热带亚热带植物学报
JOURNAL OF TROPICAL AND SUBTROPICAL BOTANY

铺地黍Zn的累积特性及其亚细胞分布和化学形态特征

高桂娟, 胡雯婕, 李志丹, 韩瑞宏

引用本文:
高桂娟, 胡雯婕, 李志丹, 等. 铺地黍Zn的累积特性及其亚细胞分布和化学形态特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(6): 661–670.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.11926/jtsb.4900

热带亚热带植物学报 2025, 33(6): 661 ~ 670
Journal of Tropical and Subtropical Botany

铺地黍 Zn 的累积特性及其亚细胞分布和化学形态特征

高桂娟[1], 胡雯婕[1], 李志丹[1], 韩瑞宏[2*]
(1. 广东第二师范学院环境教育研究所，广州 510303；2. 仲恺农业工程学院，广州 510230)

摘要：为探明铺地黍(*Panicum repens*)对 Zn 的耐受机制和动态迁移规律，通过水培盆栽试验研究其根、茎、叶的 Zn 累积、转运能力及 Zn 亚细胞和化学态分布特征。结果表明，铺地黍的根、茎、叶的最高 Zn 含量分别为 2 728.38、388.63 和 1 199.07 mg/kg, 其富集系数(最高为 3.11)均超过国际超富集植物指标限值。茎→叶的平均迁移率(264.99%)远大于根→茎的(14.16%)。随胁迫时间延长和 Zn 处理浓度的增大，茎叶的 Zn 含量均显著增加(P<0.05)。根的 Zn 含量变化呈“Λ”型，在 21 d 达到最高值。根和叶主要通过细胞壁固定(占比超过 58%)解毒 Zn 伤害，茎主要通过液泡区室化解毒。根和叶中的 Zn 主要以 NaCl 提取态存在，其最高占比分别达到 75.40%和 61.05%，其次是有机态(HAc 和 HCl)，其主要通过分配更多的 Zn 到活性较低的化学态存储来减少伤害。而茎的 Zn 主要以活性较高的 ethanol 和 d-H_2O 态存在，其较高的 Zn 离子流动性增强了茎→叶运输作用，因此导致叶部 Zn 含量较高。铺地黍呈现出很强的 Zn 耐受和累积能力，具备生态修复热带亚热带地区重度 Zn 污染河岸消涨带的潜力与优势。

关键词：铺地黍；Zn 累积；亚细胞分布；化学形态特征
doi: 10.11926/jtsb.4900 CSTR:32235.14.jtsb.4900

Accumulative Characteristics, Subcellular Distribution, and Chemical Forms of Zn in *Panicum repens*

GAO Guijuan[1], HU Wenjie[1], LI Zhidan[1], HAN Ruihong[2*]
(1. *Institute of Environmental Eeducation*, *Guangdong University of Education*, Guangzhou 510303, China; 2. *Zhongkai University of Agriculture and Engineering*, Guangzhou 510230, China)

Abstract: In order to explore the tolerance mechanism and dynamic migration of Zn in torpedograss (*Panicum repens*), the accumulation and transport capacity of Zn in roots, stems and leaves, as well as the distribution characteristics of Zn subcellular and chemical states were studied by hydroponic pot experiment. The results showed that the maximum Zn contents in roots, stems, and leaves were 2 728.38, 388.63 and 1 199.07 mg/kg, respectively, and their enrichment factors (with a maximum of 3.11) all exceeded the international limit for super-accumulating plants. The average migration rate from root to leaf (264.99%) was much higher than that from stem to leaf (14.16%). With the extension of stress time and the increase of Zn concentration, the Zn contents in stems and leaves significantly increased (P<0.05). However, the change in Zn content of root showed a “Λ” type, reaching the highest value at 21 days. The roots and leaves were detoxicated mainly by cell wall

收稿日期: 2024-01-07 **接受日期:** 2024-05-09
基金项目:广东省普通高校重点领域专项(2025ZDZX4048); 大学生创新创业训练计划项目(S202514278037)；广东第二师范学院生态学科研团队项目(广东二师[2020]58)资助
This work was supported by the Special Project in Key Areas of Ordinary Universities in Guangdong (Grant No. 2025ZDZX4048), the Project of College Student Innovation and Entrepreneurship Training (Grant No. S202514278037), and the Project of Ecological Research Team in Guangdong University of Education (Grant No. GDUE[2020]58).
作者简介: 高桂娟(1976 年生)，女，教授，研究方向为生态学。E-mail: 15973617@qq.com
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hrhfly@126.com

fixation (more than 58%), while the stems were detoxicated mainly by vacuole compartments. The Zn in the roots and leaves mainly exists in the NaCl extraction state, with the highest proportions of 75.40% and 61.05%, respectively, followed by organic state (HAc and HCl), which mainly reduces the damage by allocating more Zn to the less active chemical state storage. The Zn in stems is mainly in the form of ethanol and d-H_2O with high activity, and the higher fluidity of Zn ions enhances the transport from stem to leaf, resulting in higher Zn content in leaves. Therefore, *Panicum repens* exhibits strong Zn tolerance and accumulation capacity, and has the potential and advantage of ecological remediation of heaviy Zn-contaminated water-level-fluctuation zones in tropical and subtropical regions.

Key words: *Panicum repens*; Zn accumulation; Subcellular distribution; Chemical form characteristics

锌(Zn)作为微量元素在一定浓度范围内可促进植物的生长，高浓度的 Zn 则会对植物产生毒害作用，不同植物对 Zn 的适应和耐受程度差别很大，50 μmol/L 的 Zn 能够显著提高番茄(*Lycopersicon esculentum*)果实的可溶性糖和可滴定酸含量[1]；低于 30 mg/kg 的 Zn 会促进大叶落地生根(*Kalanchoe daigremontiana*)的生长，而超过 50 mg/kg 则抑制生长[2]；300 mg/kg 的 Zn 会直接损害水稻(*Oryza sativa*)对养分的吸收和生理代谢过程[3]。植物会通过重金属的亚细胞分布等调节机制，增加 Zn 耐受能力，多年生黑麦草(*Lolium perenne*)和高羊茅(*Festuca elata*)能耐受 500 mg/kg 以上的 Zn 胁迫[4]。由于矿产开采、含 Zn 农药等工农业生产活动引起的河流 Zn 污染，严重干扰环境生态系统的自我净化能力[5]。因此，针对 Zn 污染河流的河岸消涨带的植物修复技术成为当前研究热点[6]。河岸消涨带是非常典型的生态交错区，其长期处于极端干旱-水淹交替状态[7–8]，导致植物生长难度大。筛选既能够适应该特殊生境生长又能够高效净化重金属 Zn 污染的优异植物资源是本研究的切入点。

草本植物因其良好的生长状态和根系特征一直被广泛用于河流等重金属污染环境的生态治理[9]，如香根草(*Vetiveria zizanioides*)、稗子(*Echinochloa crusgalli*)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)和芦苇(*Phragmites australis*)等[10–12]。而铺地黍(*Panicum repens*)[13]作为多年生草本植物，其网状发达的根系[14]及极强的抗旱和耐水淹能力能够很好的适应河岸消涨带极端环境，其可耐受 46 d 的连续干旱和 9 个月以上的水涝状态[15–17]，并对水体有机污染物及铅、镉等重金属具有较高的净化能力[18–19]，但其重金属耐受机制研究还比较欠缺。重金属的亚细胞分布和化学结合态特征一定程度反映重金属在植株体内的吸收累积特性与迁移转运规律[20–21]。如重金属 Zn 进入遏蓝菜(*Thlaspi caerulescens*)体内后，会通过液泡区室化途径将 86%的 Zn 分配在液泡中，增加其流动性，促进植物体吸收[22]。夹竹桃(*Nerium oleander*)可以通过不同活性的重金属化学提取态分布机制影响体内 Zn 的吸收与转运[23]。甚至 Zn 还会影响其他重金属(铅、镉等)在植物体内的亚细胞分布、转运机制和基因表达等[24]。本研究以 Zn 胁迫为切入点，初步揭示铺地黍 Zn 的累积能力及根茎叶之间 Zn 的动态迁移转运规律，并通过 Zn 亚细胞分布规律和化学形态特征，探究 Zn 进入铺地黍体内的吸收转运机制，为铺地黍在污染河岸带生态修复领域的推广应用提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

供试植物铺地黍(*Panicum repens*)生态型(E-guangzhou)采集于广东省广州市琶洲会展公园。试验采用同一株系扩繁材料，水培条件培养。待植株达到供试要求后[分枝超过 2 条，茎粗大于 2 mm，高度 10 cm (通过修剪控制)]，选取长势均一、健康无病虫害的繁殖体进行试验。

1.2 设计

依据前期实验结果，确定低于 100 mg/L 的 Zn 会促进铺地黍的生长，起到营养作用。而超过 200 mg/L 时出现胁迫现象，且其上限耐受浓度可高达 1 000 mg/L。因此本试验设置 3 种 Zn 处理浓度：200 mg/L (T1)、400 mg/L (T2)和 800 mg/L (T3)，重金属 Zn 溶液采用 $ZnSO_4$ 和 Hoagland 营养液配置[25]，采用单因素随机区组水培盆栽(规格为直径 25 cm，高 22 cm 的圆形塑料盆)设计，栽培体积为 8 L/盆，每处理 3 个重复，分别于胁迫 7、21 和 35 d 取材进行指标测定。试验场地设置在广东第二师范

学院户外开放式大棚(113°31′ E, 23°09′ N)，空气流通良好，光照正常，棚顶采用透光遮雨设置，试验期间场地温度变化为 20 ℃~30 ℃，相对空气湿度为 60%以上。

1.3 方法

Zn 含量采用微波消解((MDS-6, 上海, 中国)和原子吸收分光光度-火焰吸收法(AAS, Hitachi Z-5300, 日本)测定，其中，植株根系吸附的 Zn 离子用预冷的 5 mmol/L $CaCl_2$ 溶液浸泡 15 min 进行脱附，后用蒸馏水处理，吸干水分备用。Zn 总量测定采用植物干重样本(烘箱 105 ℃杀青 30 min, 75 ℃烘干 3 h)。Zn 亚细胞组分含量和化学态提取分别采用高速离心和化学试剂逐步提取法[26–27]测定(鲜样本), 其中，各化学态 Zn 按照 80%乙醇、去离子水、1 mol/L NaCl、2%醋酸、0.6 mol/L 盐酸及残渣态的秩序分别提取。亚细胞提取样品在 4 ℃下研磨至匀浆，80 μm 尼龙网筛过滤，残渣部分为细胞壁和残渣组分(FI)。匀浆液经过高速冷冻离心机离心分离(4 ℃, 48 400×g, 10 min)后，上清液为可溶性组分(包括液泡，FII)，底层残渣为细胞器组分(不包括液泡, FIII)。

1.4 数据分析

利用单因素方差分析和最小显著差数法分析不同处理间的差异显著性(P<0.05)。利用双因素方差分析不同 Zn 处理浓度和不同时间因素对铺地黍 Zn 累积量的共同影响作用。通过 Pearson's 双变量相关分析方法揭示铺地黍根茎叶的 Zn 累积量分别与其他变量之间的相关性(P<0.05)。通过 t-test 方法分析配对样本之间的差异显著性(P<0.05)。3 次检测时间动态上的平均 Zn 含量(M_d-Zn)=(Zn 含量 $_{7\ d}$+Zn 含量 $_{21\ d}$+Zn 含量 $_{35\ d}$)/3; 根→茎迁移率(R, %)=茎部 Zn 含量/根部 Zn 含量×100%; 茎→叶迁移率(R, %)=叶部 Zn 含量/茎部 Zn 含量×100%; 富集系数=地上部(茎+叶) Zn 含量/盆栽水体中 Zn 含量; 转运系数=地上部(茎+叶) Zn 含量/根部 Zn 含量。

2 结果和分析

2.1 Zn 含量的动态变化

不同 Zn 浓度处理下，铺地黍根茎叶的 M_d-Zn 均表现为 T3>T2>T1 (图 1)，由 T1→T3 根的 M_d-Zn 分别为 1 127.42、1 976.77 和 2 450.05 mg/kg；茎分别为 192.93、220.01 和 345.27 mg/kg，叶分别为 378.05、751.34 和 886.52 mg/kg。各器官累积的 Zn 含量在同等条件下表现为根>叶>茎。不同处理时间各器官的 Zn 含量变化差异比较大，其中，根的 Zn 含量在 T3 处理下随时间延长呈现"Λ"型变化，即在第 21 天出现最高值(2 728.38 mg/kg)，并显著高于第 7 天和第 35 天(P<0.05)，而 T1 和 T2 处理下的 Zn 含量在 3 次测定时间之间的差异均不显著(P>0.05)。双因素方差分析结果表明(表 1)，Zn 浓度对根、茎、叶的 Zn 含量影响均达到极显著水平(P<0.01), 时间因素对茎和叶的 Zn 含量影响显著(P<0.05)。特殊的是，Zn 浓度和时间的交互作用对叶的 Zn 含量也产生了极显著影响(P<0.01)。

根部向茎部迁移转运的能力总体上小于茎部向叶部的转运能力，并随着 Zn 胁迫时间的延长, 茎→叶的转运能力始终保持较高水平。如第 7 天的 Zn 含量由根→茎的迁移率 R_{T1}、R_{T2} 和 R_{T3} 分别为 13.72%、11.44%和 11.86%，而茎→叶的 R 分别达到 214.69%、328.52%和 305.07%，显著高于相应的 $R_{\text{根→茎}}$ (t-test, P<0.05)。随着 T1→T2 的 Zn 处理浓度增大，茎→叶的迁移率逐渐增大，由 T1 的 214.69% (7 d)、184.59% (21 d)和 192.26% (35 d)分别增加到 T2 的 38.52%、

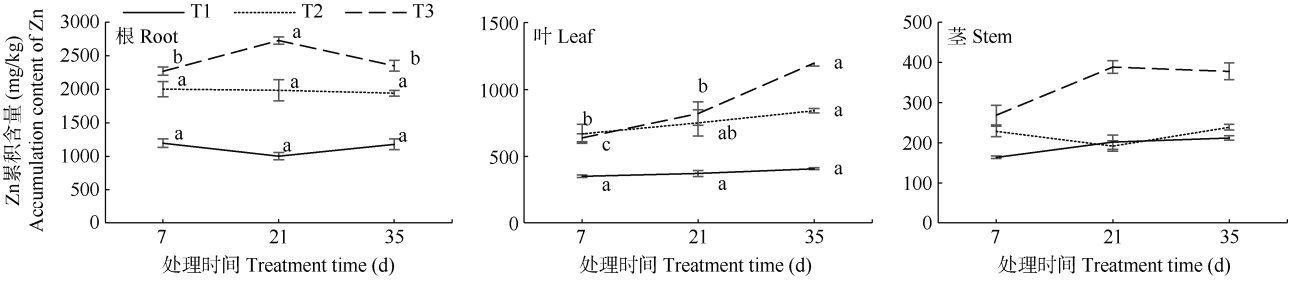

图 1 铺地黍根茎叶的 Zn 含量动态变化。同一条线上不同小写字母表示差异显著(P<0.05)。T1: 200 mg/L Zn; T2: 400 mg/L Zn; T3: 800 mg/L Zn。下同

Fig. 1 Dynamic changes in Zn contents in the root, stem, and leaf of *Panicum repens*. Different letters upon the same line indicate significant differences at 0.05 level. T1: 200 mg/L Zn; T2: 400 mg/L Zn; T3: 800 mg/L Zn. The same below

表 1 Zn 浓度和时间对铺地黍累积能力的交互影响(双因素方差分析)

Table 1 Interactive effects of Zn concentration and time on the accumulation capacity of *Panicum repens* (Two-factor variance analysis)

项目 Item	根 Root		茎 Stem		叶 Leaf	
	F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
Zn 浓度 (A)	96.883	0.000**	40.528	0.000**	92.109	0.000**
时间 (B)	1.191	0.327ns	5.961	0.010*	27.814	0.000**
A×B	2.085	0.125ns	1.998	0.138ns	6.388	0.002**

*: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ns: $P>0.05$

439.04%和 279.83%，但随浓度继续由 T2→T3 增加，反而呈下降趋势，分别降到 305.07%、308.54%和 169.14%，即更高浓度的 Zn 胁迫反而抑制了 Zn 由茎部向叶部的运输。铺地黍的富集系数和转运系数均随 Zn 胁迫时间延长而增加，其中，富集系数均已超过 1。

2.2 Zn 亚细胞动态分布特征

铺地黍根茎叶的各亚细胞 Zn 含量提取率为 92.17%~94.82%。由图 2, 3 可见，根(第 7 天除外)和叶在细胞壁和残渣态(FI)中固定的 Zn 含量最多，最大值分别为 1 480.53 (占 58.13%)和 616.47 mg/kg (占 58.48%)；而茎中 Zn 在可溶性组分(FII)中的分布最多，最大值为 126.84 mg/kg (占 36.29%)，即根和叶的细胞壁固定和茎的液泡区室化分别在解毒作用中占主体。不同处理时间梯度的亚细胞分布规律差异性很大，其中，根在第 7 天的 Zn 亚细胞分布比例表现为细胞器组分(FIII)>FI>FII，而第 21 和 35 天表现为 FI>FII≈FIII，即细胞壁固定比例显著增加($P<0.05$)。茎的 FII-Zn 平均占比分别显著高于 FI-Zn 和 FIII-Zn ($P<0.05$)，但随 Zn 胁迫时间的延长，FI-Zn 占比逐渐增加。叶的 FI-Zn 占比最高，显著高于 FII-Zn 和 FIII-Zn 占比($P<0.05$)。

铺地黍各亚细胞组分 Zn 含量分配比例在各处理浓度间的差异不显著($P>0.05$)。在 T1、T2 和 T3 处理下根(35 d)的 FI-Zn 占比为 41.52%~44.45%, FII-Zn 为 20.95%~26.06%，FIII-Zn 为 30.27%~36.90%。特殊的是，在 Zn 胁迫的初始阶段，浓度越高根部的 Zn 越倾向于分布在细胞器中(液泡除外)，如 FIII-Zn 占比表现为 T1 (54.26%)<T2 (76.51%)<T3 (84.17%)。

同一 Zn 浓度处理下，铺地黍根茎叶在不同处理时间的 Zn 亚细胞分布差异性很大。FI-Zn 表现为根(44.16%)> 叶(37.62%)> 茎(29.03%)，差异显著($P<0.05$)；FII-Zn 表现为茎>根≈叶；FIII-Zn 表现为茎≈根≈叶。但随 Zn 胁迫浓度的增大，叶的 FI 组分固定 Zn 的比例增大，茎的 FII 中分配 Zn 的比例增大。

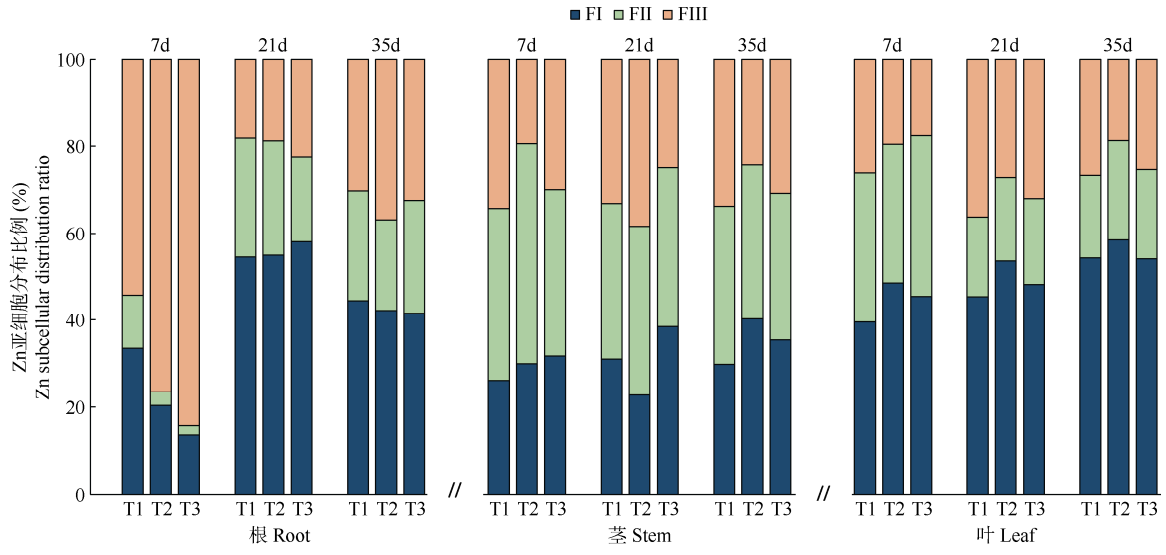

图 2 铺地黍根茎叶的 Zn 亚细胞分布比例。FI: 细胞壁和残渣组分; FII: 可溶性组分; FIII: 细胞器组分。下同

Fig. 2 Zn subcellular distribution ratio in roots, stems and leaves of *Panicum repens*. FI: Cell wall and residue component; FII: Soluble component; FIII: Organelle component. The same below

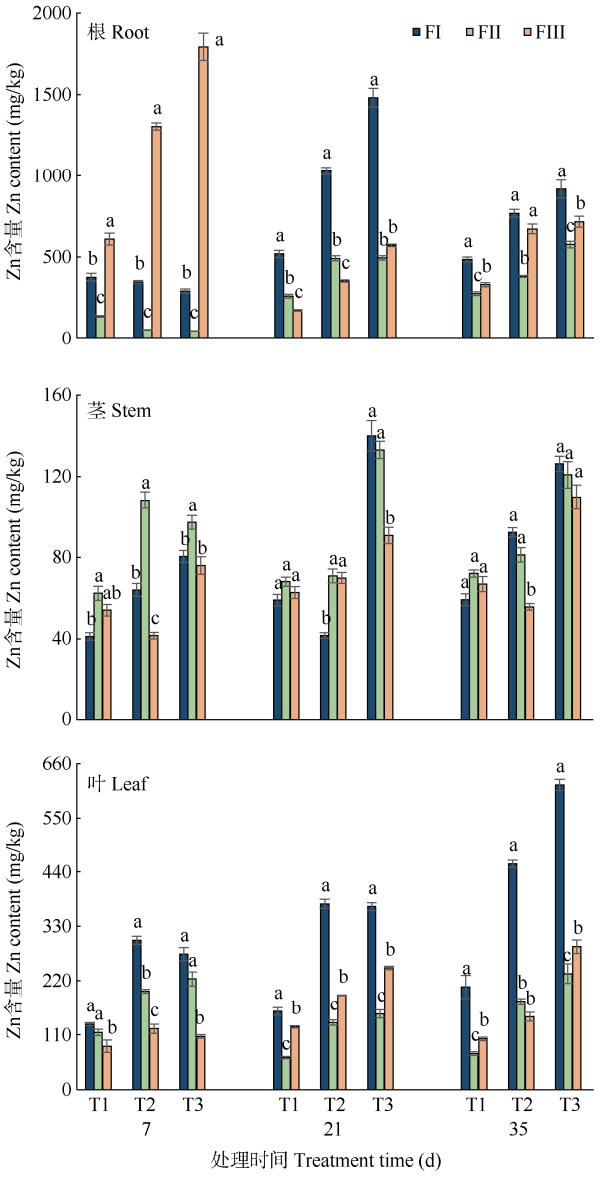

图 3 铺地黍根茎叶的亚细胞态 Zn 含量。柱上不同字母表示差异显著(P<0.05)。下同

Fig. 3 Subcellular Zn contents in roots, stems and leaves of *Panicum repens*. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

2.3 Zn 化学形态动态分布

铺地黍植株根茎叶的各化学态 Zn 含量提取率为 86.71%~94.81%。由图 4，5 可见，根 Zn 含量表现为盐提取态(NaCl)>乙醇提取态(ethanol)≈离子水提取态(d-H_2O)>醋酸提取态(HAc)≈盐酸提取态(HCl)>残渣态(residue)；茎表现为 ethanol≈d-H_2O>NaCl>HAc≈HCl>residue；叶表现为 NaCl>residue≈d-H_2O≈HAc>HCl>residue，其中，根和叶的 NaCl-Zn 最大值分别达到 1 438.60 和 515.79 mg/kg，总平均占比(3 次时间和 3 种浓度的总体平均值)分别达到 46.77%和 47.75%，显著高于其他化学态 Zn 含量(P<0.05)。而茎的 ethanol-Zn 和 d-H_2O-Zn 最高。

随着 Zn 处理时间的延长，根的 NaCl-Zn 占比越来越高，且其 T2 和 T3 的增加幅度均显著高于 T1(P<0.05)，T1~T3 处理 7 d 根的 NaCl-Zn 占比分别为 37.39%、26.22%和 32.84%；处理 21 d 分别为 49.78%、48.05%和 52.40%；处理 35 d 分别为 49.08%、75.40%和 66.36%。与根相似，叶的 NaCl-Zn 最高，其 M_d-Zn 占比分别为 51.07% (T1)、42.08% (T2)和 50.09% (T3)，且最高值(61.05%, T3, 21 d)均显著高于同等条件下的根和茎(P<0.05)。与根和叶的分配规律差别较大，茎的 ethanol-Zn 和 d-H_2O-Zn 占比最高，最高分别为 34.99% (21 d-ethanol-T1)、37.92% (35 d-ethanol-T2)和 45.95% (35d-d-H_2O-T3)，均显著高于同等条件下的 NaCl-Zn (P<0.05)。总体上，根和叶的 HAc-Zn 和 HCl-Zn 平均占比最低，分别仅占 8.98%、8.40%和 11.90%、2.85%。

不同 Zn 处理浓度对各化学态含量的比例影响较大。Zn 浓度由 T1~T3，根的 NaCl 态的 M_d-Zn 含量也相应增加，分别为 39.59% (T1)、49.89% (T2)和 48.20% (T3)，即 Zn 处理浓度越高，越倾向于向盐态分配。而叶部虽同样也是 NaCl 态 M_d-Zn 含量比例最高，但其在 T2 的值最低(42.07%)，低于 T1 (51.07%)和 T3 (50.09%)。与根和叶不同，茎的离子态和 NaCl 态 M_d-Zn 含量比例变化较小，为 28.59%~32.47%。

3 讨论和结论

3.1 Zn 累积与转运机制

铺地黍能够耐受高浓度 Zn 胁迫，在 800 mg/L 的 Zn 胁迫下仍可保持正常生长，根部吸收累积的 Zn 含量高达 2 728.38 mg/kg。其根部高浓度的 Zn 富集能力与香根草(*Vetiveria zizanioides*)的表现相似[28]，但是在 Zn 污染土壤中栽培 3 个月的高羊茅(*Festuca elata*)和黑麦草(*Lolium multiflorum*)富集量的 2~4 倍[3]。当然，水培条件很可能为 Zn 创造了游离状态条件，促进了铺地黍根系对 Zn 的大量吸收。沈佳怡等[29]研究表明，黑麦草在水培环境中的地上和地下 Zn 含量均超过了土壤栽培的 2 倍左右。铺地黍的根累积 Zn 含量远高于茎，其根/茎比的最高值达到 10.35 倍，这种根部向地上茎部的 Zn 低转移特性，可能是铺地黍启动了某些逃避机制来避免 Zn 从根到茎叶的远

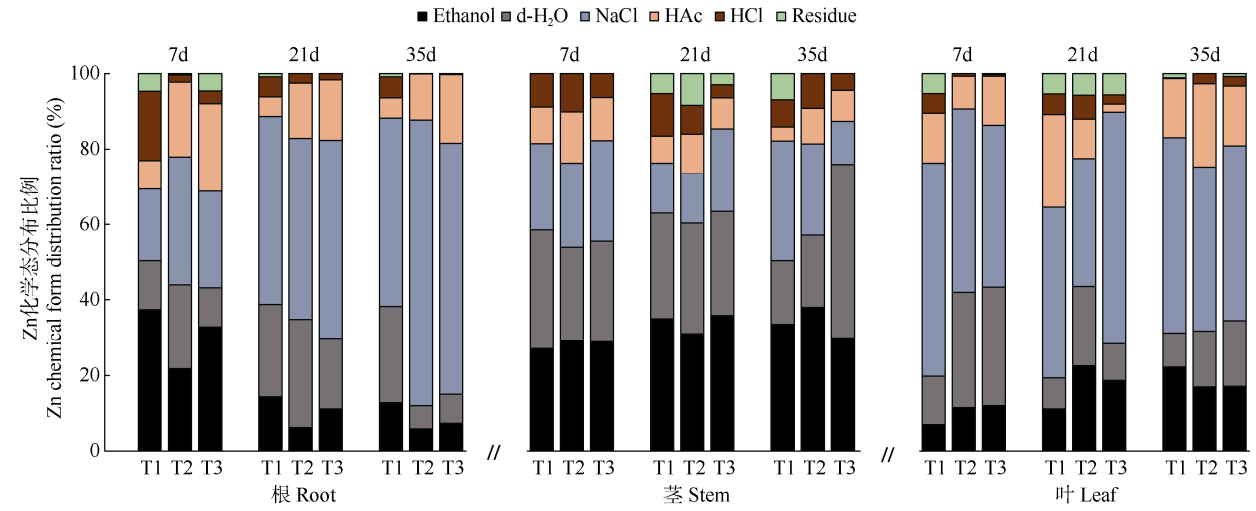

图 4 铺地黍根、茎、叶的 Zn 化学态分布比例

Fig. 4 Zn chemical form distribution ratio in roots, stems and leaves of *Panicum repens*

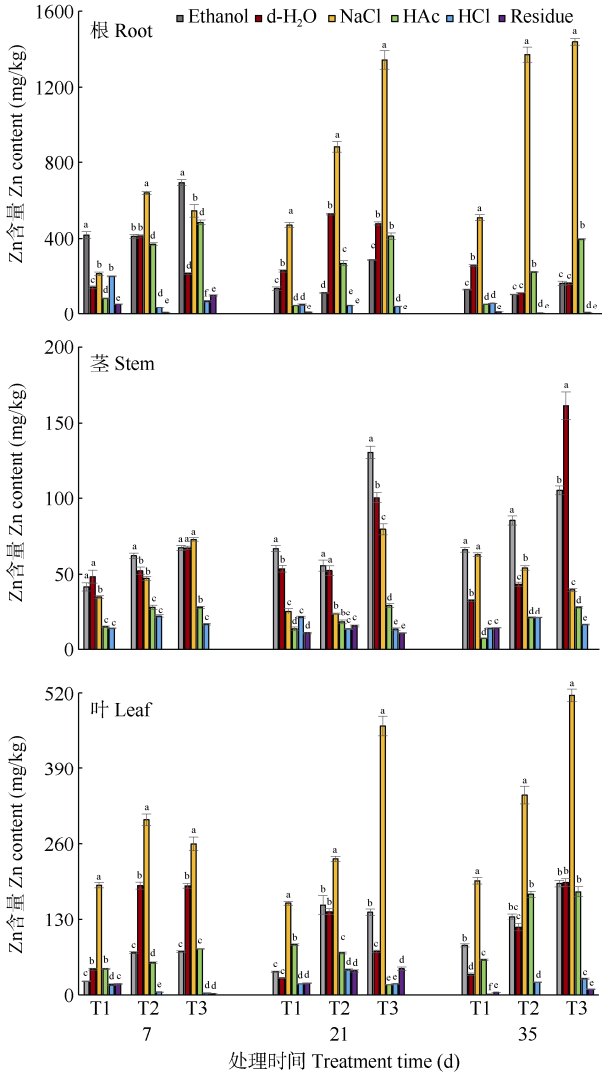

图 5 铺地黍根茎叶的 Zn 化学形态动态分布

Fig. 5 Dynamic distribution of chemical forms Zn content of *Panicum repens*

距离迁移[30]。很多植物都呈现出根累积重金属的量要高于茎和叶[31]。特殊的是，铺地黍叶的 Zn 吸收累积能力要高于茎，这与较高的茎→叶 Zn 迁移率有直接关系。Zhang 等[32]研究表明泡桐(*Paulownia fortune*)根和叶中的 Zn 含量要高于茎 4 倍以上。茎/根迁移率与叶/茎迁移率之间极显著负相关(r=−0.831, P<0.01)，因此推断，高浓度 Zn 胁迫时，铺地黍根部可能启动了某种抑制机制阻止 Zn 由根→茎的迁移转运，反之，茎部可能启动了某种促进机制促进 Zn 由茎→叶的迁移转运。

本研究中，铺地黍 Zn 富集系数均超过国际超富集植物指标限值，尤其是 Zn 处理 35 d 后的 R 值高达 3.11，在利用植物修复污染水体时，地下部分也容易收获，使得铺地黍对 Zn 污染水体的修复潜力提高。与此同时，铺地黍的转运系数随着胁迫时间的延长，一直呈持续上升趋势，如 T3 处理下的转运系数由 0.40 (7 d)→ 0.67 (35 d)，整个试验过程中植物生长完全处于正常发育状态，由此推断，随着 Zn 胁迫时间的延长，很有可能铺地黍的 Zn 转运系数会超过 1，这方面的研究有待于进一步深入。

3.2 Zn 的亚细胞分布特性对 Zn 胁迫的动态响应

植物可以在亚细胞层面启动某种耐受或逃避机制来降低重金属进入体内的伤害程度，如在各细胞、组织和器官中进行选择性分布或区室化储存，以减轻重金属的毒性[33–35]。重金属进入植物体内，不仅可以通过细胞壁的沉淀和固定降低金属离子的流动性来减少毒害，还能利用液泡等可溶组分对金属离子进行分隔，启动解毒作用[36–37]。铺地黍根

部亚细胞的细胞壁组分 FI-Zn 含量比例最高，其次是可溶性组分 FII-Zn，而细胞器组分 FIII-Zn 含量相对较低，表明铺地黍主要是通过细胞壁固定和液泡区室化机制来减少 Zn 的毒害。这与互花米草(*Spartina alterniflora*)的研究结果一致，其 FI 和 FII 分布的 Zn 含量分别达到 FIII 组分的 2 倍及 1.5 倍以上[38]。铺地黍叶部的 FI-Zn 分布比例始终最高，且随胁迫时间的延长占比越来越高。在应对高浓度 Zn 对叶片的伤害方面，铺地黍主要通过将更多的 Zn 固定到细胞壁上降低 Zn 的移动性来减少 Zn 毒害。这揭示了在茎→叶迁移率比较高的情况下铺地黍叶部在亚细胞层面启动的调节策略。而铺地黍茎累积的 Zn 在 FII 组分中的占比最高，说明铺地黍在累积含量并不高的茎部主要是通过液泡区室化机制来降低 Zn 的毒害，这与周守标等[39]对皖景天的研究结果一致，低浓度 Zn 胁迫时，皖景天(*Sedum jinianum*)根部吸收 Zn 最多，主要分布在细胞壁中，而吸收 Zn 相对较少的茎和叶中主要以可溶性组分存在，而随着茎叶累积量的持续增大，才越来越多的倾向于固定在细胞壁中。铺地黍茎部的 FI、FII 和 FIII 的 M_d-Zn 总体为 29.05%~41.66%，Zn 相对均衡的在三态亚细胞结构中分布，但更倾向于液泡区室化解毒机制[40]。

3.3 Zn 的化学态分布特征对 Zn 胁迫的动态响应

金属离子进入植物体后，会与不同的化学物质结合形成各类金属化合物，如果以无机盐、氨基酸盐、水溶性等可溶性状态存在的重金属含量比较高，对植物体造成伤害较大；而若以磷酸盐、盐酸和草酸盐等结合态存在，重金属对植物的伤害较小；与蛋白质结合或吸着态的重金属，对植物的毒害程度居中[41]。植物为了降低重金属的毒害，会启动将重金属向毒性更低或活性更低的化学形态转化[42]。铺地黍根和叶的 Zn 化学态分布规律相似，大部分 Zn 都倾向于向 NaCl 提取态分配，这说明铺地黍的根部和叶片主要是以果胶酸盐态和蛋白质结合态储存 Zn，从而降低活性，减少毒害。这与互花米草叶片调控 Zn 胁迫的机制一致，其 NaCl-Zn 比例超过其他化学态 3 倍以上[43]。银杏(*Ginkgo biloba*)和栾树(*Koelreuteria paniculata*)根系也主要以 NaCl-Zn 储存 Zn[44]，而茎部的 Zn 大部分为活性比较高的 ethanol 和 q-H_2O 离子提取态。朱光旭等[45]研究也得出野艾蒿 (*Artemisia lavandulaefolia*)、胜红蓟 (*Ageratum conyzoides*)和野茼蒿(*Crassocephalum crepidioides*) 3 种菊科植物茎部累积的 Zn 的 q-H_2O 提取态占比很高。茎是植物体由地下根部向地上叶部运输营养等物质的重要器官，当 Zn 由根转运到茎时，其大部分都以 ethanol 和 q-H_2O 离子提取态存在，这很大程度上加大了 Zn 向叶片运输的流动性，因此，从一定程度上解释了叶片的 Zn 累积量为什么在同等条件下达到了茎部的 2~3 倍。

综上，铺地黍对 Zn 具有很高的累积能力，且该累积能力随胁迫时间延长和胁迫浓度的增加而增大，铺地黍完全可以应用于高浓度 Zn 污染水体和河岸消涨带的生态修复。铺地黍主要通过液泡的区室化和细胞壁固定机制降低 Zn 的毒害作用，并通过分配更多的 Zn 到活性较低的化学态存储来减少伤害。铺地黍水陆两栖生长的特点用于修复污染河岸消涨带或污染水体具有独特优势。因根和叶的 Zn 高累积量，无论是通过收获地上部(消涨带)还是整株收获(水体中)转移净化污染水体中重金属都有着巨大潜力。

参考文献

[1] ZHANG Y J, HELIAN Y G, LIANG W J, et al. Effects of combined application of Fe, Zn and Se on fruit quality, flavour, and mineral element content in tomato fruit [J]. Chin J Eco-Agric, 2024, 32(4): 650–662. [张玉静, 赫连一歌, 梁文杰, 等. 铁锌硒配施对番茄果实品质、风味物质及矿质元素含量的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2024, 32(4): 650–662. doi: 10.12357/cjea.202300407.]

[2] HUANG G Z. Research on the enrichment rule, tolerance and repairing effect of the *Kalanchoe daigremontiana* on lead and zinc [D]. Guilin: Guilin University of Technology, 2022. [黄广振. 大叶落地生根对铅锌的富集规律、耐受性及修复效果研究 [D]. 桂林: 桂林理工大学, 2022.]

[3] SUN J, TIE B Q, QIAN Z, et al. The combined eco-toxicological effect of Cd, Pb, Cu, Zn and As pollution on a hybrid rice seedling and the critical value [J]. Chin J Soil Sci, 2006, 37(5): 981–985. [孙健, 铁柏清, 钱湛, 等. Cd、Pb、Cu、Zn、As 复合污染对杂交水稻苗的联合生理毒性效应及临界值 [J]. 土壤通报, 2006, 37(5): 981–985. doi: 10.3321/j.issn:0564-3945.2006.05.034.]

[4] YANG Z, WANG W, LI B W, et al. Study on characteristics of *Lolium multiflorum* and *Festuca arundinacea* absorbing and accumulating cadmium, lead and zinc from contaminated soil with these metals [J]. J Soil Water Conserv, 2008, 22(2): 83–87. [杨卓, 王伟, 李博文, 等. 高羊茅和黑麦草对污染土壤 Cd, Pb, Zn 的富集特征 [J]. 水土保持学报, 2008, 22(2): 83–87. doi: 10.3321/j.issn:1009-2242.2008.02.020.]

[5] REN L J, ZHANG Y, ZHANG X, et al. Pollution characteristics and health risk assessment of heavy metals in surface water in Guanzhong section of the Weihe River Basin [J]. Ecol Environ Sci, 2022, 31(1): 131–141. [任丽江, 张妍, 张鑫, 等. 渭河流域关中段地表水重金属的污染特征与健康风险评价 [J]. 生态环境学报, 2022, 31(1): 131–141. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2022.01.015.]

[6] YE C, LI S Y, ZHANG Y L, et al. Assessing soil heavy metal pollution in the water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir, China [J]. J Hazard Mat, 2011, 191(1–3): 366–372. doi: 10.1016/j.jhazmat.2011.04.090.

[7] LIAO S Y, TANG G, WU S D, et al. Vegetation ecological restoration in water level fluctuation zone of Bandong Reservoir in Liannan County of Guangdong [J]. For Inventory Plan, 2021, 46(5): 144–148. [廖水意, 唐刚, 吴书德, 等. 广东省连南板洞水库消涨带植被生态修复研究 [J]. 林业调查规划, 2021, 46(5): 144–148. doi: 10.3969/j.issn.1671-3168.2021.05.026.]

[8] FU Q F, FANG H, LIN J P. Selection of suitable plants for the ecological reconstruction of water-level-fluctuation zone of reservoirs in south China [J]. Ecol Environ Sci, 2008, 17(6): 2325–2329. [付奇峰, 方华, 林建平. 华南地区水库消涨带生态重建的植物筛选 [J]. 生态环境, 2008, 17(6): 2325–2329. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2008.06.041.]

[9] YANG J X, HU J, LEI M, et al. Antioxidant system responses and bioaccumulation of Zn in wetland plants under Zn stress [J]. Chin J Ecol, 2017, 36(8): 2274–2281. [杨俊兴, 胡健, 雷梅, 等. 锌胁迫下湿地植物抗氧化系统反应及锌富集能力 [J]. 生态学杂志, 2017, 36(8): 2274–2281. doi: 10.13292/j.1000-4890.201708.006.]

[10] YU S H, ZHANG J, CHEN H H, et al. Physiological responses of *Vetiveria zizanioides* to cadmium stress by Fourier transform infrared spectroscopy [J]. Acta Ecol Sin, 2019, 39(19): 7267–7273. [余顺慧, 张静, 陈华华, 等. 香根草对镉毒害的生理响应——采用傅里叶变换红外光谱法(FTIR) [J]. 生态学报, 2019, 39(19): 7267–7273. doi: 10.5846/stxb201808191763.]

[11] GAO J, ZHOU Y G, ZHANG Q, et al. Selection of herbaceous plants to sludge tolerance and their enrichment properties to heavy metals (copper and zinc) [J]. Chin J Environ Eng, 2013, 7(1): 351–359. [高洁, 周永刚, 张琪, 等. 污泥耐受性草本植物的筛选及其对重金属 Cu、Zn 的富集 [J]. 环境工程学报, 2013, 7(1): 351–359.]

[12] LU C, WANG Y H, YANG J W. Soil heavy metal pollution and dominant plants selection in Pb-Zn mining areas of Guangxi [J]. Chin J Soil Sci, 2010, 41(6): 1471–1475. [路畅, 王英辉, 杨进文. 广西铅锌矿区土壤重金属污染及优势植物筛选 [J]. 土壤通报, 2010, 41(6): 1471–1475. doi: 10.19336/j.cnki.trtb.2010.06.035.]

[13] LIN X X, CHEN L J, RONG C Y, et al. Optimization of chromosome preparation and karyotype analysis of *Panicum repens* [J]. Pratac Sci, 2021, 38(1): 89–98. [林晓璇, 陈林静, 容晨毓, 等. 铺地黍染色体制片优化及核型分析 [J]. 草业科学, 2021, 38(1): 89–98. doi: 10.11829/j.issn.1001-0629.2020-0238.]

[14] GAO G J, LI Z D, LI W W. A comparative study on torpedograss breeding effect in different cultivated methods [J]. J Guangdong Univ Educ, 2016, 36(5): 71–75. [高桂娟, 李志丹, 李唯伟. 不同培植方式下铺地黍扩繁效果比较研究 [J]. 广东第二师范学院学报, 2016, 36(5): 71–75. doi: 10.3969/j.issn.2095-3798.2016.05.010.]

[15] LI Z D, LI T T, HUANG Q Y, et al. Response of photosynthetic characteristics of different ecotypes of torpedograss to drought stress [J]. Chin Wild Plant Resour, 2023, 42(9): 40–46. [李志丹, 李婷婷, 黄绮玉, 等. 不同生态型铺地黍光合特性对干旱胁迫的响应 [J]. 中国野生植物资源, 2023, 42(9): 40–46. doi: 10.3969/j.issn.1006-9690.2023.09.008.]

[16] GAO G J, ZENG X L, LI Z D, et al. Variations in several morphological characteristics and Cd/Pb accumulation capacities among different ecotypes of torpedograss responding to Cd-Pb stresses [J]. Int J Phytoremediat, 2017, 19(9): 844–861. doi: 10.1080/15226514.2017.1284759.

[17] ZENG X L, GAO G J, YANG J Z, et al. The integrated response of torpedograss (*Panicum repens*) to Cd-Pb co-exposures [J]. Ecol Eng, 2015, 82: 428–431. doi: 10.1016/j.ecoleng.2015.05.001.

[18] SHE T T, HUANG R R, YE F, et al. Dynamic of tetracycline migration in *Panicum repens*-breeding pond system [J]. Environ Pollut Control, 2023, 45(8): 1063–1067. [佘婷婷, 黄容容, 叶凡, 等. 铺地黍-养殖塘系统四环素迁移动态规律 [J]. 环境污染与防治, 2023, 45(8): 1063–1067. doi: 10.15985/j.cnki.1001-3865.2023.08.003.]

[19] LI Z D, ZHOU Y, HUANG W P, et al. Growth adaptability and difference response among different ecotypes of torpedograss responding to Cd [J]. Grassland Turf, 2023, 43(2): 158–166. [李志丹, 周怡, 黄文萍, 等. 不同生态型铺地黍在镉胁迫下的生长适应性 [J]. 草原与草坪, 2023, 43(2): 158–166. doi: 10.13817/j.cnki.cyycp. 2023.02.019.]

[20] XIN J L, HUANG B F, DAI H W, et al. Characterization of cadmium uptake, translocation, and distribution in young seedlings of two hot pepper cultivars that differ in fruit cadmium concentration [J]. Environ Sci Pollut Res, 2014, 21(12): 7449–7456. doi: 10.1007/s11356-014-2691-4.

[21] QIU Q, WANG Y T, YANG Z Y, et al. Effects of phosphorus supplied in soil on subcellular distribution and chemical forms of cadmium in two Chinese flowering cabbage (*Brassica parachinensis* L.) cultivars differing in cadmium accumulation [J]. Food Chem Toxicol, 2011, 49

(9): 2260–2267. doi: 10.1016/j.fct.2011.06.024.

[22] MA J F, UENO D, ZHAO F J, et al. Subcellular localisation of Cd and Zn in the leaves of a Cd-hyperaccumulating ecotype of *Thlaspi caerulescens* [J]. Planta, 2005, 220(5): 731–736. doi: 10.1007/s00425-004-1392-5.

[23] CHEN Y H, ZHANG F Y, WU X F, et al. Effects of different modifier concentrations on lead-zinc tolerance, subcellular distribution and chemical forms for four kinds of woody plants [J]. Environ Sci, 2015, 36(10): 3852–3859. [陈永华, 张富运, 吴晓芙, 等. 改良剂对 4 种木本植物的铅锌耐性、亚细胞分布和化学形态的影响 [J]. 环境科学, 2015, 36(10): 3852–3859. doi: 10.13227/j.hjkx.2015.10.039.]

[24] WANG Y. Effects of different forms of zinc on cadmium uptake and accumulation in wheat [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2023. [王云. 不同锌源对冬小麦镉吸收积累的影响 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2023.]

[25] KHAN S, CAO Q, HESHAM A E L, et al. Soil enzymatic activities and microbial community structure with different application rates of Cd and Pb [J]. J Environ Sci, 2007, 19(7): 834–840. doi: 10.1016/S1001-0742(07)60139-9.

[26] WU F B, DONG J, QIAN Q Q, et al. Subcellular distribution and chemical form of Cd and Cd-Zn interaction in different barley genotypes [J]. Chemosphere, 2005, 60(10): 1437–1446. doi: 10.1016/j.chemosphere.2005.01.071.

[27] LIN J, LI F, LIU Y T, et al. Subcellular distribution and chemical morphological characteristics of lead in plants: Improvement of determination method [J]. Chin Agric Sci Bull, 2020, 36(36): 74–78. [林静, 李锋, 刘云滔, 等. 植物体铅的亚细胞分布与化学形态特征测定方法改进 [J]. 中国农学通报, 2020, 36(36): 74–78.]

[28] NUZAAITI AIBIBU, LIU Y G, SONG H X, et al. Effects of Zn and Cu on physiological and biochemical processes and their accumulation characteristics of vetiver [J]. J Agro-Environ Sci, 2010, 29(1): 54–59. [努扎艾提•艾比布, 刘云国, 宋华晓, 等. 重金属 Zn Cu 对香根草生理生化指标的影响及其积累特性研究 [J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(1): 54–59.]

[29] SHEN J Y, GAO M J, LIU Y, et al. Remediation of Cd-Zn-Cu contaminated river sediment by typical herbaceous plants [J]. J Shanghai Univ (Nat Sci), 2022, 28(1): 40–48. [沈佳怡, 高铭晶, 刘钰, 等. 典型草本植物对 Cd-Zn-Cu 污染河道底泥的修复 [J]. 上海大学学报(自然科学版), 2022, 28(1): 40–48. doi: 10.12066/j.issn.1007-2861.2260.]

[30] XIN J P, ZHANG Y, TIAN R N. Tolerance mechanism of *Triarrhena sacchariflora* (Maxim.) Nakai. seedlings to lead and cadmium: Translocation, subcellular distribution, chemical forms and variations in leaf ultrastructure [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2018, 165: 611–621. doi: 10.1016/j.ecoenv.2018.09.022.

[31] TIAN S K, XIE R H, WANG H X, et al. Uptake, sequestration and tolerance of cadmium at cellular levels in the hyperaccumulator plant species *Sedum alfredii* [J]. J Exp Bot, 2017, 68(9): 2387–2398. doi: 10.1093/jxb/erx112.

[32] ZHANG Q N, CHEN Y H, DU L, et al. Accumulation and subcellular distribution of heavy metal in *Paulownia fortunei* cultivated in lead-zinc slag amended with peat [J]. Int J Phytoremediat, 2019, 21(11): 1153–1160. doi: 10.1080/15226514.2019.1612844.

[33] DALVI A A, BHALERAO S A. Response of plants towards heavy metal toxicity: An overview of avoidance, tolerance and uptake mechanism [J]. Ann Plant Sci, 2013, 2(9): 362–368.

[34] SU H X, ZOU T, LIN R Y, et al. Characterization of a phytochelatin synthase gene from *Ipomoea pes-caprae* involved in cadmium tolerance and accumulation in yeast and plants [J]. Plant Physiol Biochem, 2020, 155: 743–755. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.08.012.

[35] KATAYAMA H, BANBA N, SUGIMURA Y, et al. Subcellular compartmentation of strontium and zinc in mulberry idioblasts in relation to phytoremediation potential [J]. Environ Exp Bot, 2013, 85: 30–35. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.06.001.

[36] XIN J, ZHAO X H, TAN Q L, et al. Comparison of cadmium absorption, translocation, subcellular distribution and chemical forms between two radish cultivars (*Raphanus sativus* L.) [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2017, 145: 258–265. doi: 10.1016/j.ecoenv.2017.07.042.

[37] LIU D, KOTTKE I, ADAM D. Localization of cadmium in the root cells of *Allium cepa* by energy dispersive x-ray analysis [J]. Biol Plant, 2007, 51(2): 363–366. doi: 10.1007/s10535-007-0075-z.

[38] PAN X, CHEN G P, SHI C, et al. Effects of Zn stress on growth, Zn accumulation, translocation, and subcellular distribution of *Spartina alterniflora* Loisel [J]. Clean Soil Air Water, 2016, 44(5): 579–585. doi: 10.1002/clen.201400288.

[39] ZHOU S B, XU L S, WU L H, et al. Subcellular distribution and chemical forms of Cd and Zn in *Sedum jinianum* [J]. Chin J Appl Ecol, 2008, 19(11): 2515–2520. [周守标, 徐礼生, 吴龙华, 等. 镉和锌在皖景天细胞内的分布及化学形态 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2515–2520.]

[40] DUAN Y P, ZHANG Y, ZHAO B. Lead, zinc tolerance mechanism and phytoremediation potential of *Alcea rosea* (Linn.) Cavan. and *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. and ethylenediaminetetraacetic acid effect [J]. Environ Sci Pollut Res, 2022, 29(27): 41329–41343. doi: 10.1007/s11356-021-18243-2.

[41] SHI W G, ZHOU J, LI J, et al. Lead exposure-induced defense

responses result in low lead translocation from the roots to aerial tissues of two contrasting poplar species [J]. Environ Pollut, 2021, 271: 116346. doi: 10.1016/j.envpol.2020.116346.

[42] WENG B S, XIE X Y, WEISS D J, et al. *Kandelia obovata* (S., L.) Yong tolerance mechanisms to cadmium: Subcellular distribution, chemical forms and thiol pools [J]. Marine Pollut Bull, 2012, 64(11): 2453–2460. doi: 10.1016/j.marpolbul.2012.07.047.

[43] PAN X, SHI F C, LIU L M, et al. Effects of Cd, Zn and their interactions on accumulation, subcellular distribution and chemical forms of heavy metals in *Spartina alterniflora* [J]. Bull Bot Res, 2012, 32(6): 717–723. [潘秀, 石福臣, 刘立民, 等. Cd、Zn 及其交互作用对互花米草中重金属的积累、亚细胞分布及化学形态的影响 [J]. 植物研究, 2012, 32(6): 717–723. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2012.06.015.]

[44] TANG M, ZHANG X, TAN X R, et al. Accumulation, subcellular distribution, and chemical forms of zinc in three tree species [J]. Chin J Appl Ecol, 2021, 32(12): 4298–4306. [唐敏, 张欣, 谭欣蕊, 等. 锌在 3 种乔木中的积累及其亚细胞分布和化学形态 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(12): 4298–4306. doi: 10.13287/j.1001-9332.202112.033.]

[45] ZHU G X, XIAO H Y, GUO Q J, et al. Subcellular distribution and chemical forms of heavy metals in three types of Compositae plants from lead-zinc tailings area [J]. Environ Sci, 2017, 38(7): 3054–3060. [朱光旭, 肖化云, 郭庆军, 等. 铅锌尾矿污染区 3 种菊科植物体内重金属的亚细胞分布和化学形态特征 [J]. 环境科学, 2017, 38(7): 3054–3060. doi: 10.13227/j.hjkx.201612249.]