

滇苦菜 (*Picris divaricata* Vant.) 对锌的 吸收和富集特性

汤叶涛^{1,2}, 吴好都¹, 仇荣亮^{1,2,*}, 曾晓雯¹, 胡鹏杰¹

(1. 中山大学环境科学与工程学院, 广州 510275; 2. 广东省环境污染控制与修复技术重点实验室, 广州 510275)

摘要:通过野外调查和营养液培养, 研究 Zn 对滇苦菜 (*Picris divaricata* Vant.) 生长的影响及其吸收富集 Zn 的特性。野外调查发现, 铅锌矿区土壤 Zn 全量范围为 1724 ~ 134973 mg·kg⁻¹, 平均为 61495 mg·kg⁻¹。滇苦菜地上部 Zn 含量范围为 1214 ~ 18339 mg·kg⁻¹, 平均为 5911 mg·kg⁻¹, 且转运系数 (*S/R*) 的平均值为 2.21, 大于 1。在营养液培养条件下, 当 Zn 浓度达到 80 mg·L⁻¹ 时, 滇苦菜生长开始出现明显的中毒症状, 随着 Zn 处理的增加, 植物地上部与根部的生物量呈下降趋势, Zn 含量呈上升趋势, 且地上部与根部在 160 mg·L⁻¹ 时 Zn 含量达最高值, 分别为 12472 mg·kg⁻¹ 和 14026 mg·kg⁻¹, 体内 Zn 富集量也达最高值 1518 μg·株⁻¹, 并且整个植株富集的 Zn 有 75% ~ 91% 分布在地上部。结果表明滇苦菜具有很强的忍耐、吸收和富集 Zn 的能力, 是我国境内发现的又一种 Zn 超富集植物。

关键词:滇苦菜; 锌; 吸收和富集特性; 植物修复; 超富集植物

文章编号: 1000-0933(2009)04-1823-09 中图分类号: S944 文献标识码: A

Zinc uptake and accumulation in *Picris divaricata* Vant.

TANG Ye-Tao^{1,2}, WU Yu-Du¹, QIU Rong-Liang^{1,2,*}, ZENG Xiao-Wen¹, HU Peng-Jie¹

¹ School of Environmental Science and Engineering, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China

² Guangdong Provincial Key Laboratory of Environmental Pollution Control and Remediation Technology, Guangzhou 510275, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1823 ~ 1831.

Abstract: A field survey and hydroponic culture were carried out to study the effect of zinc (Zn) on the growth and Zn accumulation of *Picris divaricata* Vant. Under natural conditions, total Zn concentration in soil from a Pb/Zn mine area ranged from 1724 to 134973 mg·kg⁻¹, with a mean of 61495 mg·kg⁻¹. Zn concentration in shoots of *P. divaricata* ranged from 1214 to 18339 mg·kg⁻¹, with a mean of 5911 mg·kg⁻¹ (DW). At the same time, the translocation factor (*S/R*) was larger than 1, with a mean value of 2.21. When exposed to Zn supply in solution, *P. divaricata* showed toxic symptoms at the 80 mg·L⁻¹ Zn treatment. Zn concentrations in shoots and roots increased with increasing external Zn levels and reached maxima of 12472 and 14026 mg·kg⁻¹, respectively, at Zn treatment of 160 mg·L⁻¹. Zn accumulation also reached a maximum of 1518 μg·plant⁻¹ at the 160 mg·L⁻¹ Zn treatment, and 75%—91% of total Zn was accumulated in the shoots. We conclude that *P. divaricata* has great ability to tolerate, take up, and accumulate Zn, and that *P. divaricata* is identified as a new Zn hyperaccumulator native to China.

Key Words: *Picris divaricata* Vant.; zinc; uptake and accumulation; phytoremediation; hyperaccumulator

目前全世界已发现超富集植物 400 余种^[1], Zn 超富集植物有 18 种, 主要集中在北美洲、大洋洲和欧洲富

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40571144); 广东省自然科学基金重点资助项目(05101824); 广东省自然科学基金团队资助项目(06202438); 国家教育部“新世纪优秀人才支持计划”资助项目(NCET-04-0790); 广东省环境污染控制与修复技术重点实验室开放基金资助项目(2006K0012)

收稿日期: 2007-11-15; 修订日期: 2008-04-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: eestyt@mail.sysu.edu.cn

含铅锌的土壤中^[2,3]。近年来我国学者已发现 Zn、Cd、As、Mn 的超富集植物多种^[4~9]。但整体而言,我国可供选择的超富集植物品种不多,寻找更多的超富集植物种质资源,仍是土壤重金属污染修复研究和应用的重要内容。

超富集植物多发现于富含金属的矿山土壤及具有较长开采历史的废弃尾矿堆中,例如, Zn、Cd 的超富集植物主要生长在富铅锌及伴生镉的菱锌矿土壤中^[10~12]。近来,本课题组在云南兰坪铅锌矿区植被研究中已验证了圆锥南芥(*Arabis paniculata* Franch.)可同时超富集 Pb/Zn/Cd^[13],而长柔毛委陵菜(*Potentilla griffithii* Hook f. var. *velutina*. Card)可超富集 Zn^[14],进一步证实金属矿区土壤是寻找超富集植物的理想场所。本课题组在云南省兰坪铅锌矿区的野外调查中发现菊科植物滇苦菜(*Picris divaricata* Vant.)对 Zn 有很强的忍耐和富集能力。因此,本文通过野外调查及营养液培养实验,以期鉴别出滇苦菜(*P. divaricata*)是一种新的 Zn 超富集植物,为今后探明植物对 Zn 的耐性和富集机制以及 Zn 污染土壤修复提供一种新的物种资源。

1 材料与方法

1.1 矿区概况和样品采集

采样区域位于云南省兰坪县金顶 Pb/Zn 矿区,该矿区位于兰坪-思茅中生代拗陷横断山脉地质构造带,矿产资源十分丰富,铅锌储量位居全国之首。采样点坐标为北纬 26°24'13",东经 99°25'35",海拔约 2670m。该地属于低纬山地季风气候,年平均气温在 10.7~11.3℃之间,年降水量 980~1010mm,相对湿度 74%。

2005 年 7 月在架崖山和北场两个主要矿段采集滇苦菜及其根际土壤(0~15cm)进行重金属含量分析,并采集滇苦菜种子进行营养液培养实验。野外植物样品用自来水和去离子水仔细冲洗干净,分为地上部和根系两部分,在 75℃烘干至恒重,磨碎,过 60 目尼龙筛,供分析测定用。根际土壤样品经自然风干后,磨细,过筛(2mm),供分析测定用。

1.2 营养液培养

滇苦菜种子用 5% 的 NaClO 消毒 5min,去离子水清洗后在营养土中萌发。培养 4 个月后,选取生长一致的滇苦菜幼苗用 Hoagland 营养液预培养,配方如下($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$): $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0.625 + KH_2PO_4 0.025 + MgSO_4 0.25 + KNO_3 0.625 + ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) H_3BO_3 2.50 + $\text{MnCl}_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0.5 + $\text{ZnSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.5 + $\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 0.05 + $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ 0.005 + Fe-EDTA 12.5。培养 10d 至长出比较旺盛的根系,称量植物鲜重。后进行 6 个 Zn 处理,Zn 浓度分别为 CK,20,40,80,120,160 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (以 $\text{Zn}(\text{NO}_3)_2$ 的形态加入),每个处理设 3 个重复,每个重复 4 株。温室生长条件为:白天/夜晚温度为 25/18℃,相对湿度 75%。每天充气,并用 0.1 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ HCl 或 NaOH 调 pH 值为 5.8。每 4d 更换 1 次营养液。处理 12d 后收获。植物根用自来水洗净,再用 0.020 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{Na}_2\text{-EDTA}$ 交换 15min 去除吸附在根表面的重金属,最后用去离子水仔细冲洗干净,用吸水纸擦去水分,将样品分地上部与根部称量各部分鲜重。鲜样在 105℃下杀青 30min,然后在 75℃下烘干至恒重,测定地上部和根部干重。最后研磨磨碎,供植株 Zn 含量分析测定用。

1.3 植物和土壤样品 Zn 含量测定

野外和营养液培养的植物样品采用 $\text{HNO}_3/\text{HClO}_4$ (5/1) 法消解,土壤样品采用热硝酸法(美国环保局方法 3050)消解。植物和土壤样品 Zn 含量用原子吸收分光光度计(日立 Z-5000)测定。分析全过程采用国家标准样品研究所购买的标准物质红壤(ESS-3)和西红柿叶(ESP-1)进行质量控制。

1.4 数据分析

相对生长率所有数据用 EXCEL 表格处理,显著性差异分析用 SPSS 12.0 的 Independent-Samples T test 和 One-Way ANOVA 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 滇苦菜鉴定与特征

《中国高等植物图鉴》表明^[15],滇苦菜(*Picris divaricata* Vant.)是菊科 2 年生草本,有直根。茎直立,高 15~40cm,自基部或下部分枝,被顶端二枝钩状硬毛,上部几乎无毛或无毛。叶集生于基部,在花期生存,卵状

矩圆形或倒披针形,长3~6cm,宽5~15mm,基部渐窄成具翅的叶柄,具波状齿,两面有短硬毛;茎生叶少数,狭披针形或条状披针形,无叶柄,有齿或全缘,上部叶渐缩小,条形,被睫毛及短硬毛。头状花序1~2个在枝端排成疏伞房状;总苞筒状钟形;外层总苞片短,条形,内层条状披针形,背面被短硬毛;花舌状,黄色,顶端有5小齿。瘦果红褐色,长约4mm,顶端缩小,具纵沟及横皱纹;冠毛白色,羽毛状。分布于四川、云南、贵州。生草地或灌丛中。



图1 滇苦菜

Fig.1 *P. divaricata*

2.2 野外条件下滇苦菜对 Zn 的富集

自然条件下,滇苦菜对 Zn 的富集及根际土壤中 Zn 含量存在较大差异,架崖山的土壤全量和有效态含量均远高于北厂矿段($p < 0.05$),但在植物富集金属能力方面没有显著差异($p > 0.05$)(表1)。土壤中 Zn 的全量平均值为 $61495 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,但滇苦菜在含 Zn 高达 $134973 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的土壤中仍能正常生长,表明它对 Zn 的毒害具有极强的耐性。

表1 兰坪铅锌矿区滇苦菜及其相应土壤中 Zn 含量

Table 1 Zinc concentrations in *P. divaricata* and its corresponding soils from Lanping Pb/Zn mining areas

采样地点 Sampling Site	样号 Sampling number	植物地上部 Zn 含量 Shoot Zn concentration	表层土壤 Zn 含量 Soil Zn concentration ($(\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}, \text{DW})$)		BF	S/R
			全量 Total	有效态 Available		
架崖山	JY1	4631	42477	3186	0.11	0.16
	JY2	18339	112500	3342	0.16	4.73
	JY3	4222	89973	3156	0.05	0.86
	JY4	4835	94972	3375	0.05	0.39
	JY5	4590	59988	469	0.08	0.78
	JY6	5624	119976	3785	0.05	2.87
	JY7	3944	134973	3594	0.03	1.09
北厂	BC1	5743	24762	2156	0.23	3.30
	BC2	3406	21743	849	0.16	2.19
	BC3	11889	21110	1250	0.56	6.07
	BC4	1214	1724	713	0.70	2.25
	BC5	2500	13736	881	0.18	1.85
平均值 Mean		5911	61495	2230	0.20	2.21

BF 为生物富集系数,即植物地上部重金属含量与土壤重金属全量之比;S/R 为转运系数,即植物地上部与地下部重金属含量之比 BF, bioaccumulation factor, means metal concentration in dried plants divided by the total concentration of the same element in soil;S/R, translocation factor, means concentration of the metal in shoot divided by that in root

野外条件下滇苦菜地上部 Zn 的含量范围为 $1214 \sim 18339 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ (DW,下同),平均值为 $5911 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,

这远远超出了 Zn 对普通植物的毒性剂量 $300 \sim 500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ [12]。随着土壤中 Zn 含量的增加, 尽管地上部含量也增加, 但生物富集系数 (BF) 呈幂指数下降 ($y = 129.84x^{-0.66}$, $R^2 = 0.71$, 其中 y 为 BF, x 为土壤中 Zn 全量), 这是因为植物对重金属的吸收往往与土壤中重金属的生物可利用态相关, 随着土壤中 Zn 含量增加, 有效态占全量的比例也呈幂指数下降 ($y = 24.27x^{-0.59}$, $R^2 = 0.64$, 其中 y 为有效态占全量的比例, x 为土壤中 Zn 全量)。另外, 生物富集效率的下降还与土壤重金属含量过高时, 植物对重金属的吸收达到饱和有关 [16]。

通常情况下, 植物根系 Zn 浓度往往比地上部 Zn 浓度高 10 倍以上。滇苦菜 Zn 的转运系数 (S/R) 范围为 $0.16 \sim 6.07$, 平均值为 2.21。大多数样品中 Zn 的地上部含量高于地下部, 这说明在野外条件下 Zn 能有效地从地下向上转运。

2.3 Zn 处理对滇苦菜生长的影响

营养液培养试验表明, 当 Zn 浓度小于 $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 滇苦菜的生长基本正常; 当 Zn 浓度大于 $120 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 处理 6d 后滇苦菜出现明显的中毒症状, 即根尖发黑, 幼叶叶尖坏死, 叶片失绿发黄, 生长受阻, 其症状随 Zn 处理水平和处理时间的增加而加剧。

滇苦菜的植物鲜重及鲜重处理前后的变化量均随 Zn 处理的增加而呈下降趋势, 地上部表现得更为明显 (表 2)。当 Zn 处理达到 $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 与处理前相比, 植物的生物量不但没有增加, 反而下降, 且 Zn 浓度越高, 生物量下降越多。处理前后滇苦菜鲜重变化量各处理之间有极显著性差异, 但 $120 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 与 $160 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度处理之间差异不显著。植物地上部与根部干重的下降趋势相同。随着 Zn 处理的增加, 地上部与根部干重的比值增加 (表 2), 这与东南景天的研究结果是一致的 [17]。有学者指出, Zn 的毒害, 首先是植物的根部, 特别是根尖遭受伤害, 侧根发育受到严重抑制, 减少了根系的生长, 然后蔓延到地上部 [18]。而 Zn 超富集植物 *Thlaspi caerulescens* 的地上部与根部干重的比值随着 Zn 处理浓度的增加而减少, 表明其地上部比根部对高 Zn 胁迫更为敏感 [19]。

表 2 Zn 处理对滇苦菜生物量的影响

Table 2 Effect of Zn treatment on biomass of *P. divaricata*

Zn 处理 treatment ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	鲜重 ($\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$) Fresh weight				*相对 生长率 Relative growth ratio	干重 ($\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$) Dry weight			地上部/ 根部 Shoot/root ratio	含水率 Hydrus ratio	
	地上部 Shoot	根部 Root	总量 Sum	前后变化量 Change		地上部 Shoot	根部 Root	总量 Sum		地上部 Shoot	根部 Root
CK	2.657	0.492	3.149	1.777	114.0%	0.235	0.045	0.281	5.206	0.912	0.906
20	2.078	0.537	2.615	0.734	45.4%	0.217	0.040	0.257	5.408	0.896	0.930
40	1.433	0.356	1.789	0.101	6.5%	0.152	0.022	0.174	6.945	0.895	0.937
80	0.948	0.357	1.305	-0.369	-21.9%	0.130	0.022	0.152	5.825	0.857	0.940
120	0.374	0.298	0.672	-0.922	-57.9%	0.113	0.016	0.129	6.924	0.698	0.944
160	0.357	0.248	0.604	-0.772	-59.9%	0.107	0.015	0.123	7.064	0.559	0.941
F ratio	6.519	1.160	5.646	41.299	56.352	1.897	1.928	1.926	0.999	7.763	2.715
Sig. ^a	*	NS	*	*	*	NS	NS	NS	NS	*	NS

a 相对生长率为 Zn 处理期间生物量的增长值与处理前生物量的百分率 Relative growth ratio means the percentage ratio of increase of fresh biomass during Zn treatment to fresh biomass before treatment.

表中数据为 3 个重复的平均值; 显著性水平: NS, 不显著; $p > 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ All data are mean values of 3 replicates; Significance levels: NS, not significant, $p > 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

相对生长率是评价植物耐金属胁迫的重要参数之一 [20]。滇苦菜鲜重的相对生长率变化趋势与鲜重和干重的变化趋势大致一致 (表 2)。此外, 叶片含水率也受到 Zn 处理浓度变化的影响, 当 Zn 处理大于 $120 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 与其它处理相比达到显著差别。

2.4 滇苦菜对 Zn 的吸收

随着营养液中 Zn 浓度的上升, 地上部和根部的 Zn 含量呈明显的增加趋势, 并在最高浓度 $160 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时达到最高值, 分别为 $12472 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $14026 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 但与 $120 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 处理间没有显著性差异 (图 2)。根

与地上部 Zn 含量增加的趋势基本一致。而在东南景天与长柔毛委陵菜中,其地上部浓度在 $80 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $240 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 达到最大值,随着 Zn 处理水平的进一步增加,地上部含量急剧下降或下降^[4,14]。这表明滇苦菜对 Zn 的吸收方式与这两种 Zn 超富集植物可能存在差异。

除 CK 外,各处理滇苦菜的转运系数 S/R 多在 1 以下,最高值 2.07 出现在对照(图 3),这与一般超富集植物富集金属的特性不一致,滇苦菜将重金属从根部转运到地上部的能力相对一般超富集植物而言较弱。

2.5 滇苦菜对 Zn 的富集量和分布

滇苦菜地上部 Zn 富集量的变化趋势与其 Zn 含量的变化趋势一致,除 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Zn 处理外,都是随 Zn 浓度的增加而明显增大(图 4)。当 Zn 浓度为最高浓度 $160 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,地上部 Zn 富集量达到最高值为 $1311 \mu\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$ 。然而根系 Zn 富集量的变化趋势却与其 Zn 含量变化趋势明显不同。除 CK 外,各处理间根部 Zn 富集量没有显著差异。这与东南景天 Zn 富集量与 Zn 含量保持一致的现象不同^[4]。其原因可能是滇苦菜根系对高 Zn 胁迫比地上部更为敏感,根系细胞膜、细胞器和细胞骨架被破坏,根系对 Zn 的吸收可能从主动运输变成被动扩散^[17]。但根部对 Zn 的容纳存在某个饱和点,当根系吸收的 Zn 超过饱和点后,无法再承受大量被动扩散的 Zn,因此通过将 Zn 不断向地上部输送来缓解,从而导致地上部 Zn 含量与富集量急剧上升,而根系对 Zn 的富集量并无差异。但由于 Zn 的毒害作用,越高浓度植株根系干重越小,因此越高浓度根部 Zn 含量越高(图 2)。

营养液培养下,滇苦菜整个植株富集的 Zn 有 75%~91% 分布在地上部(图 5),表明滇苦菜具有较强的吸收与向上运输 Zn 的能力。

2.6 滇苦菜 Zn 的吸收速率和转运速率

滇苦菜的 Zn 吸收速率^[17](单位时间全株总 Zn 富集量/根系干重)和 Zn 转运速率^[17](单位时间地上部总 Zn 富集量/根系干重)均随营养液中 Zn 浓度呈线性增加(图 6 和图 7),两者关系可分别用方程 $y = 2.249x + 10.717, R^2 = 0.963$ 和 $y = 1.958x + 2.636, R^2 = 0.952$ 来描述,其中 y 代表吸收速率或转运速率($\mu\text{g Zn} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \text{root DW}$), x 代表营养液 Zn 浓度($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)。而对东南景天的研究表明其吸收速率与转运速率随营养液 Zn 浓度增加呈对数增长^[17]。因此,滇苦菜超量吸收 Zn 的机理很可能与东南景天不同。

3 讨论

重金属超富集植物一般具有以下几个重要特征^[21]:(1)其体内某种金属元素的浓度大于一定的临界值。如对于 Zn 超富集植物,体内 Zn 含量标准大于 $10000 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} (\text{DW})$ ^[22]。目前有一些学者认为这个标准太严格,提出 $3000 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} (\text{DW})$ 的标准会更为合理^[3,4]。结果表明:野外条件下滇苦菜地上部 Zn 的平均含量为

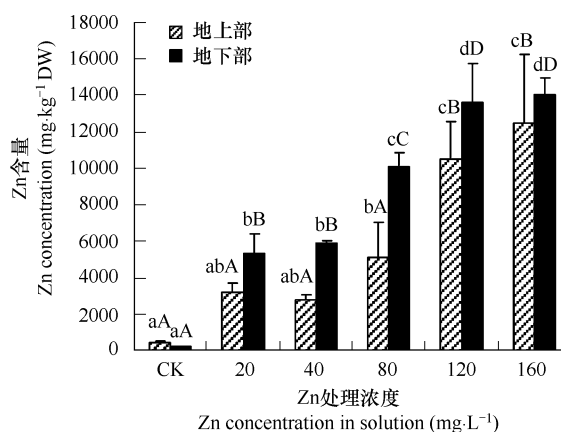


图2 滇苦菜的 Zn 含量

Fig.2 Zn concentration in *P. divaricata*

小写和大写字母分别表示 5% 和 1% 显著水平, Duncan 检验
Marked with different small letters are significantly different at 0.05 level by Duncan's test, capital letters at 0.01 level

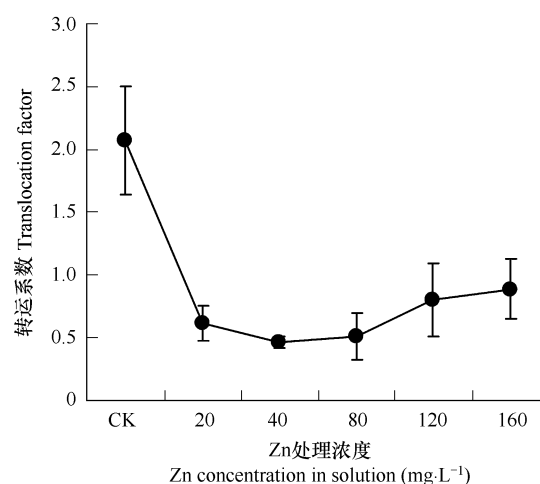


图3 滇苦菜对 Zn 的转运系数

Fig.3 Translocation factor of Zn in *P. divaricata*

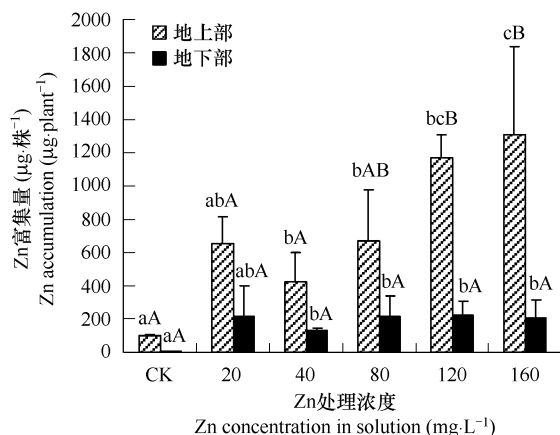


图4 滇苦菜的 Zn 富集量

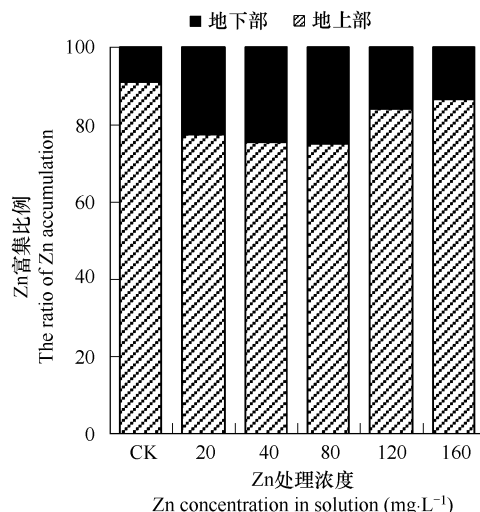
Fig. 4 Zn accumulation in *P. divaricata*

图5 滇苦菜对 Zn 的富集比例

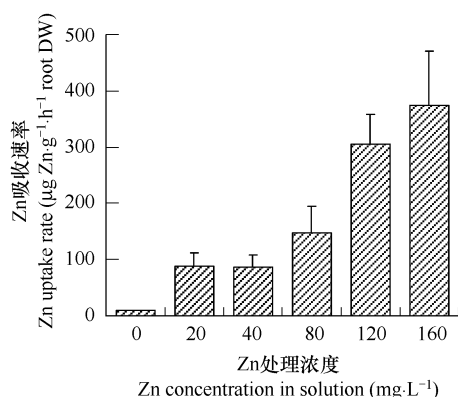
Fig. 5 Zn accumulation ratio in *P. divaricata*

图6 滇苦菜的 Zn 吸收速率

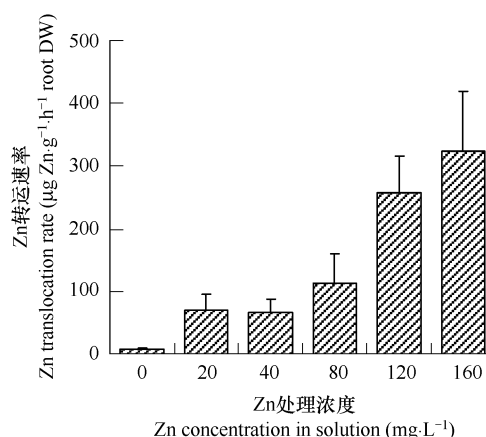
Fig. 6 Zn uptake rate of *P. divaricata*

图7 滇苦菜的 Zn 转运速率

Fig. 7 Zn translocation rate of *P. divaricata*

5911 mg·kg⁻¹,最高可达 18339 mg·kg⁻¹ (表 1);营养液培养实验也发现,滇苦菜地上部 Zn 含量高达 12472 mg·kg⁻¹ (DW) (图 2);(2)植物必须有很高的吸收和运输重金属的能力,即植物地上部的重金属含量/根系的重金属含量(转运系数)大于 1。结果表明,野外条件下滇苦菜对 Zn 的 S/R 范围为 0.16 ~ 6.07,平均值为 2.21。大多数样品中 Zn 的地上部含量高于地下部,这说明 Zn 能有效地从地下向上转运。营养液培养实验中 S/R 多小于 1,更远低于野外条件。对 Zn 超富集植物 *Arabidopsis halleri* 和长柔毛委陵菜的研究也发现类似现象,这可能是因为营养液培养条件下根表面产生磷酸锌沉淀的缘故^[23,14]。相反,Zn 污染土壤培养条件下,*A. halleri* 根系中的 Zn 主要以苹果酸盐形态存在,而磷酸锌仅占根系总 Zn 的极少部分^[24]。营养液培养下滇苦菜整个植株富集的 Zn 有 75% ~ 91% 分布在地上部(图 5),这表明滇苦菜仍具有较强的吸收与向上运输 Zn 的能力;(3)植物必须有很高的忍耐重金属毒害的能力。在调查中发现,铅锌矿区土壤中 Zn 全量为 1724 ~ 134973 mg·kg⁻¹ (表 1),滇苦菜为主要优势植物,而且其生长旺盛,并无出任何中毒症状,显示出野外条件下滇苦菜对 Zn 有极强的耐性。营养液培养实验亦表明滇苦菜在 Zn 浓度达到 80 mg·L⁻¹ 时,植株才开始有明显中毒症状,滇苦菜是一种新发现的 Zn 超富集植物。

在水培实验中,滇苦菜在对照(即 $0.5 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn 处理)条件下生长最好,随着 Zn 浓度的植物生长速率降低,在 $80 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下已开始出现中毒症状,生长停止等现象。而我国发现的 Zn 超富集植物东南景天,长柔毛委陵菜以及国外研究较多的 *T. caerulescens* 可以耐受更高浓度的 Zn,当外界 Zn 浓度分别为 240, 160 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 206 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,植物仍未表现出任何 Zn 中毒症状^[4,14,25],相比之下滇苦菜对 Zn 的耐性相对较低。而且,滇苦菜也没有出现一定 Zn 处理下促进植物生长的现象,这种在受重金属胁迫下生长受限的现象与许多的超富集植物受金属胁迫反而促进生长的特性有所不同。对于一些超富集植物而言,不仅对高浓度的重金属有很高的忍耐能力,在一定高浓度的重金属逆境中,植物体没有表现出毒害的现象,仍保持正常的生长和发育,而且适量的重金属反而往往会促进植物的生长,增加植物的生物量,而在低浓度重金属的环境下反而可能生长受到抑制,植物很可能以某些重金属作为其自身生长的营养要求。Küpper 等^[26] 研究发现添加 Ni 显著的增加了 3 种 Ni 超富集植物 *Alyssum bertolonii* (Desv), *Alyssum lesbiacum* (Candargy) 和 *Thlaspi goesingense* (Halacsy) 地上部分的生物量。杨肖娥等^[4] 研究东南景天发现,当 Zn 浓度小于 $80 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,地上部分和根系干重随 Zn 供应水平增加而增加,在 $80 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到最大;当 Zn 浓度大于 $160 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,东南景天的生长开始受到抑制,地上部与根系干重随 Zn 增加而显著下降。Shen 等^[19] 报道 *T. caerulescens* 可以在 $0.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn 处理溶液中生长并且不受限制,最高可耐受 $1.0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Zn 处理,不表现出明显的中毒症状但干重减少 25%。Ozturk 等^[27] 研究表明 *T. caerulescens* 对土壤中 Zn 的缺乏极度敏感,在土壤 Zn 含量由 0 增加到 $75 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,地上部生物量增加约 4 倍,而非超富集植物 *T. arvense* 则相反。本实验中,滇苦菜在低于 $80 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn 处理的情况下仍能保持稳定生长,但未出现适当增加 Zn 浓度会促进其生长的现象,可能这种 Zn 超富集植物对 Zn 的需求量并不大。

Zn 超富集与耐性之间是不同的、互相独立的特点,耐性可能被一个单一的主要基因所控制,而对 Zn 的超量吸收可能是由多基因控制的过程^[28]。尽管滇苦菜对 Zn 的耐性没有其他 Zn 超富集植物明显,然而滇苦菜对 Zn 有很强的吸收和富集能力,尽管在高浓度处理中植株表现出明显的中毒症状,但植物体仍能吸收与富集相当高浓度的 Zn。叶片与根系中 Zn 含量随 Zn 处理浓度增加而增加,植物体内 Zn 的吸收和转运速率均与 Zn 处理浓度呈线性关系,这和东南景天、长柔毛委陵菜等国内发现的 Zn 超富集植物在特定的高浓度处理情况下存在吸收与富集最大值,Zn 吸收和转运速率与 Zn 处理浓度呈对数关系的吸收特性有所不同^[4,17,29]。

Zn 在滇苦菜体内的富集比例随处理浓度变化呈现一个有趣的 U 型趋势(图 5),即在 $40 \sim 80 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn 处理时 Zn 在地上部的富集比例最低(75%),之后随 Zn 处理增加,Zn 在地上部的分布比例增加。这与东南景天在出现毒害症状的处理浓度之后地上部富集比例下降以及长柔毛委陵菜地上部富集比例一直增加的趋势^[4,29] 不同。与富集比例类似,转运系数随处理浓度变化也存在一个 U 型趋势(图 3)。转运系数在 $40 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理时达到最低,随着处理水平的增加,转运系数逐渐上升。这表明达到某个最低值后,Zn 浓度越高滇苦菜 Zn 向上转运的能力反而增强。而对于超富集植物东南景天的研究则表明其转运速率呈倒 U 型,即到一定处理浓度后,随着 Zn 处理的增加,转运系数反而减小^[4,17]。这可能是滇苦菜在大于 $80 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下,受到 Zn 毒性胁迫,根系从主动吸收变为被动扩散,其对 Zn 的贮存能力可能达到饱和,无法承载不断吸收的 Zn,因此通过将过量的 Zn 继续向上运输至地上部来缓解。

滇苦菜的转运系数和富集比例出现的 U 型趋势表明滇苦菜吸收的 Zn 向地上部转运主要受生长介质中 Zn 浓度和根系的调控,并且可能根系对 Zn 的容纳量存在某个饱和点。最近对 Zn 超富集植物 *T. caerulescens* 的研究发现,Zn 跨膜运输受膜运输蛋白的调控,超富集植物的根系和地上部 ZNT(Zn 运输蛋白)基因表达的丰度比非超富集植物高,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^[12,30,31]。因此,滇苦菜体内可能也存在同一或类似的 Zn 转运蛋白,而这种运输机制很可能受生长介质中 Zn 浓度所调控,但仍有待于进一步研究。表明,滇苦菜对 Zn 的吸收富集机理与东南景天、长柔毛委陵菜等其它 Zn 超富集植物有所不同,进一步研究将有助于理解超富集植物对 Zn 的耐性与富集机理。

References:

- [1] Wójcik M, Vangronsveld J, Tukiendorf A. Cadmium tolerance in *Thlaspi caerulescens* I. Growth parameters, metal accumulation and phytochelatin synthesis in response to cadmium. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 53: 151 — 161.
- [2] Baker A J M, McGrath S P, Reeves R D, *et al.* Metal hyperaccumulator plants: a review of ecology and physiology of a biological resource for phytoremediation of metal polluted soils. In: Terry N & B G J. *Phytoremediation of contaminated soil and water*. Florida: Lewis Publishers, 2000. 85 — 100.
- [3] Reeves R D, Baker A J M. Metal-accumulating plants. In: Raskin H & Ensley B D J, eds. *Phytoremediation of toxic metals: using plants to clean up the environment*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2000. 193 — 230.
- [4] Yang X E, Long X X, Ni W Z, *et al.* *Sedum alfredii* H: A new Zn hyperaccumulating plant first found in China. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47(13): 1003 — 1006.
- [5] Liu W, Su W S, Lan C Y. *Viola baoshanensis*, a plant that hyperaccumulates cadmium. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48(19): 2046 — 2048.
- [6] Wei S H, Zhou Q X, Wang X, *et al.* A newly-discovered Cd-hyperaccumulator *Solanum nigrum* L. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50: 133 — 138.
- [7] Chen T B, Wei C Y, Huang Z C, *et al.* Arsenic hyperaccumulator *Pteris Vittata* L. and its arsenic accumulation. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47(3): 207 — 210.
- [8] Wei C Y, Chen T B, Huang Z C, *et al.* Cretan Brake (*Pteris cretica* L.): an Arsenic-accumulating Plant. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(5): 776 — 778.
- [9] Xue S G, Chen Y X, Lin Q, *et al.* *Phytolacca acinosa* Roxb. (Phytolaccaceae): A new manganese hyperaccumulator plant from Southern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(5): 935 — 937.
- [10] Tang S R, Huang C Y, Zhu Z X. Supercumulative plants in relation to ore prospecting. *Geophysical & Geochemical Exploration*, 1997, 21(4): 263 — 268.
- [11] Assunção A G L, Schat H, Aarts M G M. *Thlaspi caerulescens*, an attractive model species to study heavy metal hyperaccumulation in plants. *New Phytologist*, 2003, 159: 351 — 360.
- [12] Pence N S, Larsen P B, Ebbs S D, *et al.* The molecular physiology of heavy metal transport in the Zn/Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Proc Natl Acad Sci*, 2000, 97: 4956 — 4960.
- [13] Tang Y T, Qiu R L, Zeng X W, *et al.* A new found Pb/Zn/Cd hyperaccumulator-*Arabis paniculata* Franch. *Acta Scientiarum Naturalium Universityis Sunyatseni*, 2005, 44(4): 135 — 136.
- [14] Qiu R L, Fang X H, Tang Y T, *et al.* Zinc hyperaccumulation and uptake by *Potentilla griffithii* Hook. *International Journal of Phytoremediation*, 2006, 8: 299 — 310.
- [15] The Picture Index of Senior China Plant. Beijing: Science Press, 1975. 4.
- [16] Zhao F J, Lombi E, McGrath S P. Assessing the potential for zinc and cadmium phytoremediation with the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Plant and Soil*, 2003, 249: 37 — 43.
- [17] Long X X, Ni W Z, Ye Z Q, *et al.* The characteristic of Zn uptake by the hyperaccumulating ecotype of *Sedum alfredii* Hance. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 334 — 340.
- [18] Ye Z H. Damage of zinc pollution to plants and plant durability. *Chinese Journal of Ecology*, 1992, 11(5): 42 — 45.
- [19] 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.
- [20] Causton D R. Plant growth analysis: The variability of relative growth rate within a sample. *Annals of Botany*, 1991, 67: 137 — 144.
- [21] Shen Z G, Liu Y L. Progress in the study on the plants that hyperaccumulate heavy metal. *Plant Physiology Communications*, 1998, 34(2): 133 — 139.
- [22] Baker A J M, Brooks R R. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements: a review of their distribution. *Ecology and Photochemistry Biorecovery*, 1989, 1: 81 — 126.
- [23] Küpper H, Lombi E, Zhao F J, *et al.* Cellular compartmentation of cadmium and zinc in relation to other elements in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri*. *Planta*, 2000, 212: 75 — 84.
- [24] Sarret G, Saumitou-Laprade P, Bert V, *et al.* Forms of zinc accumulated in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri*. *Plant Physiology*, 2002, 130: 1815 — 1826.
- [25] Brown S L, Chaney R L, Angel J S, *et al.* Zinc and cadmium uptake by hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* grown in nutrient solution. *Soil*

Science Society of America Journal, 1995. 59:125—133.

- [26] Küpper H, Lombi E, Zhao F J, *et al.* Cellular compartmentation of nickel in the hyperaccumulators *Alyssum lesbiacum*, *Alyssum bertolonii* and *Thlaspi goesingense*. Journal of Experimental Botany, 2001, 52(365): 2291—2300.
- [27] Ozturk L, Karanlik S, Ozkutlu F, *et al.* Shoot biomass and zinc/cadmium uptake for hyperaccumulator and non-accumulator *Thlaspi* species in response to growth on a zinc deficient calcareous soil. Plant Science, 2003, 164(6): 1095—1101.
- [28] Macnair M R, Bert V, Huitson S B, *et al.* Zinc tolerance and hyperaccumulation are genetically independent characters. Proc R Soc Land B, 1999, 266: 2175—2179.
- [29] Fang X H. Mechanism of zinc hyperaccumulation in *Potentilla griffithii* Hook. Ph. D Dissertation of Sun Yat-Sen University, 2006.
- [30] Lasat M M, Pence N S, Garvin D F, *et al.* Molecular physiology of zinc transport in the Zn hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. Experimental Botany, 2000, 51: 71—79.
- [31] 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.

参考文献:

- [4] 杨肖娥, 龙新宪, 倪吾仲, 等. 东南景天(*Sedum alfredii* H.)——一种新的锌超积累植物. 科学通报, 2002, 47(13): 1003~1006.
- [5] 刘威, 束文圣, 蓝崇钰. 宝山堇菜(*Viola baoshanensis*)——一种新的超富集植物. 科学通报, 2003, 48(19): 2046~2048.
- [7] 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性. 科学通报, 2002, 47(3): 207~210.
- [8] 韦朝阳, 陈同斌, 黄泽春, 等. 大叶井口边草——一种新发现的富集砷的植物. 生态学报, 2002, 22(5): 776~778.
- [9] 薛生国, 陈英旭, 林琦, 等. 中国首次发现的锰超积累植物——商陆. 生态学报, 2003, 23(5): 935~937.
- [10] 唐世荣, 黄昌勇, 朱祖祥. 超积累植物与找矿. 物探与化探, 1997, 21(4): 263~268.
- [13] 汤叶涛, 仇荣亮, 曾晓雯, 等. 一种新的多金属超富集植物——圆锥南芥(*Arabis paniculata* Franch.). 中山大学学报(自然科学版), 2005, 44(4): 135~136.
- [15] 中国高等植物图鉴. 北京: 科学出版社, 1975. 4.
- [17] 龙新宪, 倪吾仲, 叶正钱, 等. 超积累生态型东南景天吸收锌的特性. 生态学报, 2006, 26(2): 334~340.
- [18] 叶志鸿. 锌污染对植物的毒害及植物的忍耐性. 生态学杂志, 1992, 11(5): 42~45.
- [21] 沈振国, 刘友良. 重金属超量积累植物研究进展. 植物生理学通讯, 1998, 34(2): 133~139.
- [29] 方晓航. 长柔毛委陵菜(*Potentilla griffithii* Hook. f. var. *velutina*. Card.)超富集锌的机理研究. 中山大学博士论文, 2006.