

铜毒对海州香薷 (*Elsholtzia splendens*) 不同种群 光合作用和蒸腾作用的影响

柯文山^{1,2}, 熊治廷², 柯世省³, 金则新³

(1. 湖北大学生命科学学院, 武汉 430062 2. 武汉大学资源与环境科学学院, 武汉 430079 3. 台州学院生命科学学院, 台州 317000)

摘要 通过水培实验,对种子分别来自湖北省铜绿山、赤马山铜矿区和红安非矿区的海州香薷种群在铜胁迫下的光合作用和蒸腾作用进行了比较研究。结果发现,矿区两个种群在铜胁迫下的光合能力明显比非矿区种群强,尤其在高 Cu (100 $\mu\text{mol}/\text{M}$)处理更为显著:如铜绿山和赤马山叶片净光合速率分别为 13.15 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 12.59 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,为红安种群 (1.07 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 的 13 倍;铜绿山和赤马山种群的光能利用效率分别为 0.0221 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ 和 0.0224 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{ photon}$,为红安种群 (0.003 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{ photon}$) 的 7 倍。表观量子产额在两个矿区种群中没有明显的变化,低 Cu (5 和 20 $\mu\text{mol}/\text{L}$)处理促进了矿区种群叶绿素 (Chl a 和 Chl b)含量的增加,而非矿区种群的这两个指标则随处理浓度的增加而迅速下降。来自矿区两个种群的蒸腾速率受铜的胁迫影响较小,而来自非矿区种群随处理浓度的加大而明显降低,其叶片的蒸腾速率在 5、20 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 和 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 浓度处理时迅速下降为对照的 62.74%、50.96% 和 42.6%,水分利用效率在矿区两个种群中随处理水平的增大而提高,在 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 处理时铜绿山和赤马山种群分别是对照的 161.83% 和 130.41%,而非矿区种群随处理浓度的增加而急剧降低。另外,矿区两个种群的呼吸速率和气孔阻力随处理浓度的降低和升高的幅度明显比非矿区小。总之,在铜污染胁迫下,矿区种群保持的这种生理生态特性是其能在这种环境中正常生长定居的重要原因,是其长期进化的结果。

关键词 铜 海州香薷 光合作用 蒸腾作用

文章编号: 1000-0933 (2007) 04-1368-08 中图分类号: Q948, X171 文献标识码: A

Effects of copper toxicity on photosynthesis and transpiration of three *Elsholtzia splendens* Nakai ex F. Maekawa populations

KE Wen-Shan^{1,2}, XIONG Zhi-Ting², KE Shi-Sheng³, JIN Ze-Xin³

1 School of Life Science of Hubei University, Wuhan 430062, China

2 School of resource and Environmental Science of Wuhan University, Wuhan, 430079, China

3 School of Life Science of Taizhou College, Taizhou, Zhejiang Province 317000, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (4) 1368 ~ 1375.

Abstract Three *Elsholtzia splendens* populations, one from an uncontaminated site (Hong'an) and the other from two Cu mine sites (Tonglvshan and Chimashan), were studied in hydroponic experiments for the photosynthesis and transpiration under Cu treatment. The results showed that, under Cu stresses, the capacity of photosynthesis in the two populations from Cu mine sites was stronger than that in the non-polluted population. Under 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ Cu treatment, the net

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30570322); 浙江省自然科学基金资助项目 (Y504256)

收稿日期 2006-02-25; 修订日期 2006-07-19

作者简介 柯文山 (1965 ~), 男, 湖北人, 博士, 副教授, 主要从事植物种群生态、环境污染毒理生态和污染的生物修复研究. E-mail: kokews2000@163.com

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30570322) and Natural Science Foundation of Zhejiang Province (No. Y504256)

Received date 2006-02-25; **Accepted date** 2006-07-19

Biography KE Wen-Shan, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant population ecology, Eco-toxicology and bioremediation of contaminated environment. E-mail: kokews2000@163.com

photosynthesis rates of leaves in the populations from Tonglvshan and Chimashan were $13.15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and $12.59 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectively, which were around 13 times higher than that in Hongan population ($1.07 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Using efficiencies of light in the two Cu mine populations were 0.0221 and 0.0224 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{ photon}$, respectively, which were about 7 times higher than that in Hongan population (0.003 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{ photon}$). It was found that there was no significant change in apparent quantum efficiency in the two mine populations and a significant reduction in the non-polluted population under different Cu treatment. The chlorophyll (Chl a and Chl b) contents in the non-polluted population decreased significantly with the increase of Cu concentration, while in the two mine populations, the chlorophyll (Chl a and Chl b) contents increased with lower Cu treatment. Transpiration rates in the two mine populations were less influenced by Cu treatment. However, the transpiration rate in Hongan population was significantly decreased by the Cu treatment, which was 62.74%, 50.96% and 42.6% of the control under 5, 20 $\mu\text{mol/L}$ and 100 $\mu\text{mol/L}$ Cu treatments, respectively. Using efficiency of water in two mine populations increased with the increase of Cu concentration. With 100 $\mu\text{mol/L}$ Cu treatment, the using efficiency of water in Tonglvshan and Chimashan populations was 161.83% and 130.41% of the control, respectively. In addition, it was also found that the decrease of dark respiration rate and the increase of stomatic resistance in the two mine populations were smaller than that in the non-polluted population. In conclusion, these eco-physiological characteristics might be important factors that cause the two copper mine populations grow normally in the Cu-contaminated soils, indicating that the two populations have developed into Cu-resistant populations.

Key Words : Cu ; *Elsholtzia splendens* ; photosynthesis ; transpiration

海州香薷 (俗称铜草 *Elsholtzia splendens* Nakai ex F. Maekawa) 广泛分布在我国长江中下游地区^[1]。尤其在铜矿区, 海州香薷生长异常茂盛, 是矿区优势种之一, 且对铜有较高的耐性和较强的累积能力^[1~3]。作为 Cu 矿的指示植物之一, 海州香薷常用于植物探矿^[4]。近几年的研究显示, 海州香薷是一种可应用于重金属污染土壤修复和植被恢复的植物^[2, 5~7]。许多研究者对海州香薷的 Cu 吸收富集能力、在修复 Cu 污染土壤中的作用以及从微区分布、根系分泌物、铜结合蛋白和其它一些生理生化机理等方面做过许多研究^[8~13]。光合作用和蒸腾作用是植物生长和发育两个重要的生理过程。杨明杰^①通过 Cu 对海州香薷光合作用和蒸腾作用的影响发现, 其光合速率 (在 $\leq 100 \mu\text{mol/L}$ Cu 范围) 和蒸腾速率 (在 $\leq 50 \mu\text{mol/L}$ Cu 范围) 随 Cu 供应水平提高而上升, 其抑制海州香薷光合作用的 Cu 临界浓度比许多耐 Cu 植物高得多。由于长期在污染环境下生存, 铜矿区的海州香薷可能已经发生了与污染环境相适应的抗性进化^[14], 形成抗性生态型。研究抗性生态型和敏感生态型的生理生态差异是揭示植物抗性机理, 使重金属污染的植物修复技术得到广泛应用的一条重要途径。我们以前的研究显示: 矿区种群在铜抗性及对铜胁迫的抗氧化能力等生理反应方面与非污染区种群不同^[9, 15]。本文通过水培实验, 对种子分别来源于湖北省大冶铜绿山 (污染区)、阳新赤马山 (污染区) 和红安华河 (非污染区) 的海州香薷 3 个种群在铜离子胁迫下的光合作用和蒸腾作用进行比较研究, 以期通过污染区和非污染区海州香薷种群对铜的生理生态反应的差异, 进一步了解植物对铜抗性的生态适应。同时, 矿区尾矿和废弃地的植被恢复或修复, 不仅面临高金属污染, 还面临土壤保水力差, 易干旱的环境胁迫。研究海州香薷的净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的生理生态特性, 对认识该植物在铜胁迫下的生长发育规律及耐受性具有重要意义, 可为合理进行该植物矿区废弃地的植物修复或植被恢复提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料和处理

海州香薷 3 个种群的种子分别来自湖北省大冶铜绿山古铜矿遗址、湖北省阳新县赤马山铜矿和湖北省红

① 杨明杰, 海州香薷铜超富集和耐性机理。浙江大学博士论文, 2001, 76~78

安县华河非矿区,都属于同一亚热带气候带,其地理坐标和土壤条件见表 1。海州香薷种子用 0.3% 的次氯酸钠消毒 20min,蒸馏水洗净,于光照培养箱萌发。挑选萌发的种子于酸洗过的石英砂中培养。待幼苗长至 6 ~ 8 叶苗龄时,挑选生长一致植株,移栽于盛有 1/2 浓度 Hoagland 完全营养液的塑料容器中培养。植物培养于 25℃/12h 光照、20℃/12h 黑暗,相对湿度 45% ~ 65%、光照强度不小于 10000lx 的人工培养室中。培养在武汉大学资源与环境学院植物培养室进行。

表 1 海州香薷 3 个种群取样点位置及土壤 (0 ~ 10 cm) 性状

Table 1 Coordinates of three sites and characters in (0 ~ 10 cm depth) the local soils supporting the three natural populations of *E. splendens*

种群 Population	地理坐标 Coordinate	有机炭 Org C (%)	总铜 Total Cu (mg·kg ⁻¹)	有效态铜 EDTA Cu (mg·kg ⁻¹)	pH (H ₂ O)
大冶 DY	E114°53'N30°05'	1.02 ± 0.06	7789.8 ± 542.7	1704.8 ± 382.6	5.81 ± 0.24
阳新 YX	E114°55'N30°02'	0.87 ± 0.07	6057.2 ± 96.8	676.3 ± 58.4	5.78 ± 0.16
红安 HA	E114°40'N31°02'	2.46 ± 0.09	52.6 ± 2.8	8.7 ± 3.4	5.47 ± 0.15

表中数据为平均值 ± 标准偏差 (n = 3) Data in the table are means ± SD (n = 3)

幼苗预培养 1 周后采用含有不同浓度的 Cu²⁺ 营养液进行处理培养。营养液每 3 d 更换 1 次。Cu²⁺ 铜处理水平为 CK (对照), 5 μmol/L, 20 μmol/L 和 100 μmol/L, 以 CuSO₄ · 5H₂O 的形式提供。处理 1 周后测定有关生理指标。每处理 3 个重复, 每重复 4 株幼苗, 每株测 3 片健康叶。

1.2 净光合速率和蒸腾速率的测定

培养条件下不离体 (活体) 用英国 ADC 公司生产的 LCA-4 型便携式全自动光合测定系统进行测定 [6], 同时用其开放系统测定叶片表面光合有效辐射 (PAR, μmol photon m⁻² s⁻¹)、净光合速率 (P_n, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹)、气温 (T_a, 25℃)、空气相对湿度 (RH, 45% ~ 65%) 和空气 CO₂ 浓度 (μmol mol⁻¹)、蒸腾速率 (H₂O, μmol m⁻² s⁻¹)、气孔阻力 (m² s mol⁻¹) 等。

1.3 光响应测定

测试光响应时, 叶片均匀地用多层纱布逐渐遮光法 [7], 从强光直到 0, 大于 200 μmol m⁻² s⁻¹ 强光下每梯度为 100 ~ 200 μmol m⁻² s⁻¹、弱光下 (小于 160 μmol m⁻² s⁻¹) 为 20 ~ 30 μmol m⁻² s⁻¹, 每梯度遮荫持续时间以读数稳定为准, 测得从高到低一系列光强辐射下叶片的光合有效辐射、净光合效率等。测得从高到低一系列光合有效辐射下叶片的净光合速率, 拟合光响应曲线, 求得表观量子效率, 计算光补偿点。

1.4 叶绿素含量测定

取与测定光合作用相同位置和相同成熟度的叶片约 0.5 g (鲜重), 用 3 ml 66 mmol/L 冷磷酸缓冲液 (pH 7.2 含 10 mmol/L KCl) 匀浆, 再用 4 体积的冷丙酮浸提, 上清液于日本岛津 UV-1600 型紫外分光光度计测 Chl a 和 Chl b 含量, 每个样品重复 3 次, 取平均值。计算参考文献 [8]。

1.5 统计分析

采用二维方差分析 (ANOVA) 分析种间和处理间的差异, 铜浓度处理间和种间的平均数的差异程度用 Duncan 的多重比较 (SSR) (P < 0.05)。

2 结果

2.1 铜对海州香薷叶片净光合速率 (P_n) 的影响

光合速率是反映光合作用强弱的最重要指标, 光合速率大, 表明植物光合作用的水平高, 反之亦然。从图

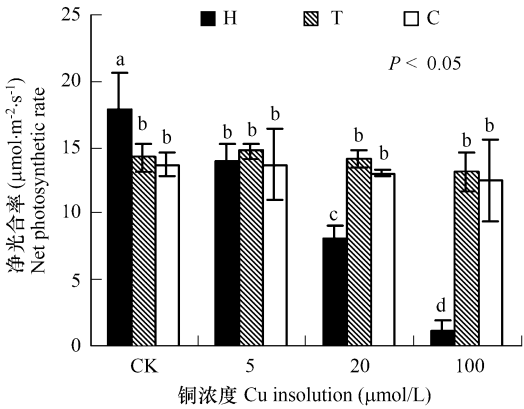


图 1 Cu 处理下的海州香薷 3 个种群叶片的净光合速率

Fig. 1 Net photosynthetic rate of three *E. splendens* populations under different Cu treatment

H: 红安 Hongan, 非矿区 non mine site; T: 铜绿山 Tonglvshan, 铜矿区 Copper mine site; C: 赤马山 Cimashan, 铜矿区 Copper mine site. 下同 the same below; 图标上的不同字母表示显著性差异 Different letters in the colums indicate a significant difference (P < 0.05), 下同 the same below

1 可以看出,矿区种群和非矿区种群叶片的净光合速率有明显的差异,来自矿区(铜绿山、赤马山)的两个种群在不同浓度的 Cu 处理下叶片净光合速率都没有受到明显的影响,彼此之间也没有明显的差异,而非矿区(红安)种群则随处理浓度的增加而明显降低。具体表现为,在对照组,铜绿山和赤马山种群叶片的净光合效率分别为 $14.24\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 和 $13.69\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$,矿区两个种群间没有明显的差异,而明显低于非矿区种群(红安)的净光合速率 ($17.78\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$),在 $20\mu\text{mol/L}$ 和 $100\mu\text{mol/L}$ 铜处理下,红安种群叶片净光合速率分别降为 $8.07\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 和 $1.07\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$,矿区两个种群叶片净光合速率没有明显的变化,铜绿山种群分别为 $14.12\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 和 $13.15\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$,赤马山分别 $13.01\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 和 $12.59\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 。显然,矿区两个种群在较高铜处理下明显高于非矿区种群,尤其是 $100\mu\text{mol/L}$ 处理,矿区两个种群的净光合效率是非矿区红安的 13 倍。

2.2 光能利用效率变化

矿区两个种群的光能利用效率没有明显的差异,而非矿区有明显的差异(图 2)。在对照组,来自铜绿山和赤马山矿区的两个种群的光能利用效率(SUE)分别为 $0.0267\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$ 和 $0.0245\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$,都明显低于红安非矿区种群 ($0.0343\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$);在较高铜 ($20\mu\text{mol/L}$ 和 $100\mu\text{mol/L}$)处理,铜绿山种群光能利用效率为 $0.0225\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$ 和 $0.0221\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$,赤马山种群为 $0.0221\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$ 和 $0.0224\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$,明显高于红安种群 ($0.0172\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$ 和 $0.003\mu\text{mol CO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{ photon}$)。总之,非矿区种群光能利用效率随处理浓度的增加而明显降低,矿区种群在较高铜 ($20\mu\text{mol/L}$ 和 $100\mu\text{mol/L}$)处理的光能利用效率也下降,但降低的幅度明显比非矿区种群小。

2.3 光合作用的光响应

由图 3 可知,在不同浓度铜的处理下,矿区种群和非矿区种群表观量子效率表现出不同的变化趋势:非矿区种群随处理浓度的增加而降低,在 $20\mu\text{mol/L}$ 和 $100\mu\text{mol/L}$ 浓度处理的降低程度达到显著水平 ($P < 0.05$),而矿区种群的表观量子效率在低浓度 ($5\mu\text{mol/L}$)处理有一定升高,中间浓度处理有一定下降,但变化不显著。在对照组中,矿区种群的表观量子效率低于非矿区,而在 $20\mu\text{mol/L}$ 和 $100\mu\text{mol/L}$ 浓度处理中,则是矿区种群明显高于非矿区种群,尤其是 $100\mu\text{mol/L}$ 处理,矿区两个种群的表观量子效率是非矿区的 5 倍多。

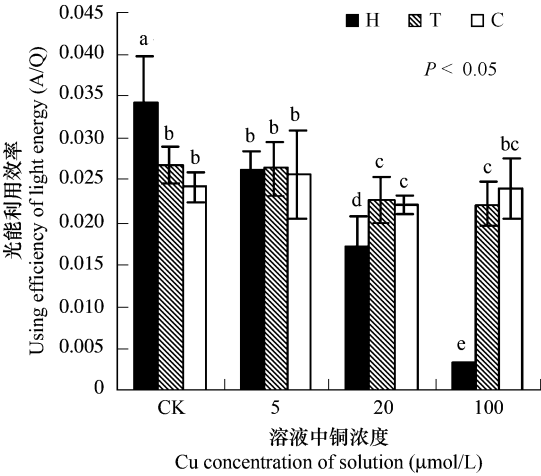


图 2 Cu 处理下的海州香薷 3 个种群叶片的光能利用效率
Fig.2 Using efficiency of light energy of three *E. splendens* populations under different Cu treatment

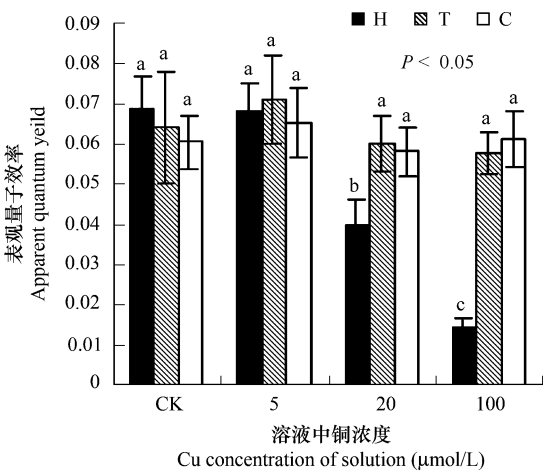


图 3 Cu 处理下的海州香薷 3 个种群的表观量子效率
Fig.3 Apparent quantum efficiency of three *E. splendens* populations under different Cu treatment

2.4 铜对海州香薷叶片叶绿素含量的影响

铜绿山和赤马山两个矿区种群在 $5\mu\text{mol/L}$ 和 $20\mu\text{mol/L}$ 处理水平,其叶绿素 a 和 b 含量比对照都有所增

加,而红安种群则随处理浓度的增加而迅速降低(图4)。3个种群中,铜绿山和赤马山种群叶绿素含量没有明显的差异,红安种群在20 $\mu\text{mol/L}$ 和100 $\mu\text{mol/L}$ 处理处,其叶绿素a、叶绿素b含量则明显低于矿区种群。

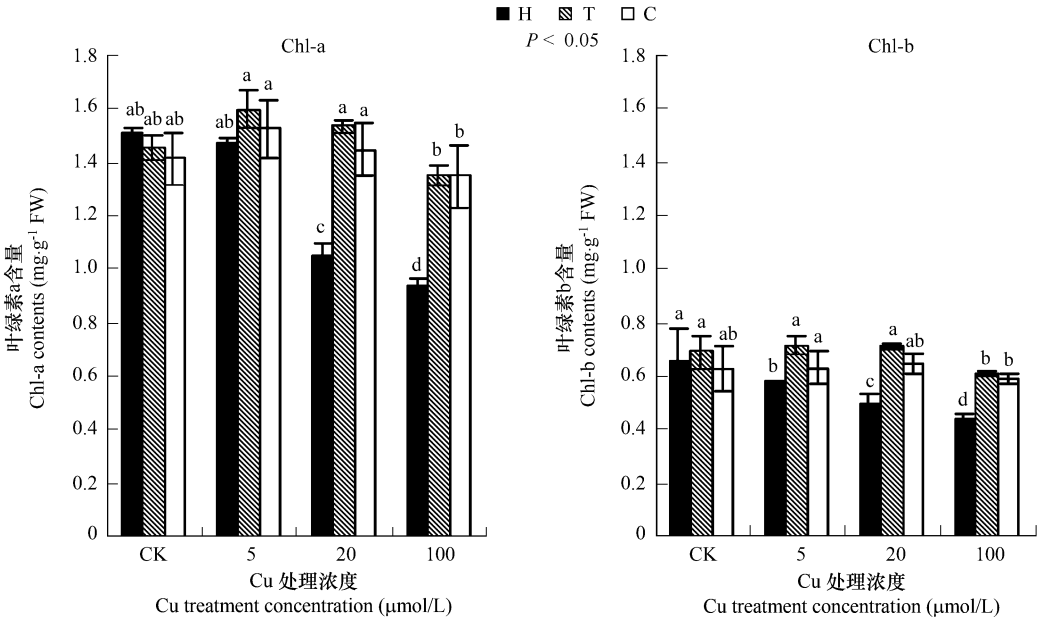


图4 Cu处理后的海州香薷3个种群的叶绿素a和b的含量

Fig.4 The contents of chlorophyll a (Chl a) and chlorophyll b (Chl b) in three *E. splendens* populations after Cu treatment

2.5 铜对海州香薷叶片暗呼吸速率的影响

Cu对海州香薷3个种群的暗呼吸速率的影响如图5。在5 $\mu\text{mol/L}$ Cu处理,非矿区种群暗呼吸速率略有增强,但在较高铜浓度(20 $\mu\text{mol/L}$ 和100 $\mu\text{mol/L}$)处理时则迅速降低。矿区种群在5 $\mu\text{mol/L}$ Cu处理时,暗呼吸速率增强的幅度较大,其中赤马山的暗呼吸速率显著高于对照;在100 $\mu\text{mol/L}$ Cu处理,矿区两个种群都开始下降,但没有非矿区种群下降那么明显。总的说来,在对照组,非矿区种群的暗呼吸速率高于矿区,而在20 $\mu\text{mol/L}$ 和100 $\mu\text{mol/L}$ 处理中则是矿区种群显著高于非矿区($P < 0.05$)。

2.6 铜对海州香薷蒸腾速率的影响

铜对3个种群蒸腾速率的影响也表现出明显的差异(图6)。在5、20 $\mu\text{mol/L}$ 和100 $\mu\text{mol/L}$ 浓度处理时,非矿区种群叶片的蒸腾速率迅速下降为对照的62.74%、50.96%和42.6%,而矿区种群在5 $\mu\text{mol/L}$ 和20 $\mu\text{mol/L}$ 处理时则没有明显的变化,在高浓度处理(100 $\mu\text{mol/L}$)才有明显的下降。总之,在不同铜浓度处理中,矿区两个种群的蒸腾速率明显高于非矿区种群。

2.7 铜对海州香薷水分利用效率的影响

水分利用效率的大小直接由蒸腾速率和净光合速率来决定。从图7可以看出,在对照和低浓度(5 $\mu\text{mol/L}$ Cu)处理时,非矿区种群水分利用效率高于矿区种群,而在高浓度(100 $\mu\text{mol/L}$)处理,则是矿区种群明显比非矿区高($P < 0.05$)。矿区和非矿区种群的变化趋势也不同,非矿区种群在低浓度处理水分利用

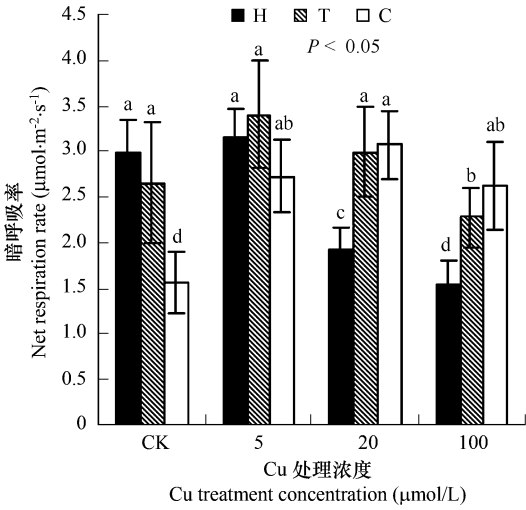


图5 铜处理下的海州香薷3个种群的暗呼吸速率

Fig.5 Dark respiration rate of three *E. splendens* populations under different Cu treatment

效率升高,随处理浓度的加大而急剧下降,在 100 $\mu\text{mol/L}$ 处理达到最低,是对照的 14.43%;矿区两个种群水分利用效率随处理水平的增大而提高,在 100 $\mu\text{mol/L}$ 达到最高水平,铜绿山和赤马山种群分别是对照的 161.83% 和 130.41%。

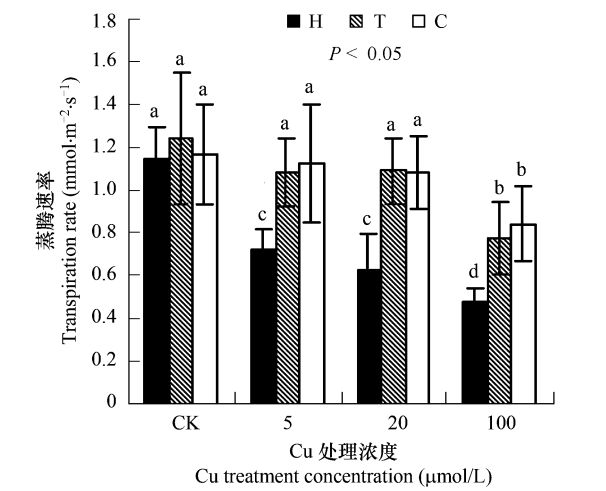


图 6 Cu 处理下的海州香薷 3 个种群叶片蒸腾速率
Fig. 6 Transpiration rate of three *E. splendens* populations under different Cu treatment

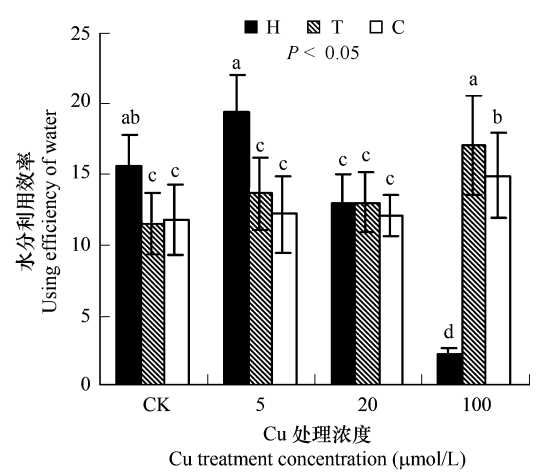


图 7 Cu 处理下的海州香薷 3 个种群叶片水分利用效率
Fig. 7 Using efficiency ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) of water in three *E. splendens* populations after Cu treatment

2.8 气孔阻力

非矿区种群气孔阻力随处理浓度的增加而明显增大(图 8),而矿区两个种群在 100 $\mu\text{mol/L}$ Cu 处理时才有明显的加大。在 20 和 100 $\mu\text{mol/L}$ Cu 浓度处理,铜绿山种群的气孔阻力为 24.32 $\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$ 和 24.74 $\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$,赤马山为 25.22 $\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$ 和 24.76 $\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$,而非矿区红安种群的气孔阻力为 35.68 $\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$ 和 48.60 $\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$ 。显然,在较高 Cu 浓度处理下,矿区种群的气孔阻力明显小于非矿区种群。

4 讨论

Cu 是植物生长和生理代谢的必需元素,但过量会对植物产生毒害现象,如 Cu^{2+} 对植物的光合作用有很强的抑制作用^[9 20]。在本实验中,海州香薷矿区两个种群叶片净光合速率并没有受 Cu 的明显影响,而非矿区种群净光合速率随处理浓度的增加而显著降低(图 1)。同时,我们还发现非矿区种群在对照组中的净光合速率明显高于矿区种群,而较高处理则是矿区种群明显高于非矿区种群。矿区种群长期生长于高铜环境中(表 1),可能已经产生了适应性抗性进化,形成了铜抗性生态型,在正常环境中反而表现出比非矿区种群有较低的光合能力。这表明矿区种群要求较高的铜环境,而在正常的环境中反而表现出缺铜状态。缺铜使类囊体膜膜脂组成改变,质体醌含量降低,电子传递受阻, CO_2 固定率下降^[21],因而矿区种群光合能力下降。光合能力降低,有机物质积累减少,生物量也随之减少。而在污染环境中则刚好相反,矿区种群光合能力强,有机物质积累较多,生物量也就比非矿区种群高^[9]。

大量的研究证明,过量的铜能够引起植物叶绿素含量的下降^[22 23]。Prasad 等^[22]认为铜引起的叶绿素含量减少主要归因于铜引起叶绿素的分解。也有研究认为天线色素复合体和反应中心中的叶绿素结构中的 Mg

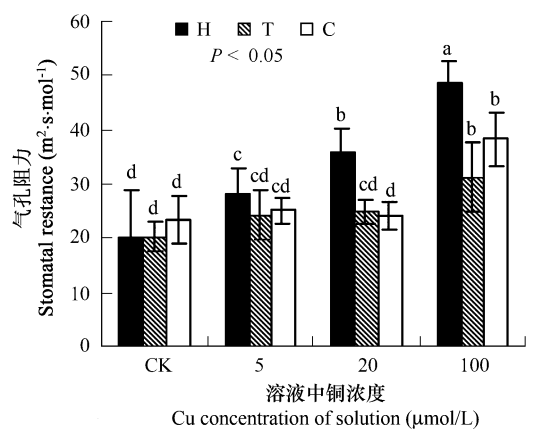


图 8 Cu 处理下的海州香薷 3 个种群叶片气孔能阻力
Fig. 8 Stomatal resistance of three *E. splendens* populations after Cu treatment

能被 Cu 取代 ,破坏了叶绿素的功能和结构 ,导致其色素荧光减弱^[24]。本实验发现 Cu 明显降低了海州香薷非矿区种群叶绿素的含量 ,而矿区种群在 5μmol/L 和 20μmol/L Cu 处理时的叶绿素含量有所增加 ,在高 Cu 处理 (100μmol/L)时虽然显著下降 ,但仍然比非矿区种群的叶绿素含量明显高 (图 4)。这很可能是因为矿区的海州香薷种群产生了某些抗性机制从而减少了铜对叶绿素的伤害。叶绿素含量的降低可能与铜引起的叶绿体膜的脂质过氧化有关^[25]。对海州香薷的抗氧化系统的分析发现 ,矿区种群的 POD、SOD、APX 等抗氧化酶^[9]以及抗坏血酸和还原型谷胱甘肽等抗氧化剂明显高于非矿区种群 ,而脂质过氧化水平 (MDA)明显低于非矿区种群^[25]。显然 ,矿区种群这种抗氧化保护机制保证了植物在污染条件下正常的光合作用和叶绿素等物质的合成。另外 ,矿区种群叶中的 Cu 蓄积量相对较少^[9] ,且进入细胞的过量 Cu 被区域化隔离^[10]或与小分子有机酸、金属硫蛋白结合钝化脱毒^[11]等等 ,这些机制都有效的降低了矿区种群的 Cu 毒害。因而 ,在铜胁迫条件下 ,矿区种群仍然保持较强的光合能力。

重金属能影响呼吸作用的气体交换。对呼吸速率的影响依赖于金属的种类和浓度。文献资料表明 ,轻度金属胁迫增加暗呼吸速率 ,而严重金属胁迫使呼吸降低 ,这表明代谢受到损伤^[20]。植物对重金属的排出和扣留在细胞壁需要增加能量 ,这通常通过增加净呼吸速率来满足^[25]。在 20μmol/L 和 100μmol/L 铜处理中矿区种群暗呼吸速率显著高于非矿区。高铜处理下 ,矿区种群高的暗呼吸速率表明其在进行着较强的分解代谢 ,既为光合作用和其它代谢活动提供充足的能量和原料 ,也预示其有较强的光合作用和其它代谢活动。这为植物在胁迫环境下的正常生长提供了能量的保证。许多研究也表明 ,Cu 和其它重金属直接影响细胞质且损伤线粒体结构^[25~27] ,导致呼吸作用降低。矿区种群的抗氧化能力比非矿区的强^[15] ,这可能是其代谢过程 (包括呼吸代谢)和线粒体结构受到的氧化胁迫损伤较小而使其呼吸作用相对正常的原因。

矿区种群的蒸腾速率受铜胁迫的影响明显比非矿区的小 ,表明其水分代谢过程受到影响较小 ,根部受到的损伤也较小 (这在根压的变化中可以看出 ,数据未显示)。水分利用效率 (光合作用/蒸腾作用)是决定植物能否在干旱环境中的正常生长的重要因素。矿区植被稀少 ,土壤裸露 ,不易保持水分。本实验中 ,矿区种群在高铜胁迫下 ,仍然表现出比非矿区明显高的水分利用效率 ,这种高水平的水分利用效率对于其生存在矿区易缺水的土壤环境是非常重要的 ,为其适应干旱环境提供了良好的生理生态基础。

总之 ,矿区种群无论是光合作用、呼吸作用以及蒸腾作用受到铜的损伤较非矿区小 ,这为植物在矿区高铜、水分易流失的高污染环境中的正常生长提供了物质 (包括矿质、水分、有机物)和能量的保证 ,是其长期适应性进化的结果。

References :

[1] Tang S R , Wilke B M , Huang C Y. The uptake of copper by plants dominantly growing on copper mining spoils along the Yangtze River , the People 's Republic of China. *Plant Soil* ,1999 ,209 :225 - 232.

[2] Ke W S ,Xi H A ,Yang Y ,*et al.* Analysis on characteristics of phytogeochemistry of *Elsholtzia haichowensis* in Daye Tonglushan copper mine. *Acta Ecologica Sinica* ,2001 ,21 (6) :907 - 912.

[3] Jiang LY ,Shi WY ,Yang X E ,*et al.* Cu hyperaccumulators in mining area. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,2002 ,13 (7) :906 - 908.

[4] Xie X J ,Xu Z B. *Elsholtzia haichowensis*——an indicator of copper mine. *Geological Acta* ,1952 ,32 (4) :360 - 368.

[5] Shu W S ,Yang KY ,Zhang R Q ,*et al.* Flora and heavy metals contents of dominant plants in an ancient copper spoil heap in Tonglvshan in Hubei Province ,China. *Chinese Journal of Environmental Acta* ,2001 ,7 (1) :7 - 12.

[6] Li F M ,Xiong Z T ,Hu H Y. Copper toxicity and accumulation in *Elsholtzia splendens*. *Environmental Science* ,2003 ,24 (3) :30 - 34.

[7] Jiang L Y ,Yang X E ,He Z L. Growth response and phytoextraction of copper at different levels in soils by *Elsholtzia splendens*. *Chemosphere* ,2004 ,55 (9) :1179 - 1187.

[8] Shi J Y ,Chen Y X ,Tian G M ,*et al.* Copper uptake mechanism of *Elsholtzia splendens* and *Commelina communis*. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* ,2004 ,10 (6) :642 - 646.

[9] Liu J ,Xiong Z. Differences in accumulation and physiological response to copper stress in three populations of *Elsholtzia haichowensis*. *Water , Air and Soil Pollution* ,2005 ,168 (2) :5 - 16.

[10] Shi J Y ,Chen Y X ,Huang Y Y ,*et al.* SRXRF microprobe as a technique for studying elements distribution in *Elsholtzia splendens*. *Micron* ,

2004 , 35 :557 – 564.

[11] Lou L Q , Shen Z G , Li X D. The copper tolerance mechanisms of *Elsholtzia haichowensis* a plant from copper-enriched soils. Environmental and Experimental Botany , 2004 , 51 :111 – 120.

[12] Chen Y X , Wang Y P , Wu W X , et al. Impacts of chelate-assisted phytoremediation on microbial community composition in the rhizosphere of a copper accumulator and non-accumulator. Science of the Total Environment , 2006 , 356 :247 – 255.

[13] Shi J , Chen Y , Lin Q , et al. The influence of root exudates and microbe on heavy metal activity in contaminated soil. China Environmental Science , 2004 , 24 (3) :316 – 319

[14] Xiong Z T. Pollution resistant evolution plants and its genecological costs. Chinese Journal of Ecology , 1997 , 16 (1) :53 – 57

[15] Xie M J , Ke W S , Xiong Z T , et al. MDA accumulation and antioxidation capacity of two *Elsholtzia splendens* populations under copper stress. Chinese Journal of Ecology , 2005 , 24 (8) :935 – 938.

[16] Jin Z X , Ke S S , Zhong Z C. Studies on characteristics of leaves growth and photosynthesis physioecology of *Sargentodoxa cuneata*. Bulletin of Botanical Research , 2002 , 22 (2) :184 – 189.

[17] Ke S S , Jin Z X and Chen X T. Photo-ecological characteristics of six broad-leaved species including *Heptacodium miconioides* in the tiantai mountains in Zhejiang province , China. Acta Phyto-ecologica Sinica , 2002 , 26 (3) :363 – 371.

[18] Lichtenthaler H. Chlorophylls and carotenoid : pigments of photosynthetic membranes , Methods Enzymology , 1987 , 148 :350 – 382.

[19] Li J H , Tai Z H , Zeng Z Q. Mechanism of Cu inhibiting photosynthesis of *Spirulina maxima*. Acta Phytophysiological Sinica , 1997 , 23 (1) :77 – 82.

[20] Morelli E , Scarano G. Copper-induced changes of non-protein thiols and antioxidant enzymes in the marine microalga *Phaeodactylum tricornutum*. Plant Science , 2004 , 167 :289 – 296.

[21] Barón M , Arellano J B. López Gorgd J. Copper and photosystem II. A controversial relationship. Physiologia Plant , 1995 , 94 :174 – 180.

[22] Prasad M N V , Drej K , Skawinska A , et al. Toxicity of cadmium and copper in *Chlamydomonas reinhardtii* wild-type (WT 2137) and cell wall deficient mutant strain (CW15). Bulletin Environmental Contaminated Toxicology , 1998 , 60 :306 – 311.

[23] Prasad M N V , Malec P , Waloszek A , et al. Physiological responses of *Lemna trisulca* L. (duckweed) to cadmium and copper bioaccumulation. Plant Science , 2001 , 161 :881 – 889.

[24] Kupper H , Kupper F , Spiller M. Environmental relevance of heavy metal-substituted chlorophylls using the example of water plants. Journal Experimental Botany , 1996 , 47 :259 – 266.

[25] Devi S R , Prasad M N V. Copper toxicity in *Ceratophyllum demersum* L. (Coontail) , a free floating macrophyte : responses of antioxidant enzymes and antioxidants. Plant Science , 1998 , 138 :157 – 165.

[26] Liu J , Xiong Z , Li T , et al. Bioaccumulation and ecophysiological responses to copper stress in two populations of *Rumex dentatus* L. from Cu contaminated and non-contaminated sites. Environmental and Experimental Botany , 2004 , 52 (1) :43 – 51.

[27] Losch R , Kohl K I. Plant respiration under the influence of heavy metals , in : Prasad M N V , Hagemeyer J eds. Heavy Metal Stress in Plants——From Molecules to Ecosystems , Springer , Berlin , 1999. 139 – 156.

参考文献：

[2] 柯文山 , 席红安 , 杨毅 , 等. 大冶铜绿山矿区海州香薷 (*Elsholtzia haichowensis*) 植物地球化学特征分析. 生态学报 , 2001 , 21 (6) :907 ~ 912.

[3] 姜理英 , 石伟勇 , 杨肖娥 , 等. 铜矿区超量积累 Cu 植物的研究. 应用生态学报 , 2002 , 13 (7) :906 ~ 908.

[4] 谢学锦 , 徐邦梁. 铜矿指示植物——海州香薷. 地质学报 , 1952 , 32 (4) :360 ~ 368.

[5] 束文圣 , 杨开颜 , 张志权 , 等. 湖北铜绿山古铜矿冶炼渣植被与优势植物的重金属含量研究. 应用与环境生物学报 , 2001 , 7 (1) :7 ~ 12.

[6] 李锋民 , 熊治廷 , 胡洪营. 海州香薷对铜的蓄积及铜的毒性效应. 环境科学 , 2003 , 24 (3) :30 ~ 34.

[8] 施积炎 , 陈英旭 , 田光明 , 等. 海州香薷和鸭跖草铜吸收机理. 植物营养与肥料学报 , 2004 , 10 (6) :642 ~ 646.

[13] 施积炎 , 陈英旭 , 林琦 , 等. 根分泌物与微生物对污染土壤重金属活性的影响. 中国环境科学 , 2004 , 24 (3) :316 ~ 319.

[14] 熊治廷. 植物抗污染进化及其遗传生态学代价. 生态学杂志 , 1997 , 16 (1) :53 ~ 57

[15] 谢名吉 , 柯文山 , 熊治廷 , 等. 三个不同来源海州香薷种群的抗氧化能力差异比较. 生态学杂志 , 2005 , 24 (8) :935 ~ 938.

[16] 金则新 , 柯世省 , 钟章成. 大血藤叶的生长及光合生理生态特性研究. 植物研究 , 2002 , 22 (2) :184 ~ 189.

[17] 柯世省 , 金则新 , 陈贤田. 浙江天台山七子花等 6 种阔叶树光合生态特性. 植物生态学报 , 2002 , 26 (3) :363 ~ 371.

[19] 李建宏 , 邵子厚 , 曾昭琪. Cu²⁺ 对蓝藻 *Spirulina maxima* 光合作用的抑制机理. 植物生理学报 , 1997 , 23 (1) :77 ~ 82.