

无机砷对不同水稻品种种子萌发和幼苗光合生理的影响

李仁英^{1,2}, 沈孝辉¹, 张耀鸿¹, 周志高², 谢晓金¹, 李映雪¹, 徐向华¹, 覃郑婕¹

(1.南京信息工程大学应用气象学院, 江苏省农业气象重点实验室, 南京 210044; 2.土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008)

摘要:通过砷胁迫下水稻种子发芽和水培试验,测定了不同水稻品种发芽率、根长及芽长等萌发指标及光合生理指标,分析了不同水稻品种耐砷性差异。结果表明,砷浓度 $<0.6 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,促进了大部分水稻品种的发芽率及芽和根的生长,当砷浓度达到 $0.8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上时则显著抑制了发芽率及芽和根的生长($P < 0.05$),但出现抑制作用的起始砷浓度因水稻品种不同而具有差异。武运粳 24、镇稻 16 和两优 6326 发芽率抑制作用的砷起始浓度明显高于其他水稻品种。砷浓度逐渐升高时,宁粳 1、南粳 44、镇稻 16、武运粳 24 和两优 6326 的根和芽的生长明显优于其他水稻品种,但当砷浓度达到最大值($3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)时,根和芽的生长受到显著抑制,且根所受的抑制作用明显大于芽。除宁粳 1 和南粳 44 外,短时间砷胁迫没有显著降低其他水稻品种叶片的相对叶绿素含量(SPAD)。短时间砷胁迫使得大部分水稻品种的净光合速率增加,但胞间 CO_2 浓度、气孔导度和蒸腾速率则显著下降。不同品种水稻对砷的耐性具有显著差异,这为耐砷水稻品种的筛选提供了重要的科学依据。

关键词:砷;水稻;发芽率;光合生理

中图分类号: X171.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-2043(2014)06-1067-08 **doi:** 10.11654/jaes.2014.06.002

Effects of Inorganic Arsenic on Seed Germination and Photosynthetic Characteristics of Various Rice Cultivars

LI Ren-ying^{1,2}, SHEN Xiao-hui¹, ZHANG Yao-hong¹, ZHOU Zhi-gao², XIE Xiao-jin¹, LI Ying-xue¹, XU Xiang-hua¹, QIN Zheng-jie¹

(1. Jiangsu Key Laboratory of Agricultural Meteorology, College of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; 2. State Key Lab of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: It is important to screen out rice cultivars that are higher tolerance and lower accumulation for arsenic (As). We investigated the effects of inorganic As on seed germination and photosynthetic characteristics of nine rice cultivars collected across Jiangsu province using seed germination and seedling hydroponic experiments. Germination rates of rice seeds and growth of rice spout and root were stimulated under As concentrations less than $0.6 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, but inhibited at As greater than $0.8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$. However, the initial As concentrations that inhibited rice germination varied with rice cultivars. They were $2.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, $3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ and $>3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ As for Wuyunjing 24, Zhendao 16 and Liangyou 6326, respectively. However, these As concentrations were $<1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ for the rest. Compared with the control, the lengths of spout and root of Ningjing 1, Nanjing 44, Zhendao16, Wuyunjing 24 and Liangyou 6326 were decreased slightly, while decreased greatly for other rice cultivars and even died at As concentration of $3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$. Under As stress, SPAD values of rice leaves didn't significantly decreased except Ningjing 1 and Nanjing 44. Photosynthetic characteristics of nine rice cultivars responded differently to As stress of 24 h. Net photosynthetic rates of rice were increased except Suliangyou 124 and Yanliangyou 888. Intercellular CO_2 concentrations, conductance to H_2O , and transpiration rate of most of rice cultivars were decreased under As stress. The present results provide important information for screening out rice cultivars with high tolerance to As.

Keywords: arsenic; rice; germination rate; photosynthetic characteristics

收稿日期: 2013-10-22

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(41001190, 41103039, 41101294, 41205087); 土壤与农业可持续发展国家重点实验室项目(Y052010018); 中国科学院土壤环境与污染修复重点实验室项目(南京土壤研究所); 江苏省政府留学奖学金项目; 大学生实践创新训练计划项目(201310300018, 10CX004)

作者简介: 李仁英(1975—), 女, 山东泰安人, 博士, 副教授, 主要从事土壤重金属的行为及其环境效应研究。E-mail: ryli75@163.com

砷是一种广泛存在于自然界中的类金属元素,对动植物生长具有强烈的毒害作用,被世界卫生组织(WHO)列为“人类致癌物质”^[1]。据统计,每年因人类活动输入土壤中的砷达 52 000~112 000 t^[2]。全世界至少有 1 亿 5 千万人正面临着地方性砷中毒的威胁,其中大部分人口分布于亚洲地区^[3],所以砷污染已引起全世界的广泛关注。由于工农业活动,我国湖南、湖北、江西、广西和云南等地也遭受不同程度的砷污染^[4]。由于水稻自身的生理特性及其淹水栽培模式,水稻对砷具有较强的富集能力。水稻是我国第一大粮食作物,全国 60%以上人口以稻米为主食,每年稻米消费量占粮食消费总量的 55%左右,水稻砷污染严重威胁到我国粮食安全^[5]。对湖南 34 个基因型水稻籽粒中无机砷含量研究发现,若以这些水稻为主食,成人每天砷摄入量 0.1~0.21 mg,未成年人 0.075~0.15 mg,超过了世界卫生组织每天砷摄入量的推荐值^[6]。

筛选耐砷和低砷富集型水稻品种,是目前降低水稻砷积累的重要措施^[7-9]。砷对水稻生长及光合生理具有重要的影响。水稻幼苗在砷胁迫下,常常表现为根系发育不良,生根困难且根长变小,叶片褪色且黄化。牛变红等^[10]研究发现水稻幼苗在三价砷影响下,叶片出现发白、发黄的迹象,而在五价砷影响下,叶片则出现发红现象。有研究表明,砷能够取代叶绿素分子中 Mg^{2+} ,并干扰有关叶绿素合成酶的活性,使叶绿素合成受阻,同时增加了叶绿素分解酶的活性,使叶绿素分解,从而影响到植物的光合作用^[11]。Raman 等^[12]研究发现,随着土壤砷含量的增加,水稻叶片中的叶绿素 a 和叶绿素 b 含量减少,并认为叶片中叶绿素的减少是导致水稻减产的主要原因之一。不同水稻品种对砷胁迫的耐性和敏感性具有很大差异。通过比较砷污染土壤中的不同水稻品种发现,杂交稻的根长、株高及干物质积累量都优于常规稻和糯稻,说明杂交稻耐砷效果较好,适合在砷污染土壤上种植,而常规稻对砷比较敏感^[13]。这说明水稻对砷的吸收和转运特性存在基因型差异,从而使得筛选耐砷和低砷富集型水稻品种成为可能。虽然前人研究得出砷能显著抑制发芽率和光合生理指标,但在不同砷浓度胁迫下,不同水稻品种发芽率和幼苗光合生理指标响应的差异研究较少。本文对江苏地区常见的 9 个水稻品种进行无机砷胁迫下的发芽和秧苗水培试验,研究水稻在无机砷胁迫下的发芽状况及其光合生理特征,从而为筛选高耐砷型和低砷富集型水稻品种提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试品种为江苏地区常见的 9 个水稻品种,原种购于江苏省南京市华为农资公司,其中粳稻品种 6 个,分别为宁粳 1、南粳 44、南粳 5505、镇稻 10、镇稻 16 和武运粳 24,杂交稻品种 3 个,分别为苏两优 124、盐两优 888、两优 6326。试验所用砷为 $Na_3AsO_4 \cdot 12H_2O$,砷形态为无机五价砷。

1.2 试验方法

选取粒大饱满的水稻种子,用 30%过氧化氢消毒 15 min,再用去离子水洗净,并置于 30 ℃培养箱中过夜。将种子分装入垫有双层吸水纸的培养皿中,每个培养皿 20 粒。将含 As(V)浓度为 0.0、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0、2.0、3.0 $mg \cdot L^{-1}$ 的 $Na_3AsO_4 \cdot 12H_2O$ 溶液分别加入培养皿中,使溶液刚好淹没种子,用保鲜膜覆盖培养皿,并在膜上留有通气孔,每处理 3 个重复。将培养皿转移到恒温恒湿培养箱中,在温度 26 ℃、湿度 80%及黑暗条件下培养 5 d 后,测定种子的发芽率、芽长和根长。

在种子萌发后,选取萌发一致的水稻种子于湿润的石英砂床中,在正常光照和适宜温度下培养 10 d,待水稻长至一叶一心时,将幼苗转移至 1/2 强度的 Kimura 完全营养液中继续培养,每 3 d 更换 1 次营养液^[14]。幼苗在营养液中生长约 14 d 后,挑选长势一致的幼苗于 PET 塑料杯(12 cm×17 cm)中培养,每杯 5 株。待幼苗恢复 1 d 后向培养液中加入 $Na_3AsO_4 \cdot 12H_2O$ 溶液,并使培养液中砷浓度分别为 0.0、1.0、2.0 $mg \cdot L^{-1}$,每处理 3 个重复,处理 24 h 后,测定水稻幼苗 SPAD 值和光合生理指标。

1.3 测定指标及方法

种子培养 5 d 后,若其胚芽鞘长度超过 2 mm,则认为该种子已经发芽。萌发种子的芽长和根长用精度为 1 mm 的直尺直接测量。发芽率计算公式:

$$\text{发芽率} = (\text{发芽种子数} / \text{种子总数}) \times 100\%$$

水稻幼苗处理后,用叶绿素测定仪 (SPAD-502PLUS)测定其叶片的叶绿素色比值 (SPAD)。通过测量叶片对红光区和近红外区的吸收率,来评估当前叶片中叶绿素的相对含量,用 SPAD 值来表示。用美国 Gene 公司的 LI-6400XT 光合仪测定水稻幼苗光合生理指标,测定项目包括叶片气孔导度 (Conductance to H_2O , G_s)、胞间 CO_2 浓度 (Intercellular CO_2 concentration, C_i)、蒸腾速率 (Transpiration rate, Tr) 和

净光合速率(Net Photosynthetic rate, NPn)。

1.4 数据处理

使用 Excel 2003、SPSS16.0 进行数据处理,用最小显著差数法(LSD法)进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 无机砷对水稻种子萌发的影响

2.1.1 对水稻种子发芽率的影响

表1是无机砷胁迫下水稻种子的发芽率。水稻种子发芽率因砷浓度和水稻品种的不同而具有一定差异,除两优6326外,其他水稻品种的发芽率随着砷浓度的增加呈现先增加而后显著降低的趋势($P<0.05$),但发芽率显著下降的砷起始浓度因水稻品种而异。宁粳1号,在砷浓度为 $0.6\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,就出现发芽率显著下降的趋势,发芽率从93.3%下降到83.3%($P<0.05$);南粳44、镇稻10、苏两优124、盐两优888在砷浓度为 $1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,发芽率才出现显著降低($P<0.05$);武运粳24和镇稻16分别在砷浓度为 $2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $3.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,发芽率才显著降低($P<0.05$);而两优6326在所研究的砷浓度范围内没有出现发芽率显著下降的现象。比较最大砷浓度下($3\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)不同水稻品种的发芽率发现,南粳5505、镇稻10、苏两优124和盐两优888的发芽率为0,其他水稻品种在5%~40%之间,而两优6326和镇稻16发芽率分别为85%和80%,显著高于其他水稻品种($P<0.05$)。

2.1.2 对水稻芽长和根长的影响

表2是无机砷胁迫下不同水稻品种的芽长。苏两优124和盐两优888的芽长随着砷浓度的增加而显著降低,其他水稻品种的芽长随着砷浓度的增

加呈现先增加而后显著降低的趋势($P<0.05$)。大部分水稻品种在砷浓度为 $0.2\sim 0.8\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 之间时,其芽长出现增加的趋势,而下降趋势因品种差异出现不同:苏两优124和盐两优888分别在砷浓度为 $0.4\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $0.2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时芽长出现显著下降;南粳44在砷浓度为 $0.8\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时芽长出现显著下降;而两优124的芽长在砷浓度为 $2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 才出现显著下降。当砷浓度达到 $3\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,仅宁粳1、南粳44、镇稻16、武运粳24、两优6326能存活,但芽长受到显著抑制,其他水稻品种则死亡。比较不同水稻品种的芽长得知,在一系列砷浓度梯度下,两优6326的芽长最长,其次为镇稻16和武运粳24,镇稻10最小,其他水稻品种的芽长介于武运粳24和镇稻10之间。

通过表3可知,低浓度砷促进了不同水稻品种根的生长而高浓度砷则抑制了根的生长。大部分水稻品种在砷浓度为 $0.2\sim 0.4\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时根长显著增加,砷浓度大于 $0.8\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,所有水稻品种的根长都显著降低($P<0.05$)。当砷浓度增加到 $2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,宁粳1号、南粳5505、镇稻10、苏两优124和盐两优888这5个品种的根生长受到严重抑制,抑制率均达90%以上,且砷达到最大浓度($3\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)时已无法生根,只有南粳44、镇稻16、武运粳24和两优6326在高浓度砷胁迫下根系还能勉强生长,其中镇稻16和两优6326的根长大于南粳44和武运粳24。

2.2 无机砷对水稻幼苗光合生理指标的影响

2.2.1 对水稻叶绿素含量(SPAD)的影响

SPAD值是通过叶片在红光区(650 nm)和近红外区(940 nm)的不同透光系数来确定叶片中叶绿素的

表1 无机砷胁迫下不同品种水稻种子的发芽率(%)

Table 1 Germination rates of different rice cultivars under inorganic arsenic stresses(%)

品种 Cultivars	砷浓度 Arsenic concentration/ $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$							
	0.0	0.2	0.4	0.6	0.8	1.0	2.0	3.0
宁粳1	90.0±2.9abAB	93.3±1.7aABC	93.3±4.4aA	83.3±4.4bcB	78.3±1.7cB	33.8±2.4dD	13.8±2.4eE	5.0±2.0eD
南粳44	93.3±4.4aAB	88.3±1.7aC	95.0±2.9aA	91.7±3.3aAB	91.7±4.4aA	62.5±11.1bBC	37.5±6.3cCD	22.5±6.3cC
南粳5505	93.3±1.7aAB	98.3±1.7aA	96.7±1.7aA	95.0±2.9aA	75.0±7.6bB	62.5±8.5bBC	30.0±4.1cD	0.0±0.0dD
镇稻10	91.7±3.3aAB	95.0±2.9aABC	90.0±5.0aA	83.3±1.7abB	85.0±5.8abAB	72.5±4.8bB	45.0±6.5cC	0.0±0.0dD
镇稻16	98.3±1.7aA	90.0±2.9abBC	91.7±4.4aA	90.0±2.9abAB	95.0±2.9aA	100.0±0.0aA	92.5±4.8aA	80.0±4.1bA
武运粳24	93.3±3.3aAB	90.0±2.9aBC	93.3±1.7aA	98.3±1.7aA	93.3±4.4aA	95.0±5.0aA	65.0±6.5bB	37.5±8.5cB
苏两优124	96.7±1.7aAB	96.7±1.7aAB	88.3±4.4aA	98.3±1.7aA	93.3±1.7aA	50.0±8.2bCD	15.0±2.9cE	0.0±0.0dD
盐两优888	86.7±6.0aB	95.0±2.9aABC	91.7±4.4aA	91.7±1.7aAB	96.7±3.3aA	60.0±4.1bBC	30.0±4.1cD	0.0±0.0dD
两优6326	96.7±3.3aAB	95.0±0.0aABC	95.0±2.9aA	98.3±1.7aA	95.0±2.9aA	100.0±0.0aA	90.0±4.1aA	85.0±8.7aA

注:同一行中不同小写字母表示砷处理间差异显著,同一列中不同大写字母表示品种间差异显著;显著性水平为0.05。下同。

Note: Different lowercase letters in a row indicate a significant difference between different arsenic levels at 5% level; Different uppercase letters in a column indicate a significant difference between different rice cultivars at 5% level. The same below.

表2 无机砷胁迫下不同品种水稻种子的芽长(cm)

Table 2 Sprout length of different rice cultivars under inorganic arsenic stresses (cm)

品种 Cultivars	砷浓度 Arsenic concentration/mg·L ⁻¹							
	0.0	0.2	0.4	0.6	0.8	1.0	2.0	3.0
宁粳 1	2.19±0.06cF	3.33±0.28aC	2.81±0.08bD	2.14±0.07cE	1.90±0.09cDE	1.41±0.16dDE	1.29±0.03dC	1.20±0.12dB
南粳 44	2.69±0.13abE	2.19±0.12cD	2.35±0.12bcEF	2.81±0.12aD	2.09±0.27cdD	2.11±0.09cdC	1.70±0.06dB	1.76±0.07dA
南粳 5505	2.18±0.10dF	2.21±0.36cD	2.77±0.16bD	3.23±0.20aC	2.32±0.01cD	1.61±0.19dCD	1.15±0.06cC	0.00±0.00fC
镇稻 10	1.88±0.13abF	1.74±0.20abcD	2.10±0.03aF	1.81±0.15abE	1.65±0.20bcE	1.37±0.05cDE	0.50±0.02dDE	0.00±0.00eC
镇稻 16	3.57±0.16cCD	4.63±0.06aB	4.17±0.08bB	3.87±0.04bcB	3.74±0.05bcB	3.02±0.10dB	2.81±0.10dA	1.49±0.26eAB
武运粳 24	3.29±0.11bD	3.71±0.02aC	3.80±0.05aC	3.95±0.15aB	3.32±0.04bC	2.64±0.15cB	1.41±0.22dBC	0.30±0.02eC
苏两优 124	3.69±0.09aBC	3.48±0.21aC	2.50±0.09bDE	2.05±0.11cE	2.01±0.12cDE	1.21±0.32dDE	0.33±0.03eE	0.00±0.00eC
盐两优 888	4.00±0.13aAB	3.48±0.21bC	2.52±0.08cDE	2.06±0.08dE	2.09±0.08dD	0.88±0.01eE	0.69±0.07eDE	0.00±0.00fC
两优 6326	4.38±0.24ba	5.31±0.23aA	5.34±0.16aA	5.98±0.15aA	5.30±0.06aA	4.62±0.27bA	2.74±0.22cA	1.40±0.19dB

表3 无机砷胁迫下不同品种水稻的根长(cm)

Table 3 Root length of different rice cultivars under inorganic arsenic stresses (cm)

品种 Cultivars	砷浓度 Arsenic concentration/mg·L ⁻¹							
	0.0	0.2	0.4	0.6	0.8	1.0	2.0	3.0
宁粳 1	5.06±0.06bBC	5.61±0.06aA	3.80±0.06cC	3.24±0.14dC	2.59±0.17eB	1.04±0.04fDE	0.27±0.04gD	0.17±0.03gD
南粳 44	4.39±0.13bE	4.01±0.06cD	3.97±0.04cC	4.84±0.19aA	3.27±0.10dA	1.96±0.12eA	0.82±0.14fB	0.31±0.04gC
南粳 5505	5.65±0.14aA	4.76±0.23bC	4.73±0.10bB	5.29±0.17aC	3.11±0.01cA	1.31±0.09dCD	0.27±0.03eD	0.00±0.00eE
镇稻 10	3.98±0.11bF	4.98±0.16aBC	4.01±0.11bC	3.07±0.06cC	1.82±0.15dCD	0.80±0.02eE	0.30±0.02fD	0.00±0.00gE
镇稻 16	5.40±0.19aAB	4.81±0.07bC	3.03±0.15cD	2.50±0.11dD	1.66±0.11eD	1.43±0.08efBC	1.15±0.06fgA	0.89±0.03gA
武运粳 24	4.91±0.14abCD	4.75±0.14bC	5.21±0.16aA	4.70±0.24bA	3.32±0.15cA	1.14±0.19dCD	0.64±0.01eC	0.52±0.08eB
苏两优 124	4.38±0.11bE	5.35±0.29aAB	4.02±0.08cC	3.06±0.08dC	1.79±0.08eCD	1.28±0.08fCD	0.21±0.03gD	0.00±0.00gE
盐两优 888	4.66±0.15cCDE	5.51±0.14aA	5.05±0.06bA	3.78±0.07dB	2.08±0.09eC	0.52±0.01fF	0.27±0.02fgD	0.00±0.00gE
两优 6326	4.60±0.17bDE	4.68±0.19bC	5.14±0.11aA	3.99±0.16cB	3.12±0.15dA	1.68±0.09eB	0.97±0.03fB	0.94±0.05fA

相对含量,图1显示了不同品种水稻幼苗在砷胁迫下的SPAD值。在无机砷胁迫下,宁粳1、南粳44、镇稻10和两优6326的SPAD值出现下降的趋势,其中南粳44的SPAD值与对照相比分别下降了14.2%和24.5%,镇稻10下降了28.7%和27.3%。宁粳1和武运粳24在砷浓度为1 mg·L⁻¹时SPAD值下降较为明显,镇稻16在砷浓度为1 mg·L⁻¹时,SPAD值最大,南粳5505和盐两优888的SPAD值在砷胁迫下无明显变化,而苏两优124则呈现小幅增长趋势,但没有达到显著差异,只有宁粳1和南粳44的SPAD值在砷胁迫下显著下降($P<0.05$)。

2.2.2 对水稻净光合速率和胞间CO₂浓度的影响

在无机砷胁迫下,不同品种水稻的净光合速率差异很大。在砷浓度为1 mg·L⁻¹时,只有苏两优124和盐两优888的净光合速率显著下降($P<0.05$),其他水稻品种的净光合速率都显著升高($P<0.05$),南粳5505增幅最大,达到67%,其次为镇稻10,达34.9%。

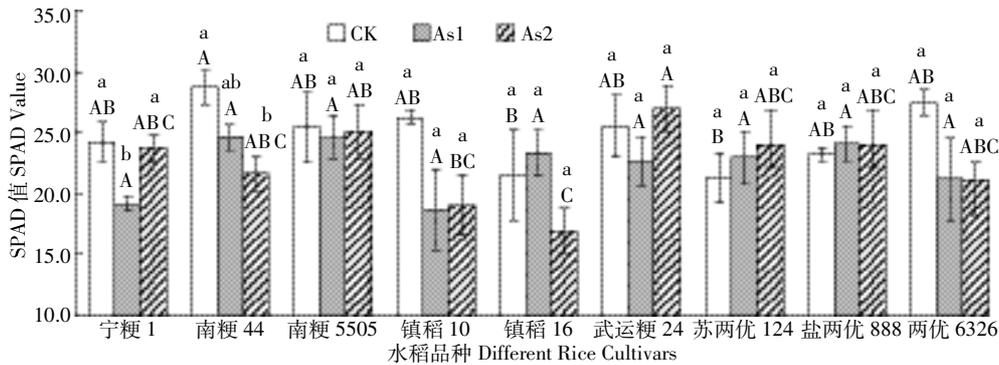
砷浓度在2 mg·L⁻¹时,虽然宁粳1、南粳5505、镇稻10、镇稻16、武运粳24、两优6326净光合速率高于对照,但是与砷浓度1 mg·L⁻¹净光合速率相比,宁粳1和武运粳24有所下降,而南粳5505、镇稻16和两优6326继续增加,增长率分别为9.3%、1.7%和14.5%。比较不同水稻品种的净光合速率得知,在同等砷胁迫下,武运粳24净光合速率最大,分别为1.576 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹和1.427 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹(图2)。

无机砷显著降低了大部分水稻品种的胞间CO₂浓度,其中降幅最大的为武运粳24,与对照相比,降幅分别达到36.5%和74%。但宁粳1和盐两优888在无机砷浓度为1 mg·L⁻¹下,以及苏两优888在两个砷浓度下,胞间CO₂浓度都出现增长,但未达到显著性水平($P>0.05$)。比较不同品种水稻的胞间CO₂浓度发现,南粳5505的胞间CO₂浓度最高,宁粳1和武运粳24的胞间CO₂浓度最低(图2)。

2.2.3 对水稻气孔导度和蒸腾速率的影响

无机砷胁迫下,大多数水稻品种的叶片气孔导度显著下降,其中以南粳 5505 下降幅度最大,分别为 46.7%和 59.1%。在砷浓度为 $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,苏两优 124 和盐两优 888 的气孔导度出现增大的现象,增幅分别为 35.7%和 39.0%。宁粳 1 和武运粳 24 的气孔导度无显著变化(图 3)。

从图 3 中看出,砷胁迫下,蒸腾速率的变化趋势与气孔导度十分相似,多数水稻品种呈现出下降趋势,只有苏两优 124 和盐两优 888 在 $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 砷胁迫下蒸腾速率显著增大。在对照组中,南粳 5505、镇稻 10 和镇稻 16 的蒸腾速率显著高于其他品种。在 $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 砷胁迫下,以上 3 个品种的蒸腾速率均显著下



CK 为对照,As1 表示 $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 无机砷处理,As2 表示 $2 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 无机砷处理;上排不同小写字母表示同一水稻品种不同砷处理间显著差异,下排不同大写字母表示同一砷处理不同水稻品种间差异显著;显著性水平为 0.05。下同

CK: Control, As1: $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ inorganic arsenic, As2: $2 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ inorganic arsenic. Different lowercase letters indicate significant difference between different arsenic treatments at 0.05 level; Different uppercase letters indicate significant difference between different rice cultivars at 0.05 level. The same below

图 1 无机砷胁迫下不同品种水稻 SPAD 值

Figure 1 SPAD values of different rice cultivars under inorganic arsenic stresses

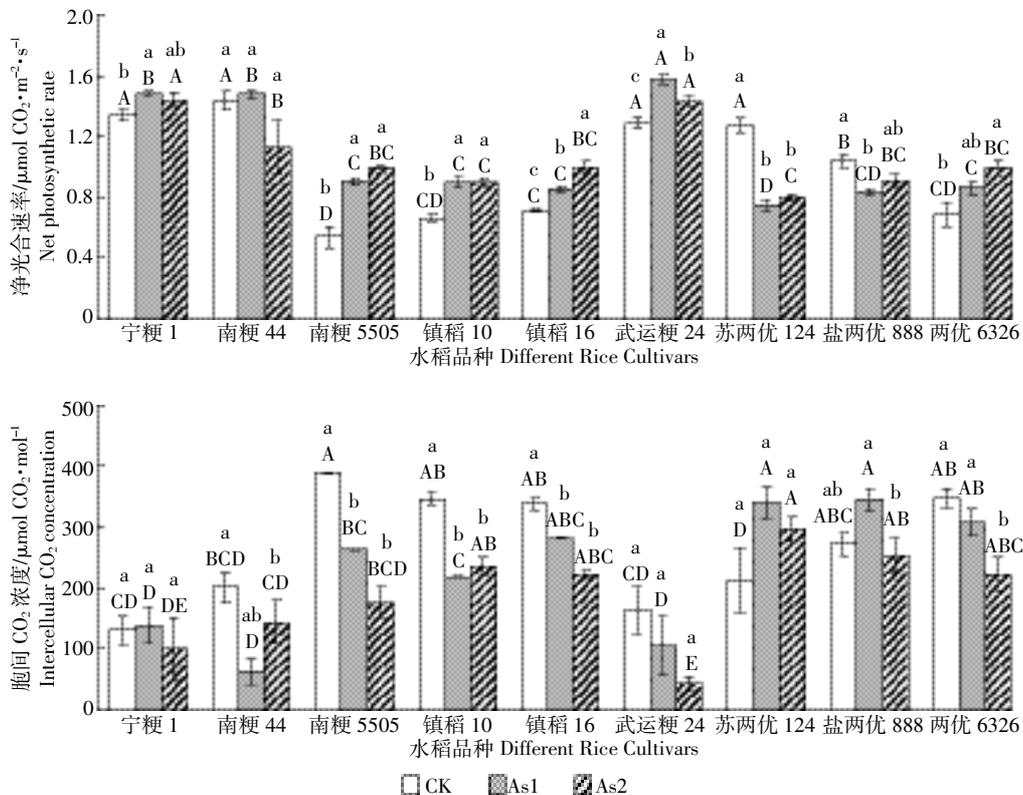


图 2 无机砷胁迫下不同品种水稻净光合速率和胞间 CO_2 浓度

Figure 2 Net photosynthetic rates and intercellular CO_2 concentrations of different rice cultivars under inorganic arsenic stresses

降,而苏两优 124、盐两优 888 和两优 6326 达到最高,且苏两优 124 和盐两优 888 分别增长了 93.5%和 94.5%;在 $2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 砷胁迫下,除武运梗 24 较低外,其他品种间的蒸腾速率无显著差异。

3 讨论

砷是一种有毒类金属元素,通过人为因素进入环境后,污染土壤和地下水,从而对水稻的生长及品质造成严重的影响。然而,不同基因型水稻对砷的吸收和转运存在很大差异^[15,6],其对砷毒害的响应也存在着很大差异。植物种子萌发由于缺少抵御机制,是受重金属影响最为敏感的阶段,若此时暴露于外源无机砷溶液中,由于参与萌发的酶活性系统遭到无机砷的破坏,某些活性物质失活或转化,萌发过程无法正常进行^[10]。有研究表明在无机砷胁迫下,As(III)对水稻种子萌发的毒性大于 As(V),且能显著影响种子的发芽率,浓度越高抑制作用越明显^[16]。金晶炜等^[17]得知,低浓度砷能够促进生菜种子发芽,但是高浓度砷对种子的发芽率有显著抑制作用。通过对小麦的研究也得知,低浓度砷($0 \sim 1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)能够促进小麦种子发芽率和根的生长^[18]。本研究中,低浓度砷($0.2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)

促进了宁梗 1、南梗 5505、镇稻 10、盐两优 888 的发芽率,同时低浓度砷也促进了南梗 5505 和镇稻 10 的芽和根的生长,说明少量砷能够促进某些水稻品种的发芽率及芽和根的生长。这可能一方面由于加入的砷化合物引起还原作用,提高水稻细胞中氧化还原酶的活性,从而起到促进生长的作用;另一方面是砷化物杀死了对植物有害的微生物所致^[19]。随着砷浓度增加,宁梗 1、南梗 5505、镇稻 10 的发芽率、根和芽的生长较其他品种差,说明这 3 个水稻品种对砷污染较为敏感,不适宜在砷污染地区种植。当无机砷浓度达到最大($3 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)时,大部分水稻不能发芽,砷显著地抑制了水稻种子发芽。在砷污染严重的地区,砷抑制水稻组织保护酶活性,如超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶^[20],使水稻生长受到阻碍。本研究中,砷对水稻根的抑制作用远远地大于对芽的抑制作用。这可能是种子萌发后,根首先接触到含砷营养液,使得根受胁迫的时间长于芽^[17-18,21]。

光合作用是水稻生长和产量高低的决定性因素^[22-23]。无机砷能够破坏叶绿素结构,严重影响植物的光合作用,抑制植物生长^[11]。有研究表明,砷对光合作用的影响主要体现在两个方面:一方面砷使光反应中

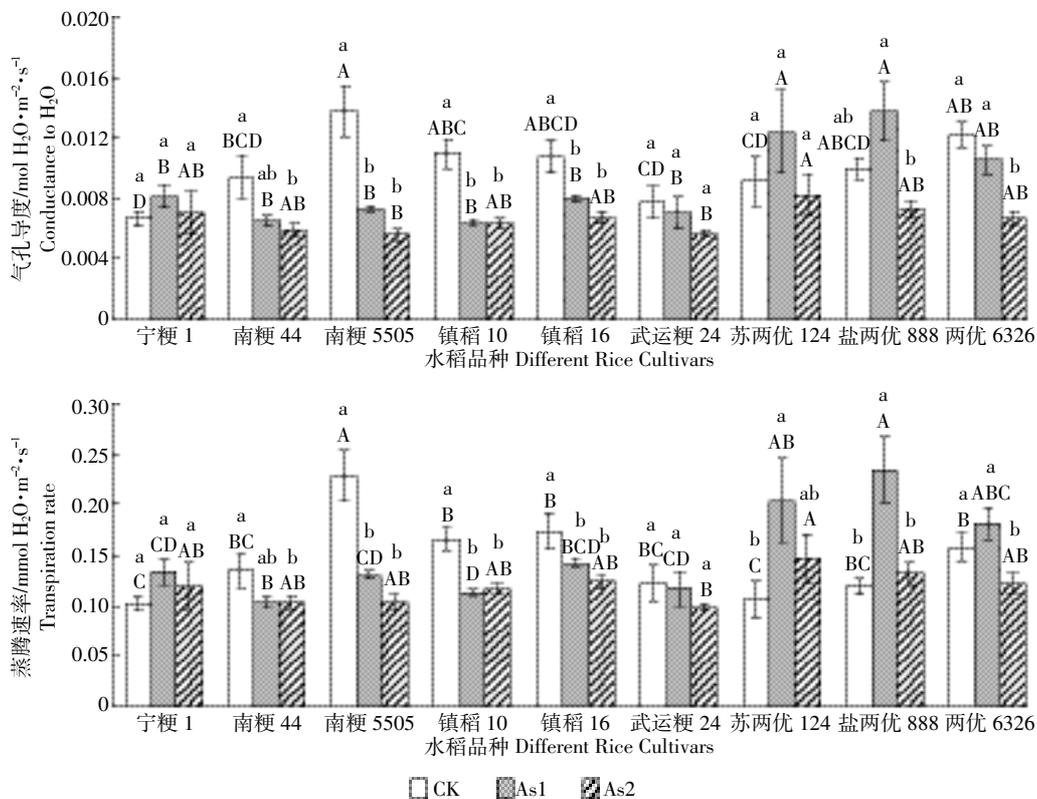


图3 无机砷胁迫下不同品种水稻气孔导度和叶片蒸腾速率

Figure 3 Conductance to H₂O and transpiration rates of different rice cultivars under inorganic arsenic stresses

的光系统 II (PS II)活性和光合磷酸化降低,使得 ATP 合成受阻;另一方面砷抑制了光合作用关键酶的活性^[1]。砷对植物叶绿素含量影响的研究结果目前存在显著差别。李海波等^[24]研究发现,砷对大豆结荚期叶绿素含量无明显影响,但促进了鼓粒期叶绿素含量;Gabriela 等^[25]将蕨类植物满江红(*Azolla filiculoides*)于不同浓度砷营养液中培养 96 h 后,发现砷浓度为 10、20 $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ 时,叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量增加,当砷浓度超过 20 $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ 时则显著抑制了叶绿素含量,Azad 等^[26]也得出相同结论。与前人的研究相比,本研究中的不同水稻品种 SPAD 对砷响应存在差异,大部分水稻品种的 SPAD 值降低,而镇稻 16、苏两优 124 和盐两优 888 的 SPAD 值增加,但是未达到显著性差异($P<0.05$)。这与李海波等^[24]的研究结果相似。叶片气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾作用也是影响光合速率的重要因素,本研究中叶片气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾作用都出现下降趋势。砷胁迫引起气孔开度减小,导致水分的蒸发和叶片与外界气体交换速率降低,使得胞间 CO_2 浓度和蒸腾作用下降^[1],同时由于叶绿素含量的下降,导致水稻幼苗光合速率降低。与前人的研究结果相反^[27],本研究砷胁迫使净光合速率增加,这可能与砷对水稻幼苗呼吸作用的抑制更为强烈有关。同时,生育期、砷胁迫时间和砷胁迫程度等方面的差异也是引起研究结果不同的原因。

本研究结果表明,在所研究的水稻品种中,两优 6326、镇稻 16 和武运粳 24 对砷胁迫具有很强的耐性,砷胁迫对其发芽率、根长及芽长的影响较小。两优 6326 为杂交稻,镇稻 16 和武运粳 24 为粳稻,而刘志彦等^[7,13]研究发现,杂交稻较其他品系水稻具有更强的耐性,而本研究中其他两个杂交稻品种并没有表现出较强的耐砷特性,相反两种粳稻的耐砷性较强。具体原因还需要进一步研究。虽然两优 6326、镇稻 16 和武运粳 24 对砷具有很强的耐性,但水稻对砷的吸收和积累并通过食物链在人体的富集是影响人体健康的关键,因此这些品种是否适宜在砷污染稻作区种植还取决于其对砷的吸收。

4 结论

(1)培养液的砷浓度显著影响水稻发芽率、根长和芽长,其浓度 $<0.6\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时具有促进作用,浓度超过 $0.6\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时可能在一定程度上抑制水稻发芽和生长,但其程度及阈值因水稻品种而异。

(2)短时间砷胁迫没有显著降低水稻叶片叶绿素

相对含量(SPAD),但显著降低了大部分水稻品种的气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率,但是净光合速率却出现上升趋势,且净光合速率增加程度因水稻品种不同存在显著差异。

(3)综合水稻发芽试验和幼苗培养试验,武运粳 24、两优 6326 和镇稻 16 对砷具有较强的耐性。

参考文献:

- [1] Aposhian H V. Biochemical toxicology of arsenic[J]. *Reviews in Biochemical Toxicology*, 1989; 265-300.
- [2] Nriagu J O, Pacyna J M. Quantitative assessment of worldwide contamination of air, water and soil by trace metals[J]. *Nature*, 1998, 333: 134-139.
- [3] Brammer H, Ravenscroft P. Arsenic in groundwater: A threat to sustainable agriculture in South and South-east Asia[J]. *Environmental International*, 2009, 35: 647-654.
- [4] 徐红宁, 许嘉琳. 我国砷异常区的成因及分布[J]. 土壤, 1996, 2: 80-84.
XU Hong-ning, XU Jia-lin. Cause of arsenic anomalies and distribution in China[J]. *Soil*, 1996, 2: 80-84.
- [5] 董飞, 卢瑛, 张建国, 等. 珠江三角洲稻田土壤砷及其向水稻籽粒迁移特征[J]. 生态环境学报, 2009, 18(6): 2137-2140.
DONG Fei, LU Ying, ZHANG Jian-guo, et al. Soil arsenic concentration in paddy fields and its transfer to rice (*Oryza sativa* L.) grain in Pearl River Delta[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(6): 2137-2140.
- [6] Lei M, Tie B Q, Zeng M, et al. An arsenic-contaminated field trial to assess the uptake and translocation of arsenic by genotypes of rice[J]. *Environmental Geochemistry and Health*, 2013, 35: 379-390.
- [7] 刘志彦, 杨俊兴, 陈桂珠, 等. 砷污染土壤对不同品种水稻生长的影响[J]. 生态环境, 2007, 16(6): 1700-1704.
LIU Zhi-yan, YANG Jun-xing, CHEN Gui-zhu, et al. Influence of arsenic in soil on the growth of different rice (*Oryza sativa* L.) varieties[J]. *Ecology and Environment*, 2007, 16(6): 1700-1704.
- [8] Rakesh T, Debasis C, Prbodh K T, et al. Recent advances in arsenic accumulation and metabolism in rice[J]. *Molecular Breeding*, 2010, 26: 307-323.
- [9] 彭小燕, 王茂意, 刘凤杰, 等. 水稻砷污染及其对砷的吸收和代谢机制[J]. 生态学报, 2010, 30(17): 4782-4791.
PENG Xiao-yan, WANG Mao-yi, LIU Feng-jie, et al. Arsenic contamination, uptake and metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(17): 4782-4791.
- [10] 牛变红. 水稻秧苗响应无机砷胁迫的生理特性分析[D]. 福州: 福建农林大学, 2009.
NIU Bian-hong. The physiological characteristic of rice seedling responding to inorganic stress[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2009.
- [11] 李圣发, 普红萍, 王洪镜. 砷对植物光合作用影响的研究进展[J]. 土壤, 2008, 40(3): 360-366.

- LI Sheng-fa, PU Hong-ping, WANG Hong-bin. Advance study of effects of arsenic on plant photosynthesis[J]. *Soil*, 2008, 40(3):360-366.
- [12] Raman M A, Hasegawa H, Rahman M M, et al. Effect of arsenic on photosynthesis, growth and yield of five widely cultivated rice (*Oryza sativa* L.) varies in Bangladesh[J]. *Chemosphere*, 2007, 67:1072-1079.
- [13] 刘志彦, 陈桂珠, 田耀武. 不同水稻品种幼苗对砷(As)的耐受性、吸收及转运[J]. 生态学报, 2008, 8(7):3224-3234.
LIU Zhi-yan, CHEN Gui-zhu, TIAN Yao-wu. Arsenic tolerance, uptake and translocation by seedlings of three rice cultivars[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 8(7):3224-3234.
- [14] Li R Y, Ago Y, Liu W J, et al. The rice aquaporin Lsi1 mediates uptake of methylated arsenic species[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150:2071-2080.
- [15] 王林友, 竺朝娜, 王建军, 等. 水稻镉铅砷低含量基因型的筛选[J]. 浙江农业学报, 2012, 24(1):133-138.
WANG Lin-you, ZHU Chao-na, WANG Jian-jun, et al. Screening for rice (*Oryza sativa*) genotypes with lower Cd, Pb and As contents[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2012, 24(1):133-138.
- [16] Abedin M J, Meharg A A. Relative toxicity of arsenite and arsenate on germination and early seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant and Soil*, 2002, 243:57-66.
- [17] 金晶炜, 许岳飞, 熊俊芬, 等. 砷胁迫对生菜种子萌发和幼苗细胞膜透性的影响[J]. 北方园艺, 2009(12):50-52.
JIN Jing-wei, XU Yue-fei, XIONG Jun-fen, et al. Study on the effect of seed germination and membrane penetrability of lettuce under arsenic stress[J]. *Northern Gardening*, 2009(12):50-52.
- [18] Li C X, Feng S L, Shao Y, et al. Effects of arsenic on seed germination and physiological activities of wheat seedlings[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2007, 19:725-732.
- [19] 范栓喜. 土壤重金属污染与控制[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2011:72-78.
FAN Shuan-xi. Heavy Metal pollution and control in soil[M]. Beijing: China Environmental Science Press, 2011:72-78.
- [20] Manju S, Smita K, Debasis C, et al. Effect of arsenic on growth, oxidative stress, and antioxidant system in rice seedlings[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2009, 72:1102-1110.
- [21] 杜乔娣, 黄占斌, 沈忱, 等. 环境材料对铅、镉、砷胁迫下玉米种子萌发的影响[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(5):874-879.
DU Qiao-di, HUANG Zan-bin, SHEN Chen, et al. Effect of environmental materials on germination of maize seed under stress of lead, cadmium and arsenic[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(5):874-879.
- [22] 翟虎渠, 曹树青, 万建民, 等. 超高产杂交稻灌浆期光合功能与产量的关系[J]. 中国科学:C辑, 2002, 32(3):211-217.
ZHAI Hu-qu, CAO Shu-qing, WAN Jian-min, et al. Relation between photosynthetic function and yield at filling stage of super high-yielding hybrid rice[J]. *Science China; Series C*, 2002, 32(3):211-217.
- [23] 刘建丰, 袁隆平, 邓启云, 等. 超高产杂交稻的光合特性研究[J]. 中国农业科学, 2005, 38(2):258-264.
LIU Jian-feng, YUAN Long-ping, DENG Qi-yun, et al. A study on characteristics of photosynthesis in super high-yielding hybrid rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(2):258-264.
- [24] 李海波, 杨兰芳, 李亚东. 土壤砷对大豆主要性状及叶绿素含量的影响[J]. 作物学报, 2013, 39(7):1303-1308.
LI Hai-bo, YANG Lan-fang, LI Ya-dong. Effects of soil arsenic on soybean main traits and chlorophyll content at different growing stage [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(7):1303-1308.
- [25] Sánchez-Viveros G, Ferrera-Cerrato R, Alarcón A. Short-term effects of arsenate-induced toxicity on growth, chlorophyll and carotenoid contents, and total content of phenolic compounds of *Azolla filiculoides*[J]. *Water, Air and Soil Pollution*, 2011, 217:455-462.
- [26] Azad M A K, Monda A H M F K, Hossain I, et al. Experiment for arsenic accumulation into rice cultivated with arsenic enriched irrigation water in Bangladesh[J]. *American Journal of Environmental Protection*, 2013, 1(3):54-58.
- [27] 刘全吉, 孙学成, 胡承孝, 等. 砷对小麦生长和光合作用特征的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(2):854-859.
LIU Quan-ji, SUN Xue-cheng, HU Cheng-xiao, et al. Growth and photosynthesis characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) under arsenic stress condition[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2):854-859.