

超积累生态型东南景天吸收锌的特性

龙新宪¹, 倪吾钟², 叶正钱², 杨肖娥²

(1. 华南农业大学资源与环境学院环境科学与工程系 510642; 2. 环境修复生态健康教育部重点实验室, 浙江大学环境资源学院, 杭州 310029)

摘要:采用水培和盆栽方法研究超积累生态型东南景天吸收锌的特征。在水培条件下, $1 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn 处理, 根系 Zn 含量随着处理时间的增加而缓慢增加, 叶片和茎 Zn 含量在处理 2d 后达到最大值, 随着培养时间的延长, 其含量略有下降。500 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn 处理水平下, 叶片和茎 Zn 含量随着处理时间的增加而增加, 处理 16d 后基本上达到稳定, 根系 Zn 含量在 0~16d 增加缓慢, 但处理 16d 后急剧上升。当溶液 Zn 浓度为 1~500 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 叶片和茎 Zn 含量随营养液中 Zn 浓度的增加而增加, 而根系 Zn 含量增加缓慢; 当溶液 Zn $\geq 1000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 叶片和茎 Zn 含量急剧下降, 而根系 Zn 含量迅速增加。盆栽条件下, 当土壤 Zn 含量较低时, 土壤 Zn 促进东南景天的生长。5 月 13 日和 7 月 21 日收获的植株地上部的干物质量分别在 400 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (0.71 g 盆⁻¹) 和 800 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (1.45 g 盆⁻¹) 处理达到最大值。但当土壤 Zn 添加量 $\geq 1600 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时, 植物的生长受到抑制。随着土壤中 Zn 添加量的增加, 东南景天地上部 Zn 浓度变化趋势基本上与其生物量的变化一致。5 月 13 日收获时, 当土壤 Zn 添加量 $\leq 1600 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 地上部 Zn 含量随着土壤 Zn 浓度的增加而增加, 在 1600 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理达到最大值, 约为 17000 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (DW)。7 月 21 日收获的结果显示, 当土壤 Zn 添加量 $\leq 800 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 地上部 Zn 含量随着土壤 Zn 浓度的增加而增加, 最大值为 29000 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (DW); 但当土壤 Zn 添加量 $\geq 1200 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时, 地上部 Zn 含量反而随着土壤 Zn 含量的增加而显著降低。

关键词:东南景天; 锌

文章编号: 1000-0933(2006)02-0334-07 中图分类号: Q143, Q945.79, Q948, X171 文献标识码: A

The characteristic of Zn uptake by the hyperaccumulating ecotype of *Sedum alfredii* HanceLONG Xin-Xian¹, NI Wu-Zhong², YE Zheng-Qian², YANG Xiao-E² (1. College of Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. MOE Key Lab Environ Remediation and Ecosystem Health, College of Environ. and Resource Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 334~340.

Abstract: Solution culture and pot experiments were conducted to study the characteristic of Zn uptake in *Sedum alfredii* Hance. At Zn level of $1 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ in nutrient solution, Zn concentrations in leaves and stems increased slightly with treatment time and reached maximum at day 2 of the treatment, then slightly decreased, where as minimal changes in root Zn concentrations were noted. At Zn level of $500 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, Zn concentrations in leaves and stems increased sharply with time, and peaked at day 16 d, where as root Zn concentrations increased slowly with the time up to 16 d, and then sharply increased. The concentration-dependent of Zn uptake showed a fast increase component at Zn levels from 1 to $500 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, followed by a sharp decrease in leaf and stem Zn concentration when grown at Zn levels $\geq 1000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$. In contrast, Zn concentration in the roots increased slightly when Zn supply level was increased from 1 to $500 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, and raising solution Zn above $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ rapidly increased Zn concentration in roots. Our results from pot experiment showed that shoot Zn concentration increased with Zn levels in the soil, and reached the maximum of approximately 17000 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (DW) harvested on May 13 at soil Zn levels of 1600

基金项目: 国家杰出青年科学基金资助项目(39925024); 国家自然科学基金资助项目(20407008); 华南农业大学博士启动基金资助项目**收稿日期:** 2004-12-05; **修订日期:** 2005-03-27**作者简介:** 龙新宪 (1975~), 女, 湖南邵东人, 博士, 副教授, 主要从事污染土壤修复技术研究. E-mail: longxx@scau.edu.cn**Foundation item:** The project was supported by Outstanding Young Scientist Grant from the National Natural Science Foundation of China (No. 39925024), and National Natural Science Foundation of China (No. 20407008), and Funds for Doctor from South China Agricultural University (No 4200-K04004)**Received date:** 2004-12-05; **Accepted date:** 2005-03-27**Biography:** LONG Xin-Xian, Ph.D., Associate professor, mainly engaged in polluted soils remediation. E-mail: longxx@scau.edu.cn

$\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, and around $29000 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ harvested on July 21 at soil Zn levels of $800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$. However, higher Zn concentration (added Zn $\geq 1200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) in soil resulted in decrease of Zn concentration in the shoots.

Key words: *Sedum alfredii* Hance; Zn

锌是植物生长的必需营养元素,在正常生长情况下,植物对 Zn 的吸收主要为受代谢控制的主动吸收过程。植物吸收 Zn 的速率不仅受环境因素(如生长介质中 Zn 浓度、温度、pH 值等)的影响,而且与植物的生长发育状况(如生育期、营养状况、代谢强度等)密切相关,这些因素之间的关系错综复杂,构成一个完整的系统影响植物对 Zn 吸收和积累^[1]。

超积累生态型东南景天由于长期生长在富含 Zn 的土壤和废矿堆上,不仅具有很强的耐高 Zn 胁迫能力,还具有较高的吸收和运输 Zn 的能力,其地上部 Zn 含量大于根系,具备超积累植物的特性^[2~4]。该植物是一种非常有价值的用于污染土壤的植物修复的候选材料。但是,在利用东南景天修复污染土壤的实践之前,有必要定量估计生长介质中 Zn 浓度与其生长速率和植物体内 Zn 积累之间的关系。本研究采用营养液培养和盆栽试验,研究了在不同 Zn 供应水平条件下,超积累生态型东南景天的吸收和体内 Zn 积累状况,确定其最大忍耐介质中 Zn 水平和体内最大 Zn 积累量;以及在低 Zn 和高 Zn 供应条件下,超积累生态型东南景天体内 Zn 积累速率。从而为今后开发利用该植物修复 Zn 污染土壤提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 东南景天吸收锌的动力学特性

采用营养液培养,营养液的组成为: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ $2.00 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, KH_2PO_4 $0.10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ $0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, KCl $0.10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, K_2SO_4 $0.70 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, H_3BO_3 $10.00 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ $0.50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ $1.00 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ $0.20 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ $0.01 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, Fe-EDTA $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。供试植物为超积累生态型东南景天(*Sedum alfredii* Hance),取自浙江省一个古老铅锌矿,自来水冲洗干净,剪成大小一致枝条,预培养 15d(长出比较旺盛的根系后),开始进行 Zn 处理。设置低 Zn($1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)和高 Zn($500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)两个处理,以 $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 形态加入,重复 3 次,每 2d 更换 1 次营养液。在处理 0、1、2、4、8、16、32d 取样,每次每重复取 6 株植株,植物样品分为叶片、茎和根系,测定各部分鲜重。然后在 60°C 下烘干至恒重,测定干物质质量;最后用不锈钢粉碎机磨细,过 60 目尼龙网筛,供分析测定用。植物组织中 Zn 含量测定采用干灰化法,即先称取 0.100g 样品在 550°C 马福炉中灰化,再用 1:1 HCl 溶解,过滤,定容至 50 ml ,用原子分光光度计法(岛津公司生产的 AA-6800 型)测定 Zn 含量。

1.2 东南景天吸收溶液锌的特性

植物预培养和基础营养液的组成同 1.1。共设 10 个 Zn 处理水平,即 1、10、50、250、500、1000、5000、10000、15000 和 $20000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn,以 $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 形态加入,重复 3 次,每 2d 更换 1 次营养液,处理 21d 后取样分析。植物样品的处理、测定项目和方法同 1.1。开始处理时,营养液中的大量元素的浓度降低 1 倍,微量元素的浓度保持不变,以防止在高 Zn 处理水平下产生沉淀,降低营养液中 Zn 离子的活度,在整个试验过程中,未发现营养液中出现沉淀。

1.3 东南景天吸收土壤锌的特性

采用盆栽试验,供试土壤为黄泥沙土,采自浙江省富阳市的茶园土壤,其基本理化性质为:pH(土:水 = 1:2.5)6.13、有机质 $21.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、阳离子交换量 $6.864 \text{ mmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、总 N $890 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、碱解 N $70.22 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、总 P $560 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、有效 P $9.53 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、总 Zn $165.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。土壤自然风干后,过 5mm 筛,把土壤装入塑料筐(60cm × 40cm × 15cm)中,每筐装土 10kg, Zn 添加量为 0, 100, 200, 400, 600, 800, 1200, 1600, 2000 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土(以 $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 形态加入),然后加入去离子水,充分拌匀,进行土壤预培养。在培养过程中采用称重法保持土壤含水量为田间最大持水量的 70% ~ 75%。土壤培养 1a 后,于 2002 年 4 月 9 日开始盆栽试验。把培养的土壤分装于塑料小花盆中,每盆装土 0.4 kg (按干土计),每盆各施 0.08 g 尿素和 0.16 g KH_2PO_4 ,与土壤充分拌

匀,随机排列,每盆移栽3株东南景天,重复5次。在整个试验过程中采用称重法保持土壤含水量为田间最大持水量的70%~75%。5月13日(生长35d后)第1次收获植物的地上部,即离土壤表面2~3cm用不锈钢剪刀剪下地上部,保留茎基部的幼芽和根系,植物继续生长,于7月21日(在生长了68d后)第2次收获植株的地上部。每次收获测定地上部的鲜重、干重和Zn含量,测定方法同1.1。

2 结果与讨论

2.1 东南景天吸收锌的时间动态变化

东南景天体内Zn积累模式受溶液中Zn浓度的影响(图1)。在 $1\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn处理水平下,叶片和茎中Zn含量远远高于根系,处理2d后,叶片和茎中Zn含量达到最大值,分别为9177($300\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)和9202($1661\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$),此后,随着处理时间的进展,叶片和茎中Zn含量又表现为下降趋势,其原因可能是生物量增加的稀释效应,是否还存在其他原因,尚有待进一步研究。根系Zn含量随着处理时间的增加而平缓增加,各取样时间之间的差异不显著。 $500\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn处理水平下,在0~16d处理时间段,叶片和茎Zn含量随着处理时间的增加而迅速增加,各取样时间之间的差异达显著水平;但处理16d后,叶片Zn含量基本上达到稳定,约为 $20000\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,茎Zn含量增加速率减慢,如处理16和32d,其含量分别为16573($712\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)和18668($460\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)。然而,根系Zn含量在处理0~16d内增加缓慢,但处理16d后,其含量急剧上升,处理32d的根系Zn含量约是处理16d的2倍,其原因可能在于地上部Zn的积累已达到饱和,根系吸收的Zn被滞留在根系,从而导致根系Zn含量急剧增加。

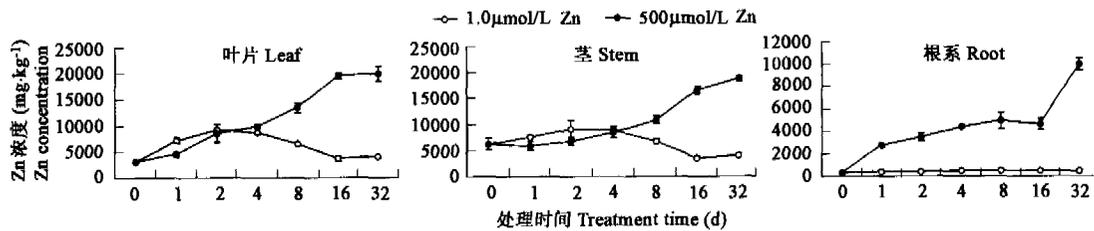


图1 东南景天各器官中Zn含量随Zn处理时间的变化

Fig.1 Zn concentrations in organs of hyperaccumulating ecotype *Sedum alfredii* Hance exposed to two levels of Zn after different treatment time

误差线代表正负标准差 Error line indicated \pm SE, $n = 3$

2.2 东南景天对溶液锌的生长反应

当营养液中Zn浓度大于 $5000\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,处理3d后,东南景天出现了明显的中毒症状,即根尖发黑,叶片失水萎蔫,其症状随Zn处理水平和处理时间的增加而加剧。到收获时,根系完全变黑,且 $10000\sim 20000\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理的植物全部死亡, $5000\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理的根系也全部发黑,但地上部没有死亡。在 $1\sim 1000\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn处理范围内,植株生长正常。东南景天表现的Zn中毒症状与其他景天属植物相同^[2],但Zn超积累模式植物——遏蓝菜(*Thlaspi caerulescens*)的Zn中毒症状表现为叶片失绿发黄或叶片变紫,叶尖坏死,生长受阻^[5,6]。

由表1可见,当 $\text{Zn} \geq 5000\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,虽然最长根长和根系干物质产量显著减少,与 $1\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理之间的差异达极显著水平,但只有当 $\text{Zn} \geq 10000\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,才对叶片和茎的干物质产量、株高产生明显的负效应,说明根系生长比地上部对生长介质中高浓度的Zn更为敏感。因此,随着Zn处理浓度的增加,地上部/根系的比值增加,而*Thlaspi caerulescens*的地上部比根系对高锌胁迫更为敏感,其地上部/根系的比值随着Zn处理浓度的增加而减少^[5]。

2.3 东南景天对土壤锌的生长反应

图2显示,低Zn(对照)条件不利于东南景天的生长,适当的增加土壤Zn含量能促进其的生长,即随着土壤Zn添加量的增加,东南景天的地上部的干物质产量增加,在5月13日(第1次)和7月21日(第2次)收获

时,其地上部的干物质产量分别在 Zn 添加量为 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土和 $800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土处理达到最大值 ($(0.71 \pm 0.14) \text{ g} \cdot \text{盆}^{-1}$ 和 $(1.45 \pm 0.33) \text{ g} \cdot \text{盆}^{-1}$), 分别是对照的 1.3 倍和 4.0 倍。但随着土壤 Zn 添加量的进一步增加 ($\geq 1600 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土), 东南景天的生长和发育受到抑制, 地上部的干物质产量显著下降, 尤其在 7 月 21 日收获表现更为明显, 如在 Zn 添加量为 $2000 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土处理的干物质产量 ($(0.25 \pm 0.12) \text{ g} \cdot \text{盆}^{-1}$) 分别比 $800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土处理和对照 ($(0.36 \pm 0.12) \text{ g} \cdot \text{盆}^{-1}$) 减少了 31% 和 83%。

2.4 东南景天吸收溶液锌的特性

图 3 显示, 在 $1 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 范围内, 随着营养液中 Zn 浓度的上升, 根系 Zn 浓度缓慢增加, 即从 $0.348 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (DW) 增加到 $4.554 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (DW); 而叶片和茎 Zn 浓度迅速上升, 各处理之间的差异达显著水平, 在 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 处理水平下, 叶片和茎 Zn 浓度均达到最大值, 分别为 $25.32 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (DW) 和 $29.79 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (DW)。1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 处理与 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 处理比较, 叶片和茎 Zn 含量没有显著性差异, 而前者根系 Zn 含量约是后者的 2.5 倍; 此后, 随着 Zn 处理水平的进一步增加, 叶片和茎 Zn 含量急剧下降, 根系 Zn 含量反而增加。

表 1 东南景天对溶液 Zn 的生长反应

Table 1 Growth response of *Sedum alfredii* Hance to Zn level in nutrient solution

Zn 处理 Zn treatment ($\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)	干重 (g/plant) Dry weight			地上部/根系 Shoot/root ratio	最长根长 (cm) Length of root	株高 (cm) Shoot height
	叶片 Leaf	茎 Stem	根系 Root			
1	0.41	0.22	0.080	8.0	16.5	19.4
10	0.35	0.19	0.074	7.3	14.1	17.6
50	0.42	0.16	0.075	7.8	16	16.5
250	0.30	0.12	0.072	5.8	16.7	16.0
500	0.31	0.14	0.078	5.8	16.1	15.7
1000	0.33	0.20	0.079	6.9	12.7	16.8
5000	0.30	0.21	0.032	16.5	6.0	16.5
10000	0.24	0.19	0.018	24.0	5.6	17.0
15000	0.20	0.18	0.014	26.7	6.1	15.7
20000	0.15	0.17	0.012	27.8	5.2	15.5
ANOVA F ratio	12.0***	7.0***	24.0***	27.9***	43.8***	9.6***
LSD _{0.05}	0.073	0.035	0.018	5.136	2.28	1.10
LSD _{0.01}	0.099	0.048	0.025	6.999	3.11	1.49

在 $1 \sim 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 范围内, 各器官 Zn 含量以茎 > 叶片 > 根系, 而当 Zn 处理水平 $\geq 5000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 时, 则以根系 > 茎 > 叶片。因此, 随着 Zn 处理水平增加, 叶片 Zn 含量/根系 Zn 含量和茎 Zn 含量/根系 Zn 含量的比值减少, 即分别从 18.2 和 37.4 减少到 0.16 和 0.21。其原因可能在于 $5000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 以上的处理对植物产生了毒害作用, 根系细胞膜、细胞器和细胞骨架被破坏, 根系的呼吸作用和叶片的蒸腾作用急剧下降 (表 1 表明, $5000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 以上的处理对东南景天根系生长有明显的抑制作用, 根系坏死, 叶片失水萎蔫), 根系吸收的 Zn 不能主动向地上部转运, Zn 被滞留在根部, 再加上根系细胞膜的选择性被破坏, Zn 通过被动吸收进入根细胞或吸附在细胞壁上, 从而导致根系 Zn 含量急剧上升, 而叶片和茎 Zn 含量减少。

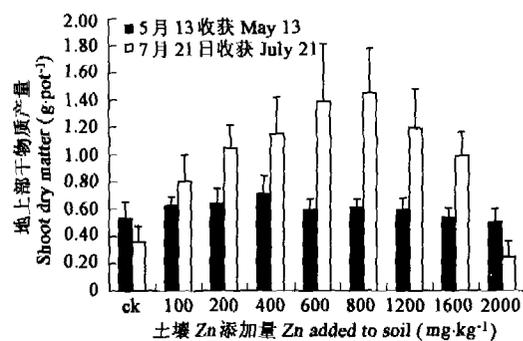


图 2 东南景天对土壤 Zn 的生长反应

Fig. 2 Shoot dry matter yields of *Sedum alfredii* Hance growing on the Zn-enriched soils

误差线代表正负标准差 Error line indicated \pm SE, $n = 5$

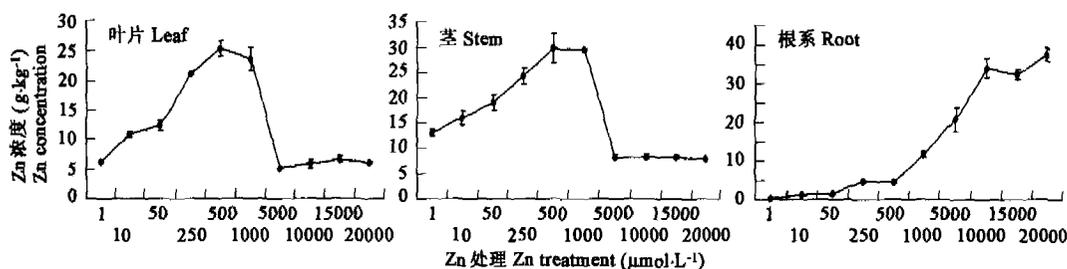


图3 东南景天叶片、茎和根系锌含量随着溶液 Zn 水平的变化

Fig.3 Zinc concentration in leaf, stem and root of hyperaccumulating ecotype *Sedum alfredii* Hance exposed to different levels of Zn in nutrient solution

误差线代表正负标准差 Error line indicated \pm SE, $n = 3$

在植株正常生长的介质 Zn 浓度 ($1 \sim 1000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 范围内, 东南景天的 Zn 吸收速率 (全株总 Zn 积累量/根系干重)^[1] 和 Zn 转运速率 (地上部总 Zn 积累量/根系干重)^[1] 均依营养液中 Zn 浓度呈对数增加 (图 4), 两者关系可分别用方程 $Y = 242.57 \ln(X) + 921.97$ ($r^2 = 0.9116$) 和 $Y = 223.12 \ln(X) + 942.07$ ($r^2 = 0.9246$) 来描述, 其中 Y 代表吸收速率或转运速率 ($\mu\text{mol Zn/g root DW}$), X 代表和营养液 Zn 浓度 ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)。

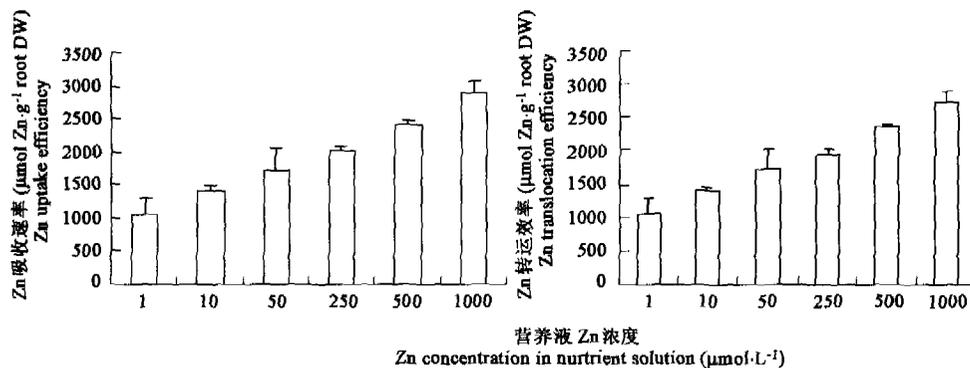


图4 东南景天对 Zn 的吸收和转运速率

Fig.4 Zinc uptake efficiency and translocation efficiency of *Sedum alfredii* Hance

误差线代表正负标准差 Error line indicated \pm SE, $n = 3$

2.5 东南景天吸收土壤锌的特性

在 5 月 13 日收获时, 东南景天地上部 Zn 浓度随着土壤中 Zn 添加量的增加而增加 (表 2), 尤其在 $ck \sim 400 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理之间, 地上部 Zn 浓度随着土壤中 Zn 添加量的增加而迅速上升, 各处理之间的差异达显著水平 ($p < 0.05$); 在 $400 \sim 1600 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 范围内, 地上部 Zn 浓度增加幅度减少, 相邻两个处理之间的差异不显著; 当土壤 Zn 添加量达到 $2000 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时, 由于土壤中过高的 Zn 对东南景天产生了毒害作用, 植株的生长受到抑制 (图 2), 其地上部 Zn 浓度也显著下降, 与 $1600 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $1200 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理之间的差异均达到显著水平。

7 月 21 日收获时, 在 Zn 浓度较低时, 随着土壤中 Zn 添加量的增加, 地上部 Zn 浓度显著增加 ($p < 0.05$); 但当土壤中 Zn 添加量 $\geq 800 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时, 地上部 Zn 浓度随着土壤中 Zn 添加量的增加而降低, 尤其当土壤 Zn 添加量 $\geq 1600 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时, 地上部 Zn 浓度急剧下降 (表 2)。对比图 2 可知, 地上部的 Zn 浓度和生物量的变化趋势表现一致。

由表 2 还可知, 7 月 21 日 (第 2 次) 收获时地上部 Zn 浓度均显著大于 5 月 13 日 (第 1 次) (除对照外), 前者约是后者的 1.5 ~ 2 倍, 其原因可能在于第 2 次收获的植株的生长时间 (68d) 比第 1 次 (35d) 长, 对比水培和土培的结果 (图 1, 图 3 和表 2), 发现 3 次试验得到的地上部 Zn 含量的最大值非常吻合, 这说明第 2 次收获时, 地上部 Zn 含量基本上已达到饱和, 而第 1 次收获没有达到最大值。此外, 两次收获时, 东南景天地上部 Zn 浓

度与土壤总 Zn 含量之间均能用 2 次方程进行拟合,相关系数达到极显著水平。

表 2 在盆栽条件下东南景天地上部 Zn 含量和富集系数

Table 2 Shoot Zn concentration and Zn accumulation coefficients (AF) of *Sedum alfredii* Hance at various soil Zn levels

土壤 Zn 添加量 (mg·kg ⁻¹) Soil Zn added	5 月 13 日收获 May 13		7 月 21 日收获 July 21	
	地上部 Zn 含量(mg·kg ⁻¹) Shoot Zn concentration	富集系数 Accumulation coefficients	地上部 Zn 含量(mg·kg ⁻¹) Shoot Zn concentration	富集系数 Accumulation coefficients
Ck	2922 f	17.71	2499 e	15.14
100	9222 e	34.80	13864 d	52.25
200	11214 d	30.72	22010 c	60.30
400	14318 c	25.34	26835 b	47.50
600	15050 bc	19.71	29098 a	38.04
800	15537 bc	16.10	28361 ab	29.39
1200	16225 ab	11.89	27553 ab	20.18
1600	17114 a	9.70	23359 c	13.23
2000	14408 c	6.65	21611 c	9.98

回归方程^{*} $Y = -0.0074x^2 + 21.077x + 2901.6$ ($R = 0.899^{**}$, $n = 45$); $Y = -0.0169x^2 + 43.419x + 3233.2$ ($R = 0.850^{**}$, $n = 45$)
Regression equation

* 回归方程中的 x 代表土壤 Zn 总含量(mg·kg⁻¹), y 代表东南景天地上部 Zn 含量(mg·kg⁻¹) In the regression equation, x refers to soil total Zn concentration(mg·kg⁻¹), y refers to shoot Zn concentration in *Sedum alfredii*(mg·kg⁻¹)

3 讨论

超积累植物从根际吸收重金属,并将其转移和积累到地上部,这过程中包括许多环节和调控位点,包括根际重金属的活化,跨根细胞质膜运输,根皮层细胞中横向运输,从根系的中柱薄壁细胞装载到木质部导管,木质部中长途运输,从木质部卸载到叶细胞(跨叶细胞膜运输),跨叶细胞的液泡膜运输,其中金属离子的跨膜运输是一个极其重要的调控机制^[7]。在营养液培养条件下,生长介质中金属的活度高,不存在金属的活化过程,控制植物体内金属的积累的第一步在金属的跨根细胞膜运输,即决定于金属跨根细胞膜的内流(influx)和外流(efflux)之间的动态平衡。从超积累生态型东南景天对 Zn 吸收的动力学结果来看(图 1),高 Zn(500 μmol·L⁻¹)条件下,根系 Zn 含量随着培养时间的延长而增加,而在低 Zn(1 μmol·L⁻¹)条件下,根系 Zn 含量保持相对稳定。这说明在高 Zn 条件下,Zn 跨根细胞膜的内流速率大于外流速率,导致根系 Zn 含量不断增加;而在低 Zn 条件下,通过预培养后,Zn 跨根细胞膜的内流和外流已达到动态平衡,从而根系 Zn 含量不再随培养时间的延长而增加。东南景天体内 Zn 积累随生长介质中 Zn 浓度变化而变化的结果进一步表明(图 2),根系 Zn 含量随着生长介质中 Zn 供应水平的增加而增加,这与其他许多报道相一致^[8,9]。Santa-Maria 和 Cogliatti^[10] 研究还发现,增加 Zn 供应水平,小麦根系 Zn 含量和 Zn 净吸收速率均增加,原因主要在于 Zn 进入根细胞共质体的内流(influx)速率的增加。Clarkson 和 Lüttge^[11] 认为,细胞膜势(membrane potential)是控制植物组织中 Zn²⁺ 浓度的重要因素之一,而一般根系的膜势有利于 Zn²⁺ 的净内流(net inward flux)。本研究结果也说明,东南景天根系 Zn 的含量随着 Zn 供应水平的增加而增加,但还不明确这种增加是主动吸收还是被动吸收增加的缘故,有待于今后进一步研究。

超积累植物不仅具有很强的吸收重金属的能力,还有很强的向地上部转运重金属的能力。本研究发现,在恒定的 Zn 供应水平条件,超积累生态型东南景天的叶片和茎 Zn 含量并不是随着培养时间的延长而无限增加,而是都有一个最大值(图 1)。同时,在东南景天正常生长的介质 Zn 浓度范围内,叶片和茎 Zn 含量开始随着介质中 Zn 浓度增加而增加,但达到一个平台后,就不再随着介质中 Zn 浓度的增加而增加(图 2,表 2),而根系不存在这种“饱和”现象。这表明东南景天根系吸收的 Zn 向地上部的转运受生长介质中 Zn 浓度和体内 Zn 状况的双重控制,而根系吸收 Zn 的速率主要受生长介质中 Zn 水平控制。最近对 Zn 超积累的模式植物遏蓝菜(*Thlaspi caerulescens*)超积累 Zn 的生理及分子机制研究发现,Zn 跨膜运输受膜运输蛋白的调控,超积累植物的根系和地上部 ZNT(Zn 运输蛋白)基因的表达丰度比非超积累植物高,且其表达丰度受生长介质中 Zn 浓度和植物组织内 Zn 状况调控^[12-14]。东南景天体内是否也存在同一或类似的 Zn 运输蛋白,其表达丰度是否

同样受生长介质中 Zn 浓度和植物组织内 Zn 状况影响,有待于进一步探明。

利用超积累生态型东南景天对高 Zn 胁迫的强耐性和超积累的特性,可开发利用其修复 Zn 污染土壤或水体。植物修复的效率主要取决于地上部的生物量和金属含量。本研究结果发现,超积累生态型东南景天对生长介质中 Zn 的忍耐也有一定的极限,当生长介质中 Zn 超过一定值时,(溶液 $Zn \geq 5000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$; 土壤 $Zn \geq 1600 \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$),植物的生长受到抑制(表 1,图 2),更有趣的是其叶片和茎 Zn 含量(图 3)、或地上部 Zn 含量(表 2)也急剧下降。在利用该植物修复污染土壤或水体时,首先通过室内盆栽实验定性评价污染土壤或水体中 Zn 含量是否超过东南景天正常生长范围。此外,从东南景天对 Zn 吸收的动力学特性来看,其叶片和茎含量也并不随着培养时间的延长而无限增加,而是有一个极限值,考虑到东南景天的无性繁殖和适于刈割的特点,可以结合室内盆栽实验的结果,一年内刈割收获该植物地上部几茬,从而提高其修复污染土壤的效率。

References:

- [1] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. San Diego. CA. USA. Academic Press, 1995.
- [2] Long X X, Yang X E, Ye Z Q, et al. Study of the differences of uptake and accumulation of zinc in four species of *Sedum linn*. Acta Bot Sin., 2002, 44:152 ~ 157.
- [3] Yang X E, Long X X, Ni W Z, et al. Zinc tolerance and hyperaccumulation in a new ecotype of *Sedum alfredii* Hance. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25: 665 ~ 672.
- [4] Yang X E, Long X X, Ni W Z, et al. *Sedum alfredii* H: A new Zn hyperaccumulating plant first found in China. Chin. Sci. Bull., 2002, 47, 1634 ~ 1637.
- [5] 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*. Plant Cell and Environment, 1997, 20:898 ~ 906.
- [6] Shen Z G. Uptake of mineral elements by hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* under different zinc treatments. Journal of Nanjing Agricultural University, 1998, 21(2):47 ~ 53.
- [7] Yang X E, Long X X, Ni W Z. Physiological and molecular mechanisms of heavy metal uptake by hyperaccumulating plants. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2002, 8: 8 ~ 15.
- [8] Baker A J M. Metal tolerance. New Phytol, 1987, 106:93 ~ 111.
- [9] Denny H J, Wilkins D A. Zinc tolerance in *Betula* spp. I. Effect of external concentration of zinc on growth and uptake. New Phytol., 1987, 106:517 ~ 524.
- [10] Santa-Maria G E, Cogliatti D H. The regulation of zinc uptake in wheat plants. Plant Science, 1998, 137:1 ~ 12.
- [11] Clarkson D T, Lüttge U. Mineral nutrition:divalent cations, transport and compartmentation. Prog. Bot., 1989, 23:552 ~ 560.
- [12] Assunção A G L, Costa Martins P D A, Foletier S D E, et al. Elevated expression of metal transporter genes in three accessions of the metal hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. Plant. Cell and Environment, 2001, 24:217 ~ 226.
- [13] Lasat M M, Pence N S, Garvin D F, et al. Molecular physiology of zinc transport in the Zn hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. J. Exp. Bot., 2000, 51:71 ~ 79.
- [14] Pence S N, Larsen P B, Ebbs S D, et al. The molecular physiology of heavy metal transport in the Zn/Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. Proceedings of the National Academy of Science USA, 2000, 97:4956 ~ 4960.

参考文献:

- [3] 杨肖娥,龙新宪,倪吾钟.不同生态型的东南景天植物对锌的耐性和积累特性的差异研究,植物生态学报,2001,6:670 ~ 677.
- [4] 杨肖娥,龙新宪,倪吾钟,等.东南景天(*Sedum alfredii* H)——一种新的锌超积累植物,科学通报,2002,47:1003 ~ 1006
- [6] 沈振国.不同锌处理下重金属超量积累植物 *Thlaspi caerulescens* 对养分的吸收.南京农业大学学报,1998, 21(2):47 ~ 53.
- [7] 杨肖娥,龙新宪,倪吾钟.超积累植物吸收重金属的生理及分子机制.植物营养与肥科学报,2002, 1:8 ~ 15.