

陈 天, 刘云根, 王 妍, 等. 外源磷对砷胁迫下挺水植物抗氧化酶系统的影响[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(5): 1040-1046.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.05.006

外源磷对砷胁迫下挺水植物抗氧化酶系统的影响

陈 天^{1,2}, 刘云根^{1,2}, 王 妍¹, 杨桂英¹, 任 伟¹, 包宁颖¹, 杜崇宣¹

(1. 西南林业大学生态与环境学院, 云南 昆明 650224; 2. 西南林业大学水科学与工程中心, 云南 昆明 650224)

摘要: 为探讨外源磷输入对底泥砷胁迫下挺水植物香蒲 (*Typha angustifolia* L.) 抗氧化酶系统的影响, 测量 0 mg/kg、150 mg/kg、600 mg/kg 3 种砷水平胁迫下, 输入 0 mg/L、2 mg/L、20 mg/L 3 种外源磷水平后香蒲抗氧化酶活性变化。结果表明, (1) 低质量浓度磷 (2 mg/L) 和低含量砷 (150 mg/kg) 处理提高了香蒲鲜质量; (2) 外源磷输入刺激了底泥无砷处理下香蒲超氧化物歧化酶 (SOD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性上升, 抑制了谷胱甘肽 (GSH) 活性, 高质量浓度磷 (20 mg/L) 处理下抑制作用增大, 同时也促进丙二醛 (MDA) 的产生; 无外源磷输入时, 底泥添加低含量砷处理促进 SOD 活性和 MDA 积累量上升, 高含量砷 (600 mg/kg) 处理抑制了 CAT 和 GSH 活性; (3) 低质量浓度外源磷输入提高了底泥砷胁迫处理下香蒲体内抗氧化酶活性, 降低 MDA 积累量。外源磷提高了底泥砷胁迫下香蒲抗氧化酶系统活性, 但是这种刺激作用有一定的限度。香蒲比一般蕨类和苔藓类植物更有生长优势, 所以香蒲具有修复面临的磷富营养化和砷污染双风险湿地的巨大潜力。

关键词: 外源磷; 砷胁迫; 抗氧化酶系统; 挺水植物

中图分类号: S661.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2019)05-1040-07

Effects of exogenous phosphorus on antioxidant enzyme system of emergent plants under arsenic stress

CHEN Tian¹, LIU Yun-gen^{1,2}, WANG Yan¹, YANG Gui-ying¹, REN Wei¹, BAO Ning-ying¹, DU Chong-xuan¹

(1. College of Ecology and Soil and Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Center of Water Science and Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: To investigate the effects of exogenous phosphorus (P) input on the antioxidant enzyme system of *Typha angustifolia* L. under arsenic (As) stress, the antioxidant enzyme activities of typha were measured at 0 mg/kg, 150 mg/kg and 600 mg/kg As levels after 0 mg/L, 2 mg/L and 20 mg/L of exogenous P input. The results showed that the fresh weight of typha was increased under the treatment of low mass concentration P (2 mg/L) and low content As (150 mg/kg). Exogenous P input stimulated the increase of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) activities, inhibited glutathione (GSH) activity, and accelerated the inhibition of high mass concentration P (20 mg/L) and malondialdehyde (MDA) production in As-free sediment habitats. In the absence of exogenous P input, low content As stimulated the increase of SOD activity and MDA content in typha leaves, and high content As (600 mg/kg) inhibited the activities of CAT and GSH. Treatment of low mass concentration exogenous P is beneficial to the improvement of antioxidant enzymes in typha under As stress. Exogenous P increased the activity of antioxidant enzymes of typha under As stress in sediment, but the stimulating effect was limited. Typha had more growth advantages than other ferns and bryo-

收稿日期: 2019-04-17

基金项目: 国家自然科学基金项目 (21767027、31760245); 云南省应用基础研究计划项目 (2018FB044)

作者简介: 陈 天 (1993-), 女, 河南永城人, 硕士研究生, 主要从事湿地重金属生态修复的研究。 (E-mail) 1094762024@qq.com

通讯作者: 刘云根, (E-mail) henryliu1008@163.com

increase of SOD activity and MDA content in typha leaves, and high content As (600 mg/kg) inhibited the activities of CAT and GSH. Treatment of low mass concentration exogenous P is beneficial to the improvement of antioxidant enzymes in typha under As stress. Exogenous P increased the activity of antioxidant enzymes of typha under As stress in sediment, but the stimulating effect was limited. Typha had more growth advantages than other ferns and bryo-

phytes. Therefore, typha had great potential for repairing double-risk wetlands with phosphorus eutrophication and arsenic pollution.

Key words: exogenous phosphorus; arsenic stress; antioxidant enzyme system; emergent plants

氧是生物体各种生理生化过程和物质循环中非常重要的元素^[1]。氧由于自身的元素特性在植物体内循环代谢的过程中很易被还原成活性氧物质(ROS),如过氧化氢(H_2O_2)、超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)、羟基自由基($\cdot OH$)和单线态氧等活性氧等。ROS在生理生化循环中没有及时清除,会对植物产生降低植物细胞膜脂流动性、破坏蛋白质功能、损伤叶绿体和线粒体结构等非常严重的生理毒害,导致不可修复的代谢功能丧失以致细胞死亡^[2]。植物细胞内存在一套精细而又复杂的防御机制使细胞内ROS的产生和清除处于一种动态平衡,这套机制被称为抗氧化酶系统^[3-4],抗氧化酶系统主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、谷胱甘肽(GSH)和过氧化氢酶(CAT),是植物体内主要的ROS清除系统^[5]。丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的主要产物之一^[6],而植物体内的抗氧化酶系统在一定程度上能防止脂质过氧化物的发生。

砷(As)引起的机体氧化与抗氧化代谢失衡是导致动植物产生生物毒性物质的重要机制之一。在砷作用下,一方面植物启动抗逆机制产生保护作用,通过加速生理生化活动,产生大量代谢物同重金属缔合以解毒,另一方面,激活的代谢系统也加速了重金属的进入,反过来抑制了植物的代谢活动,对植物产生毒害作用。正常植物生理过程中摄入较多砷化物时会导致机体产生过量ROS,机体抗氧化防御系统与其抗衡必然会引起抗氧化酶或非酶系统的减少或活力降低,这些酶系统的改变在砷致植物机体损伤中起着十分重要的作用,因此植物对As的耐性和抗逆与抗氧化系统直接相关^[7-9]。磷(P)是植物生长必须的大量元素,缺磷或磷饥饿等不仅影响其他矿质元素的吸收,而且诱导或影响某些基因的表达及酶活性^[10-12],磷水平同时也是调控植物在重金属胁迫下抗氧化酶系统的一个手段,有试验结果证明增加供磷水平可以提高杉木幼苗细胞内抗氧化酶活性以减轻铝(Al)胁迫产生的过氧化毒害^[13],藻类受镉(Cd)胁迫时可以通过添加磷营养提高SOD和CAT活性,降低自由基和过氧化产物积累量,但过高的外源磷加重了镉胁迫下朝天椒的过氧化毒害^[14-15]。

由于重金属超富集的特点,对植物重金属下抗

氧化酶系统应答方面的研究以往多侧重于陆地、蕨类和藻类植物,而对湿地植物的研究相对较少。湿地植物由于其独特的生理和代谢特征而广泛用于重金属污染生态恢复,所以对此类植物在重金属胁迫下抗氧化酶活性的变化规律和对重金属胁迫的敏感性研究十分重要。砷、磷2种元素处于同一主族,化学性质类似,因此在植物的吸收转运中往往表现出拮抗或协同效应^[16],中国西南地区高原湖滨湿地同时面临砷污染与富营养化双风险^[17],因此探究外源磷输入对砷污染下挺水植物抗氧化酶系统的影响,以期对挺水植物修复富营养化砷污染湿地的植物群落构建及日常管理提出理论指导和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试植物香蒲(*Typha angustifolia* L.)是多年生落叶、宿根性挺水型湿地植物,生于湖泊、沟渠、沼泽及河流缓流带。中国黑龙江、山西、河南、云南、台湾等省均有栽培,菲律宾、日本、前苏联及大洋洲等地均有分布,被以美国为代表的北美国家广泛引种用于湿地修复^[18-20]。试验供试植株购自昆明市花卉市场一年生的香蒲幼苗,筛选生物量及高度基本一致、长势良好的用于试验。

试验供试土壤处理前基本理化性质如下:土壤类型为红壤,酸碱度为7.73,溶解氧为6.49 mg/L,氧化还原电位为169.22 mv,电导率为36.67 $\mu S/cm$,总砷含量5.06 mg/kg,总磷含量187.79 mg/kg。

1.2 试验设置

试验在西南林业大学水科学与工程中心进行,采取室内培养。通过添加 $Na_2HAsO_4 \cdot 7H_2O$ 的方式模拟湿地野外As污染湿地环境,试验设置模拟0 mg/kg (As_{CK})、150 mg/kg (As_{150})、600 mg/kg (As_{600}) 3种梯度As污染底泥(以 As^{5+} 计)。在水中加入 KH_2PO_4 ,设置0 mg/L (P_{CK})、2 mg/L (P_2)、20 mg/L (P_{20}) 3个不同水平外源磷(以 P^{5+} 计),产生9种不同含量砷磷污染的湿地底泥。操作如下:

(1)将土壤样品采回后自然阴干,磨细后过60

目筛,使用黑色聚乙烯塑胶桶作为湿地模拟装置,每桶装入 15 kg 干土和 10 L 添加有 KH_2PO_4 的外源水,并按试验设置加入不同含量的 $\text{Na}_2\text{HAsO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 水溶液,使土壤成黏稠状,充分混匀,老化 3 个月后用于试验。

(2)2018 年 4 月 18 日移栽香蒲,在湿地模拟装置中等间距栽种 6 株香蒲幼苗,试验区设置遮雨大篷,保证试验不受天气影响。培养 60 d 后,选取生长良好并均匀一致的植株用于生理指标测定,期间土壤始终处于淹水状态。

1.3 测试指标与方法

1.3.1 酶粗液的提取 酶液的制备:于 2018 年 6 月 18 日上午采集香蒲叶片,每株均取新梢中部的成熟叶片,将采集后的叶片编号并置于 4 ℃ 冷藏保存。每处理取 0.1 g 鲜叶片于预冷的研钵中,加入 0.05 mol/L 的冷磷酸缓冲液 (pH=7.8) 5 ml 和少量石英砂,冰浴研磨,匀浆后用 0.05 mol/L 的冷磷酸缓冲液 (pH 值 7.8) 5 ml 冲洗,并转移至离心管,10 000 r/min 4 ℃ 离心 15 min,上清液即为酶粗提取液,将酶液转移至试管,4 ℃ 冷藏保存,作为备用^[21-22]。

1.3.2 抗氧化系统酶活性测定 SOD、CAT、GSH、MDA 粗提取液采用北京索莱宝科技有限公司生产的试剂盒处理,使用赛默飞世尔(上海)仪器有限公司生产的 Multiskan FC 型酶标仪检测。

1.4 数据分析

试验数据使用 Canoco for Windows 4.5 和 SPSS 19.0 进行分析,绘图由 Origin 2018 完成。

2 结果与分析

2.1 外源磷对砷胁迫下香蒲鲜质量的影响

由表 1 可知,随着磷质量浓度的增加,香蒲地上部和地下部鲜质量先显著升高后降低,2 mg/L 外源磷处理条件下香蒲拥有较高的鲜质量;随着砷含量的增加,香蒲地上部和地下部鲜质量先显著升高后降低,与外源磷输入特性相同,150 mg/kg 底泥砷处理条件下香蒲鲜质量最高。

2.2 外源磷输入对香蒲叶片抗氧化酶系统的影响

由表 2 可知,外源磷输入后,SOD 活性在 P_2 处理小幅下降, P_{20} 处理再度上升并显著高于 P_{CK} 处理;CAT 活性在 P_2 和 P_{20} 处理均较 P_{CK} 处理显著提高,提高速率随外源磷质量浓度增加而上升;2 种质量浓度外源磷输入后 GSH 活性逐渐降低,与对照差异显

著,下降速率随外源磷质量浓度增加而降低。与对照相比,MDA 积累量 P_2 处理小幅下降, P_{20} 处理再度上升,差异显著。

表 1 外源磷对砷胁迫下香蒲生物量鲜质量的影响

Table 1 Effects of exogenous phosphorus on biomass of typha under arsenic stress

处理		香蒲生物量鲜质量(g,FW)	
		地上部	地下部
P_{CK}	As_{CK}	215.10±50.13e	351.12±43.21d
	As_{150}	480.69±45.36d	831.51±48.51b
	As_{600}	403.14±65.23d	374.04±25.36d
P_2	As_{CK}	605.13±62.14b	359.76±59.63d
	As_{150}	878.76±69.21a	1 441.32±89.52a
	As_{600}	636.36±65.20b	398.76±31.25d
P_{20}	As_{CK}	500.40±59.21c	197.64±26.21f
	As_{150}	530.47±23.14b	489.67±31.25c
	As_{600}	516.28±52.14c	215.22±25.14e

P_{CK} 、 P_2 、 P_{20} 分别表示 P^{5+} 质量浓度为 0 mg/L、2 mg/L、20 mg/L, As_{CK} 、 As_{150} 、 As_{600} 分别表示 As^{5+} 含量为 0 mg/kg、150 mg/kg、600 mg/kg。不同小写字母表示 0.05 检验水平下差异显著。

表 2 香蒲抗氧化系统随外源磷质量浓度增加的变化

Table 2 Changes of antioxidant system in typha with the increase of exogenous phosphorus mass concentration

指标	P_{CK}	P_2	P_{20}
SOD(U/g,FW)	56.99±3.22b	51.03±2.36c	83.03±5.21a
CAT(U/g,FW)	2.55±0.58c	4.09±0.71b	8.63±0.44a
GSH(μg/g,FW)	46.78±2.08a	27.17±1.70b	13.97±1.50c
MDA(nmol/g,FW)	2.99±0.65a	1.67±0.28c	2.48±0.39b

P_{CK} 、 P_2 、 P_{20} 分别表示 P^{5+} 质量浓度为 0 mg/L、2 mg/L、20 mg/L。不同小写字母表示 0.05 检验水平下差异显著。

2.3 砷胁迫对香蒲叶片抗氧化酶系统的影响

表 3 为香蒲抗氧化系统在不同底泥砷胁迫下变化。SOD 活性在 2 种底泥砷胁迫处理下不断上升,2 种底泥砷处理下 SOD 活性均显著高于 As_{CK} , As_{150} 处理和 As_{600} 处理 SOD 活性较 As_{CK} 分别上升 231.76% 和 14.11%;2 种底泥砷处理下 CAT 活性均显著高于 As_{CK} ;GSH 活性在 As_{150} 处理时上升, As_{600} 处理再度下降, As_{600} 处理较 As_{CK} 下降 16.93%,显著低于 As_{CK} ;MDA 积累量在 2 种底泥砷胁迫处理下不断上升, As_{150} 处理和 As_{600} 处理 MDA 积累量较 As_{CK} 分别上升 111.71% 和 372.58%,2 种底泥砷处理下香蒲叶片 MDA 含量均显著高于 As_{CK} 。

表 3 香蒲抗氧化系统在不同底泥 As 胁迫下的变化

Table 3 Changes of antioxidant system in typha under As stress

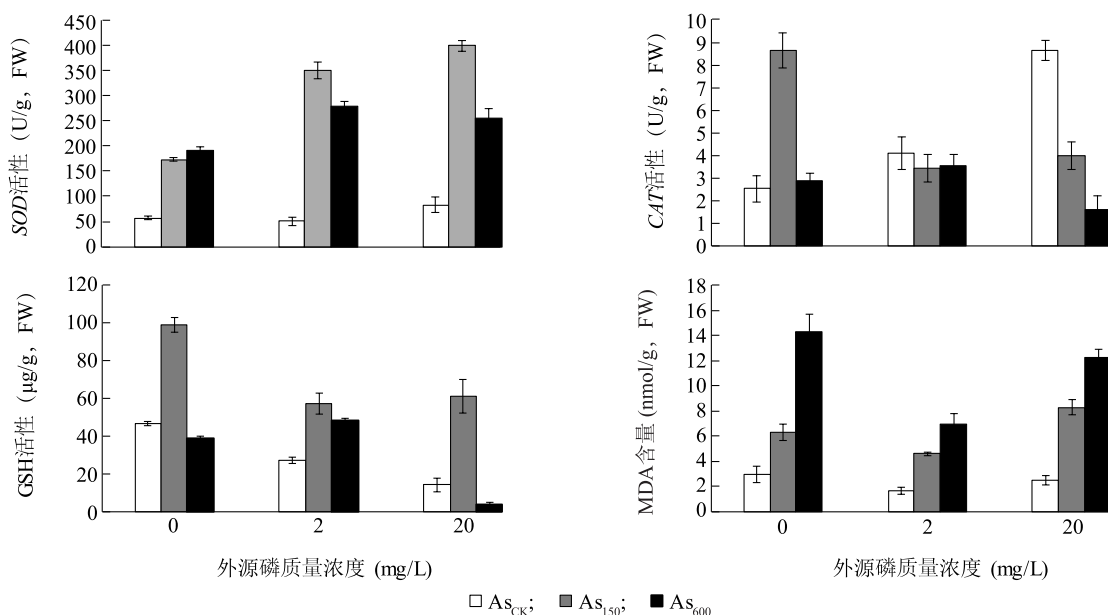
指标	As _{CK}	As ₁₅₀	As ₆₀₀
SOD(U/g,FW)	56.99±3.22c	173.55±8.21b	190.46±6.34a
CAT(U/g,FW)	2.55±0.58c	8.46±0.78a	2.91±0.61b
GSH(μg/g,FW)	46.78±2.08b	98.95±4.05a	38.86±1.52c
MDA(nmol/g,FW)	2.99±0.65c	6.33±0.78b	14.33±1.32a

As_{CK}、As₁₅₀、As₆₀₀ 分别表示 As⁵⁺ 含量为 0 mg/kg、150 mg/kg、600 mg/kg。不同小写字母表示 0.05 检验水平下差异显著。

2.4 外源磷输入对砷胁迫下香蒲叶片抗氧化酶系统的影响

图 1 所示为外源磷输入对不同砷胁迫下香蒲叶片抗氧化酶系统影响的变化趋势。由图 1a、图 1b 和图 1c 可知当外源磷质量浓度较低(2 mg/L)时,低含量砷胁迫(底泥砷处理为 150 mg/kg)及高含量

砷胁迫(底泥砷处理为 600 mg/kg)对 SOD 活性诱导均表现为促进作用;低含量砷胁迫对 CAT 活性的诱导表现为抑制作用,而高含量砷胁迫促进 CAT 活性的提高;砷胁迫下 GSH 活性对外源磷输入的响应与 CAT 相同。当外源磷质量浓度较高(20 mg/L)时,低含量砷胁迫促进了 SOD、CAT 和 GSH 活性的提高,高含量砷胁迫抑制了 SOD、CAT 和 GSH 活性。由图 1d 可以得到 3 种含量底泥砷处理随外源磷质量浓度增加香蒲叶片 MDA 含量先降低后升高,结合 3 种抗氧化系统酶指标的变化,说明较低质量浓度的外源磷输入改善了香蒲的营养状况,降低了香蒲体内膜脂过氧化程度,使香蒲叶片细胞膜脂过氧化作用伤害和质膜破坏程度减弱;高质量浓度外源磷输入处理时 MDA 含量增加,香蒲细胞受到过氧化毒害加剧,植物抗逆系统机能减缓。



As_{CK}、As₁₅₀、As₆₀₀ 分别表示 As⁵⁺ 含量为 0 mg/kg、150 mg/kg、600 mg/kg。

图 1 外源磷输入对不同砷胁迫下香蒲叶片抗氧化酶系统的影响

Fig.1 Effects of exogenous phosphorus input on antioxidant enzyme system in typha leaves under different arsenic stress

2.5 外源磷及底泥砷胁迫与香蒲叶片抗氧化酶系统各指标间相关性分析

由表 4 可知没有底泥砷胁迫时,外源磷与 SOD 和 CAT 活性在 0.01 检验水平存在显著正相关,即外源磷质量浓度增加对 SOD 和 CAT 活性有正向刺激;同时外源磷与 GSH 活性和 MDA 积累量在 0.05 检验水平呈显著性负相关,即外源磷质量浓度增加对 GSH 活性和 MDA 积累量有抑制作用。

图 2 为外源磷输入砷胁迫下香蒲叶片抗氧化酶系统指标与外源磷和底泥砷胁迫之间相关性 RDA 分析图。当外源磷输入含砷底泥时,外源磷质量浓度与 SOD 含量呈显著负相关,相较 As_{CK} 处理,底泥砷胁迫减弱了外源磷质量浓度与 CAT 活性的正相关关系,加强了外源磷质量浓度与 SOD 活性及 GSH 活性的负相关关系;此时底泥砷胁迫与 GSH 和 CAT 活性呈显著负相关,与 MDA 含量呈极显著正相关,

相较 P_{CK} 处理,外源磷减弱了底泥砷胁迫程度与 SOD 活性间的正相关关系,加强了底泥砷胁迫程度与 CAT 、 GSH 活性间的负相关。

表 4 外源磷及底泥砷胁迫与香蒲叶片抗氧化酶系统各指标的相关性

Table 4 Correlation between exogenous phosphorus and arsenic stress in sediment and antioxidant enzymes of typha leaves

	SOD	CAT	GSH	MDA
$P(As_{CK})$	0.97 **	0.96 **	-0.60 *	-0.61 *
$As(P_{CK})$	0.77 **	-0.57 *	-0.71 **	0.96 **

P 表示外源磷处理; As 表示底泥砷胁迫处理; P_{CK} 表示磷质量浓度为 0 mg/L 对照。 As_{CK} 表示 As 含量为 0 mg/kg 对照。 * 表示 Pearson 相关性检验(双侧) 0.05 检验水平显著相关, ** 表示 Pearson 相关性检验(双侧) 0.01 检验水平显著相关。

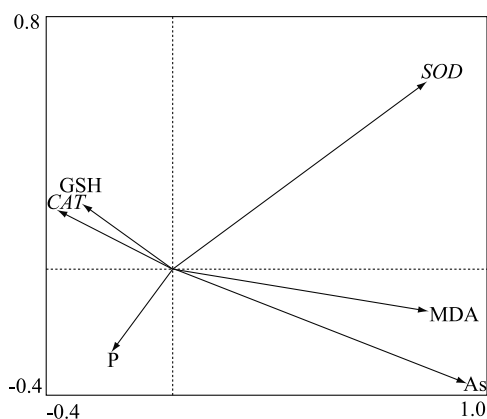


图 2 外源磷及底泥砷胁迫与香蒲叶片抗氧化酶系统各指标间相关性分析

Fig.2 Correlation analysis between exogenous phosphorus and arsenic stress in sediment and antioxidant enzymes in typha leaves

3 讨论

一般来讲生境中的砷含量决定了它对植物产生的毒害程度,植物对砷胁迫产生响应通常表现为低含量刺激正向应答,高含量胁迫产生显著抑制作用^[23],香蒲鲜质量在试验中几种处理下的变化也恰好说明了这一点。重金属胁迫会引起植物体内活性氧自由基的过量累积和生物膜脂发生过氧化反应,从而损伤细胞的膜结构并造成细胞生理生化代谢的紊乱^[24-25],抗氧化系统酶是植物在逆境中的一种重要的防御机制,香蒲在砷胁迫下细胞内的细胞器和

脂膜 $NADPH$ 氧化都会产生 ROS,脂膜 $NADPH$ 氧化程度越高,就会生成越多 ROS^[26-27]。 SOD 是细胞活性氧清除过程中非常重要的一种抗氧化酶,有研究结果表明在阈值内逆境诱导下植物会增强 SOD 活性以提高植物的适应力,所以砷胁迫含量的增加刺激了香蒲叶片中 SOD 活性上升,一方面是因为香蒲在砷底泥胁迫下开启了应对超氧化物伤害的应急防御机制,另一方面体现了底泥砷含量的增加对香蒲生境产生了胁迫,并随着含量增加而胁迫程度加剧^[28-30]。 CAT 酶专项清除细胞生化过程中产生的 H_2O_2 ,在植物的逆境胁迫防御和应答及控制植物细胞内的氧化还原平衡等各方面发挥着重要作用^[31], GSH 是植物体内普遍存在的一种重要还原性物质,是重要的抗氧化剂^[32]。试验中,在单一的砷胁迫处理下,随着胁迫的加剧,香蒲叶片中的 CAT 和 GSH 活性均呈现先升高后降低的趋势,而 SOD 活性和 MDA 含量一直呈现升高趋势,与外源 H_2O_2 胁迫下豌豆初生根抗氧化酶系统应答一致^[33];香蒲叶片的 GSH 活性和 CAT 活性对砷胁迫较敏感,而 SOD 活性对低含量的砷(150 mg/kg)胁迫不敏感。高含量的砷(600 mg/kg)胁迫处理下, GSH 和 CAT 活性受到一定程度的抑制,而 SOD 始终维持较高的活性,清除活性氧的能力不断增加,表明 SOD 在香蒲抵抗高含量的砷污染中发挥了主要作用。随底泥砷含量的增加香蒲叶片中 MDA 含量一直升高,说明香蒲体内膜脂过氧化程度增加,对香蒲产生了过氧化毒害,并随着含量增加而胁迫程度加剧。低质量浓度的外源磷(2 mg/L)处理下, SOD 活性的下降说明 2 mg/L 的外源磷输入后能改善香蒲生境营养状况,减轻了香蒲叶片细胞的 ROS 伤害^[34-35]。在外源磷质量浓度不断增加达到高质量浓度(20 mg/L)时,香蒲叶片的 GSH 活性依然持续下降,说明高质量浓度外源磷破坏了香蒲抗氧化系统酶的动态平衡,并且高外源磷输入下 SOD 和 CAT 是相互协调从而起到调节作用的。香蒲叶片 MDA 含量随外源磷质量浓度增加先降低后升高,结合 3 种抗氧化系统酶指标的变化,说明低质量浓度外源磷输入下改善了香蒲的营养状况,降低了香蒲体内膜脂过氧化程度,使香蒲叶片细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度减弱;高质量浓度外源磷输入处理时 MDA 含量显著高于前 2 个处理, MDA 含量持续增加,并且累积速度较前一阶段加快,说明此时植物细胞受到过氧化

毒害加剧,植物抗逆系统机能减缓。

植物在重金属胁迫逆境下不仅会产生 ROS 伤害,同时会产生由营养吸收异常造成的营养失衡和代谢紊乱,从而会影响植物的正常生长^[36],有研究表明,高供磷水平改善水稻营养状况有助于提高低温胁迫下水稻抗氧化酶活性,以增活性氧的清除能力^[37]。试验中当外源磷质量浓度控制为 2 mg/L、底泥砷含量为 600 mg/kg 时以及外源磷质量浓度控制为 20 mg/L、底泥砷含量为 150 mg/kg 时, SOD、CAT、GSH 活性明显高于 P_{CK} 处理,此时香蒲具有强大的清除 ROS 能力。磷和砷同属第五主族元素,磷对磷-砷转运蛋白的亲合性优于砷,所以一般情况下植物对磷的吸收速率高于砷^[38],因而外源磷的输入可能会抑制植物对砷酸盐的吸收从而减少砷对植物的毒害,例如增加外源磷质量浓度可以使水稻通过体内积累过量的磷,在生理上对其进行解毒,缓解自身的 As 中毒^[39]。另一方面,一些研究发现提高供磷水平可以提高土壤中砷的生物有效性,磷的加入会加剧受砷污染的红棕紫泥中砷对水稻的毒害^[40-41],因此,在某些条件下提高供磷水平会增加土壤砷的生物毒害作用,提高其环境风险^[42]。在试验中,控制外源磷质量浓度为 20 mg/L、底泥砷含量为 600 mg/kg 时, SOD、CAT、GSH 3 种抗氧化酶活性都表现出下降, CAT 和 GSH 活性显著低于 P_{CK} 处理,而 MDA 积累量远远大于 P_{CK},并且积累速率加快,表明高含量底泥砷胁迫下,添加质量浓度为 20 mg/L 的外源磷产生了对香蒲更严重的胁迫。这是因为提高底泥中的磷质量浓度后,可能会导致磷与砷吸附土壤胶体吸附位点的竞争加剧,使底泥中活性砷含量升高,间接促进了植物对砷的吸收,加重砷对植物的毒害^[43],同时施加磷之后植物砷毒害症状表现为“滞后效应”,即提高供磷水平改善了植物环境磷营养,而砷累积到一定程度才表现出毒性^[44-45],导致同一含量砷胁迫环境下高水平外源磷输入后香蒲 CAT、GSH 活性显著低于 P_{CK} 处理。SOD 活性在底泥砷为 600 mg/kg 胁迫下,外源磷质量浓度为 20 mg/L 处理下虽有明显下降,但仍显著高于 P_{CK} 处理,说明其在逆境下 SOD 是香蒲抗氧化酶系统中起主要作用的酶。

参考文献:

[1] PETKAU A. Active oxygen and medicine. Introduction: free radi-

cal involvement in physiological and biochemical processes. [J]. Canadian Journal of Physiology & Pharmacology, 1982, 60(11): 1327-1329.

[2] 朱涵毅,陈益军,劳佳丽,等. 外源 NO 对镉胁迫下水稻幼苗抗氧化系统和微量元素积累的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(2): 603-609.

[3] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55(1): 373-399.

[4] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(9): 405-410.

[5] 王国驷,王嘉宇,马殿荣,等. 不同耐冷性杂草稻和栽培稻抗氧化系统对冷水胁迫的响应[J]. 中国农业科学, 2015, 48(8): 1660-1668.

[6] CIRIDARAKUMAR S, MADHUSUDHAN K V, SREENIVASULU N, et al. Stress responses in two genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity[J]. Indian J Exp Biol, 2000, 38: 192-195.

[7] 张爱君. 砷中毒对抗氧化酶系统的影响[J]. 中国地方病防治杂志, 2014(1): 21-24.

[8] 段昌群,何湘藩. 重金属复合污染对蚕豆性状影响的模糊聚类与性状代间分化的探讨[J]. 环境科学学报, 1996, 16(4): 450-460.

[9] 樊香绒,尹黎燕,李 伟,等. 中国莲(*Nelumbo nucifera*)幼苗抗氧化系统对砷胁迫的响应[J]. 植物科学学报, 2013, 31(6): 570-575.

[10] MALBOOBI M L, LEFEBVRE D D. A phosphate-starvation inducible β -glucosidase gene (psr. 3.2) isolated from *Arabidopsis thaliana* is a member of a distinct subfamily of the BGA family[J]. Plant Mol Biol, 1997, 34: 57-68.

[11] BARIOLA P A, HOWARD C J, TAYLOR C B, et al. The *Arabidopsis* ribonuclease gene RNS1 is tightly controlled in response to phosphate limitation[J]. The Plant Journal, 1994, 6(5): 13.

[12] CIERESZKO I, HENRIK J, LESZEK A K. Interactive effects of phosphate deficiency, sucrose and light/dark conditions on gene expression of UDP-glucose pyrophosphorylase in *Arabidopsis*[J]. J Plant Physiol, 2005, 162: 343-353.

[13] 于姣姐,夏丽丹,殷丹阳,等. 磷素对杉木幼苗耐铝性的影响机制[J]. 林业科学, 2018, 54(5): 36-47.

[14] 张 皓. 重金属镉胁迫下氮磷对江蓠体内主要抗氧化酶活性的影响[J]. 环境监控与预警, 2012, 4(6): 46-49.

[15] 张晓璟,刘吉振,徐卫红,等. 磷对不同辣椒品种镉积累、化学形态及生理特性的影响[J]. 环境科学, 2011, 32(4): 1171-1176.

[16] ANAWAR H M, RENGEL Z, DAMON P, et al. Arsenic-phosphorus interactions in the soil-plant-microbe system: Dynamics of uptake, suppression and toxicity to plants[J]. Environmental Pollution, 2018, 233: 1003-1012.

[17] 赵 蓉,刘云根,侯 磊,等. 砷污染高原湖滨湿地沉积物对磷酸盐的吸附能力及影响因素探究[J]. 环境污染与防治,

- 2018, 40(8):10-14.
- [18] 朱秀玉, 王 东. *Typha×glaucia* Godr. 香蒲属(香蒲科)中国新记录杂种及其形态特征[J]. 水生生物学报, 2013, 37(1):29-33.
- [19] DUMAN F, UREY E, KOCA F D. Temporal variation of heavy metal accumulation and translocation characteristics of narrow-leaved *Typha* (*Typha angustifolia* L.) [J]. Environmental Science & Pollution Research, 2015, 22(22):17886-17896.
- [20] REDONDOGÓMEZ S. Bioaccumulation of heavy metals in *Spartina* [J]. Functional Plant Biology Fpb, 2013, 40(8/9):913-921.
- [21] 彭 艳, 李 洋, 杨广笑, 等. 铝胁迫对不同小麦 *SOD*、*CAT*、*POD* 活性和 MDA 含量的影响[J]. 生物技术, 2006, 16(3):38-42.
- [22] K&INODOT R H M, DILLIOGLUGIL M O, TUGAY M, et al. Effects of Vitamins E, A and D on MDA, GSH, NO levels and *SOD* activities in 5/6 nephrectomized rats[J]. American Journal of Nephrology, 2005, 25(5):441-446.
- [23] 米艳华, 黎其万, 刘大会, 等. 砷对三七幼苗的毒害效应及临界值研究[J]. 环境科学与技术, 2015(7):10-16.
- [24] CHOUDHURY S, PANDA S K. Induction of oxidative stress and ultrastructural changes in moss *Taxithelium ne palense* (Schwaegr.) Broth. under lead and arsenic hytotoxicity[J]. Current Science, 2004, 87:342-348.
- [25] PANDA S K, CHOUDHURY S. Changes in nitrate reductase activity and oxidative stress response in the moss *Polvtri chum commune* subjected to chromium, copper and zine phytotoxicity[J]. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2005, 17:191-197.
- [26] 何雨涛. 低温胁迫下草莓 *NADPH* 氧化酶在 ROS 形成中的作用[D]. 雅安:四川农业大学, 2015..
- [27] 韩金龙, 李 慧, 蔺 经, 等. 核黄素对盐胁迫下杜梨叶片抗氧化系统的影响[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(4):893-898.
- [28] 饶丽莎, 许珊珊, 黄田盛, 等. 不同逆境胁迫下杉木 Cu/Zn-*SOD* 基因表达分析[J]. 森林与环境学报, 2018, 38(1):7-12.
- [29] CHIRS B, MARC V H, DIRK I. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 42(1):43-83.
- [30] WANG X, ZHANG H, GAO Y, et al. Characterization of Cu/Zn-*SOD* enzyme activities and gene expression in soybean under low nitrogen stress[J]. Journal of the Science of Food & Agriculture, 2016, 96(8):2692-2697.
- [31] PAL R S, AGRAWAL P K, BHATT J C. Molecular approach towards the understanding of defensive systems against oxidative stress in plant; a critical review[J]. International Journal of Pharmaceutical Sciences Review and Research, 2013, 22(2):131-138.
- [32] 丁继军, 刘柿良, 李 丽. 外源 AsA、GSH 对 Cd 胁迫下石竹幼苗生长的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(2):419-426.
- [33] 刘会杰, 李 胜, 马绍英, 等. H_2O_2 胁迫下豌豆初生根及抗氧化酶系统对外源 Ca^{2+} 的响应[J]. 草业学报, 2014, 23(6):189-197.
- [34] 覃勇荣, 汤丰瑜, 严海杰, 等. 重金属胁迫对任豆种子萌发及幼苗抗氧化酶活性的影响[J]. 种子, 2017(10):31-36.
- [35] 侯立刚, 陈温福, 马 巍, 等. 低温胁迫下不同磷营养对水稻叶片质膜透性及抗氧化酶活性的影响[J]. 华北农学报, 2012, 27(1):118-123.
- [36] 丁继军, 潘远智, 刘柿良, 等. 土壤重金属镉胁迫对石竹幼苗生长的影响及其机理[J]. 草业学报, 2013, 22(6):77-85.
- [37] 侯立刚, 陈温福, 马 巍, 等. 低温胁迫下不同磷营养对水稻叶片质膜透性及抗氧化酶活性的影响[J]. 华北农学报, 2012, 27(1):118-123.
- [38] WANG L H, DUAN G L. Effect of external and internal phosphate status on arsenic toxicity and accumulation in rice seedlings [J]. J Environ SciChina, 2009, 21(3):346-351.
- [39] 耿春女, 朱永官, 罗启仕. 水稻基因型(94D-64)中磷对砷解毒生理机理的研究[J]. 农业环境科学学报, 2007, 26(4):1302-1306.
- [40] 耿志席, 刘小虎, 李莲芳, 等. 磷肥施用对土壤中砷生物有效性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2009, 28(11):2338-2342.
- [41] 张广莉, 宋光煜, 赵红霞. 磷影响下根际无机砷的形态分布及其对水稻生长的影响[J]. 土壤学报, 2002, 39(1):23-28.
- [42] HOSSAIN M B, JAHIRUDDIN M, LOEPPERT R H, et al. The effects of iron plaque and phosphorus on yield and arsenic accumulation in rice[J]. Plant Soil, 2009, 317(1/2):167-176.
- [43] PEREYEA F J. Phosphate starter fertilizer temporarily enhances soil arsenic uptake by apple trees grown under field conditions [J]. Hort Sci, 1998, 33(5):826-829.
- [44] FITZ W J, WENZEL W W. Arsenic transformations in the soil rhizosphere-plant system: Fundamentals and potential application to phytoremediation[J]. J Biotechnol, 2002, 99(3):259-278.
- [45] 连 娟, 郭再华, 贺立源. 砷胁迫下磷用量对不同磷效率水稻苗生长、磷和砷吸收的影响[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(3):273-279.

(责任编辑:陈海霞)