

干旱及镉污染对巨菌草生理和镉富集特征的影响

刘选茹^{1,2,3}, 陈良华^{1,2,3}, 张 健^{1,2,3*}, 何书惠^{1,2,3}

(1 四川农业大学生态林业研究所, 成都 611130, 2 长江上游生态安全协同创新中心, 成都 611130, 3 长江上游林业生态工程四川省重点实验室, 成都 611130)

摘 要: 巨菌草因具有生长迅速、生物量大等优点而成为重金属污染修复的良好材料, 干旱是影响其生长和修复能力的主要原因。该研究采用盆栽实验方法, 探讨了干旱处理(25% 土壤田间持水量)、镉处理(3 mg · kg⁻¹)及其交互处理对巨菌草生长、光合、抗氧化酶活性、活性氧含量、镉积累与分配特征的影响。结果表明:(1)与对照相比, 干旱处理、镉处理及其交互处理对巨菌草生物量积累和光合作用均有一定抑制作用, 但各处理巨菌草的耐性系数均较高; 叶片中丙二醛(MDA)含量及过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性在各处理下均不同程度升高, 抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性在交互处理下显著升高, 而超氧化物歧化酶(SOD)活性在镉处理和交互处理下显著降低。(2)与单一处理相比, 无论从生物量积累, 还是叶片活性氧引起的细胞膜受损程度(用 MDA 表示)来看, 交互处理并没有引起更严重的负面效应。(3)镉和交互处理下巨菌草各器官的镉含量均显著增加, 且主要积累在根部; 与镉处理相比, 交互处理显著降低巨菌草的镉富集量, 但未显著降低其地上部镉富集量。研究发现, 巨菌草具有较强的耐旱性和抗镉污染的能力, 干旱与镉交互处理并不会造成更严重的叠加负面影响, 但会显著降低巨菌草下部的镉富集量; 在受到干旱及镉污染交互影响的区域种植巨菌草具有良好的修复前景。

关键词: 巨菌草; 干旱; 镉污染; 生理响应; 镉富集特征

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effects of Drought and Cadmium Pollution on the Physiology and Cadmium Enrichment of *Pennisetum sinense*

LUI Xuanru^{1,2,3}, CHEN Lianghua^{1,2,3}, ZHANG Jian^{1,2,3*}, HE Shuhui^{1,2,3}

(1 Institute of Forest & Ecology, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2 Collaborative Innovation Center of Ecological Security in the Upper Reaches of Yangtze River, Chengdu 611130, China; 3 Forestry Ecological Engineering in the Upper Reaches of Yangtze River Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu 611130, China)

Abstract: *Pennisetum sinense* has become a prospective material for phytoremediation of heavy metal pollution, because of its advantages of rapid growth and large biomass. Drought is the main factor that affects its growth and phytoremediation ability. A pot experiment was conducted to study the effects of drought treatment (25% FC), Cd treatment (3 mg · kg⁻¹) and its interaction treatment on growth, photosynthesis, content of reactive oxygen species, antioxidant enzyme activity, Cd accumulation and distribution characteristics of *P. sinense*. Results showed that: (1) the biomass accumulation and photosynthetic activity of *P. sinense* were significantly inhibited by drought treatment, Cd treatment and interaction treatment,

收稿日期: 2018-09-15; 修改稿收到日期: 2019-02-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370628); 国家科技支撑计划项目(2011BAC09B05); 四川省科技支撑计划项目(2013SZ0067; 2011SZ0239); 四川省科技厅应用基础项目(2012JY0047); 四川省教育厅科技创新团队项目(11TD06)

作者简介: 刘选茹(1994—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 1617422792@qq.com

* 通信作者: 张 健, 教授, 博士生导师, 主要从事森林生态学, 森林培育学及相关领域的研究。E-mail: sicauzhangjian@163.com

but the tolerance coefficient of *P. sinense* was relatively high under these treatments when compared to the controls. The MDA content and the POD and CAT activities in leaves increased to a certain degree under these treatments, while the activity of APX increased significantly only under interaction treatment. Both Cd treatment and interaction treatment induced significant reduction of SOD activity. (2) In terms of biomass accumulation and membrane damage caused by reactive oxygen species (represented by MDA), interaction treatment did not cause more serious negative effects than any single treatment. (3) Under the Cd treatment and interaction treatment, the content of Cd in all the organs of *P. sinense* increased significantly, and was mainly distributed and accumulated in roots. Though the interaction treatment significantly reduced the Cd concentration in *P. sinense*, it did not reduce the Cd concentration in shoots significantly. Above results suggested that *P. sinense* have strong tolerance to drought and Cd pollution, and interaction treatment would not cause more serious adverse defects, but would significantly reduce the Cd concentration in roots of *P. sinense*. Therefore, planting *P. sinense* in the area affected by both drought and Cd pollution might obtain a prospective phytoremediation effect.

Key words: *Pennisetum sinense*; drought; Cd pollution; physiological response; Cd accumulative characteristics

伴随全球气候变化的加剧,中国受干旱的影响更加显著,干旱半干旱区域不断扩大^[1]。同时,污水灌溉、农药化肥施用、矿物的开采冶炼导致很多地区的重金属污染日益严重。许多地区同时受到干旱和镉污染的双重胁迫^[2]。镉污染是中国耕地发生最严重的重金属污染,可直接影响农产品的食用安全与销售,据统计,中国市售大米的平均镉超标率约10%^[3],常用药材金银花、甘草、黄芪、西洋参的镉超标率约18.97%~34.57%^[4]。干旱和镉污染均可扰乱植株的正常生理代谢,对其生长发育造成伤害。通常,植物可通过一系列抗逆性反应来适应胁迫环境,植物对各种胁迫因子的适应行为具有相似性,同时对不同环境胁迫存在交叉适应性^[5]。多重胁迫因子对植物的影响存在协同和拮抗两种效应,例如,在重度干旱和铅复合胁迫下,国槐(*Sophora japonica*)受到的活性氧伤害比单一重度干旱胁迫低,而侧柏(*Platycladus orientalis*)的表现则相反,表明交互胁迫对国槐的抗逆反应起到有利的协同调控作用,而对侧柏则起到有害的拮抗作用^[6]。可见,不同植物对干旱和重金属污染的双重胁迫的适应能力存在显著差异。

植物修复是目前土壤重金属修复中最有前景的技术,具有对环境友好、操作简单、成本低廉、不易造成二次污染等优点。超富集植物能积累较高浓度的重金属,在植物修复领域备受重视,目前全世界已筛选出700多种超富集植物^[7],但大多数超富集植物为富集Ni的植物。镉超富集植物主要包括龙葵(*Solanum nigrum*)、壶瓶碎米荠(*Cardamine hupingshanensis*)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)等。目

前发现的超富集植物主要是草本植物,存在生物量小、适生范围窄、实用价值低等缺点,严重限制了它们的修复效率和应用推广。因此,迫切需要筛选生物量大、抗逆性强、生长迅速、容易收获且具有一定重金属富集能力的草本植物^[8]。

巨菌草(*Pennisetum sinense*),原产南非地区,喜高温高湿环境,于1983年引进到中国,作为优质的菌草、能源草、牧草具有较好的经济效益,目前已在多个地区推广种植,并主要集中在南方地区。近年来,有关学者在中国北方的干旱半干旱地区开展了巨菌草引种试验,发现其在干旱贫瘠的黄土高原能够存活,表现出了极强的耐瘠薄和抗干旱的能力,具有改良土壤理化性质和保持水土的潜力,也能促进当地菌业和牧业的发展^[9]。同时,我们发现巨菌草对重金属镉表现出良好的耐受性,同时具有生物量大、生长迅速、管理粗放和易于收割等优点,能积累较大总量的镉,是修复重金属污染区的良好材料^[10]。然而,目前还没有巨菌草对干旱和镉污染交互胁迫适应能力的相关报道。因此,本试验选择巨菌草作为研究对象,通过控制土壤水分和镉含量,研究极度干旱和镉污染条件下,尤其是交互胁迫条件下巨菌草的生理及镉富集特征,认识巨菌草对干旱和镉交互胁迫的适应机制,为巨菌草在重金属污染区生态恢复和重建中应用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料和实验设计

于2014年3月底选择健康的巨菌草草种(由国家菌草工程技术研究中心提供),将茎秆截成长度一

致的茎段(约 20 cm),扦插在装有 8 kg 成都平原冲积土(土壤有机质含量为 $10.13 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 镉含量为 $0.3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)的聚乙烯圆台型花盆中(上口径为 30 cm,深 25 cm),每盆扦插一截。待其发芽缓苗后,于 4 月底选择 24 株高度和长势基本一致、健康无病害的幼苗进行控制实验。

本试验采用二因素二水平的完全随机设计,设置了对照(CK,不添加外源镉,土壤含水量为 75%田间持水量(FC))、干旱处理(Ds,不添加外源镉,土壤含水量为 25%FC)、镉处理(Cd,添加外源镉 $3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,土壤含水量为 75%FC)和交互处理(Ds+Cd,添加外源镉 $3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,土壤含水量为 25%FC),每处理重复 6 次。实验于 2014 年 6~8 月在四川农业大学成都校区生态林业研究所实验大棚内进行。6 月 12 日开始实验处理,以分析纯 $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ 和去离子水配成溶液添加外源重金属,土壤重金属含量添加至 $3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 后,开始控制干旱处理,土壤含水量采用每天称重补水的方法控制。试验期间,定期对所有供试植株进行统一除草及病虫害防治管理。

1.2 指标测定

2014 年 8 月 19 日,采用 LI-6400(LI-COR Inc. Lincoln, Nebr.)便携式光合仪测定瞬时光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)等气体交换参数,每处理随机选择 5 株植株测定,测定对象为植株中部的成熟叶片,测定时间为上午的 8:00~11:30。为了保证测量在近似于理想光合作用状态下进行,测定时将叶面温度控制为(25 ± 0.5) $^{\circ}\text{C}$,光照强度为 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,相对湿度控制为 50%左右, CO_2 浓度控制为(400 ± 5) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

8 月 20 日至 8 月 27 日,测定各处理叶片生理生化指标,分别采用四氯化钛法测定 H_2O_2 含量,硫代巴比妥酸加热法测定 MDA 含量^[11],四氮唑蓝光还原法测定 SOD 活性,紫外分光光度法测定 CAT 活性,愈创木酚法测定 POD 活性^[12],参照 Knorzer 等的方法测定 APX 活性^[13],取样时间均为指标测定当天上午 9:00~10:00。

8 月 29 日,将各个处理的植株按根、茎、叶分别收集,105 $^{\circ}\text{C}$ 杀青后于 65 $^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重,分别称量植株根、茎、叶生物量。将各器官样品粉碎研磨并过 100 目筛。将栽培盆中土壤混匀后采集土样,风干过 100 目筛,以备镉含量测定。然后根据测量值和相关公式计算以下指标。总生物量为各器官生物量

总和;根冠比=根干重/地上部干重;耐性系数(tolerance index)=受胁迫处理植物生物量/对照植物生物量;各器官镉积累量为其镉含量与生物量的乘积;镉富集系数(bioaccumulation factor)=植物体中镉平均含量/土壤镉含量;镉转移系数(translocation factor)=植物地上部分镉含量/植物地下部分镉含量。

1.3 数据统计分析

数据的前期处理在 Excel 2010 软件中进行,利用 Origin 2017 软件制图,在 SPSS 20.0 统计软件中对数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA),并用 Tukey 法($P < 0.05$)进行处理间差异显著性检验,干旱、镉污染及交互作用对参数影响的显著性采用双因素方差分析进行检验。

2 结果与分析

2.1 干旱、镉及其交互处理对巨菌草生物量的影响

双因素方差分析表明(表 1),干旱和镉的交互处理对巨菌草根、茎和总生物量影响显著。如表 2 所示,与对照相比,干旱、镉及其交互处理均显著降低了巨菌草根、茎和总生物量,而对其叶生物量和根冠比无显著影响;同时,与干旱处理或镉处理相比,交互处理并没有引起巨菌草各器官的生物量进一步显著下降,3 种胁迫条件下其总生物量降幅均在 27.00%左右。以上结果说明巨菌草在干旱、镉及其交互胁迫条件下均能较好地生长。

2.2 干旱、镉及其交互处理对巨菌草光合作用的影响

双因素方差分析表明(表 1),干旱和镉的交互效应对巨菌草各光合参数影响显著。由图 1 可知,与对照比,巨菌草的 P_n 、 G_s 和 T_r 在干旱、镉及交互处理下出现不同程度降低,干旱胁迫和交互处理的降幅达到显著水平;各处理 3 个参数的降幅均表现为干旱处理>交互处理>镉处理,且各处理间大多存在显著性差异。同时,巨菌草的 C_i 仅在交互处理下显著降低,干旱、镉处理与对照间均无显著性差异。以上结果说明干旱胁迫是抑制巨菌草光合作用的重要因素,适当的镉处理可缓解干旱对巨菌草光合作用的抑制。

2.3 干旱、镉及其交互处理对巨菌草叶片活性氧和抗氧化酶活性的影响

干旱和镉的交互效应对巨菌草叶片 H_2O_2 含量、SOD、POD、APX 活性影响显著(表 1)。表 3 显示,与对照相比较,巨菌草 POD 和 CAT 活性在各胁

表 1 干旱、镉处理及其交互作用对巨菌草各参数影响的显著性检验

| Table 1 Statistical significance of single and interactive effect of drought, Cd on parameters of <i>P. sinese</i> | | | |
|--|---------------------|---------------------|-------------------------|
| 参数 Parameter | 干旱效应 Drought effect | 镉效应 Cd effect | 交互效应 Interaction effect |
| 根生物量 Root biomass | 0.007** | 0.032* | 0.007** |
| 茎生物量 Stem biomass | 0.002** | 0.016* | 0.031* |
| 叶生物量 Leaf biomass | 0.29 ^{ns} | 0.281 ^{ns} | 0.086 ^{ns} |
| 总生物量 Total biomass | 0.018* | 0.015* | 0.007** |
| 根冠比 Root-shoot ratio | 0.182 ^{ns} | 0.885 ^{ns} | 0.432 ^{ns} |
| 净光合速率 P_n | <0.001*** | <0.001*** | <0.001*** |
| 气孔导度 G_s | <0.001*** | 0.178 ^{ns} | 0.002** |
| 胞间 CO ₂ 浓度 C_i | <0.001*** | <0.001*** | <0.001*** |
| 蒸腾速率 T_r | <0.001*** | 0.849 ^{ns} | <0.001*** |
| 超氧化物歧化酶 SOD | 0.348 ^{ns} | <0.001*** | <0.001*** |
| 过氧化物酶 POD | <0.001*** | 0.316 ^{ns} | 0.028* |
| 过氧化氢酶 CAT | 0.121 ^{ns} | 0.003** | 0.783 ^{ns} |
| 抗坏血酸过氧化物酶 APX | 0.003** | 0.539 ^{ns} | 0.014* |
| 过氧化氢 H ₂ O ₂ | <0.001*** | 0.024* | 0.003** |
| 丙二醛 MDA | 0.008** | 0.340 ^{ns} | 0.298 ^{ns} |
| 根镉积累量 Root Cd accumulated amount | <0.001*** | <0.001*** | <0.001*** |
| 茎镉积累量 Stem Cd accumulated amount | 0.02* | <0.001*** | 0.553 ^{ns} |
| 叶镉积累量 Leaf Cd accumulated amount | 0.897 ^{ns} | <0.001*** | 0.548 ^{ns} |
| 总镉积累 Total accumulated amount of Cd | <0.001*** | <0.001*** | 0.001** |
| 富集系数 Bioaccumulation factor | 0.002** | <0.001*** | 0.007** |
| 转移系数 Translocation factor | 0.746 ^{ns} | 0.036* | 0.722 ^{ns} |
| 耐性系数 Tolerance index | 0.033* | 0.029* | 0.014* |

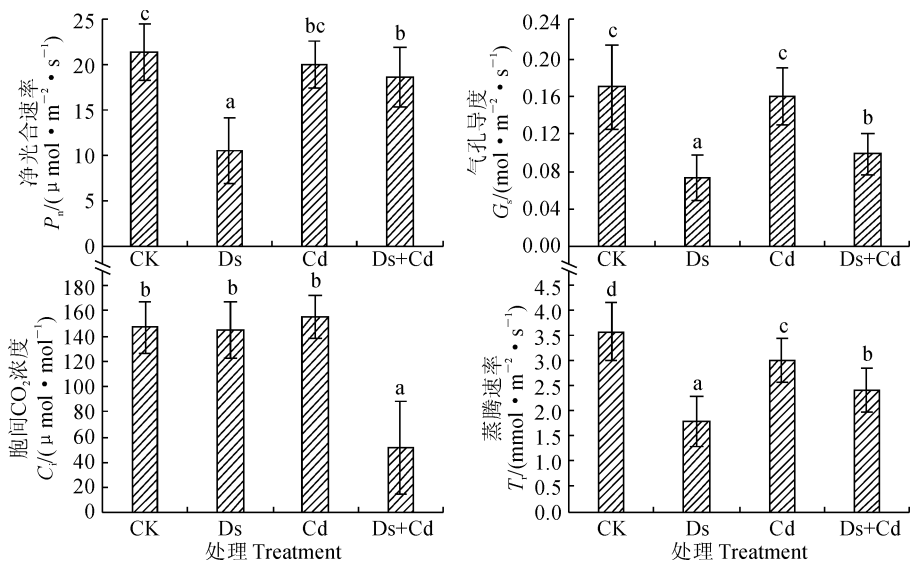
注: ns、*、**、*** 分别表示 $P>0.05, 0.01<P<0.05, 0.001<P<0.01, P=0.001$
Note: ns, *, **, *** represent for $P>0.05, 0.01<P<0.05, 0.001<P<0.01, P=0.001$, respectively

表 2 不同处理下巨菌草植株生物量的变化

| Table 2 The biomass of <i>P. sinese</i> under various treatments | | | | | |
|--|---------------------|---------------------|---------------------|----------------------|----------------------|
| 处理 Treatment | 根生物量 Root biomass/g | 茎生物量 Stem biomass/g | 叶生物量 Leaf biomass/g | 总生物量 Total biomass/g | 根冠比 Root-shoot ratio |
| CK | 33.32±1.58a | 57.17±1.29a | 52.06±2.75a | 142.56±2.85a | 0.31±0.02a |
| Ds | 19.84±3.13b | 33.69±0.21b | 49.29±2.00a | 102.81±3.86b | 0.24±0.04a |
| Cd | 21.67±0.52b | 38.92±5.30b | 41.60±4.82a | 102.19±9.81b | 0.28±0.04a |
| Ds + Cd | 21.76±1.23b | 32.32±3.48b | 51.98±3.21a | 106.06±5.06b | 0.26±0.02a |

注: CK. 对照,不添加外源镉,土壤含水量为75%田间持水量(FC); Ds. 干旱处理,不添加外源镉,土壤含水量为25% FC; Cd. 镉处理,添加外源镉 3 mg·kg⁻¹,土壤含水量为75% FC; Ds+Cd. 交互处理,添加外源镉 3 mg·kg⁻¹,土壤含水量为25% FC;同列不同字母表示同一性状不同处理间在0.05水平上存在显著性差异($P<0.05$, Tukey 检验)。下同

Note: CK. Control, no exogenous cadmium was added, the soil water content was 75% of the field water holding capacity (FC); Ds. Drought treatment, no exogenous cadmium was added, 25% FC; Cd. exogenous cadmium 3 mg·kg⁻¹ was added, 75% FC; Ds+ Cd, interactive treatment, exogenous cadmium 3 mg·kg⁻¹ was added, 25% FC; The different letters in the same column represent that there was significant difference among the treatments at the 0.05 level ($P<0.05$). The same as below



不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);下同。

图 1 不同处理下巨菌草植株的光合气体交换参数

The different normal letters mean the significant difference among treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same in below figures

Fig. 1 The gas exchange parameters of *P. sinense* under various treatments

表 3 不同胁迫处理下巨菌草活性氧含量和抗氧化酶活性的变化

Table 3 ROS content and activities of antioxidant enzymes in leaves of *P. sinense* under various treatments

| 处理 Treatment | 超氧化物歧 SOD/ ($\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) | 过氧化物酶 POD/ ($\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) | 过氧化氢酶 CAT/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) | 抗坏血酸过氧化物酶 APX/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) | 过氧化氢 H_2O_2 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$) | 丙二醛 MDA/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$) |
|-----------------|---|---|--|--|---|--|
| CK | $0.17 \pm 0.00\text{b}$ | $25.00 \pm 0.00\text{b}$ | $184.00 \pm 13.86\text{b}$ | $0.33 \pm 0.02\text{b}$ | $1.32 \pm 0.09\text{b}$ | $6.51 \pm 0.66\text{b}$ |
| Ds | $0.18 \pm 0.00\text{a}$ | $191.67 \pm 30.05\text{a}$ | $429.33 \pm 106.57\text{ab}$ | $0.39 \pm 0.02\text{ab}$ | $1.12 \pm 0.04\text{b}$ | $9.66 \pm 1.16\text{a}$ |
| Cd | $0.12 \pm 0.00\text{c}$ | $50.00 \pm 0.00\text{b}$ | $725.33 \pm 177.83\text{ab}$ | $0.20 \pm 0.01\text{b}$ | $2.28 \pm 0.24\text{a}$ | $6.58 \pm 0.27\text{ab}$ |
| Ds+Cd | $0.10 \pm 0.00\text{d}$ | $133.33 \pm 8.33\text{a}$ | $901.33 \pm 126.10\text{a}$ | $0.59 \pm 0.10\text{a}$ | $0.91 \pm 0.09\text{b}$ | $8.20 \pm 0.04\text{ab}$ |

迫处理下均不同程度升高,APX 活性仅在交互处理下显著升高,SOD 活性在干旱胁迫下升高,而在镉处理和交互处理下显著降低。与干旱处理和镉处理相比,交互处理巨菌草的 APX 和 CAT 活性进一步增加,增幅达到 24.28%~195.00%,其 POD 活性显著高于镉处理,增幅达到 166%。另外,与对照比,3 种处理下巨菌草叶片 MDA 含量不同程度增加,但增幅仅在干旱胁迫下达到显著水平,其 H_2O_2 含量仅在镉处理下显著增加。以上结果说明干旱和镉的交互作用没有对巨菌草受到的活性氧伤害产生负面叠加效应,且主要通过增加其抗氧化酶 APX、CAT 和 POD 活性来减缓活性氧伤害。

2.4 干旱、镉及其交互处理对巨菌草植株中镉积累与分配的影响

干旱和镉的交互效应对巨菌草根部分镉积累量和植株镉积累总量影响显著(表 1)。如图 2 所示,镉处理和交互处理显著增加了巨菌草各器官的镉含量($P<0.05$),两者根部的镉积累量分别为 0.81 和

0.49 $\text{mg} \cdot \text{株}^{-1}$,地上部分分别为 0.41 和 0.39 $\text{mg} \cdot \text{株}^{-1}$;与镉处理比,交互处理显著降低植株根部镉含量,降幅达到 39.35%,而其余器官的镉含量无显著变化。同时,就镉在植株各部分的分配而言,植株中大部分的镉都集中在根部;与镉处理相比,交互处理下植株地上部分镉的分配比例较高(44.32%),而地下部分的比重较低(55.68%)。

干旱和镉的交互效应对巨菌草的耐性系数和富集系数影响显著(表 1)。如表 4 所示,干旱处理、镉处理及交互处理下巨菌草植株的镉耐性系数显著降低,但交互处理的耐性系数并没有比干旱处理或镉处理进一步降低,三者之间并无显著性差异。与对照比,镉处理和交互处理显著增加了巨菌草的镉富集系数,但显著降低其镉转移系数;与镉处理比,交互处理下镉富集系数显著降低,但镉转移系数有所增加。以上结果说明巨菌草在干旱和镉的交互胁迫下亦具有较强适应性,但交互处理会降低其镉富集能力。

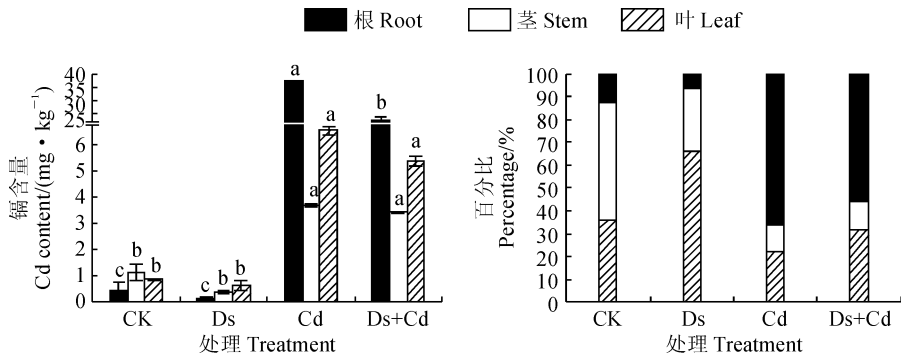


图 2 不同处理下巨菌草植株各器官中镉含量比较

Fig. 2 The Cd content in different organs and cumulative ratio in different organs of *P. sinense* under various treatments

表 4 不同处理下巨菌草对重金属富集能力比较

Table 4 The difference of the accumulation ability of Cd under various treatments of *P. sinense*

| 处理 Treatment | 富集系数 Bioaccumulation factor | 转移系数 Translocation factor | 耐性系数 Tolerance index |
|-----------------|-----------------------------------|---------------------------------|----------------------------|
| CK | 0.27±0.06c | 2.69±1.13b | 1.00±0.14a |
| Ds | 0.14±0.03c | 3.20±1.35a | 0.72±0.03b |
| Cd | 3.67±0.26a | 0.13±0.01c | 0.72±0.15b |
| DS+Cd | 2.52±0.10b | 0.20±0.03c | 0.74±0.05b |

3 讨 论

光合作用是植物最重要的生理过程之一,对环境变化十分敏感。一般认为,植物光合速率下降主要由气孔或非气孔限制因素引起,若 P_n 下降的同时 C_i 也下降,表明 P_n 的下降主要受气孔限制,若 P_n 下降的同时 C_i 不变或上升,则主要受非气孔限制^[14]。本实验中,镉处理没有引起巨菌草 P_n 显著降低,说明巨菌草对此浓度的镉污染适应性较强;干旱处理下,巨菌草 P_n 下降极显著,而 C_i 无显著变化,说明此时 P_n 主要受到非气孔限制,即叶肉细胞光合活性受到抑制,这可能是由于干旱胁迫导致了巨菌草的光合酶活性降低、叶绿素含量减少、叶绿体超微结构及光合电子传递系统遭到破坏等^[15]。干旱胁迫和镉胁迫交互处理下,巨菌草的 P_n 、 G_s 和 C_i 均显著降低,说明其光合作用可能同时受到气孔和非气孔限制,即 CO_2 进入细胞受阻,同化 CO_2 的能力也在下降。许多研究表明,原初逆境可刺激细胞中 ROS、脱落酸和水杨酸等信号分子的合成,诱导多种相关抗性基因的表达,从而提高植物对继发逆境的适应能力^[16]。本研究中,交互处理下巨菌草的 P_n 显著高于单一的干旱处理,可能是因为前期的镉处理激活了其抗性反应,缓解了干旱胁迫对叶肉细

胞光合活性的抑制。在翁亚伟等的研究中,‘杨麦-6’的 P_n 在盐和干旱交互处理下亦显著高于单一的干旱处理^[17]。另一方面,光合作用与生物产量密切相关,光合速率降低,将直接影响到生物量。细叶芒 (*Miscanthus sinensis*) 总生物量在土壤含水量为 20% FC 时下降了 28.38%^[18],蒙古岩黄蓍 (*Hedysarum mongolicum*)、细枝岩黄蓍 (*H. scoparium*) 生物量在土壤含水量为 35% FC 下降幅高于 46%^[19]。本研究中,巨菌草总生物量在干旱处理下降低了 27.89%,与以上一些抗旱性较强的植物相比,巨菌草表现出了很强的干旱适应性。值得一提的是,3 种胁迫处理均没有显著降低巨菌草叶片的生物量,这是巨菌草在胁迫处理下能维持较高生物量的原因。

胁迫环境常常导致植株体内活性氧的产生与清除失衡,过量的活性氧可能会加剧光合色素降解,引起膜脂过氧化,导致膜系统受损^[20]。MDA 作为膜脂过氧化最重要的产物之一,其含量高低在一定程度上反映了膜结构的受害程度^[21]。本研究发现,3 种胁迫处理均不同程度地增加了巨菌草的 MDA 含量,但与单一处理相比,交互处理下巨菌草的 MDA 含量并没有进一步增加,说明干旱和镉的交互作用对巨菌草细胞膜的伤害并没有产生负面叠加效应。另外,巨菌草叶片 H_2O_2 含量仅在镉处理下显著增加,说明本研究中 H_2O_2 更多是作为一种信号分子^[22],它的增加没有引起膜脂过氧化的加剧。另一方面,抗氧化酶系统是植物体内清除细胞内过多活性氧的重要机制,SOD、POD、CAT、APX 是细胞内抗氧化系统的重要成员,许多研究发现,抗逆性强物种的各抗氧化酶活性在胁迫环境下比较高^[23]。本研究中,镉处理和交互处理下的巨菌草 SOD 活性显著降低,可能是由于镉离子竞争性的结合到酶的辅

助因子部位,从而导致酶失活^[24]。然而,巨菌草的其余抗氧化酶活性在3种胁迫处理下均不同程度升高,这是巨菌草降低活性氧伤害的关键。交互处理下巨菌草叶片中各抗氧化酶活性高于干旱处理或镉处理,可能是因为前期的镉处理诱导植株体内产生的ROS作为信号分子进一步诱导了各抗氧化酶相关基因的表达^[25]。

本研究中,在镉处理和交互处理下,巨菌草各部分的镉含量均显著增加,但绝大部分镉富集于根部。限制有毒镉离子向地上部运输是植物缓解镉的毒害和适应镉污染土壤的重要策略^[26]。有研究发现,土壤镉含量为3 mg·kg⁻¹时,荻(*Miscanthus sacchariflours*)和多年生黑麦草(*Lolium perrene*)的地上部镉含量分别为0.9和0.36 mg·kg⁻¹,地下部镉含量分别为8.09和0.16 mg·kg⁻¹^[27-28]。本研究中,在相同的镉污染水平下,巨菌草地上部和地下部镉含量分别达到5.14和37.29 mg·kg⁻¹,表明巨菌草对镉的富集能力更强。与镉处理相比,交互处理下巨菌草根部的镉含量显著降低,这可能是

因干旱导致蒸腾速率下降,镉向地上部分转移受阻所致,但交互处理下巨菌草仍具有较高的镉积累能力,地上部镉积累总量可达0.39 mg·株⁻¹。研究表明,巨菌草干物质产量约150 000 kg·hm⁻²^[29],若巨菌草地上部分重金属含量按照镉处理下5.14 mg·kg⁻¹及交互处理下4.60 mg·kg⁻¹来算,每公顷巨菌草能抽提0.77和0.69 kg镉,可较好地起到修复重金属污染土壤的作用。

综上所述,本研究发现,虽然巨菌草生物量和光合作用在干旱处理、镉处理及其交互处理下均受到一定程度的抑制,也受到了一定活性氧伤害,但都表现出良好的适应性特征,耐性系数均达0.7以上,表明巨菌草具有很好的耐旱性及耐镉污染能力,交互处理没能对巨菌草产生显著的负面叠加效应。另外,本研究还发现,巨菌草在交互处理下,地上部依然具有良好的镉富集能力,表明在经常遭受干旱和重金属污染双重胁迫的地区巨菌草具有良好的植物修复前景。

参考文献:

[1] 陆咏晴,严岩,丁丁,等.我国极端干旱天气变化趋势及其对城市水资源压力的影响[J].生态学报,2018,38(4): 1 470-1 477.
LU Y Q, YAN Y, DING D, et al. Drought trends and their impacts of pressures of urban water resources in China of precipitations [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(4): 1 470-1 477.

[2] 燕江伟,李昌晓,崔振,等.干旱胁迫下镉处理对互叶醉鱼草幼苗生长、镉积累及光合生理的影响[J].生态学报,2017,37(21): 7 242-7 250.
YAN J W, LI C X, CUI Z, et al. Effects of cadmium on growth, cadmium accumulation and photosynthetic physiology of *Buddleja alternifolia* seedlings under drought stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(21): 7 242-7 250.

[3] CHEN H, TANG Z, WANG P, et al. Geographical variations of cadmium and arsenic concentrations and arsenic speciation in Chinese rice [J]. *Environmental Pollution*, 2018, 238: 482-490.

[4] 赵蓉.我国8种中药材重金属污染的系统评价[D].北京:北京中医药大学,2016.

[5] 李合生.现代植物生理学[M].北京:高等教育出版社,2012: 359-360.

[6] 周芙蓉.侧柏和国槐对干旱和铅胁迫的耐性及对铅污染土壤的修复[D].陕西杨陵:西北农林科技大学,2014.

[7] 邢艳帅,乔冬梅,朱桂芬,等.土壤重金属污染及植物修复技术研究进展[J].中国农学通报,2014,30(17): 208-214.

[8] XING Y S, QIAO D M, ZHU G F, et al. Research progress of heavy pollution in soil and phytoremediation technology [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(17): 208-214.

[9] 石润,吴晓英,李芸,等.应用于重金属污染土壤植物修复中的植物种类[J].中南林业科技大学学报,2015,35(4): 139-146.
SHI R, WU X F, LI Y, et al. Plant species applied in phytoremediation of heavy metal contaminated soils [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2015, 35(4): 139-146.

[10] 宋静,程现光,穆胜国,等.黄土高原沟壑区巨菌草引种试验[J].现代农业科技,2017,(17): 242-244.
SONG J, CHENG X G, MU S G, et al. Preliminary report on introduction experiment of *Pennisetum giganteum* in gully region of Loess Plateau [J]. *XianDai NongYe KeJi*, 2017, (17): 242-244.

[11] 王丽萍,张健,胡红玲,等.巨菌草对镉污染土壤的修复特性[J].应用与环境生物学报,2015,21(4): 725-732.
WANG L P, ZHANG J, HU H L, et al. The remediation characteristics of *Pennisetum* spp. on Cd contaminated soil [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2015, 21(4): 725-732.

[12] CHEN L H, HU X W, YANG W Q, et al. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on sex-specific responses to Pb pollution in *Populus cathayana* [J]. *Ecotoxicology & Environmental Safety*, 2015, 113: 460-468.

[12] CHEN L H, YING H, HAO J, *et al.* Nitrogen nutrient status induces sexual differences in responses to cadmium in *Populus yunnanensis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, **62**(14): 5 037-5 050.

[13] OLIVER C, KNÖRZER, JÖRG BURNER, *et al.* Alterations in the antioxidative system of suspension-cultured soybean cells (*Glycine max*), induced by oxidative stress [J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, **97**(2): 388-396.

[14] FARQUAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annu. Rev. Plant Physiol*, 1982, 33: 317-345.

[15] 姚庆群, 谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制 [J]. *热带农业科学*, 2005, **25**(4): 80-85.

YAO Q Q, XIE G S. The photosynthetic stomatal and non-stomatal limitation under drought stress [J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2005, **25**(4): 80-85.

[16] 尚庆茂, 李晓芬, 张志刚. 植物对逆境交叉适应的分子机制 [J]. *西北植物学报*, 2007, **27**(9): 1 921-1 928.

SHANG Q M, LI X F, ZHANG Z G. Molecular mechanisms of cross adaption in plants [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, **27**(9): 1 921-1 928.

[17] 翁彦伟, 张 磊, 张 姗, 等. 盐旱复合胁迫对小麦幼苗生长和水分吸收的影响 [J]. *生态学报*, 2017, **37**(7): 2 244-2 252.

WENG Y W, ZHANG L, ZHANG S, *et al.* Effects of salt with drought stress on growth and water uptake of wheat seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(7): 2 244-2 252.

[18] 陈 敏, 侯新村, 范希峰, 等. 细叶芒苗期耐旱性分析 [J]. *草业学报*, 2013, **22**(3): 184-189.

CHEN M, HOU X C, FAN X F, *et al.* Drought tolerance analysis of *Miscanthus sinensis* ‘Gracillimu’ seedlings [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, **22**(3): 184-189.

[19] 王青宁, 衣学慧, 王晗生, 等. 水分胁迫对几种固沙灌木幼苗生物量的影响 [J]. *甘肃农业大学学报*, 2014, **49**(3): 93-100.

WANG Q N, YI X H, WANG H S, *et al.* Effects of water stress on seedling biomass of several sand-fixing shrubs [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2014, **49**(3): 93-100.

[20] REDDY A, CHAITANYA K V, VIVEKANANDA M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, **161**(11): 1 189-1 202.

[21] 葛体达, 隋方功, 白莉萍, 等. 水分胁迫下夏玉米根叶保护酶活性变化及其对膜脂过氧化作用的影响 [J]. *中国农业科学*, 2005, **38**(5): 922-928.

GE T D, SUI F G, BAI L P, *et al.* Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, **38**(5): 922-928.

[22] NEILL S J, DESIKAN R, CLARKE A, *et al.* Hydrogen peroxide and nitric oxide as signaling molecules in plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, **53**(372): 1 237-1 247.

[23] 李 璇, 岳 红, 王 升, 等. 影响植物抗氧化酶活性的因素及其研究热点和现状 [J]. *中国中药杂志*, 2013, **38**(7): 973-978.

LI X, YUE H, WANG S, *et al.* Research of different effects on activity of plant antioxidant enzymes [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2013, **38**(7): 973-978.

[24] KIEFFER P, SCHRÖDER P, DOMMES J, *et al.* Proteomic and enzymatic response of poplar to cadmium stress [J]. *Journal of Proteomics*, 2009, **72**(3): 379-396.

[25] 王慧忠. 匍匐剪股颖和多年生黑麦草对镉、铅胁迫的响应及部分基因表达调控机理研究 [D]. 四川雅安: 四川农业大学, 2006.

[26] 丁效东, 高东瑞, 冯 固. 柞柳对镉胁迫的生理生态响应 [J]. *植物生态学报*, 2007, **31**(1): 145-149.

DING X D, GAO D R, FENG G. Ecophysiological response of *Tamarix chinensis* Lour. to cadmium stress [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, **31**(1): 145-149.

[27] 郑黎明, 张 杰, 杨红飞, 等. 镉胁迫对荻生长、镉富集和土壤酶活性的影响 [J]. *水土保持学报*, 2017, **31**(5): 334-339 + 344.

ZHENG L M, ZHANG J, YANG H F, *et al.* Effects of Cd stress on the growth, Cd Accumulation and soil enzyme activities of *Miscanthus sacchariflorus* [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2017, **31**(5): 334-339 + 344.

[28] 冯 鹏, 孙 力, 申晓慧, 等. 多年生黑麦草对 Pb、Cd 胁迫的响应及富集能力研究 [J]. *草业学报*, 2016, **25**(1): 153-162.

FENG P, SUN L, SHEN X H, *et al.* Response and enrichment ability of perennial ryegrass under lead and cadmium stresses [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, **25**(1): 153-162.

[29] 李志文. 巨菌草作为能源草的特性研究 [J]. *农业工程技术(新能源产业)*, 2013, (6): 12-15.

LI Z W. Study on the characteristics of giant fungus grass as energy grass [J]. *Agricultural Engineering Technology (New Energy Industry)*, 2013, (6): 12-15.

(编辑: 裴阿卫)