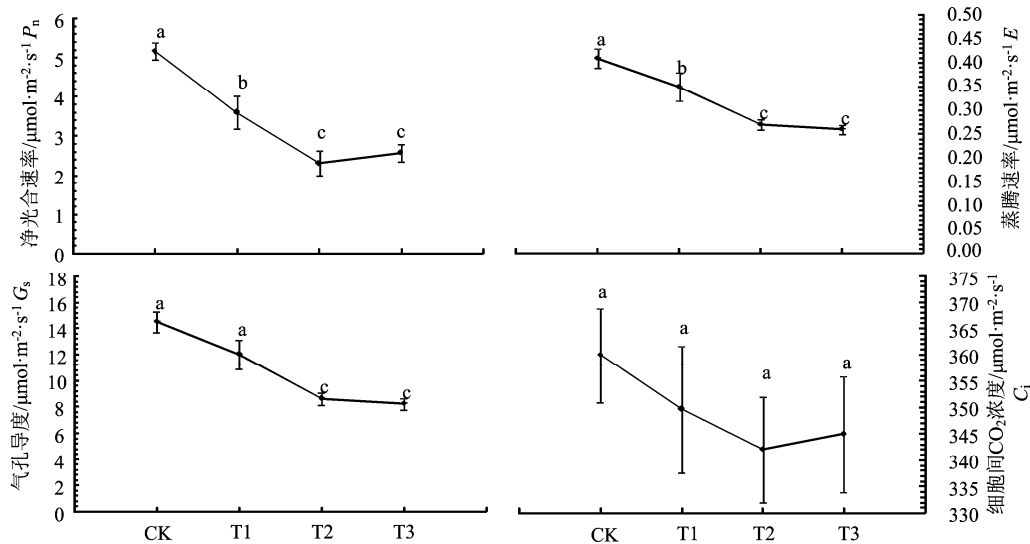
1.7 数据处理

用 SPSS 16.0 对数据进行 One-Way ANOVA 分析, 选择 Duncan 多重比较。

2 结果与分析

2.1 土壤 Cu 污染胁迫对蟛蜞菊叶片气体交换特性的影响

土壤 Cu 污染胁迫使蟛蜞菊叶片 P_n 、 E 和 G_s 均显著 ($P < 0.05$) 下降, 但是 T₂ 和 T₃ 处理间无差异 ($P > 0.05$), 而土壤 Cu 污染胁迫未显著 ($P > 0.05$) 影响蟛蜞菊叶片 C_i (图 1)。可见土壤 Cu 污染胁迫引起蟛蜞菊叶片光合作用下降属于非气孔性因素类型的。



不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$), Duncan 比较, $n=45$

The different letters indicate significant different at $P < 0.05$ between the treatments, means were compared by Duncan's test, $n=45$.

图 1 土壤 Cu 污染胁迫对蟛蜞菊叶片气体交换特性的影响

Figure 1 Effect of soil Cu-contamination on leaf gas exchange of *Wedelia trilobata*

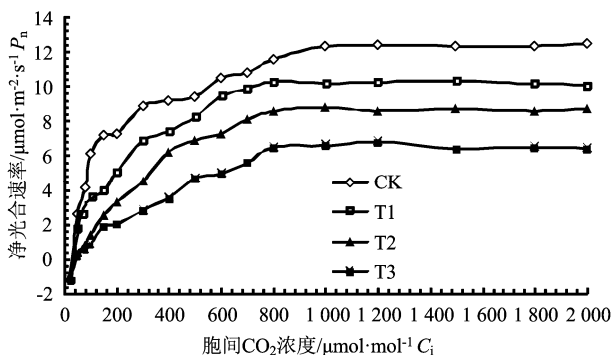


图 2 土壤 Cu 污染胁迫对蟛蜞菊叶片 P_n -CO₂ 响应曲线的影响

Figure 2 Effect of soil Cu-contamination on the P_n -CO₂ response curve of *Wedelia trilobata*

2.2 土壤 Cu 污染胁迫对蟛蜞菊 P_n -CO₂ 响应曲线的影响

土壤 Cu 污染胁迫对蟛蜞菊叶片 P_n -CO₂ 响应曲线性质有影响。随着土壤 Cu 污染胁迫程度加剧, 蟛蜞菊叶片 P_n -CO₂ 响应曲线的最大 Rubisco 羧化速率 (V_{cmax}), 最大净光合速率 (P_{max}), 光饱和时用于 RuBP 再生的电子传递速率 (J_{max}), 光合产物磷酸丙糖的利用速率 (TPU) 都逐渐降低, 但不含暗呼吸的 CO₂ 补偿点 (γ^*) 不变 (图 2、表 1)。根据 C_i 的变化可将光合过程分为 3 个阶段进行计算: 即 CO₂ 浓度较低 $C_i < 300 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, CO₂ 浓度较高 ($C_i > 300 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 及 CO₂ 浓度过饱和时^[16]。在低浓度 (0~

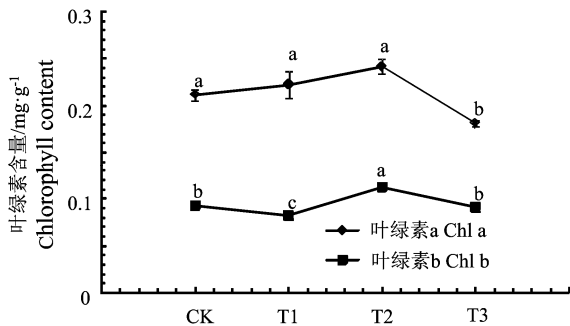
300 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 下, $P_n\text{-CO}_2$ 曲线的斜率即代表 CO_2 羧化效率^[17], 试验结果说明随着土壤 Cu 污染胁迫增强, 蜈蚣菊叶片的 CO_2 羧化效率逐渐降低 (图 2)。 C_i 饱和时的 P_n 为核酮糖-1, 5 二磷酸 (RuBP) 最大

再生速率, 以没有气孔限制时的同化速率 (即 C_i 为 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的 P_n) 代表光合能力^[18], 试验结果说明随着土壤 Cu 污染胁迫增强, 蜈蚣菊叶片的 RuBP 最大再生速率和光合能力均逐渐下降。

表 1 不同的土壤 Cu 污染胁迫下蜈蚣菊 $P_n\text{-CO}_2$ 响应曲线的回归参数

Table 1 The $P_n\text{-CO}_2$ response curve regression parameters of the *Wedelia trilobata* grown in Cu-contaminated soil

指标 Index		CK	T1	T2	T3
温度依赖指标 Temperature dependent variables	$k_c/\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	406.69	406.69	406.69	406.69
	$k_o/\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$	277.10	277.10	277.10	277.10
	$T_{aw}/\text{mmol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$	3.25	3.25	3.25	3.25
光依赖指标 Light dependent variables	$R_d/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	3.44	2.12	0.59	0.04
	$V_{cmax}/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	14.65	13.71	13.44	10.49
	$J_{max}/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	16.30	14.31	13.96	10.76
	$TPU/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	3.02	2.76	2.74	2.25
	$\gamma^*/\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	32.21	32.21	32.21	32.21



不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$), Duncan 比较, $n=5$

The different letters indicate significant different at $P < 0.05$ between the treatments, means were compared by Duncan's test, $n=5$

图 3 土壤 Cu 污染胁迫对蜈蚣菊叶片叶绿素的影响

Figure 3 Effect of soil Cu-contamination on the leaf chlorophyll of *Wedelia trilobata*

2.3 土壤 Cu 污染胁迫对蜈蚣菊叶绿素含量的影响

土壤 Cu 污染胁迫加剧对蜈蚣菊叶片叶绿素 a

含量影响比对其叶绿素 b 含量的影响幅度更大。与 CK 相比, T_1 和 T_2 处理使蜈蚣菊叶片叶绿素 a 含量略微升高 ($P > 0.05$), 但 T_3 处理使蜈蚣菊叶片叶绿素 a 含量显著 ($P < 0.05$) 下降, 而随着土壤 Cu 污染胁迫加剧, 蜈蚣菊叶片叶绿素 b 含量呈不规则变化 (图 3)。进一步分析 CK 与各处理间叶绿素 a/b 比值可知, 土壤 Cu 污染胁迫对蜈蚣菊叶片叶绿素 a/b 的影响不显著 ($P > 0.05$)。叶绿素 a 在植物叶片光合过程中吸收光能起主要作用, 植物叶绿素 a/b 的比值含量高低是对逆境适应的一种表现, 叶绿素 a/b 值降低意味着类囊体膜堆叠程度的降低, 进而抑制了植物对光量子的有效吸收、传递和利用, 使激发能不能迅速到达可利用的位置, 从而降低光能转化为化学能的有效速率^[19]。这说明非高强度的土壤 Cu 污染胁迫 (T_1 和 T_2 处理) 对蜈蚣菊光合作用系统可能没有毒害作用。

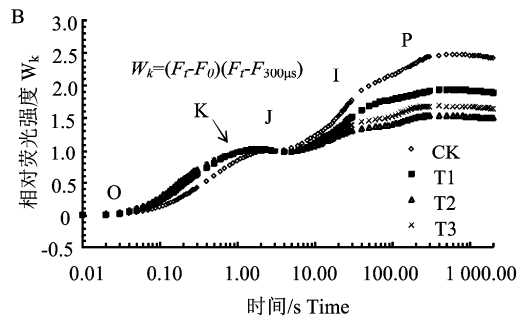
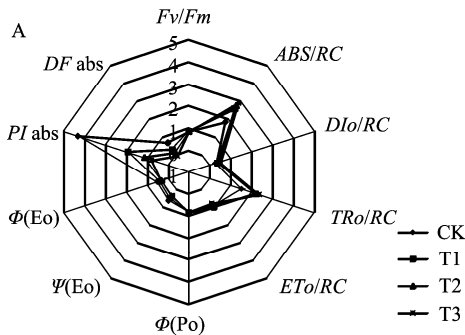


图 4 土壤 Cu 污染胁迫对蜈蚣菊叶片荧光动力学参数和 OJIP 曲线的影响

Figure 4 Effect of soil Cu-contamination on the fluorescence parameters and the fluorescence transients of *Wedelia trilobata*

2.4 土壤 Cu 污染胁迫对蜈蚣菊叶片荧光参数和荧光曲线的影响

PI_{abs} (光合性能指数) 比 F_v/F_m (最大 PSII 的光能转换效率) 能更灵敏地反映光合机构变化^[2,20]。Cu 污染胁迫使蜈蚣菊叶片 PI_{abs} 降低, ABS/RC (单位反应中心吸收的光能)、 TR_0/RC (单位反应中心捕获的用于还原 Q_A 的能量)、 DF_{abs} (以吸收光能为基础的驱动力)、 ψE_0 (反应中心捕获的激子中用来驱动电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的激子占用来推动 Q_A 还原激子的比率)、 ϕE_0 (用于电子传递的量子产额) 等也有所变化, 而 F_v/F_m 、 ET_0/RC (单位反应中心捕获的用于电子传递的能量)、 DI_0/RC (单位反应中心耗散的能量)、 ϕP_0 (最大光化学效率) 等指标均未发生明显变化 (图 4A)。

一些金属污染会诱导植物叶片 OJIP 曲线的 K 点出现, 说明植物叶片的放氧复合体被破坏^[20]。与 CK 相比, 3 个 Cu 污染胁迫处理, 使蜈蚣菊叶片 OJIP

曲线出现 K 点 (图 4B), 说明 Cu 污染胁迫使蜈蚣菊叶片放氧复合体受破坏, 影响其光合系统。

2.5 土壤 Cu 污染胁迫对蜈蚣菊的根呼吸强度和地上生物量的影响

随土壤 Cu 污染胁迫加剧, 蜈蚣菊的根呼吸强度有下降趋势, 但未达显著 ($P>0.05$) 水平 (表 2)。植物根系呼吸强度是植物通过活根向环境释放 CO_2 的过程, 根系呼吸进行顺利与否是衡量植物根系功能的重要指标之一^[21]。蜈蚣菊的根呼吸强度受土壤 Cu 污染胁迫影响不显著, 说明土壤 Cu 污染胁迫不会显著毒害蜈蚣菊根系活力与功能, 这是蜈蚣菊耐受土壤 Cu 污染的重要基础。因此在土壤 Cu 污染环境, 蜈蚣菊植株仍然能正常生长。

随土壤 Cu 污染胁迫加剧, 蜈蚣菊地上生物量呈无规律变化, 但各处理与 CK 比较, 均无显著 ($P>0.05$) 变化 (表 2)。可见试验处理范围的土壤 Cu 污染胁迫不会使蜈蚣菊地上生物量显著下降。

表 2 土壤 Cu 污染胁迫对蜈蚣菊根呼吸强度和地上生物量的影响

Table 2 Effect of soil Cu-contamination on the root respiration and aboveground biomass of *Wedelia trilobata* mg·kg⁻¹

处理 Treatment	CK	T1	T2	T3
地上生物量 Aboveground biomass g·plant ⁻¹	0.53±0.16 ^a	0.33±0.05 ^a	0.34±0.15 ^a	0.33±0.15 ^a
根呼吸强度 Root respiration intensity mol·s ⁻¹ ·kg ⁻¹	1.32±0.21 ^a	1.58±0.34 ^a	1.21±0.39 ^a	1.65±0.12 ^a

注: 数据表示为平均值±标准差, 不同的小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$), Duncan 比较, $n=3$ 。下同。

Note: Data are shown as mean±SD, different lowercase letters indicate significant difference at $P<0.05$, means were compared by Duncan's test, $n=3$. The same as below.

表 3 土壤 Cu 污染下蜈蚣菊根部和叶片的 Cu 含量

Table 3 The Cu content in the root or leaf of *Wedelia trilobata* grown in Cu-contaminated soil mg·kg⁻¹

处理 Treatment	CK	T1	T2	T3
蜈蚣菊叶片 Leaf of <i>Wedelia trilobata</i>	56.70±7.87 ^d	96.93±5.64 ^c	133.83±4.30 ^b	267.51±7.88 ^a
蜈蚣菊根部 Root of <i>Wedelia trilobata</i>	13.15±3.33 ^c	18.47±0.97 ^{bc}	25.87±0.29 ^b	122.41±7.47 ^a
土壤 Soil	109.85±5.43 ^d	249.20±8.65 ^c	365.97±3.75 ^b	605.36±12.28 ^a

2.6 土壤 Cu 污染下蜈蚣菊根部和叶片的 Cu 含量

在土壤 Cu 污染环境中生长 1 个月后, 蜈蚣菊叶片和根部都积累了 Cu, 叶片中 Cu 含量更高, 且随着土壤中 Cu 含量增高, 蜈蚣菊可富集更多的 Cu (表 3)。这说明蜈蚣菊能从土壤中吸收并富集 Cu, 且将 Cu 向地上部转移^[5]。

3 讨论

P_n 是植物光合特性的关键指标, 代表植物利用 CO_2 和 H_2O 的同化效率, 可直接、综合反映植物生理代谢功能对环境变化的适应。 P_n 还和植物叶片气孔开合 (通过保卫细胞水分调节完成) 有关。 G_s 即

气孔开合程度的表征, G_s 也会影响 E 。达到一定程度的重金属污染胁迫会直接对植物光合作用系统造成伤害, 引起叶绿素含量下降、 P_n 、水分利用效率 (WUE) 和 E 下降。本研究结果表明: Cu 污染胁迫对蜈蚣菊光合有抑制作用, 使其光合能力下降 (图 1 和图 2)。高浓度 Cu 污染胁迫 (T_3) 使蜈蚣菊叶绿素 a 含量显著 ($P<0.05$) 下降, 但未达到高浓度污染 (T_1 和 T_2) 的 Cu 污染胁迫未导致蜈蚣菊叶绿素含量显著 ($P>0.05$) 下降 (图 3)。这可能是蜈蚣菊对 Cu 污染胁迫具有耐受性的生理学基础。

有研究结果^[12]显示: 随 Cd 污染增强, 蜈蚣菊叶片 P_n 降低 14.2%~57.6%, 在 Cd 质量分数达到 5~

10 mg·kg⁻¹时, P_n 下降显著 ($P<0.05$), E 和 G_s 均略低于对照, 但不同质量分数的 Cd 间的差异并不明显, WUE 在不同质量分数的 Cd 之间的变化不显著; 随着土壤中 Cd 的增加, 叶绿素 a 含量逐渐降低, 但土壤中 Cd²⁺低于 2 mg·kg⁻¹ 以下时, 叶绿素 a 变化幅度很小, 当增加到 5 mg·kg⁻¹ 时, 比对照的显著降低 ($P<0.05$); 而叶绿素 b 含量随 Cd 的增加下降幅度很小; 叶绿素 a/b 的变化趋势同叶绿素 a 一致。本研究结果显示蜈蚣菊 P_n 、WUE、 E 和 G_s 指标变化趋势与之有相类似之处, 而叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a/b 的变化趋势与其研究结果略不同。说明 Cd 对蜈蚣菊有较强的毒性, 但蜈蚣菊可在一定程度耐受 Cu 污染胁迫。

叶绿素荧光动力学技术在测定叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用, 与“表观性”的气体交换指标相比, 叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”特点, 因此, 该技术被称为测定叶片光合功能的快速、无损探针^[22]。Handy-PEA 对植物受环境胁迫或“负面”影响的叶绿素荧光指标较敏感, 可以进行快速测定^[20]。本研究结果表明: 蜈蚣菊叶片 PI_{abs} 较好地反映土壤 Cu 污染胁迫程度 (图 4)。前人研究表明高温胁迫、缺铁及衰老都能够导致植物叶片 OJIP 曲线中 K 点的出现^[23], 某些重金属酸盐, 如铬酸盐也能诱导植物叶片 OJIP 曲线中 K 点的出现^[24]。同时, 本研究结果表明 Cu 污染破坏蜈蚣菊叶片放氧复合体, 使荧光曲线产生 K 点, 与前人研究结果^[23-24]相似。

重金属污染已引起广泛重视, 植物修复方法尤其受青睐^[7-10, 25-27]。该方法的应用, 需要超富集植物作为修复材料, 但是筛选超富集植物是关键。能作为超富集植物的条件是: 植物叶片或地上部分 (干质量) 中含 Cd 达到 100 mg·kg⁻¹, 含 Co、Cu、Ni 和 Pb 达到 1 000 mg·kg⁻¹, 含 Mn、Zn 达到 10 000 mg·kg⁻¹ 以上, 同时还应满足转运系数 (植物地上部分某重金属含量与植物地下部分某重金属含量的比值) 大于 1^[25]。美国能源部指出可用于植物修复的植物有 5 个特征: 1) 即使在污染物浓度低的环境也有高的积累率; 2) 能在体内富集高浓度的污染物; 3) 可同时吸收多种重金属; 4) 生长快、生物量大; 5) 具有抗病、虫害能力^[5, 28]。蜈蚣菊对 Ni、Cu、Cr 等重金属有超富集作用, 其富集作用主要表现在叶片部分, 尤其是对 Cu 富集效果更佳^[5]。实际上, 针对铜尾矿库区土壤与植物中重金属形态分析结果表明: 尾矿土壤极端贫瘠, 有机质含量仅 2.6~5.8

g·kg⁻¹, 而土壤 Cu、Cd、Pb 和 Zn 含量都较高, 其中 Cu 含量达到 809.30~1 039.4 mg·kg⁻¹^[29]。在这种极端贫瘠, 又有 Cu 污染胁迫环境下, 蜈蚣菊是否能正常生长? 即 Cu 污染胁迫是否使蜈蚣菊根系活力降低? Cu 污染胁迫是否使蜈蚣菊地上生物量降低? 本研究结果表明: 在非高浓度 Cu 污染胁迫 (T_1 和 T_2) 不会引起蜈蚣菊叶片的叶绿素含量降低 (图 3); Cu 污染胁迫对蜈蚣菊根呼吸强度和地上平均生物量也均无显著影响 (表 2)。蜈蚣菊在土壤 Cu 污染环境下生长 1 个月后叶片和根部 Cu 含量测定结果说明, 蜈蚣菊能吸收、富集 Cu (表 3), 这与前期研究结果^[5, 27]一致。而且土壤 Cu 含量更高 (≥ 873.79 mg·kg⁻¹), 蜈蚣菊可向叶片转移更多的 Cu^[5]。而 Cu 污染胁迫下, 蜈蚣菊保持地上生物量不显著下降是其可以作为土壤 Cu 污染植物修复材料的重要条件之一^[5, 27]。

4 结论

(1) 土壤 Cu 污染胁迫一定程度上破坏放氧复合体, 影响蜈蚣菊光合作用能力。

(2) 非高浓度 Cu 污染胁迫 (≤ 373.27 mg·kg⁻¹) 对蜈蚣菊叶片叶绿素含量没有显著 ($P>0.05$) 影响, 蜈蚣菊光合作用的生物学基础没有被 Cu 污染胁迫显著损伤。

(3) Cu 污染胁迫对蜈蚣菊根呼吸强度没有显著 ($P>0.05$) 影响, 蜈蚣菊根系活性没有被 Cu 污染胁迫显著损害。

(4) Cu 污染胁迫对蜈蚣菊地上生物量没有显著 ($P>0.05$) 影响。这是建立在其根系活性和叶绿素含量没有受到 Cu 污染胁迫而降低的基础上的, 同时, 地上生物量不受 Cu 污染胁迫显著影响是其可以作为土壤 Cu 污染植物修复材料的重要条件之一。

参考文献:

- [1] 孟祥海, 张俊飏, 李鹏, 等. 畜牧业环境污染形势与环境治理政策综述[J]. 生态与农村环境学报, 2014, 30(1): 1-8.
- [2] LIN M Z, JIN M F. Soil Cu contamination destroys the photosynthetic systems and hampers the growth of green vegetables[J]. Photosynthetica, 2018, 56(4): 1335-1336.
- [3] DUDKA S, MILLER W P. Accumulation of potentially toxic elements in plants and their transfer to human food chain[J]. J Environ Sci Heal B, 1999, 34(4): 681-708.
- [4] 李杰, 贺纪正, 马延和, 等. 生物耐铜的分子机理及铜污染环境的生物联合修复[J]. 生态学报, 2007, 27(6): 2615-2626.
- [5] 林茂兹, 林能文, 邱雪芬, 等. 蜈蚣菊对污泥重金属的

- 响应, 吸收与富集作用[J]. 安徽农业大学学报, 2012, 39(2): 286-291.
- [6] LIN M Z, WANG Z W, HE L C, et al. Plant photosynthesis-irradiance curve responses to pollution show non-competitive inhibited Michaelis Kinetics[J]. PLoS One, 2015, 10(11): e0142712.
- [7] MARMIROLI N, MARMIROLI M, MAESTRI E. Phytoremediation and phytotechnologies: a review for the present and the future[M]// TWARDOWSKA I, ALLEN H E, HAGGBLOM M H. Viable methods of soil and water pollution monitoring, protection and remediation. NATO science series, Series IV: Earth and environmental sciences. Dordrecht: Springer-Verlag, 2007: 403-416.
- [8] PULFORD I D, WATSON C. Phytoremediation of heavy metal-contaminated land by trees: A review[J]. Environ Int, 2003, 29(4): 529-540.
- [9] RASKIN I, SMITH R D, SALT D E. Phytoremediation of metals: using plants to remove pollutants from the environment[J]. Curr Opin Biotech, 1997, 8(2): 221-226.
- [10] SALT D E, BLAYLOCK M, KUMAR N P B A, et al. Phytoremediation: A novel strategy for the removal of toxic metals from the environment using plants[J]. Nat Biotechnol, 1995, 13(5): 468-474.
- [11] 张宏, 沈章军, 阳贵德, 等. 鸡粪改良铜尾矿对 3 种豆科植物生长及基质微生物量和酶活性的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(21): 6522-6531.
- [12] 朱建玲, 徐志防, 曹洪麟, 等. 镉对南美螞蟥菊光合特性的影响[J]. 生态环境, 2008, 17(2): 657-660.
- [13] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [14] SHARKEY T D, BERNACCHI C J, FARQUHAR G D, et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves[J]. Plant Cell Environ, 2007, 30(9): 1035-1040.
- [15] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [16] 王博欣, 刘钰, 蔡甲冰, 等. 不同供水条件对冬小麦光合特性及水分利用效率的影响[J]. 灌溉排水学报, 2012, 31(2): 69-72.
- [17] 王建玲, 李卫强, 王作全, 等. 温室水培甘薯树光合特性研究[J]. 中国农学通报, 2015, 31(3): 139-143.
- [18] 彭炳惠, 王秀峰, 丁飞. 空间电场与 CO₂ 对黄瓜幼苗光合特性的影响[J]. 园艺学报, 2009, 36(3): 431-436.
- [19] 汪良驹, 刘卫琴, 孙国荣, 等. ALA 对萝卜不同叶位叶片光合作用与叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(3): 488-496.
- [20] 李鹏民, 高辉远, STRASSER R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.
- [21] 李志霞, 秦嗣军, 吕德国, 等. 植物根系呼吸代谢及影响根系呼吸的环境因子研究进展[J]. 植物生理学报, 2011, 47(10): 957-966.
- [22] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 34(4): 444-448.
- [23] CHEN H X, LI W J, AN S Z, et al. Characterization of PSII photochemistry and thermostability in salt-treated *Rumex* leaves[J]. J Plant Physiol, 2004, 161(3): 257-264.
- [24] APPENROTH K J, STÖCKEL J, SRIVASTAVA A, et al. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements[J]. Environ Pollut, 2001, 115(1): 49-64.
- [25] BAKER A J M, BROOKS R R, PEASE A J, et al. Studies on copper and cobalt tolerance in three closely related taxa within the genus *Silene* L(Caryophyllaceae) from Zaïre [J]. Plant Soil, 1983, 73(3): 377-385.
- [26] DAS S, GOSWAMI S, DAS TALUKDAR A. Copper hyperaccumulating plants from barak valley, south assam, india for phytoremediation[J]. J Toxicol Pharmacol Res, 2013, 5(1): 30-32.
- [27] LIN M Z, JIN M F, XU K, et al. Phosphate-solubilizing bacteria improve the phytoremediation efficiency of *Wedelia trilobata* for Cu-contaminated soil[J]. Int J Phytoremediat, 2018, 20(8): 813-822.
- [28] 刘晋华. 土壤重金属污染的植物修复技术[J]. 科技情报开发与经济, 1999, 9(6): 64-65.
- [29] 王友保, 张莉, 沈章军, 等. 铜尾矿库区土壤与植物中重金属形态分析[J]. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2418-2422.