

蚕豆在重金属污染条件下数量性状的分化研究

段昌群 王焕校 姜汉侨

(云南大学生物系, 云南大学进化生态学研究实验室, 昆明, 650091)

S551.408
X503.231

A **摘要** 运用正交设计方法, 经过4代的原位种植实验, 研究了在人工控制条件下 Pb^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Zn^{2+} 污染对同一蚕豆 (*Vicia faba* L.) 种质在株高、首次开花时间、每株结豆荚数、单位豆荚豆粒数(每20个豆荚)、种子的重量(50粒)等数量性状的代内和代间分化, 实验结果表明, 在初始种植代内, 低浓度的重金属除使开花时间以外的各数量性状指标程度不同有刺激升高作用; 高浓度则使性状明显受到抑制。对于不同的污染世代, 低浓度污染条件下, 蚕豆在第1代一般表现出一定的应激反应, 性状指标的变化一般不下降或略有下降, 而在第2代时, 性状明显趋于负向变化, 但随着代数的推移, 又逐渐恢复上升。高浓度的污染, 在第1代时植物就产生了毒性反应, 大多的数量性状都明显受到了抑制, 随后一定的代数内这种受抑现象加深, 持续1到2代后, 性状又向正常条件下的数值方向恢复。经分析认为, 植物对污染具有相当大的适应潜力, 这种潜力的来源是基于基因频率水平上的变化; 这种基因频率的变化反映了污染对植物的进化分化作用。

关键词: 蚕豆 (*Vicia faba* L.), 数量性状, 生态分化, 微效多基因, 抗性诱导微进化, 污染, 重金属;

DIFFERENTIATION OF QUANTITATIVE CHARACTERS OF *VICIA FABA* CONTAMINATED WITH HEAVY METALS

Duan Changqun Wang Huanxiao Jiang Hanqiao

(Department of Biology and Laboratory of Evolutionary Ecology, Yunnan University, Kunming, 650091, China)

Abstract With the orthogonal designing method, the plants of the same variety of Broadbean (*Vicia faba* L.) were treated with heavy metal ions Pb^{2+} , Cd^{2+} , Hg^{2+} , Zn^{2+} in successive four generations. Parameters of quantitative characters (PQCs) such as the percentage of survival seedling (PSS), height of plants (HP), the relative time of first blooming (TFB), pods per seeding (PPS), amounts of bean every 20 pods (BEP) and weight of 50 bean (WB) were investigated. The results showed that all PQCs except TBF went up as affected with low dose of metal ions at the initial generation, and decreased as affected by high dose of metal ions. The

- 国家自然科学基金和云南省应用基础科学研究基金资助项目。
 本文成稿过程中黄瑞复、曾瑞光、胡志浩、李启任等教授给予了建设性的建设和指导, 特此致谢。
 收稿日期: 1995-08-03, 修改稿收到日期: 1996-05-07。

plants responded to low dose of metal ions with a small decrease in PQC's or did not come out at the first generation, and then with a significant decrease in PQC's in the second generation. In the proceeding of generations, however, the PQC's recovered to the initial. The toxic response of the plants to high dose metal treatment, in terms of PQC's, appeared in the first generation and then got enhanced in the following one or two generations. Then, similarly, the PQC's recovered to the initial. It might be considered that plants have potential abilities to adapt to environmental pollution, originating from the gene frequency change induced by pollution. Such a gene frequency change reflected the role of pollution in the process of ecological differentiation of the plants.

Key words: *Vicia faba* L., quantitative characters, ecological differentiation, minor polygenes, microevolution

环境污染以遍布全球的范围和旷日持久的时间扩展,是现存生物都要接受的一种全新生态环境^[1,2]。在这种环境条件下,植物如何适应、适应的潜力有多大,对物种的分化和进化会产生怎样的影响,这是关系到人类活动条件下生物圈稳定机制维持的重大问题。以前环境生物学或污染生态学对污染的生物学效应的研究,主要集中在污染物在生物不同组织器官以及生态系统中的迁移、积累以及对包括人类在内的生物毒害的生理生化机制等方面^[3,4]。自工业黑化现象被揭示以来,人们对污染效应的认识逐步转移到污染对生物的进化效应,且在昆虫的适应性进化中有了比较深入的研究^[3,5]。植物方面的研究首推 Bradshaw 对金属开采迹地上抗性种群建立、发展及有关的生态遗传研究^[5,6]。近年来 Scholz 对二氧化硫(SO₂)和酸雨沉降、Macnair 对金属污染的研究也都从进化的角度上研究了植物对污染的抗性适应问题^[3,6,7]。

植物对环境污染的反应,一般不会在植物的质量性状上反映出来,只是一种渐进性的变化。数量性状是反应渐进性变化的一种性状形式,同时由于它是受微效多基因控制的一种生物特征,对它的研究可以揭示污染对植物的生态遗传学效应及植物的分化与微进化^[4,8]。本文通过在模拟污染条件下的 4 代原位种植实验,研究了同一种质的蚕豆(*Vicia faba* L.)在污染条件下的数量性状的分化,为研究污染对植物的选择作用和植物的进化效应提供资料。

1 材料和方法

1.1 材料 蚕豆(*Vicia faba* L.)是一种比较严格的自花授粉植物,经过多代选育,种质容易纯化,遗传性状不易分离。本实验选用蚕豆种质为滇 K0029 选育的“纯种”,一般种植条件下较少发生性状分离。

1.2 方法

1.2.1 实验浓度的选择 为了了解在一般污染条件下重金属对植物的生态毒理效应,本实验浓度选取较低的浓度起点,各实验组合浓度依次增加,以揭示在各种不同的污染强度条件下植物的分化情况;由于自然条件下的污染是多种污染物的复合,各种污染物相伴存在,故采用正交设计,同时研究多种金属离子对植物的作用。浓度设置见表 1。

1.2.2 正交设计 采用 5 水平 6 因子的正交设计 L 25(5⁶),正交设计见表 1,复合处理的

方法参见中国科学院数学所的方法^[9]。

表 1 L 25(5⁵)污染处理的正交设计(mg/km)

Table 1 Factors and their levels of heavy metals concentration in the orthogonal design of the experiment L 25(5⁵).

因子 Factors	元素 Metal ions	Pb ²⁺	Cd ²⁺	Hg ²⁺	Zn ²⁺	Mn ²⁺	对照 In control
水平	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	不参与实验
	2	0.10	0.01	0.005	1.00	0.10	用于机误估
	3	1.00	0.50	0.25	10.00	1.00	计
	4	5.00	5.00	2.50	100.0	5.00	Used in random
Level	5	25.00	20.00	5.00	500.0	100.0	errors evaluation

1.2.3 田间小区实验设计 在昆明远郊选取一没有“人为”污染的耕地为实验地。实验地所在农田曾为水旱连作。土壤类型为山原红壤,质地为壤质粘土(<0.002 mm 的粘粒占 37.2%); pH 值为 6.4, 阳离子代换量(CEC)为 17.9 me/100 g 土, 盐基饱和度为 42.5%, 有机质平均含量为 2.2%, TN 0.88%, TP 0.064%; 有关的主要重金属 Pb²⁺、Cd²⁺、Zn²⁺、Hg²⁺、Mn 含量依次为 34.86 mg/kg, 0.122 mg/kg, 110.04 mg/kg, 0.0102 mg/kg, 86.27 mg/kg。土壤持排水状况良好。在实验期间,除种植蚕豆外,其它时间闲置,并管理以减少试验地土壤流失和扩散。其它田间管理同大田。

样方设置在周围都是种植蚕豆的田中,以减少边缘效应。为了去除土地不同地方因肥力的差异产生的误差,在土地四周设置对照组,在所有性状的考察中去除对照组间的差异值。样方面积均为 3.0×3.0 m²,样方之间设置 50 cm 的隔离沟,防止因淋溶作用造成的土壤溶液扩散。施加的重金属以蚕豆根际到达的深度(80 cm)与样方的面积计算土壤重量,然后按比例称量好药品在 80 cm 的土层内混匀以达到在样方上受控“污染”的最终浓度(表 1)。每年在正常农时播种,密度为 50 株·m⁻²。1988 年、1989 年、1991 年、1992 年种植 4 a。次年将收获的种子播在上一年度的相应模拟污染样区内,并根据收获的生物量中可能带走的重金属量补加土壤中的重金属损耗量。

1.2.4 数量性状的统计和数据处理 本试验着重统计分析了成苗率、株高、首次开花时间、每株结豆荚数、单位豆荚豆粒数(每 20 个豆荚)、种子的重量(50 粒)等。这些指标反映了植物的生态适应程度和潜在的遗传性能^[5,10]。各性状指标的统计在相应的处理样方中随机取样进行。株高的统计时间在营养生长结束时开展;首次开花时间的统计方法如下。在花期前,在每样方内随机挂牌标记 20 个植株,以对照组的植株开花时间作为零点,提前者计为负值,推后者计为正值。开花时间以天记,最后各时间差值以每天 24 h 换算统计。每株结豆荚数截止每年的 4 月 25 日以前(因为蚕豆为无限花序,在此以后的开花多为无效花);单位豆荚豆粒数(每 20 个豆荚)、以及种子的重量(50 粒)在每年 5 月中旬蚕豆收获季节中进行。以随机取样获得的数据计算该样本数据的均值和方差,经对照组数据差异校正后,进行数据的分析。

1.2.4.1 各处理组的代间差异性分析 对各数量性状的数据群,首先进行代间的均值比较分析,以考察代间的差异性;其次对数据群的方差进行比较分析,以考察代间的性状的整齐度。分析方法采用 T 检验。

1.2.4.2 同一代内的差异性分析 首先进行正交设计的各因子及水平的直观分析, 然后进行变量分析。

1.2.4.3 相同金属处理组中的代间交叉分析 变量分析中具有显著差异的数据组再进行代间的比较分析。分析方法为 F 检验。

分析过程参考中国科学院数学研究所的方法^[9]。为了使不同的种植代间的数据之间具有可比性, 开花时间的统计是把相应的对照组数据作为零点, 提前者为负值, 推后者为正值, 取其相对时间差进行分析; 其它各性状的统计分析是把每 1 个种植代相应的对照组的数据结果定为 100%, 从而可以得到不同金属离子的处理之间、相同处理的不同浓度之间以及相同处理浓度的不同种植代间各性状指标变化的相对百分比。整个数据分析用 TRUE-BASIC 语言编制程序, 分析结果用 FOXGRAPH 制图。

由于本研究中 Mn^{2+} 对性状的影响均未达到显著性水平, 故数据分析结果未在本文中表述。交叉分析和互作分析也因篇幅所限未在本文中表述。

2 结果与分析

2.1 重金属对蚕豆成苗率的影响

据处理分析, 发现在同一处理条件下, 平均成苗率在不同代间有较大的差异性。相临两代之间的差异不大或差异只是达到显著性水平, 而相隔一代之间的差异均达到非常显著性差异水平。代间的整齐度差异均达到非常显著性水平(见表 2)。不同金属离子除 Mn^{2+} 以外, 其余的金属离子以对蚕豆的成苗率均有显著影响, 但不同的金属离子在各不同的处理水平条件下的变化各异。数据分析结果见图 1。从图中可以看出, Cd^{2+} 和 Hg^{2+} 对蚕豆的成苗率影响最大。但相同的金属离子在相同的浓度条件下, 在不同的种植代间的表现也是不同的, 反映出成苗率这一性状在不同的代内具有不同的剂量效应方式。例如, 当 Hg^{2+} 浓度

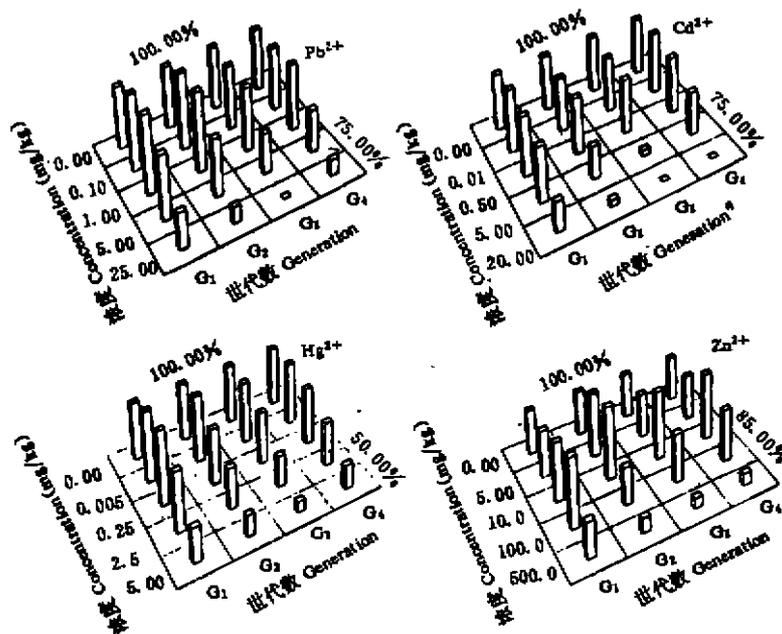


图 1 重金属对蚕豆相对成苗率的代间影响

Fig. 1 Effects of heavy metals on the survival seedling ratio of Broadbean in different generations

为 5.00 mg/kg 时,在第 1 代中,蚕豆的成苗率相对值为 82.2%,第 2、第 3 代成苗率的相对值依次下降为 76.4%和 53.8%,到第 4 代时又回升到 70.6%。又如 Pb^{2+} 浓度为 5.0 mg/kg 时,第 1 代成苗率相对值为 92.3%;第 2、第 3 代依次下降为 83.5%和 80.3%,到第 4 代时回升到 85.2%。

2.2 重金属对蚕豆株高的影响

数据处理结果表明,平均株高在相隔一代之间有显著性差异,在相临一代之间的差异除 G_2 与 G_3 之间不显著以外,其它均达到显著性差异水平。代间的整齐度差异均达到非常显著性水平(见表 2)。但不同的金属离子在各不同的处理水平条件下的变化各异。数据分析结果见图 2。从图中可以看出,低浓度引起的相对高度比变化不大,且经过第 1 或第 2 代以后就达到与对照相近的高度,而高浓度引起的变化代间分异较大,一般是在前一到两代之间表现出高度的矮化,到第 3 或第 4 代以后就有逐渐向对照处理的高度方向变化的趋势。

表 2 各数量性状的均值变化和整齐度(标准差)的代间差异 T 检验结果*

Table 2 T -test for the average and uniformity quantitative characters among different generations of *Vicia faba* L. exposed to heavy metals

	成苗率 Percentage of survival seedlings				株高 Height of plants				首次开花时间 Relative time of			
	G_1	G_2	G_3	G_4	G_1	G_2	G_3	G_4	G_1	G_2	G_3	G_4
G_1		3.14 ⁺⁺	2.98 ⁺⁺	3.46 ⁺⁺		2.82 ⁺⁺	3.21 ⁺⁺	3.30 ⁺⁺		2.86 ⁺⁺	2.93 ⁺⁺	3.02 ⁺⁺
G_2	2.56*		3.26 ⁺⁺	3.01 ⁺⁺	2.53*		2.80 ⁺⁺	3.24 ⁺⁺	2.84**		2.81 ⁺⁺	2.91 ⁺⁺
G_3	3.17**	1.76 ⁻		2.81 ⁺⁺	2.82**	1.87 ⁻		2.93 ⁺⁺	2.91**	2.45*		2.81 ⁺⁺
G_4	3.52**	3.06**	2.12*		2.63*	2.92**	1.69*		2.08*	2.96**	2.17*	
	株结豆荚数 Pods per-seedling				单位豆荚豆粒数 Beans of every 20 pods				种子重量 Weight of 50 beans			
	G_1	G_2	G_3	G_4	G_1	G_2	G_3	G_4	G_1	G_2	G_3	G_4
		2.81 ⁺⁺	2.93 ⁺⁺	2.95 ⁺⁺		2.91 ⁺⁺	3.15 ⁺⁺	3.16 ⁺⁺		1.69 ⁽⁻⁾	2.52 ⁺	2.87 ⁺⁺
	2.42*		2.80 ⁺⁺	2.92 ⁺⁺	2.86**		3.01 ⁺⁺	3.25 ⁺⁺	3.22**		2.75	2.90 ⁺⁺
	2.96**	1.69 ⁻		2.83 ⁺⁺	2.94**	2.89**		3.02 ⁺⁺	3.10**	1.76 ⁻		2.76 ⁺
	3.06**	2.94**	1.87 ⁻		2.87**	3.04**	2.88**		2.64**	2.80**	2.05 ⁻	

* $T_{0.01}^2 = 2.797$; $T_{0.05}^2 = 2.064$ 。各代间性状均值的差异性比较: ** 表示达到非常显著性水平($P < 0.01$); * 表示达到显著性水平($0.01 < P < 0.05$); — 表示无显著性差异($P > 0.05$)

各代间性状的整齐度差异性比较: ++ 表示达到非常显著性水平($P < 0.01$); + 表示达到显著性水平($0.01 < P < 0.05$); (—) 表示无显著性差异($P > 0.05$)

** represents the difference reaches at very high significance ($P < 0.01$); * represents significance ($0.01 < P < 0.05$); — represents no significance ($P > 0.05$) in the comparison of the difference between the average value of quantitative characters in different generations.

++ represents the difference reaches at very high significance ($P < 0.01$); + represents significance ($0.01 < P < 0.05$); (—) represents no significance ($P > 0.05$) in the comparison of the difference between the uniformity of quantitative characters in different generations.

2.3 重金属对蚕豆开花时间的影响

开花时间在正常条件下,对于蚕豆来说,具有较好的一致性。但在重金属的作用下,这种一致性受到了很大的影响(见表 2)。各代的首次开花时间的整齐度的差异均达到了非

常显著性水平,但就各代的平均开花时间条件来看,随着种植代数的增加,开花时间的差异性有变小的趋势。就同一种处理条件而言,开花时间在最初几代内,随着处理浓度的增大,差异性也增大,但随后又都向未处理时的开花时间趋近。低浓度处理时,开始向正常条件下的开花时间进行趋近的世代数较早,而高浓度发生如此变化的世代数要晚(见图3)。

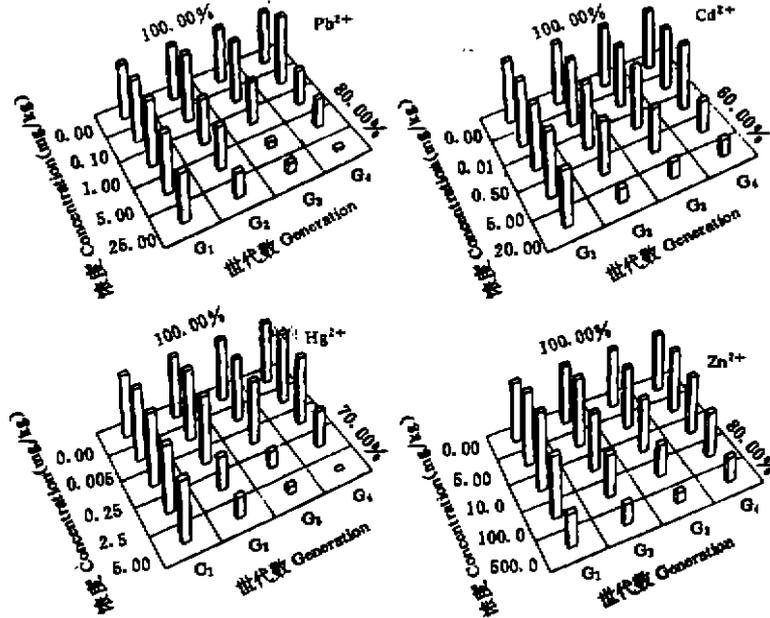


图2 重金属对蚕豆相对高度的代间影响

Fig. 2 Effects of heavy metals on the relative height of Broadbean in different generations

2.4 重金属对蚕豆结荚数的影响

植株平均结荚数的代间差异在 G_2 与 G_3 代、 G_3 与 G_4 代之间没有显著差异, G_1 代与 G_2 代之间有显著差异, 其余各代之间的差异均达到非常显著性水平(表2)。各代内与各代间的整齐度的差异达到非常显著性水平。变量分离分析结果表明, 不同的重金属污染对结荚数的影响是不同的。 Hg^{2+} 的影响程度最大, 其他依次为 Cd^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Zn^{2+} 。同一元素在不同的种植代内, 产生变化效应方式和程度有相当大的差异性(见图4)。在低浓度的最初种植代内时, 该性状有正向变化的趋势, 但随代数的增加, 开始表现出一定的毒性反应, 随后又向正常方向变化。而高浓度的作用一开始就对该性状表现出相当大的毒性, 但随种植代数的增加, 植株的毒性反应似乎又降低。

2.5 重金属对蚕豆豆粒数的影响

豆粒数的均值和整齐度在各代内、以及各代间的变化均达到非常显著性水平(表2)。而且这种变化, 在不同的金属作用间存在很大的差异性。对于 Pb^{2+} 来说, 就第1代而言, 金属离子浓度的升高, 豆粒数明显降低, 在 25 mg/kg 条件下只达到对照的 50%, 但不同的代数间, 这种变化又倾向于向正常条件恢复; 如在 25 mg/kg 的不同代数间, 依次升高, 至 G_4 代时, 可以恢复至正常条件的 86%。 Hg^{2+} 的作用与 Pb^{2+} 相反, 在低浓度时, 豆粒数略有增加, 但随种植代数的增加, 相对豆粒数的变化依次降低, 然后又向正常值的方向变化(图5)。

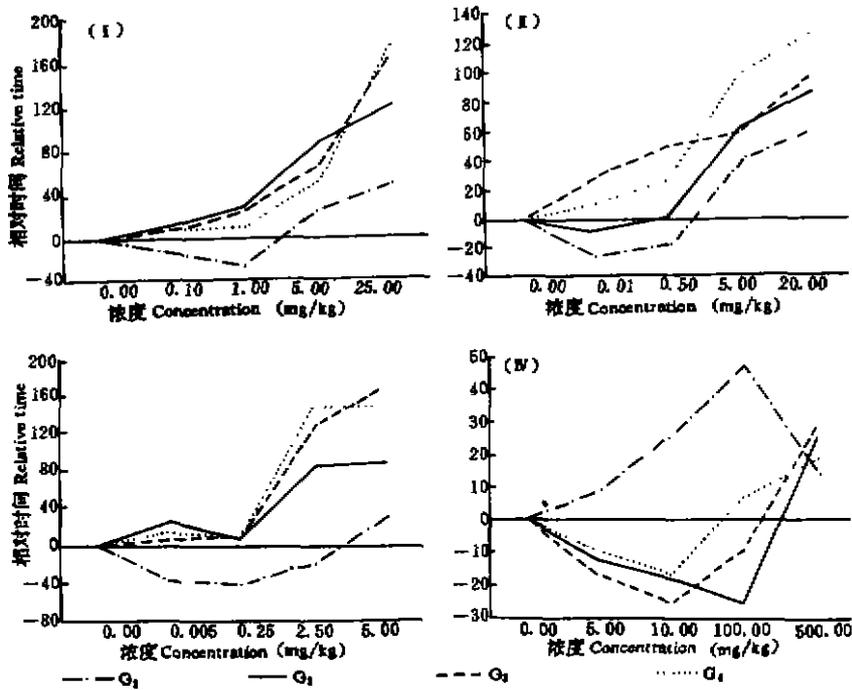


图3 重金属对蚕豆相对开花时间的代间影响

Fig. 3 Effects of heavy metals on the relative flowering time of Broadbean in different generations

2.6 重金属对蚕豆种子重量的影响

在本研究中,种子的重量变化是较少受重金属影响的1个数量性状。这主要表现在G₂代与G₄代之间、G₃代与G₄代之间种子重量的均值没有显著性差异;G₁代与G₄代之间的差异仅仅达到显著性水平;代间差异最大的只是表现在G₁代与G₂、G₃代以及G₂与G₄代之间。不仅如此,代内与代间的整齐度的差异性也相对较低。如G₁代与G₂代之间没有显著性差异;G₃代与G₁代、G₂代之间以及与G₄代之间的整齐度差异只是达到显著性水平。但不同的金属以及相同的金属作用在不同的浓度以及代数之间的变化还是较大(图6),其变化的规律性与上述的性状有一定的相似性。

3 讨论

3.1 土壤中重金属模拟污染及其作用下蚕豆数量性状的变化特点

3.1.1 模拟污染条件下重金属对蚕豆作用的有效性分析 在土壤中模拟重金属污染进行植物的生态遗传效应研究,首先应该考虑污染模拟中的重金属离子对植物的有效性问题。这个问题,包括两个方面,一是模拟污染的重金属能否保持应有的总体含量水平;二是土壤中的重金属能否溶出进入土壤溶液,从而对蚕豆产生影响。这两个方面受土壤的物理、化学性质和生物特性等众多因素的影响。

关于重金属在土壤中的动力学及其行为已经有很多的工作积累^[12,15],作者在这方面也作过总结^[11]。这些研究表明,在壤土、粘土类的土壤中,只要没有土壤的流失,进入其中

的重金属被淋溶排出的速度是很微弱的。污灌条件下重金属在经过 8 至 10 a 后, 仍有 85% 以上滞留在土壤(壤土类)中, 而且主要被束缚在土壤的耕作层^[14,15]。也正因为如此, 被重金属污染了的土壤, 其根治除了更换客土、生物吸收排出以外, 目前尚无积极有效的根

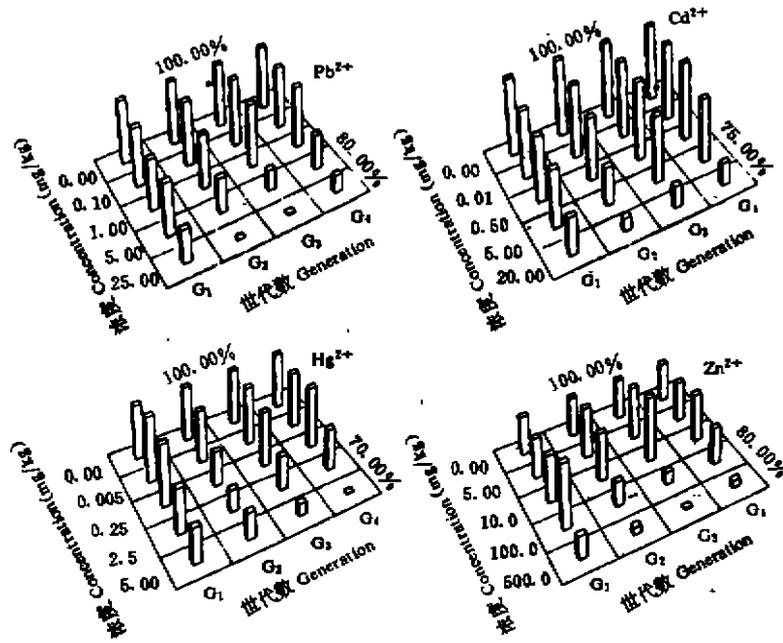


图 4 重金属对蚕豆株结豆荚数的代间影响

Fig. 4 Effects of heavy metals on pods per plant of Broadbean in different generations

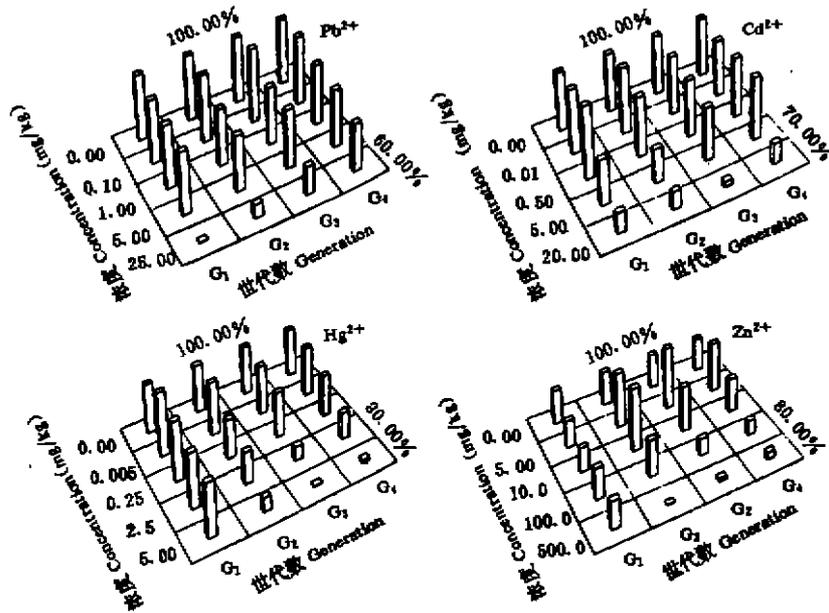


图 5 重金属对蚕豆单位豆荚豆粒数的代间影响

Fig. 5 Effects of heavy metals on the relative beans every 20 pods of Broadbean in different generations

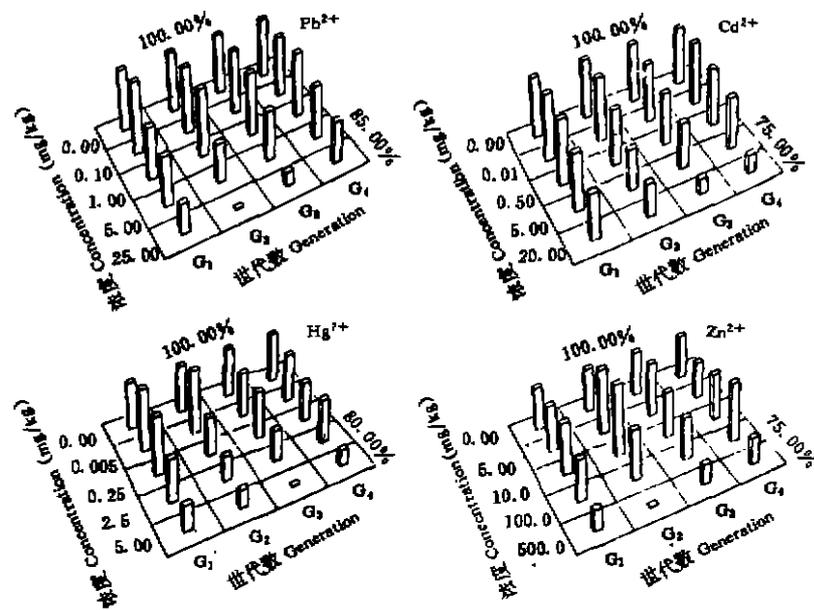


图6 重金属对蚕豆种子重量的代间影响

Fig. 6 Effects of heavy metals on the relative weight of Broadbean in different generations

治办法^[11,13]。在本实验条件下,模拟污染所添加到土壤中的重金属基本上都保留在土壤中。

重金属只有以溶出的离子态进入土壤溶液才能被植物吸收并对植物产生影响。国内外对酸性红壤这类土壤中的重金属动态有较多的研究,并发现这类土壤中金属离子往往以较高比例的离子态存在于土壤溶液中^[12,13,15]。根据已有的大量研究资料,对于类型为山原红壤、质地为壤质粘土的土壤而言,在本实验条件下的土壤理化特征范围中,土壤既可以吸附重金属、减少其淋溶丧失,又可以使重金属不断地溶出进入土壤溶液,比较好地调和了吸附与溶出这一矛盾,相对稳定地保证土壤对蚕豆进行重金属离子的有效供给^{[11, 2)}。

在本实验条件下,不同处理组中可变的因子是加入土壤中的重金属离子,其它的环境条件都相同。由于各处理组之间以及不同的种植年代之间均设有对照组,数据处理中都以对照组为参比,利用相对数值进行统计分析,从而可以保证不同处理组间的差异是以重金属为主导生态因子产生的差异。

3.1.2 重金属作用下蚕豆数量性状的变化特点 重金属对蚕豆数量性状的影响是很复杂的,但从总体上来看,具有这样一些特点:低浓度污染条件下,植物在第1代一般表现出一定的应激反应,性状的变化一般不下降或略有下降,但在第2代时,性状明显趋于负向变化,但随着代数的推移,又逐渐向无污染的“正常值”方向恢复上升。高浓度的污染,在第1代时植物就产生了毒性反应,大多的数量性状都明显受到了抑制,随后一定的代数内

1) 刘耀华. 重金属的土壤化学特性. 环境化学(污染生态学培训教材). 云南大学生物系, 1984. 58~146

2) 中国科学院国际红壤研讨会组委会. 国际红壤研讨会论文集(南京, 1983年11月). 61~74.

毒性加深,持续 1 到 2 代后,性状又向正常条件下的数值方向恢复。

在实验中所遴选的几个数量性状,是综合反映蚕豆生态性状和遗传潜能的几个指标。成苗率直接反映植物的生长适合度;高度在一定范围条件内反映在植物营养竞争中的优势程度;开花时间推迟则从侧面反映在污染条件下植物繁殖生长时间的差异性,即时间隔离。这种时间隔离是生殖隔离的一种形式,是种内分化的前兆;结荚率反映生殖生长的能力趋向;豆粒以及种子的重量反映向后代传递遗传性状的潜能^[5,10,17]。不同的重金属引起蚕豆数量性状变化具有较大的差异。 Hg^{2+} 作用下蚕豆变化的幅度最大,恢复需要的代数最多,然后依次是 Cd^{2+} 、 Pb^{2+} ,而 Zn^{2+} 的作用结果在很高的浓度条件下的作用效应同以上所述的重金属离子相类似,但在还没达到蚕豆的伤害浓度前,其表现与上述金属明显不同,而反应出一定的“营养施肥”剂量效应。这从侧面也说明了 Zn^{2+} 是一种营养元素,而 Hg^{2+} 、 Cd^{2+} 和 Pb^{2+} 是有毒元素,且其毒性顺序依次为 $\text{Hg}^{2+} > \text{Cd}^{2+} > \text{Pb}^{2+}$,这个顺序同它们的细胞学毒性顺序是一致的^[15]。

不同的重金属引起蚕豆性状变化的方式互有差异,这些差异对植物的分化影响的后果是不同的。如 Hg^{2+} 直接影响蚕豆的生长适合度, Cd^{2+} 对植株的营养生长毒性最大,同时也对蚕豆后代种子的形成产生了直接的影响,即在 Cd^{2+} 的作用下,种子重量以及单位豆荚豆粒数都相应较低。对时间隔离产生作用最大的首推 Hg^{2+} ,在 2.5 mg/kg 条件下,就使开花时间显著地推迟; Cd^{2+} 和 Pb^{2+} 对蚕豆产生时间隔离的效应在高浓度条件下,也具有很大的影响,特别是随着种植代数的增加,这种趋势更加强化。特别是,其它各种性状在本实验条件下,大多在第 3 代就开始恢复,而首次开花时间基本没有恢复的迹象。这从一定程度上说明,重金属污染对蚕豆其它性状的影响,远不及导致时间隔离那么深刻。

3.2 对植物在环境污染条件下的抗性适应与微进化的探讨

重金属作用下,蚕豆的性状发生了相当大的变化,这些不同性状的变化程度不同都表现出“弹性”反应,即适合度在开始的一定世代里都降低,以后各世代又向无污染的“常态”方向上升。对于较低浓度的污染,在第 4 代时大多又恢复了“常态”;对于较高程度的污染,蚕豆也都有了向“常态”恢复的迹象。这说明蚕豆随着世代的推移,性状有逐渐恢复的现象。究其原因可能有两个方面。一是在重金属作用下随着代数的推移,产生了抗性;二是土壤中重金属有效浓度逐步降低、植物面临的金属胁迫减少所致。从上述的讨论中,认为可以排除第二种原因的可能性。蚕豆表现出来的抗性反应,主要诱因是重金属的持续作用。植物对污染有相当强的抗性适应“弹性”和潜力。从本试验的材料和实验设计来看,选取的蚕豆材料是经过多代筛选后的“纯种”,但为什么对不同的重金属以及对浓度不同的同一重金属仍然显示出如此的差异?这些差异来源于何处?

已有的生态遗传学资料表明,生物性状分化的原因有两个方面,一是由生境引起的表型上不可遗传的变化,即环境饰变;另外就是遗传变异,一般包括重组和突变^[5,20]。从实验过程和结果来看,蚕豆是一种比较严格的自花授粉植物,实验选择的种质是经多代“纯化”过的,这类自我“重组”也是不会导致性状分离的;另外,基因突变频率很低(一般为 $10^{-5} \sim 10^{-6}$),也是不可能突然导致代内和代间发生如此显著的性状差异。但是,把植物在代内和代间发生具有定向性变化的原因,简单地解释为环境饰变更是不合理的。本研究中尽可能排除了一些随机的非污染性的环境因素的干扰,环境饰变固然不可能完全排除,但环境饰变的随机性发生,它诱发的性状变化在代间不会表现出文中所述的规律性的变化^[5,20]。鉴

于此,这种变化是环境污染诱发的植物在基因活动水平上反映出来的一种差异性,也就是说,污染诱导了蚕豆群体内不同基因的差异表达。

鉴于本研究材料遗传背景上的同一性,笔者认为这种基因活动的差异性的来源可能有以下几个方面:

(1) 正常条件下,植物种质中存在一类一般处于“休眠”态的基因,即 KIMURU 的“中性基因”^[6,12],这些基因在一般条件下基本不表现出什么生理生态功能,或作用很小,不会对植物的性状特征产生直接的影响,但在污染条件下受激而成为与抗性相关的基因。由于污染物类型不同以及受激启动的基因不同,从而使植物的不同性状在不同污染条件下抗性反应方式不同。这种基因,可能就是遗传学上一般认为是“无效基因”或蕴藏在大量的 DNA 重复序列中^[24]。MacNair 和 Tomsett 等人^[3,19]在探讨金属抗性来源时,虽然没有明确提出,但持有与此类似的想法。对这一猜测目前尚缺乏直接的证据。遗传多样性的研究表明,凡是适应特殊环境能力很强的生物,其 DNA 重复程度越高,在基因水平上的遗传多样性水平也越高^[18,21]。目前,对于污染条件下植物遗传多样性水平如何变化,以及遗传多样性与抗污染之间有怎样的关系,还少见报道;与污染相关的抗性基因也没有完全获得^[3,4],这些相关的基因有待于搜寻并克隆。

(2) 纯合体是相对而言,宏观的形态解剖性状均一的“纯合体”未必就是遗传基因高度单一的“纯合体”;即使是纯合的,任何基因的差异表达程度也受环境的制约^[23,24]。另外,“纯合”的植物体中也可能存在这样一类基因,正常环境下它们的活动是相似的,没有大的差异;也由于没有选择作用,从而它们的功能差异也就不能得到体现,性状上也因此比较均一,即表现出“纯合”的特性;但在特定的胁迫(如污染)条件下,它们的差异性就表现出来。

(3) 植物群体中原来以极低频率存在的一类对污染具有抗性的基因^[6],在污染选择条件下,在各个世代中很快地扩大了它的基因频率,从而提高了整个群体对重金属的高抗性。由于金属种类不同、浓度不同,选择压力不同,从而植物群体性状特性出现了代内和代间的分化^[3,25]。已有的研究表明,植物在污染条件下,都会发生一个种群的被选择、适应、再建的过程,虽然种群的群体面貌与原种群没有根本性的差别,但群体的遗传基础却发生了很大的或者是根本性的变化^[2,3,5,20]。

金属种类不同、金属的剂量不同,基因差异表达的方式及其程度不同,从而导致了各类不同污染条件下蚕豆数量性状的不同变化。

在本实验中可以看到,污染条件下性状的整齐度远大于对照条件下的整齐度;随着种植代数的增加,即使性状的均值没有大的变化,但性状的整齐度发生了很大的变化。这种在污染条件下性状的快速分离,亦即基因活动范围和方式发生了迅速变化,导致了微进化效应。至于上述因素中的哪一个起主要作用,尚需要进一步研究。但无论那种情况,或者以上 3 个方面兼而有之,在一定程度上说明污染条件作为一种选择因素,程度不同地引起了植物基因的类型和频率的变化,这些基因可能是主要基因,也可能是微效多基因。基因频率的变化就其生态遗传学本质而言,反映了一种进化趋势^[4,6]。在各类污染程度不同而广泛分布全球范围时^[8,21],这相应地也就构成了一种新型选择因素,可能对包括植物在内的所有生物产生分化、进化方面的影响。

应该指出的是,数量性状是微效多基因所控制的一种性状,通过对它的综合系统研

究,可以初步得到群体生态遗传分化的趋向性。它有直观、数据容易获得的特点,但毕竟是间接性的。要从根本上分析生态环境与遗传基因频率的相互关系,还应在宏观生态遗传学的背景下,利用分子生态学的技术手段,获得与污染相关基因的具体频率资料,以充分地说明污染对生物的可能进化效应。有关这方面的工作,有待开展。

参 考 文 献

- 1 Gaugitsch H and Torgerson H. Streamlining regulations, keeping high safe standards, Revised criteria for the assessment of releases of genetically modified organisms (GMOs) into the environment. *AMBIO*, 1995, 28(1): 47~50
- 2 Louis F Pieta. Evolutionary Response of Plants to Anthropogenic Pollutants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1988. 3(9), 233~236
- 3 Mark R. Macnair. Tansley Review No. 49; The Genetics of Metal Tolerance in Vascular Plants. *New Phytologist*, 1993. 124: 541~559
- 4 段昌群. 植物对环境污染的适应与植物的微进化. *生态学杂志*, 1995. 14(5): 43~50
- 5 Taylor G E, Pieta F L and Clegg M J (ed). *Ecological Genetics and Air Pollution*. Springer-Verlag, New York, Berlin, London, Paris, Tokyo. 1990, 62~210
- 6 Merrell D J (黄瑞复等译). 生态遗传学. 北京: 科学出版社, 1991. 356~370
- 7 Street-perrott F. A Palaeo-perspectives; Changes in terrestrial ecosystem. *AMBIO*, 1994, 23(1): 37~43
- 8 张新时主编. 全球变化与生态系统. 上海: 上海科学技术出版社, 1994. 32~48
- 9 中国科学院数学研究所. 常用数理统计方法. 北京: 科学出版社, 1979. 60~92
- 10 郭平仲. 数量遗传学分析. 北京: 北京师范学院出版社, 1986. 136~408
- 11 王焕校. 污染生态学基础. 昆明: 云南大学出版社, 1990. 24~42; 179~196
- 12 陈怀清. 红壤胶体对镉的吸附和解吸. 环境中重金属研究文集. 北京: 科学出版社, 1988. 68
- 13 裴自基. 环境中微量重金属元素的污染危害与迁移转化. 北京: 科学出版社, 1989. 6~250
- 14 Aubert H and Pinta M (刘铮等译). 土壤中的微量元素. 北京: 科学出版社, 1982. 26
- 15 焦利珍. 红壤性水稻土有效铅的探讨. 土壤环境容量研究(夏增禄主编). 北京: 气象出版社, 1986. 129~154
- 16 段昌群, 王焕校. 重金属对蚕豆的细胞遗传学毒理作用和对蚕豆根尖微核技术的探讨. *植物学报*, 1995. 37(1): 14~24
- 17 Pianka E R. *Evolutionary Ecology* (4th Ed.). New York: Harper & Row, publishers, 1988. 313~358
- 18 Woolhouse H W. Toxicity and Tolerance in the Responses of Plants to Metals. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 12C. Berlin, Springer-verlag, 1983. 245~300
- 19 Tomsett A B and Thurman A D. Molecular biology of metal tolerance of plants. *Plant Cell and Environment*, 1988. 11: 383~394
- 20 陈家宽主编. 植物进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1994. 48~127
- 21 中国科学院生物多样性委员会. 生物多样性译丛(一). 北京: 中国科学技术出版社, 1992. 197~236
- 22 Evans K M, Gatehouse L N. Expression of the pea metallothionein-like gene PsMTa in *E. coli* and *Arabidopsis thaliana* and analysis of trace metal ion accumulation: implications for PsMTa function. *Plant Molecular Biology*, 1990, 20: 1019~1029
- 23 Cumming J R, Tomsett A B. Metal tolerance in plants: signal transduction and accumulation mechanisms. Adriano D C, ed. *Biogeochemistry of trace metals*. Boca Raton, Lewis, 1992. 329~364
- 24 Masatoshi Nei. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press, 1987. 176~207
- 25 段昌群, 王焕校等. 重金属对蚕豆根尖核酸含量和核酸酶活性的影响研究. *环境科学*, 1992. 13(5): 16~19