

大气 CO₂ 浓度升高对铅污染芦苇克隆生长的影响

张娜^{1,2,3} 李志强⁴ 朱阳春¹ 周静⁵ 陈静² 穆春生^{3*} 张振华^{1*}

(¹江苏省农业科学院农业资源与环境研究所, 南京 210014; ²淮阴工学院江苏省四土资源利用重点实验室, 江苏淮安 223003; ³东北师范大学草地科学研究所植被生态教育部重点实验室, 长春 130024; ⁴南京信息工程大学公共管理学院, 气候变化与公共政策研究院, 南京 210044; ⁵中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008)

摘要 芦苇分布广、耐性强,被广泛应用于污染修复,无性繁殖是其种群繁衍和维持的主要方式。在大气 CO₂ 浓度升高的背景下,重金属污染将如何影响芦苇的克隆生长还不清楚。本实验以芦苇为研究对象,在人工气候室模拟大气 CO₂ 浓度 (380±20 μmol·mol⁻¹) 和倍增浓度 (760±20 μmol·mol⁻¹),设置铅处理浓度 0、300、500、1500、3000 mg·kg⁻¹,探讨在铅污染以及 CO₂ 倍增的双重影响下芦苇的克隆繁殖响应。随着铅处理浓度增加,根茎数和根茎长度、根茎节芽、根茎顶芽和总芽数显著减少,分蘖节芽数呈先增加后减少但均大于对照,根茎子株数显著增加,分蘖节子株数和总子株数无显著变化,芦苇各器官铅含量显著增加。CO₂ 浓度倍增条件下,相同浓度铅处理芦苇的根茎数、根茎长度、各类型芽数和子株数显著增加或呈增加趋势;芦苇吸收、积累的总铅含量增加,主要积累在根,但无性繁殖器官根茎和光合器官茎和叶中铅含量显著减少。以上结果表明,大气 CO₂ 浓度升高能减缓铅污染对芦苇克隆生长的负面影响,增强芦苇的克隆生长和种群稳定,主要通过增强构件成本较低的集群生长模式、增加根茎延伸促进芦苇游击生长模式和有效的铅分配策略。

关键词 芦苇; 铅污染; CO₂ 倍增; 地下芽库; 子株

Effects of elevated CO₂ on clonal growth of *Phragmites australis* subjected to Pb pollution.

ZHANG Na^{1,2,3}, LI Zhi-qiang⁴, ZHU Yang-chun¹, ZHOU Jing⁵, CHEN Jing², MU Chun-sheng^{3*}, ZHANG Zhen-hua^{1*} (¹Institute of Agricultural Resource and Environmental Sciences, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; ²Key Laboratory for Palygorskite Science and Applied Technology of Jiangsu Province, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223003, Jiangsu, China; ³Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; ⁴Institution of Climate Change and Public Policies, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China; ⁵Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China).

Abstract: *Phragmites australis* (common reed), with extensive distribution and high tolerance to stress, is widely used in pollution remediation. Vegetative propagation is the main way of population maintenance for common reed. It is unclear how Pb pollution would affect clonal growth of reeds under elevated CO₂. To explore responses of clonal reproduction to Pb pollution under elevated CO₂, we imitated the ambient CO₂ and elevated CO₂ concentrations (380±20 and 760±20 μmol·mol⁻¹), and Pb pollution (0, 300, 500, 1500, 3000 mg·kg⁻¹) in phytotron. The number of axillary shoot buds first increased and then decreased with increasing soil Pb concentrations. The number and length of rhizomes, the number of rhizome and apical rhizome buds and total number of buds decreased with increasing soil Pb concentrations. Soil Pb concentrations had

中国博士后科学基金项目 (2017M621670)、国家重点基础研究项目 (2015CB150801)、东北师范大学教育部植被生态重点实验室开放课题 (130028712)、江苏省农业科技自主创新资金 (CX(16)1051)、江苏省食品质量安全重点实验室开放课题 (3201636)、江苏省农业科学院科研基金 (6111637) 资助。

收稿日期: 2017-08-14 接受日期: 2018-02-00

* 通讯作者 E-mail: zhenhua.zhang@uwa.edu.au; mucs821@nenu.edu.cn

no effect on the number of axillary daughter shoots and total number of daughter shoots, but significantly increased the number of apical rhizome daughter shoots and Pb concentrations in organs. Elevated CO₂ increased rhizome growth, the number of each type of buds and daughter shoots, and plant absorption and accumulation of Pb. The concentration of Pb in roots was significantly increased, while the Pb accumulations in rhizomes, stems, and leaves were decreased by elevated CO₂. These results indicated that elevated CO₂ alleviated the negative effects of Pb pollution on clonal growth of common reed, increased clonal propagation and population stabilization through increasing phalanx growth with low cost, guerilla growth by spreading rhizomes, and the effective Pb allocation strategy.

Key words: *Phragmites australis*; Pb pollution; elevated CO₂; bud bank; daughter shoot.

自19世纪70年代,由于石油燃烧和森林砍伐等原因大气CO₂浓度在全球范围内快速上升,预计到21世纪末大气CO₂浓度可能由当前的370 ppm增加至500~1000 ppm (Bamola *et al.*, 1995; IPCC, 2007)。近几十年,土壤重金属污染在世界范围内已经成为一个严重问题。铅是主要重金属污染物之一,据报道长春市土壤Pb可达4级中度污染(郭平, 2005)。土壤铅被植物根吸收后会对植物的形态、生长、生理和繁殖产生负面影响(Sharma *et al.*, 2005)。在全球CO₂浓度升高的大背景下,重金属污染对植物生长发育的影响,以及植物对重金属的吸收和忍耐可能会发生改变。对于依靠地下芽进行无性繁殖的多年生植物来说,地下芽库是地上植株的最初来源,抵抗各种干扰更合适的对策是通过芽库产生更多的克隆分株来增加地上生产力(Benson *et al.*, 2006; Dalglish *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2010)。少数学者研究了CO₂浓度升高对植物克隆生长的影响,例如羊胡子草(*Eriophorum vaginatum*)以及藨草(*Phalaris arundinacea*),认为CO₂浓度升高促进植物根茎的延长和分蘖子株的生长,增强无性繁殖能力(Tissue *et al.*, 1987; Kinmonth *et al.*, 2011)。然而到目前为止,有关大气CO₂浓度升高对重金属污染土壤中生长的多年生植物地下芽库或克隆繁殖的影响方面的研究还很欠缺。

芦苇(*Phragmites australis*)是典型的根茎型多年生克隆植物,具有广泛的重金属耐性和植物修复能力(Ye *et al.*, 1997; Fediuc *et al.*, 2002)。在自然条件下主要通过克隆繁殖进行种群扩展,而种子繁殖却很少见(Liu *et al.*, 2012)。在未来大气CO₂浓度升高的大背景下,有关重金属污染土壤中生长的芦苇是如何做出响应的,目前还不清楚也未见报道。本文主要研究目前大气CO₂浓度和倍增条件下铅胁迫对芦苇克隆生长的影响。我们假设:(1)CO₂

浓度升高可能减缓铅胁迫对芦苇克隆生长的负面影响;(2)CO₂浓度升高可能促进芦苇对铅的吸收,但抑制其向地上部分的转运。这些研究有助于我们更好地理解克隆植物是如何响应大气环境条件变化及重金属污染的。

1 材料与方法

1.1 材料准备

芦苇种子采自生长在中国吉林省长春市周边稻田湿地芦苇(125°1'E, 43°56'N, 海拔188 m)。实验用土来自中国吉林省长岭县东北师范大学试验站草地(123°44'E, 44°44'N, 海拔167 m)的0~20 cm的表层土壤。土壤的全氮和有机碳含量为6.9%和0.6%, pH是8.6, 电导率是91 μS·cm⁻¹, 最大田间持水量为200 g·kg⁻¹。将土风干后过1 mm筛子, 将特定浓度的Pb(NO₃)₂溶液均匀拌入土壤, 使土壤中人工加入的纯铅含量分别为0、300、500、1500和3000 mg·kg⁻¹。然后装入花盆(内径16 cm, 高14 cm), 每盆3 kg污染土。将装有污染土的花盆放置室内, 黑暗温育45天(2014.5.15—2014.6.30), 温育期间的温度为14~28℃。同时, 从各处理中取出少量污染土用于测定各污染土中的实际铅含量, 对照土和4个梯度的污染土中铅含量分别为(5.9±0.2)、(304±4.38)、(508±7.89)、(1513±37.28)、(3020±120.41) mg·kg⁻¹, 均接近实际设置浓度。

1.2 实验处理

利用腐殖质土育苗, 生长45天(2014.5.15—2014.6.30), 选择高度(10 cm左右)和叶数(3~4叶)一致的幼苗进行移栽, 每盆15株, 避光缓苗5天后进行间苗, 每盆保留10株。将花盆放置人工气候模拟室(LT/ACR-2002 Phytotron System, E-Sheng Tech., Beijing, China), 胁迫处理60天(2014.7.1—2014.9.1)。气候室内的光合有效辐射为500

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光源采用飞利浦高压生物钠灯。胁迫周期、光照时间和温度主要依据中国长春(中国东北地区)6—9 月份的气候、昼夜时长和温度变化而定(Li *et al.*, 2014),光照和温度设置如表 1。一个气候室作为对照,室内的 CO₂ 浓度保持(380 ± 20) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,另一个气候室作为 CO₂ 倍增处理,CO₂ 浓度维持(760 ± 20) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。CO₂ 气体自动输入并每 5 s 自动监控,温度每 10 s 监控一次。每个气候室包括 5 个铅处理(0、300、500、1500、3000 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$),每个处理 6 个重复,共 30 盆,随机排列。每 3 天随机置换一次花盆的位置,每半个月置换两个气候室内的花盆,同时更改 CO₂ 处理的设置以尽量减少气候室差异造成的系统误差。每天 16:00 浇水,用电子称称重保持在 3.42~3.48 kg,使花盆中的土壤含水量为 70%~80%。

1.3 克隆生长参数测定

在本实验中,采用 Zhang 等(2015)对芦苇地下芽和地上子株的分类方法。由种子发芽而成的植株定义为母株,由母株根茎或茎基部节芽发育而成的植株定义为子株。3 种类型的地下芽包括分蘖节芽、根茎节间芽和根茎顶芽;3 种类型的子株包括分蘖节子株、根茎节子株和根茎顶子株。

胁迫处理 60 天后,进行破坏性取样。将花盆中的每个植株从污染土中取出,立即测定单个母株的各种类型的芽(长度大于 1 mm)数和总芽数、各类型子株数和总子株数、根茎数和根茎长。本研究未发现根茎节子株输出,可能与生长时间和空间有限相关,故文中子株仅包括分蘖节子株和根茎顶子株。最后每个植株用自来水冲洗,再用去离子水清洗 3 次,然后分成根系统(包括根和根茎),茎和叶部分,在 75 ℃烘干至恒重并称量干物质重,最后使用球磨仪(Retsch, MM400, Germany)将烘干的植物样品粉成粉末用于铅含量测定。

1.4 铅含量测定

对分别在 5 : 1 HNO₃ : HF 和 HNO₃ : HClO₄

(v/v)溶液浸泡的污染土样和粉碎的植物样品,分别使用微波炉(ANALYX, CEM Mars5, USA)和远红外电热消煮炉(LWY-84B, China)进行逐步升温消煮。消煮液冷却后定容至 50 mL,然后使用石墨炉原子风光光度计(Varian, SpectrAA Z220, USA)测定,对于浓度较高样品进行适当稀释后再测定。

1.5 统计分析

依据裂区设计,CO₂ 作为主区,铅处理作为副区,采用二因素方差分析,研究 CO₂、铅及其交互作用对芦苇克隆生长参数和铅积累的影响。当二因素方差分析中,CO₂ 和铅存在显著作用时,进行单因素方差分析和独立样本 *T* 检验。单因素方差分析不同 CO₂ 浓度下铅的作用,铅作为固定因子($P \leq 0.05$)。独立样本 *T* 检验分析不同铅浓度水平上 CO₂ 的作用,CO₂ 作为固定因子($P \leq 0.05$)。在进行单因素方差分析时,对于不符合正态分布和方差齐性的数据进行转换。所有数据使用 SPSS 17.0 (SPSS Inc., Chicago, USA)进行分析,所有图用 Sigmaplot 10.0 (Systat Software, Inc., San Jose, CA, USA)制作。

2 结果与分析

2.1 各类型芽数

CO₂ 浓度对根茎顶芽没有影响,对分蘖节芽、根茎节芽和总芽数均有显著性影响,而铅胁迫浓度对各种类型的芽均有显著影响,Pb×CO₂ 的交互作用对各类型芽的影响不显著(图 1)。在相同 CO₂ 浓度水平下,随着铅处理浓度增加,不同类型芽呈不同的变化趋势。分蘖节芽数是呈先显著增加后减小的变化,但最高浓度铅处理芦苇的分蘖节芽数仍大于对照(图 1A),而根茎节芽、根茎顶芽和总芽数显著减少(图 1B,C,D)。在相同铅处理水平上,CO₂ 浓度升高导致不同类型芽数增加,其中高浓度铅处理水平下的分蘖节芽数,以及低浓度铅处理的根茎节间芽数的增加达到显著水平,导致总芽数也显著增加(图 1A,B,D)。

2.2 各类型子株数

CO₂ 浓度变化对分蘖节子株和根茎顶子株没有影响,Pb 浓度对各种类型子株(除分蘖节子株外)均有显著影响,而 Pb×CO₂ 对各类型子株没有显著作用(图 2)。在相同 CO₂ 浓度水平下,随着铅处理浓度增加,分蘖节子株数也呈先增加后减小的变化趋势,最高浓度铅处理的与对照相比差异不显著

表 1 气候模拟室参数设置

Table 1 The setting parameters of phytotron

| 时间 | 温度(℃) | 条件 |
|-------------|-------|----|
| 05:30—08:30 | 22 | 光照 |
| 08:30—11:30 | 25 | 光照 |
| 11:30—14:30 | 28 | 光照 |
| 14:30—17:30 | 25 | 光照 |
| 17:30—19:30 | 22 | 光照 |
| 19:30—05:30 | 18 | 黑暗 |

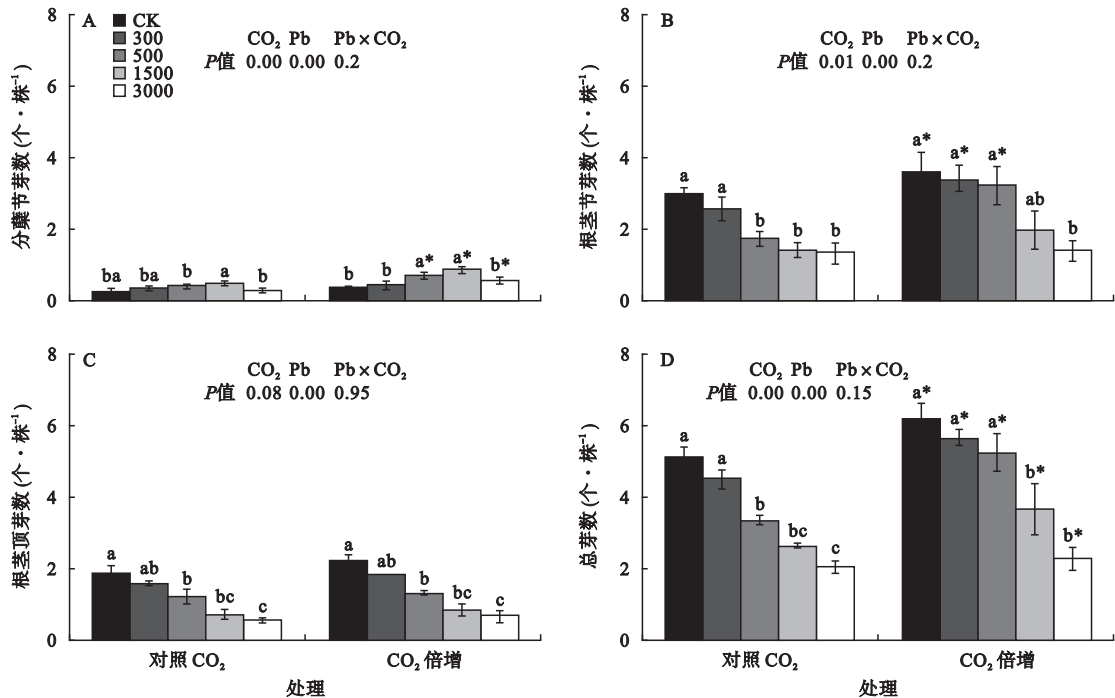


图 1 大气 CO₂ 浓度升高和铅胁迫对芦苇各类型芽数的影响
Fig.1 Effects of elevated CO₂ and Pb concentration on the number of buds of *Phragmites australis*
不同字母表示铅处理间的差异, * 表示同一铅浓度下 CO₂ 作用显著, 无 * 表示差异不显著。

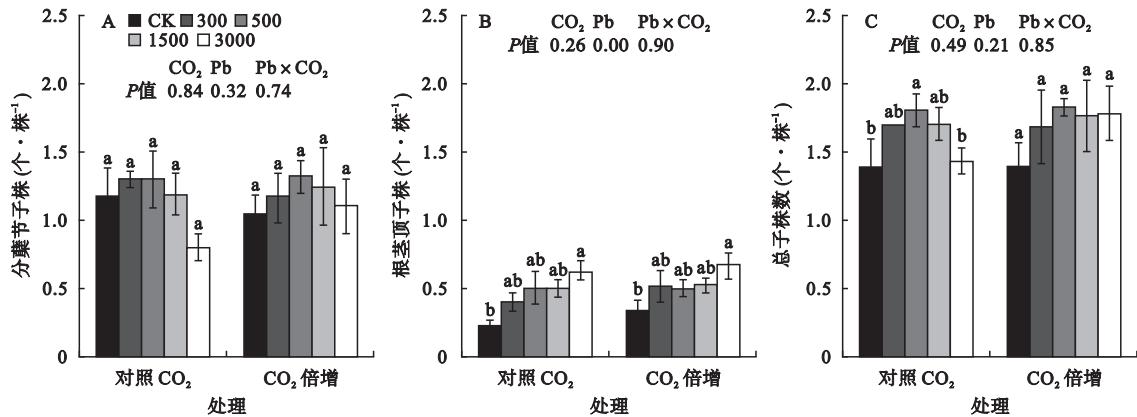


图 2 大气 CO₂ 浓度升高和铅胁迫对芦苇各类型子株数的影响
Fig.2 Effects of elevated CO₂ and Pb concentration on the number of daughter shoots of *Phragmites australis*
不同字母表示铅处理间的差异, * 表示同一铅浓度下 CO₂ 作用显著, 无 * 表示差异不显著。

(图 2A); 根茎顶子株数则随着铅处理浓度的增加而显著增加(图 2B)。

2.3 根茎生长

CO₂ 浓度和 Pb 处理对根茎生长具有显著影响(图 3)。随着铅胁迫浓度的增加, 根茎数和根茎长显著减少。CO₂ 浓度升高条件下, 低浓度铅处理水平的根茎数显著增加, 而高浓度铅处理的增加不显著(图 3A); 除最高浓度铅外, 其他浓度铅处理的根茎长均显著大于对照 CO₂ 水平(图 3B)。

2.4 铅含量分配

CO₂ 浓度、Pb 处理及二者交互作用对不同器官铅含量均具有显著作用(表 2)。随着铅处理浓度增加, 根、根茎、茎和叶的铅含量显著增加, 特别是在 1500 和 3000 mg Pb · kg⁻¹ 水平增加比例最大。地下部分的铅主要积累在根, 铅处理芦苇根茎中的铅占地下部分的百分比为 20% ~ 40% 均小于对照(80%), 地上部分占总铅含量的百分比为 10% ~ 20% 也小于对照(40%; 表 2)。相同铅处理浓度下,

表 2 大气 CO₂ 浓度升高条件下芦苇各器官中的铅含量 (mg · kg⁻¹)
Table 2 Pb concentrations in organs of *Phragmites australis* subjected to Pb stress under conditions of elevated CO₂

| 铅处理 (mg · kg ⁻¹) | | 根 | 根茎 | 茎 | 叶 | 总 |
|---------------------------------|---------------------|--------------------|------------------|-----------------|-----------------|------------------|
| 对照 CO ₂ 浓度 | CK | 29.16±1.69 e | 22.77±1.58 d | 13.57±0.34 e | 15.38±0.54 e | 20.22±0.26 e |
| | 300 | 513.14±2.02 d | 77.77±7.50 d | 49.42±3.12 d | 57.86±6.63 d | 174.55±2.33 d |
| | 500 | 1279.86±189.15 c | 275.90±54.30 c | 112.99±8.27 c | 123.72±0.32 c | 448.12±22.32 c |
| | 1500 | 2122.11±31.98 b | 506.84±18.82 b | 220.53±6.60 b | 250.66±2.62 b | 775.03±9.46 b |
| | 3000 | 3473.37±328.22 a | 763.68±9.11 a | 257.31±2.91 a | 364.31±4.02 a | 1214.67±7.54 a |
| CO ₂ 倍增 | CK | 32.50±2.07 ae | 18.25±1.21 e | 14.90±0.05 e | 15.31±0.82 e | 20.24±0.79 e |
| | 300 | 685.10±17.40 d * | 60.62±6.41 d | 38.10±1.95 d * | 40.76±1.33 d | 206.14±4.02 d |
| | 500 | 1663.74±105.58 c * | 164.27±4.49 c * | 74.29±6.14 c * | 95.95±4.15 c * | 499.56±26.64 c * |
| | 1500 | 3134.13±64.43 b * | 380.72±17.73 b * | 170.73±4.43 b * | 197.66±4.42 b * | 970.81±13.18 b * |
| | 3000 | 3878.35±122.48 a | 636.77±13.01 a * | 200.65±5.58 a * | 282.47±9.00 a * | 1249.56±28.19 a |
| P 值 | CO ₂ | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| | Pb | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| | CO ₂ ×Pb | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |

不同字母表示同一 CO₂ 浓度下不同铅处理间的差异; * 表示同一铅处理下 CO₂ 处理间差异显著,无 * 表示差异不显著。

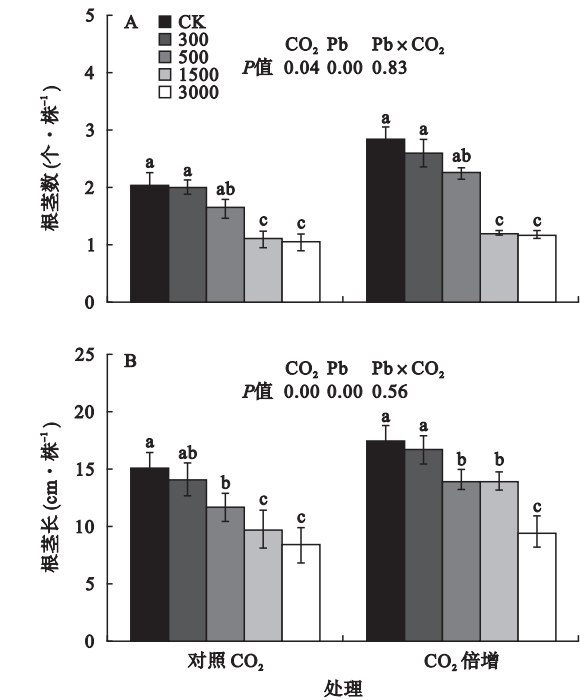


图 3 大气 CO₂ 浓度升高和铅胁迫对芦苇根茎生长的影响
Fig.3 Effects of elevated CO₂ and Pb concentration on the rhizome growth of *Phragmites australis*

不同字母表示铅处理间的差异, * 表示同一铅浓度下 CO₂ 作用显著,无 * 表示差异不显著。

CO₂ 浓度倍增导致根茎、茎和叶中的铅含量减小,而根中铅含量和总铅含量增加,在 500 和 1500 mg Pb · kg⁻¹水平均达到显著(表 2);铅处理和无铅处理芦苇根茎的铅含量占地下部分的百分比别为 10% ~ 30%和 70%,地上部分占总铅含量的百分比分别为 9% ~ 10%和 30%,与对照 CO₂ 浓度处理相比均减小(表 2)。

3 讨论

对于多年生植物来说,地下芽库是无性繁殖和种群维持的主要来源,因为来自种子发芽的种群建立是很少的(Dalgleish *et al.*, 2006; Benson *et al.*, 2006)。同时,芽输出成子株的能力和多少也是影响地上种群密度和生产力的一个主要因子(Jitka *et al.*, 2007)。在全球 CO₂ 浓度升高条件下,克隆植物的地下芽或繁殖器官也可能受到一定的影响。但到目前为止,仅有少数学者研究了 CO₂ 浓度升高对植物克隆生长的影响(Tissue *et al.*, 1987; Kinmonth *et al.*, 2011)。他们认为,CO₂ 浓度升高促进草本植物羊胡子草以及藓草根茎的延长和茎基部分株(即分蘖节子株)的生长,增强无性繁殖能力。然而,有关重金属污染土壤中多年生植物的克隆生长对 CO₂ 浓度升高的响应还未见报道。

本研究和前期研究发现,在芦苇和羊草不同类型芽和子株中,分蘖节芽输出的子株是地上种群的主体,约占总子株数的 80%(图 2; Zhang *et al.*, 2009)。根据投资-利润假说,分蘖节芽是附着在茎的基部位位于土壤浅层,它们输出成子株需要低能消耗(Hendrickson *et al.*, 1997),相反,因为根茎及其附着在上面的芽常常位于土壤深层,在缺氧条件下的高呼吸速率可能会消耗它们的有效能量(Klimeš *et al.*, 1993; Hendrickson *et al.*, 1997),致使根茎芽输出子株需要较高的能量投入(Vesk *et al.*, 2004)。CO₂ 浓度升高和铅污染使分蘖节芽和分蘖节子株数增加(图 1,图 2),说明以克隆繁殖为主的芦苇为了抵御和补偿高浓度铅胁迫的不利影响,采取了增加

构建成本较低的分蘖节芽并保持其输出能力,以维持相对稳定的地上种群密度的集群式生长模式和繁殖策略(Humphrey *et al.*, 1998)。尽管根茎顶子株对地上种群的贡献较小,但是 CO₂ 浓度升高和铅污染均促进根茎顶芽向上输出形成根茎顶子株(图2),同时 CO₂ 浓度升高也促进根茎的横向扩展(图3),为根茎顶芽输出和子株再生长提供了更大的能量和空间资源(Prach *et al.*, 1994)。这表明在铅污染环境 CO₂ 浓度升高,促使芦苇采取游击式生长模式和繁殖策略(Humphrey *et al.*, 1998)。本研究未发现根茎节芽向上输出形成根茎节子株,这可能是因为芦苇的根茎节间芽主要进行水平生长导致根茎数增加和根茎延伸,也可能与生长时间和空间有限相关(图3)。因此,CO₂ 浓度升高使铅污染环境中生长的芦苇同时采取了集群生长和游击生长模式的繁殖策略,进行种群繁衍和空间扩展。

随着铅处理浓度增加,芦苇的铅吸收能力增强,而且芦苇将吸收的铅主要积累在地下器官,这与先前学者的研究结果一致(Ye *et al.*, 1997; Fürtig *et al.*, 1999; 黄永杰等, 2005; Bonanno, 2011; Hechmi *et al.*, 2014; 杨俊兴等, 2016), 被称为根的过滤作用。芦苇根能够积累大量的重金属,可能是因为纤维根系统具有较大的接触面积和皮质薄壁组织具有较大的胞间间隙(Sawidis *et al.*, 1995; Wang *et al.*, 1997)。Li 等(2010)认为,CO₂ 浓度升高条件下不同品种水稻对同一重金属的吸收存在差异,与不同品种间有机酸种类和分泌速率的不同有关。有研究表明,CO₂ 浓度升高导致植物体内重金属积累增加与土壤 pH 减小和可溶性有机碳(DOC)增加有关(Liu *et al.*, 2008; Wu *et al.*, 2009; Kim *et al.*, 2011)。CO₂ 浓度升高促进根分泌更多的有机酸导致根际 pH 减小(Wu *et al.*, 2009)。pH 减小和根释放的 DOC 与重金属复合从而降低重金属与土壤有机质(SOM)和黏土矿物颗粒的吸附,均使更多的重金属从土壤或沉积物中被释放出来(Yanai *et al.*, 2006; Rajkumar *et al.*, 2013), 增强了重金属的可利用性导致更多的重金属被根吸收。这很好地解释了本研究结果,CO₂ 浓度升高促进芦苇根对铅的吸收和积累,根的过滤作用增强,相反,CO₂ 浓度升高导致根茎中铅含量显著减小(表2)。芦苇作为典型的根茎型克隆植物,附着有芽的根茎片段作为能量储存和繁殖器官,使芦苇具备种群和空间扩展的能力。可见,CO₂ 浓度升高导致根茎中铅分配减少,可能有利于根茎发育

和伸长生长(图3),促进芦苇的克隆生长和种群繁衍。地上植株是植物进行光合和其他代谢的主要器官,CO₂ 浓度升高抑制铅向地上部分的运输(表2),能有效保护光合组织,有利于种群生产力维持或稳定。可见,大气 CO₂ 浓度升高条件下,芦苇根的过滤作用增强、更少的铅分配在根茎和地上部分能有效保护繁殖器官根茎和地上光合组织,有利于芦苇克隆繁殖和种群生产力稳定。

4 结 论

在大气 CO₂ 浓度升高条件下,以克隆繁殖为主的芦苇为了抵御和补偿铅污染的不利影响,通过增强构件成本较低的集群生长模式和增加根茎延伸促进芦苇游击生长模式来增强克隆繁殖和种群的空间占有能力;通过增强根的过滤作用,将更少的铅分配在根茎,抑制铅向地上部分运输等铅分配策略,提高芦苇的克隆繁殖和种群生产力。因此,预计将来大气 CO₂ 浓度升高,能够减缓铅污染对芦苇克隆生长的负面影响,增强芦苇的种群生长和稳定。

参考文献

- 郭 平. 2005. 长春市土壤重金属污染机理与防治对策研究(博士学位论文). 吉林: 吉林大学.
- 黄永杰, 刘登义, 王友保, 等. 2006. 八种水生植物对重金属富集能力的比较研究. 生态学杂志, **25**(5): 541-545.
- 杨俊兴, 胡 健, 郭庆军, 等. 2016. 铅胁迫对不同湿地植物耐性和吸收的影响. 生态学杂志, **35**(10): 2738-2744.
- Bamola JM, Anklin M, Porcheron J, *et al.* 1995. CO₂ evolution during the last millennium as recorded by Antarctic and Greenland ice. *Tellus*, **47B**: 264-272.
- Benson EJ, Hartnett DC. 2006. The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tall-grass prairie. *Plant Ecology*, **187**: 163-178.
- Bonanno G. 2011. Trace element accumulation and distribution in the organs of *Phragmites australis* (common reed) and biomonitoring applications. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **74**: 1057-1064.
- Dalgleish HJ, Hartnett DC. 2006. Below-ground bud banks increase along a precipitation gradient of the North American Great Plains: A test of the meristem limitation hypothesis. *New Phytologist*, **171**: 81-89.
- Fediuc E, Erdei L. 2002. Physiological and biochemical aspects of cadmium toxicity and protective mechanisms induced in *Phragmites australis* and *Typha latifolia*. *Journal of Plant Physiology*, **159**: 265-271.
- Fürtig K, Pavelic D, Brunold C, *et al.* 1999. Copper- and iron induced injuries in roots and rhizomes of reed (*Phragmites australis*). *Limnologia*, **29**: 60-63.

- Hechmi N, Aissa NB, Abdenaceur H, *et al.* 2014. Evaluating the phytoremediation potential of grown in pentachlorophenol and cadmium co-contaminated soils. *Environmental Science and Pollution Research*, **21**: 1304–1313.
- Hendrickson JR, Briske DD. 1997. Axillary bud of two semiarid perennial grasses: Occurrence, longevity, and contribution to population persistence. *Oecologia*, **110**: 584–591.
- Humphrey LD, Pyke DA. 1998. Demographic and growth response of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures. *Journal of Ecology*, **86**: 854–865.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis// Solomon S, Qin D, Manning M, *et al.*, eds. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press: 137.
- Jitka K, Leos K. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration: A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **8**: 115–129.
- Kim S, Kang H. 2011. Effects of elevated CO₂ and Pb on phytoextraction and enzyme activity. *Water, Air, and Soil Pollution*, **219**: 365–75.
- Klimeš L, Klimešová J, Osbornová J. 1993. Regeneration capacity and carbohydrate reserves in a clonal plant *Rumex alpinus*: Effect of burial. *Vegetatio*, **109**: 153–160.
- Kinmonth SH, Kim SH. 2011. Carbon gain, allocation and storage in rhizomes in response to elevated atmospheric carbon dioxide and nutrient supply in a perennial C₃ grass, *Phalaris arundinacea*. *Functional Plant Biology*, **38**: 797–807.
- Li ZL, Zhang YT, Yu DF, *et al.* 2014. The influence of precipitation regimes and elevated CO₂ on photosynthesis and biomass accumulation and partitioning in seedlings of the rhizomatous perennial grass *Leymus chinensis*. *PLoS One*, **9**: e103633.
- Li ZY, Tang SR, Deng XF, *et al.* 2010. Contrasting effects of elevated CO₂ on Cu and Cd uptake by different rice varieties grown on contaminated soils with two levels of metals: Implication for phytoextraction and food safety. *Journal of Hazardous Materials*, **177**: 352–361.
- Liu B, Liu ZM, Wang LX. 2012. The colonization of active sand dunes by rhizomatous plants through vegetative propagation and its role in vegetation restoration. *Ecological Engineering*, **44**: 344–347.
- Liu Y, Li Y, Li X, *et al.* 2008. Leaching behavior of heavy metals and PAHs from MSWI bottom ash in a long-term static immersing experiment. *Waste Management*, **28**: 1126–1136.
- Prach K, Pyšek P. 1994. Clonal plants: What is their role in succession. *Folia Geobotanica*, **29**: 307–320.
- Rajkumar M, Prasad MNV, Swaminathan S, *et al.* 2013. Climate change driven plant-metal-microbe interactions. *Environment International*, **53**: 74–86.
- Sawidis T, Chettri MK, Zachariadis GA, *et al.* 1995. Heavy metals in aquatic plants and sediments from water systems in Macedonia, Greece. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **32**: 73–80.
- Sharma P, Dubey RS. 2005. Lead toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **17**: 35–52.
- Tissue DT, Oechel WC. 1987. Response of *Eriophorum vaginatum* to elevated CO₂ and temperature in the Alaskan tussock tundra. *Ecology*, **68**: 401–410.
- Vesk PA, Westoby M. 2004. Funding the bud bank: A review of the costs of buds. *Oikos*, **106**: 200–208.
- Wang JF, Gao S, Lin JX, *et al.* 2010. Summer warming effects on biomass production and clonal growth of *Leymus chinensis*. *Crop and Pasture Science*, **61**: 670–676.
- Wang W, Gorsuch JW, Hughes JS. 1997. Plants for Environmental Studies. New York: CRC Press.
- Wu HB, Tang SR, Zhang XM, *et al.* 2009. Using elevated CO₂ to increase the biomass of a *Sorghum vulgare* × *Sorghum vulgare* var. *sudanense* hybrid and *Trifolium pratense* L. and to trigger hyperaccumulation of cesium. *Journal of Hazardous Materials*, **170**: 861–870.
- Yanai J, Zhao FJ, McGrath SP, *et al.* 2006. Effect of soil characteristics on Cd uptake by the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Environmental Pollution*, **139**: 167–75.
- Ye ZH, Baker AJM, Wong MH, *et al.* 1997. Zinc, lead and cadmium tolerance, uptake and accumulation by the common reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Annals of Botany*, **80**: 363–370.
- Zhang JT, Mu CS, Wang DL, *et al.* 2009. Shoot population recruitment from a bud bank, over two seasons of undisturbed growth of *Leymus chinensis*. *Canadian Journal of Botany*, **87**: 1242–1249.
- Zhang N, Zhang JW, Yang YH, *et al.* 2015. Effects of lead contamination on the clonal propagative ability of *Phragmites australis* (common reed) grown in wet and dry environments. *Plant Biology*, **17**: 893–907.

作者简介 张娜,女,1987年生,博士,助理研究员,土壤修复与植物逆境生理生态学。E-mail: zhangn323@nenu.edu.cn
责任编辑 魏中青
