

砷对小麦生长和光合作用特性的影响

刘全吉, 孙学成, 胡承孝*, 谭启玲

(华中农业大学微量元素研究中心, 武汉 430070)

摘要:研究了水培条件下砷对小麦根系和地上部分生长速率、光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(Tr)的影响。结果表明,随着营养液中砷浓度的提高,小麦根长生长量和地上部分生长量较对照减少;鲜重和砷的浓度呈显著负相关。在 0~90mg/L 砷处理内, P_n 、 G_s 、 Tr 都随砷的浓度的提高而降低; C_i 呈先降低,后升高的变化。在 $As \leq 30$ mg/L 时 C_i 逐渐降低,气孔限制值 L_s 升高,使 P_n 下降,造成气孔性限制;而 $As > 30$ mg/L 时, C_i 升高,气孔限制值 L_s 下降, P_n 降低,造成了非气孔性限制。叶片水分利用效率 WUE 和气孔限制值 L_s 在 $As \leq 30$ mg/L 时变化一致,都有所升高;但是当 $As > 60$ mg/L 时,小麦趋于死亡,水分利用率降低。叶绿素含量在 0~10mg/L As 处理内,差异不显著,在较高砷浓度($As > 30$ mg/L)时叶绿素显著下降。这说明较低浓度的砷不会抑制小麦叶绿素的合成。砷主要是毒害小麦根系生长,造成植株体光合作用的气孔性限制和非气孔性限制出现,最终影响小麦的生长和发育。

关键词:小麦;砷;光合速率(P_n);气孔导度(G_s);胞间 CO_2 浓度(C_i);蒸腾速率(Tr);叶绿素

文章编号:1000-0933(2009)02-0854-06 中图分类号:Q142,Q945,S311,S314 文献标识码:A

Growth and photosynthesis characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) under arsenic stress condition

LIU Quan-Ji, SUN Xue-Cheng, HU Cheng-Xiao*, TAN Qi-Ling

Microelement Research Center of Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(2): 0854~0859.

Abstract: A hydroponic experiment was employed to study the effects of arsenic addition on the growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) and its photosynthesis characteristics, such as net photosynthesis rate (P_n), stomatic conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), and transpiration rate (Tr). The results showed that addition of As in the hydroponic solution decreased the growth of root and shoots and the fresh biomass of roots and shoot was negatively related to the As concentration added, with the correlation coefficient (R^2) being 0.927 and 0.9086, respectively. With increasing of As concentrations from 0 to 90 mg/L, P_n , G_s and Tr decreased significantly. When As was less than 30 mg/L, the C_i decreased gradually, which resulted in the increase of stomatal limitation values (L_s) and thus the decrease of P_n to form the limitation of stomat. However, when As was greater than 30 mg/L, the increasing of C_i induced the decrease of L_s and P_n , and thus the limitation of non-stomat. The water unitilization efficiency (WUE) and L_s of wheat leaves increased at $As < 30$ mg/L, but the WUE decreased at $As > 60$ mg/L due to the arsenic toxicity in wheat. The content of chlorophyll had no changes at As of 0–10 mg/L, but decreased significantly at As of > 30 mg/L. The results suggested that arsenic mainly inhibited the growth of roots and induced the limitation of both stomat and non-stomat to finally influence growth and development of wheat.

Key Words: winter wheat (*Triticum aestivum* L.), arsenic; net photosynthesis rate (P_n); transpiration (Tr); stomatic

基金项目:教育部新世纪优秀人才支持计划资助项目(NECT-04-0731);国家“十一五”支撑计划课题资助项目(2008bada7B03)

收稿日期:2007-09-18; 修订日期:2008-06-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hucx@mail.hzau.edu.cn

conductance (G_s); intercellular CO_2 concentration (C_i); chlorophyll

砷是土壤中的类金属污染物质,被国内外列为优先控制污染物之一^[1]。砷可以引起人体皮肤癌、膀胱、肝脏、肾、肺和前列腺以及冠状动脉等疾病和黑足病等慢性砷中毒^[2,3]。农田砷污染越来越严重,已经成为一个重要的环境问题^[4-7],并成为土壤和环境研究者关注的热点问题之一^[8-11]。在我国的湖南、湖北、山西、广西等省份不同程度存在砷污染情况,河南、新疆等地区也出现砷污染地下水导致人中毒事件发生^[12]。如2000年,湖南郴州炼砷区因废渣污染井水,当地农民利用污染的水源灌溉,致使40 hm²农田抛荒^[13,14]。小麦在这些砷污染地区有不同程度的种植,砷污染不仅会影响小麦生长,而且砷能过籽粒进入人体而威胁人类健康。然而对砷的研究多集中在水稻、砷超积累植物^[15],有关砷对小麦生长影响的研究还不多。本文讨论了砷对小麦生长及其光合作用、蒸腾作用的关系,为揭示农田砷污染对小麦的毒害机制及治理砷污染提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验在华中农业大学微量元素研究中心进行,供试小麦品种为鄂麦18。

1.2 试验设计

挑选健壮饱满的种子消毒后在25℃培养箱中催芽24h后取出于温室中培养。将育好的小麦幼苗移植到直径23cm、体积4L的塑料小桶中,每桶定苗10颗,共有24桶;加入1/4霍格兰营养液和全量阿农营养液进行培养。7日后,将霍格兰营养液换为全量营养液,其营养液组成为($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 495mg/L; KNO_3 607mg/L; $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 115mg/L; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 493mg/L; H_3BO_3 2.86mg/L; $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 1.81mg/L; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.22mg/L; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 0.08mg/L; $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0.02mg/L; EDTA-Fe 3~5mg/L)。同时试验设0、5、10、30、60、90mg/L As^{5+} 水平,砷以砷酸钠溶液形式加入,其中不加砷组为对照,重复4次;每5d更换1次营养液,每天及时通气,补充蒸馏水保持培养容器内培养液总体积为4L。小麦砷胁迫培养共30d。

1.3 测定与分析方法

1.3.1 小麦根系和地上部分生长情况 用尺每周测量1次。

1.3.2 小麦叶绿素含量的测定 用80%丙酮浸提比色法在小麦培养28d时测量。

1.3.3 光合参数测定

采用美国LI-COR公司生产的LI-6400便携式光合测定系统,在有效光合辐射(PAR)为1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的条件下,在小麦生长第24天测定各处理上数第二片叶的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(Tr);气孔限制值(L_s)按照 $L_s = 1 - (C_i/C_0)$; C_0 代表气室中 CO_2 浓度为400 $\mu\text{L/L}$ 计算;水分利用效率 $WUE = P_n/Tr$ 。光合作用测定时间为8:30~9:30。挑选叶位相同的下数第4片叶片进行测定。所有数据采用Excel和统计分析软件SPSS13进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同砷水平对小麦生长的影响

2.1.1 不同砷水平对小麦周根长和株高的影响

水培的试验结果(图1)表明:在0~7d内小麦的根系生长缓慢,差异不大。从第7天起,小麦的根系生长随着砷浓度的提高显著受到抑制,对照在第2、3、4周内的平均每周增长率为48.8%、76.3%和71.2%;5mg/L和10mg/L砷处理的小麦根的每周增长率分别为22.2%、43.1%、50.5%和8.6%、20.2%、19.8%;30、60、90mg/L砷处理的小麦的根系停止生长。观察根的形态可知,在0~10mg/L砷处理中,随着砷浓度的提高,小麦根系的主根生长受到抑制,侧根和根毛生长较对照缓慢;30~90mg/L砷处理,小麦根系变成黑褐色,侧根和根毛不能生长,形成了一个小米粒大小的瘤状。

小麦地上部分在砷加入后0~14d内显著的生长,各个处理的差异不大;从第14天起,对照以平均49.9%的周增长率增长,5mg/L和10mg/L砷处理的小麦分别以41.8%和39.7%的周增长率增长。而30、60、90

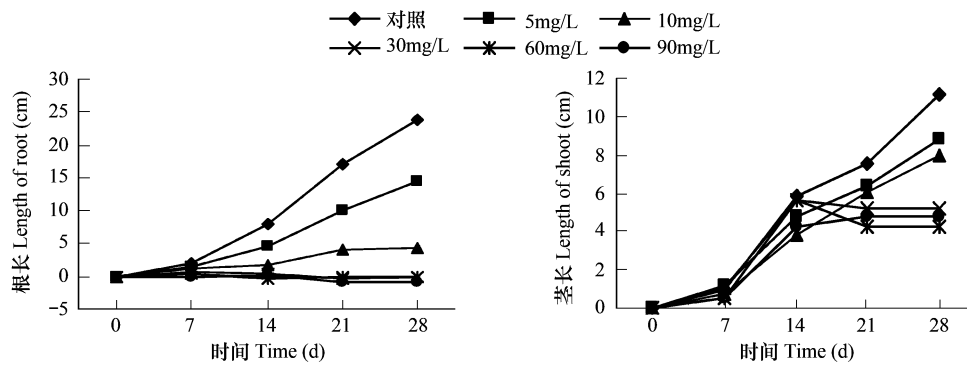


图1 不同砷水平对小麦生长的影响

Fig.1 Effects of arsenic on the growth of wheat

mg/L砷处理的小麦的地上部分停止生长。观察小麦的地上部分可知,0~10mg/L砷处理中,小麦叶片宽长,叶片平展,没有明显的中毒症状;30~90mg/L砷处理,小麦叶片向内卷曲呈半圆筒状,叶片及植株明显发僵,老叶片先死亡;植株茎部呈紫红,这可能是高砷导致磷的吸收受阻而表现出缺磷症状。

2.1.2 不同砷水平对根系和地上部生物量的影响

表1表明:随着砷浓度的提高,小麦的地上部分和根系鲜重较对照显著下降,其 R^2 分别为0.986和0.927;当小麦的根鲜重较对照减少接近一半(45.73%)时,地上部分质量减少19.46%;随着砷的浓度提高,根的生长受到显著抑制,茎叶受砷影响较根系轻,这说明砷首先毒害小麦的根系。从分蘖情况来看,在0~10mg/L砷处理内,小麦的分蘖数基本相同,30~90mg/L砷处理的小麦不能分蘖,趋于死亡。

表1 不同砷水平对小麦生物量的影响(生长30d)

Table 1 Effects of arsenic stress on the biomass of wheat(30 d)

处理 Treatments (mg/L)	地上部分鲜重 Fresh weight of overground tissue		根鲜重 Fresh weight of root		分蘖数目 Number of tiller (No./pot)
	(g/pot)	比对照减少%	(g/pot)	比对照减少%	
0	16.34a		10.42a		27a
5	15.61a	4.47	8.08b	22.51	28a
10	13.16b	19.46	5.66c	45.73	27a
30	5.43c	66.75	2.26d	78.31	9b
60	4.79c	70.67	2.05d	80.29	0c
90	3.14d	79.15	1.36e	86.98	0c
R^2	0.9086		0.927		—

* 显著性差异用统计分析软件 SPSS13 分析;不同字母代表($P < 0.05$)的显著水平

2.2 不同砷水平对小麦光合作用和蒸腾作用的影响

砷胁迫下,小麦苗期的净光合速率 P_n 、蒸腾速率 T_r 、气孔导度 G_s 3个指标呈现相同的变化趋势(图3)。0~10mg/L砷处理时,三者都显著的下降。前两个砷处理内,光合速率较对照分别降低了9.52%和20.11%,蒸腾速率分别降低了11.90%和29.90%,气孔导度分别降低了17.41%和33.57%。当As浓度为30mg/L时,三者与对照相比显著下降,分别较对照下降了76.27%、82.64%和85.43%。当 $As \geq 60$ mg/L时,蒸腾速率和气孔导度较30mg/LAs处理时变化不大,光合速率下降了近10%。

当 $As \leq 30$ mg/L时,胞间二氧化碳浓度 C_i 的变化与其他3项指标相同,在30mg/LAs处理时,达到最低,为对照的50.76%。之后,随着砷浓度的提高,胞间二氧化碳浓度随之提高,当在90mg/LAs处理时,其浓度为对照的80.46%,较30mg/LAs处理时提高了29.70%。

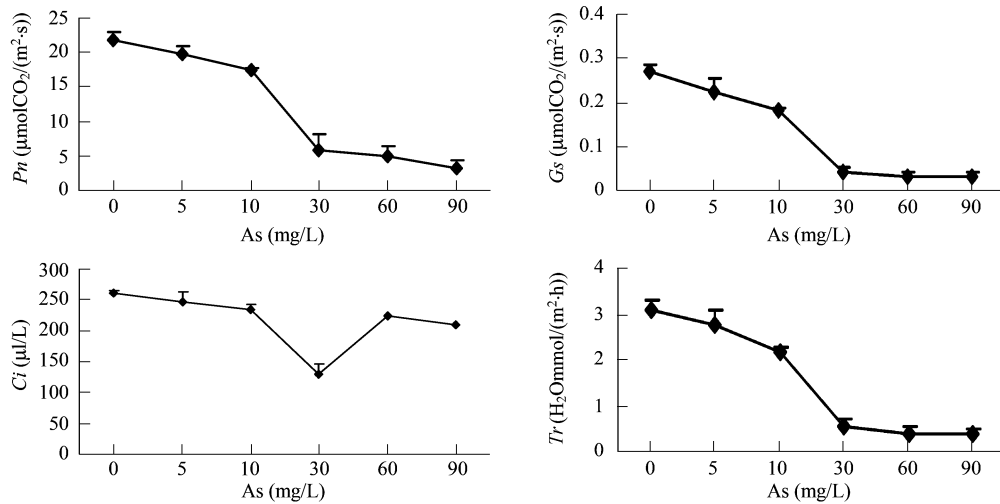


图2 不同砷水平对小麦光合作用和呼吸作用的影响

Fig. 2 Effects of arsenic on the photosynthesis and transpiration of wheat

2.3 不同砷水平对小麦水分利用率(WUE)和气孔限制值(Ls)的影响

由表(2)可以看出,小麦叶片的气孔限制值在 $\text{As} \leq 30\text{mg/L}$ 时,逐渐增大,说明气孔闭合程度加大。在 30mg/L As 时,气孔限制值比对照增加了 96.23%。当砷浓度在 $60 \sim 90\text{mg/L}$ 时, L_s 有所下降,但是后两个处理变化不大,蒸腾作用基本相同。这可能与高砷条件下,小麦不能正常进行光合作用和呼吸作用,气孔调节系统受损有关。同时,小麦叶片水分利用效率 WUE 与 L_s 变化趋势相同。在 60mg/L 砷处理时 WUE 达到最大,比对照提高了 81.70%。

表2 不同砷水平对小麦 WUE 和 L_s 的影响Table 2 Effect of arsenic on the WUE and L_s of winter wheat

As (mg/L)	0	5	10	30	60	90
$WUE(P_n/Tr)$	7.028	7.212	7.996	10.82	12.77	8.179
L_s	0.345	0.381	0.412	0.677	0.441	0.473

2.4 不同砷水平对小麦叶绿素含量的影响

由图(4)可以看到,在 $\text{As} \leq 10\text{mg/L}$ 时,砷不抑制和破坏叶绿素的合成,叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量与对照基本相同。后 3 个处理的叶绿素含量较对照显著的下降。与对照相比,在 90mg/L 砷处理时,叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量分别降低 83.9%、84.1% 和 82.8%。

3 讨论

砷对作物的毒害一般作用于植物根系,抑制根毛、侧根的生长和养分的吸收。研究表明,砷显著抑制小麦根系生长,根系呈狮尾状,侧根减少,干重降低。当 $\text{As} > 30\text{mg/L}$ 时,根系生长完全停止,输送水分和矿质营养的能力大大减弱,最终导致植株发黄死亡,这与前人的研究相吻合^[16]。砷对根系的毒害作用要远大于对地上部分的影响。砷毒害下,小麦茎根部呈紫红色,这是小麦的缺磷症状。缺磷症状的出现,是砷与磷竞争的结果。因为砷和磷属于同一个主族元素,有些化学性质相似,大部分研究都认为砷酸根是磷酸根类似物,它通过磷酸根的共转运系统穿过质膜^[17-19]。因此缺磷症状

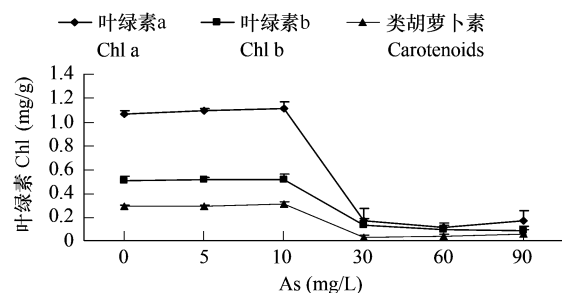


图3 不同砷水平对小麦叶绿素的影响

Fig. 3 Effects of arsenic on the chlorophyll of wheat

的出现证明砷对小麦吸收磷的阻碍作用。

植物叶片的净光合速率 P_n 的大小是衡量植物光合作用能力的强弱的重要指标。它的变化直接反应出光合作用的程度以及光合作用的变化情况。影响 P_n 大小的因素主要有 C_i 、 G_s 和 T_r 。它们在植物光合作用进行时,协同发挥作用,使得光合作用顺利进行。 T_r 的大小可以衡量植物叶片蒸腾强度和气孔开放程度,气孔的开放大小会直接影响 CO_2 进入叶片多少,影响细胞间 CO_2 浓度,从而影响碳同化的进行。

重金属抑制植物的光合作用已被许多研究所证实,一般认为其抑制机理包括:(1)重金属使叶绿体含量降低,引起叶绿体结构损伤,和叶绿体膜系统的损伤;(2)重金属导致叶片内光合酶的损伤并引起光合色素含量降低^[20]; (3)重金属可通过影响叶片气孔开放来抑制植物的光合作用^[21]。有研究表明重金属对光合作用的毒性机理主要是由于结合了酶导致酶催化功能的改变,使酶系统受损。但是更多的研究表明,重金属离子对光合作用中酶的影响较小,而光合速率下降可能是由于叶绿素浓度和气孔导度的降低间接引起的。

本研究表明,当溶液砷浓度 $< 30\text{mg/L}$ 时,砷没有显著影响小麦叶绿素含量,但是砷的毒害导致根系供应水分能力的减弱,显著抑制了小麦叶片的蒸腾速率(图2)。蒸腾作用进行时,气孔是开放的,二者成正比。根据 Farquhar 和 Sharkey 等^[22] 提出的气孔限制值分析的观点和目前国内外学者常用的分析光合速率降低的方法,判定引起叶片光合速率降低主要因素的判据是胞间二氧化碳浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)的变化方向: C_i 降低和 L_s 升高表明气孔导度降低是主要因素;而 C_i 增高和 L_s 降低则表明引起光合速率降低的主要原因是非气孔因素。溶液中砷的加入使小麦叶片气孔导度降低,进入叶片的 CO_2 浓度降低,造成胞间二氧化碳浓度在 $0 \sim 30\text{mg/L}$ 砷处理时显著降低(图2), L_s 升高,致使光合速率降低,构成了气孔限制;当 $As > 30\text{mg/L}$ 时,砷造成了小麦叶片 C_i 的升高, L_s 下降,光合作用下降,形成了非气孔限制。这可能是在 $As \leq 30\text{mg/L}$ 时,小麦虽然受到砷的毒害,但植物体尚且没有完全失去生理功能,光合作用机制没有被完全破坏,引起光合作用降低是由于气孔限制所引起。当 $As > 60\text{mg/L}$ 时,由于小麦受到砷毒害严重,植物体趋于死亡,植物体的生理机能几乎完全丧失,碳酸酐酶等酶系统不能正常工作,使胞间的 CO_2 不能及时合成有机物质, CO_2 在细胞间累积,造成了 C_i 的升高和 L_s 的下降,光合作用被完全破坏,形成了非气孔限制。同时,高砷浓度处理下,小麦叶片叶绿素的显著降低也直接影响到了光合作用的进行。因此,砷胁迫下,影响小麦光合作用特性的主要原因为气孔性限制和非气孔性限制。关于砷胁迫下,小麦叶片光合作用酶的反应及对 CO_2 的同化作用的影响有待进一步研究。

References:

- [1] The inspect group of Chinese environment preferential pollutant ed Environment preferential pollutant. Beijing: China Environment Press, 1989. 6—96.
- [2] Smith E, Naidu R, Alston AM. Arsenic in the soil environment: A review advance in agronomy. 1998, 64: 149—195.
- [3] Meng Z Q. Environmental toxicology. Beijing: China Environmental Science, 2000. 146—157.
- [4] Tu S, Ma L Q. Interactive effects of pH, arsenic and phosphorus on uptake of As and P and growth of the arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. under hydroponic conditions. Environ. Exp. Bot., 2003, 50: 243—251.
- [5] Cai B S, Chen T B, Liao X Y, et al. Arsenic concentration in soils and vegetables and their risk assessment in high in Hu'nan Province. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24 (4): 711—717.
- [6] Liao X Y, Chen T B, Xie H, et al. Soil As contamination and its risk assessment in areas near the industrial districts Southern China. Environ. Internat, 2005, 31: 791—798.
- [7] Meharg A A, Rahman M M. Arsenic contamination of Bangladesh paddy field soils: implications for rice contribution consumption. Environ. Sci. Technol., 2003, 37 (2): 229—234.
- [8] Tu S, Ma L Q. Comparison of Arsenic and Phosphate Uptake and Distribution in Arsenic Hyperaccumulating and Nonhyperaccumulating Fern. J. Plant Nutr., 2004, 27: 1227—1242.
- [9] Chowdhury T R, Basu G K, Mandal B K, et al. Arsenic poisoning in the Ganges delta. Nature, 1999, 401: 545—546.
- [10] Liu W J, Zhu Y G, Smith F A. Effect of iron and manganese plaques on arsenic uptake by rice seedlings (*Oryza sativa* L.) grown in solution culture supplied with arsenate and arsenite. Plant Soil, 2005, 277: 127—138.

- [11] Senn D B, Hemond H F. Nitrate controls on iron and arsenic in an urban lake. *Science*, 2002, 296: 2373 — 2376.
- [12] Guan N, *et al.* *Environmental science*. Beijing: Science Press, 1978. 176.
- [13] Liao X Y, Chen T B, Xiao X Y, *et al.* Spatial distributions of arsenic in contaminated paddy soils. *Geographical Research*, 2003, 22 (5): 635 — 643.
- [14] Cai B S, Chen T B, Liao X Y, *et al.* Arsenic concentrations in soils and vegetables and their risk assessments in highly contaminated area in Hunan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (4): 711 — 717.
- [15] Chen T B, Wei C Y, Huang Z C, *et al.* A arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. and its arsenic accumulation. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47 (11): 902 — 905.
- [16] Zhang G X, Yang J R, Hua G, *et al.* Arsenic in the soil and ecological effects. *Soil*, 1996, 2: 64 — 68.
- [17] Abedin M J, Howells J C, Meharg A A. Arsenic uptake and accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) irrigated with contaminated water. *Plant Soil*, 2002, 240: 311 — 319.
- [18] Meharg A A, Whitaker J H. Arsenic uptake and metabolism in arsenic resistant and nonresistant plant species. *New Phytol*, 2002, 154: 29 — 43.
- [19] Cao X D, Ma L Q. Effects of compost and phosphate on plant arsenic accumulation from soils near pressure-treated wood. *Environ Pollut*, 2004, 132: 435 — 442.
- [20] Quartacci M F, Pinzino C, Cristina L M. Growth in excess copper induces changes in the lipid composition and fluidity of PS II-enriched membranes in wheat. *Physiologia Plantarum*, 2000, 108: 87 — 93.
- [21] Basak M, Shama M, Chakraborty U. Biochemical responses of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze to heavy metal stress. *J Environ Biol*, 2001, 22 (1): 37 — 41.
- [22] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1982, 33: 317 — 345.

参考文献:

- [1] 中国环境优先污染物监测课题组编. 环境优先污染物. 北京: 中国环境出版社, 1989. 6 ~ 96.
- [2] 孟紫强主编. 环境毒理学. 北京: 中国环境科学出版社, 2000. 146 ~ 157.
- [5] 蔡保松, 陈同斌, 廖晓勇, 等. 土壤砷污染对蔬菜砷含量及食用安全性的影响. *生态学报*, 2004, 24 (4): 711 ~ 717.
- [12] 馆稔, 等. 环境科学. 北京: 科学出版社, 1978. 176.
- [13] 廖晓勇, 陈同斌, 肖细元, 等. 污染水稻田突然含砷量的空间变异特征. *地理研究*, 2003, 22(5): 635 ~ 643.
- [14] 蔡保松, 陈同斌, 廖晓勇, 等. 土壤砷污染对蔬菜砷含量及食用安全性的影响. *生态学报*, 2004, 24(4): 711 ~ 717.
- [15] 陈同斌, 韦朝阳, 黄泽春, 等. 砷超富集植物蜈蚣草及其对砷的富集特征. *科学通报*, 2002, 47(11): 902 ~ 915.
- [16] 张国祥, 杨居荣, 华路, 等. 土壤环境中的砷及其生态效应. *土壤*, 1996, (2): 64 ~ 68.
- [20] 李合生, 等. 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 1978. 165.