

光照与铅锌胁迫对东亚砂藓生理的影响

谢怡菲^{1*}, 丁佳¹, 唐亚琴¹, 朱达珠拉初¹, 杨秀珍¹, 胡霞^{1,2,3#}

¹乐山市特色植物资源创新利用工程技术研究中心, 四川 乐山

²西南山地濒危鸟类保护四川省高等学校重点实验室, 四川 乐山

³四川省林业草原竹纤维营养创新开发工程技术研究中心, 四川 乐山

收稿日期: 2026年8月5日; 录用日期: 2026年9月10日; 发布日期: 2026年9月22日

摘要

为了探究光照强度与铅锌胁迫及其交互作用对东亚砂藓生理代谢的影响, 对铅锌矿区的生态恢复提供相关数据支撑。以东亚砂藓植株为实验对象, 设置不同水平的铅锌胁迫(L_0 : $0 + 0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, L_1 : $125 + 100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, L_2 : $250 + 200 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, L_3 : $300 + 300 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, L_4 : $400 + 400 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)和不同强度的光照处理(全光照处理组 I_{100} : 100%全光照, 中度遮光组 I_{40} : 40%全光照, 重度遮光组 I_{10} : 10%全光照), 测定东亚砂藓叶绿素(Chl)含量、渗透调节物质(可溶性蛋白SP、脯氨酸Pro)、膜系统指标(相对电导率RC、丙二醛MDA)及抗氧化酶活性(过氧化物酶POD、过氧化氢酶CAT、超氧化物歧化酶SOD)。结果显示, 叶绿素含量在中度遮光下最高(I_{40} 较 I_{100} 提高72.53%), 而铅锌胁迫表现为 L_1 促进、 $L_3\sim L_4$ 抑制叶绿素合成的双重效应, L_4I_{100} 复合胁迫导致Chla含量降低26.45%。渗透调节物质(SP, Pro)和膜透性(RC)随铅锌浓度增加持续上升, 且全光照加剧其积累(L_4I_{100} 较对照增加3.41倍)。3种抗氧化酶活性均在 L_3 达峰值, 高浓度铅锌胁迫(L_4)显著抑制酶活性。结果说明东亚砂藓通过协同调控叶绿素代谢、渗透调节与抗氧化系统抵御多重胁迫, 其中度遮光下的高耐受性为生态修复提供理论依据。

关键词

光照, 铅锌胁迫, 东亚砂藓, 生理特征

Effects of Light and Pb-Zn Stress on Physiology and Enrichment of *Racomitrium japonicum*

Yifei Xie^{1*}, Jia Ding¹, Yaqin Tang¹, Dazhulachu Zhu¹, Xiuzhen Yang¹, Xia Hu^{1,2,3#}

¹Engineering Research Center for Innovative Utilization of Characteristic Plant Resources of Leshan, Leshan Sichuan

²Key Laboratory of Sichuan Province for Conservation of Endangered Birds in Southwest Mountainous Areas, Leshan Sichuan

*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: 谢怡菲, 丁佳, 唐亚琴, 朱达珠拉初, 杨秀珍, 胡霞. 光照与铅锌胁迫对东亚砂藓生理的影响[J]. 自然科学, 2026, 14(5): 695-703. DOI: 10.12677/ojns.2026.145073

Abstract

In order to explore the effects of light intensity, Pb-Zn stress and their interaction on the physiological metabolism of *Racomitrium japonicum*, and provide relevant data support for the ecological restoration of Pb-Zn mining areas. The plants of *Racomitrium japonicum* were collected in the field and exposed to different levels of Pb-Zn stress (L_0 : 0 + 0 mg·L⁻¹, L_1 : 125 + 100 mg·L⁻¹, L_2 : 250 + 200 mg·L⁻¹, L_3 : 300 + 300 mg·L⁻¹, L_4 : 400 + 400 mg·L⁻¹) and different intensities of light (I_{100} : full light intensity CK, I_{40} : 40% full sunlight, I_{10} : 10% full sunlight). The chlorophyll content, osmotic adjustment substances (SP, Pro), membrane system indexes (RC, MDA) and antioxidant enzyme activities (POD, CAT, SOD) were measured. Chlorophyll content was the highest under moderate shading (I_{40} increased by 72.53% compared with I_{100}), while Pb-Zn stress showed a dual effect of L_1 promotion and $L_3\sim L_4$ inhibition. Compound stress (L_4I_{100}) led to a 26.45% decrease in Chla content. The osmoregulatory substances (SP, Pro) and membrane permeability (RC) increased continuously with the increase of Pb-Zn concentration, and the accumulation of them was aggravated by full light (L_4I_{100} increased 3.41 times compared with the control); Antioxidant enzyme activity peaked at L_3 (CAT activity was 4.86 times that of the control), but high concentration stress (L_4) inhibited enzyme activity. *Racomitrium japonicum* resists multiple stresses through the coordinated regulation of chlorophyll metabolism, osmotic regulation and antioxidant system. Its high tolerance under moderate shading provide a theoretical basis for ecological restoration.

Keywords

Light, Pb-Zn Stress, *Racomitrium japonicum*, Physiological Characteristics

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

铅锌矿开采活动在推动经济发展的同时, 引发严重的生态环境问题。矿区大规模露天开采形成的高陡边坡不仅加剧水土流失, 也大大提升滑坡、泥石流等次生灾害发生风险[1]。当前生态修复技术主要采用工程固坡结合客土喷播植草的复合措施, 但施工成本高、植被存活率低以及后期养护困难等技术瓶颈[2], 难以实现矿区生态的长效恢复。苔藓植物因其独特的抗逆性和生态功能, 逐渐成为重金属污染区生物修复的研究焦点[3] [4]。东亚砂藓(*Racomitrium japonicum*)作为中国南北多省广泛分布的先锋物种, 在岩面、砂质土壤等贫瘠生境中展现出显著的生态竞争优势。作为小型旱生藓类的代表, 东亚砂藓可通过优化光合系统能量分配形成对重金属胁迫的特异性适应, 在重金属污染环境中展现出独特的生物修复潜能, 被认为是良好抗逆基因资源植物[5]-[7]。

我国的铅锌矿资源主要分布在云南、内蒙古、甘肃、广东、广西、四川等地, 其矿区多位于高海拔或开阔的强光照区域。这种特殊的地理分布特征与苔藓植物固有的荫生特性形成显著生态位错配, 构成了特殊的生态环境挑战[8]。同时, 长期的尾矿堆积导致矿区周边土壤重金属污染严重, 其中铅(Pb)、锌(Zn)

等元素浓度普遍超出环境背景值,局部区域甚至达到背景值的 89.8 倍[9]。在此背景下,铅锌尾矿区的苔藓生态修复面临光照强度和重金属毒性的双重胁迫:高强度光照不仅通过诱发光系统II(PSII)反应中心 D1 蛋白降解显著降低光化学效率(Fv/Fm 值),还会引发 NADPH/ATP 代谢失衡,导致活性氧(ROS)爆发性积累;重金属污染则通过破坏酶系统功能,加速膜脂过氧化进程,抑制光合作用与能量代谢进程,双重胁迫共同干扰苔藓植株的离子稳态和代谢平衡[10][11]。因此,光照与重金属的协同胁迫效应作为关键环境耦合因子,直接决定着苔藓修复系统的生态效能。

尽管现有研究已对单一胁迫条件下苔藓的生理响应开展了较多工作[12]-[15],但针对光照-重金属复合胁迫的交叉研究仍显不足。特别是关于不同光强梯度与铅锌复合污染交互作用下,东亚砂藓的生理整合响应机制仍存在重要知识缺口,包括其光合系统适应性调节机制、抗氧化防御体系响应特征等关键科学问题亟待系统阐明。本研究以东亚砂藓为研究对象,通过设置不同光照强度与铅锌浓度模拟胁迫,系统解析东亚砂藓在复合胁迫下的生理适应机制。研究成果将为铅锌尾矿区生态修复的物种筛选提供理论依据,并为优化矿区苔藓生态恢复参数优化提供关键技术支撑。

2. 材料与方法

供试材料东亚砂藓(*Racomitrium japonicum*)采于四川九寨沟风景区(海拔高度 2000~3100 m),去掉杂物和附带的土壤基质,自来水冲洗,去离子水清洗,预培养 1 周(温度 25℃/15℃,湿度 80%,光照强度 3500 lux,光周期 12 h:12 h)后选取长势一致的东亚砂藓植株作为初始材料,滤纸吸干表面水分后转移至培养瓶中(口径 10 cm,高 10 cm)开展光照和铅锌胁迫试验。每组样品处理设置 15 个重复,以减小偶然因素造成的试验误差。

试验设计采用随机区组试验设计(见表 1),包括铅锌和光照 2 个因素。参照陈超等人的研究方法[16],通过多次预试验结果将光照强度分为 3 个水平,分别为全光照处理组(I₁₀₀)、中度遮光组(I₄₀)、重度遮光组(I₁₀)。试验中不同光照环境的设置采用不同层数的遮荫网构建而成,用手持照度计首先测定自然光照下的强度(单位: lux),然后计算出 40%和 10%自然光强下的光强,最后调整至试验所需光照环境。根据多次预试验,选用不同层数的黑色遮阳网(规格 6 针)进行遮光处理,全光照处理组(I₁₀₀):全光照 12 h + 12 h(无遮阳网覆盖,光照强度 100%)、中度遮光组(I₄₀):40%全光照 12 h + 12 h(一层遮阳网覆盖 12 h + 12 h,遮光率近似为 60%)、重度遮光组(I₁₀):10%全光照 12 h + 12 h(两层遮阳网覆盖 12 h + 12 h,遮光率约为 90%)。根据土壤铅锌污染标准和铅锌矿山实际情况,添加不同浓度的(CH₃COO)₂Pb 和 ZnSO₄·7H₂O 混合溶液设置 5 个铅锌胁迫水平(L₀: 0 + 0 mg·L⁻¹, L₁: 125 + 100 mg·L⁻¹, L₂: 250 + 200 mg·L⁻¹, L₃: 300 + 300 mg·L⁻¹, L₄: 400 + 400 mg·L⁻¹)。将相同光照强度的苔藓植株放在气候箱中的同一层,并在每次加铅锌混合溶液时随机调换每层及每瓶样品的位置,以保证光照、温度和湿度的差异较小。胁迫处理 60 d 后,取东亚砂藓植株的幼嫩茎叶部位进行各项生理指标的测定。

Table 1. Experimental design of light and Pb-Zn stress

表 1. 光照和铅锌胁迫试验设计

铅锌胁迫(Pb-Zn Stress)/光照 Light	0 + 0 mg·L ⁻¹ (L ₀)	125 + 100 mg·L ⁻¹ (L ₁)	250 + 200 mg·L ⁻¹ (L ₂)	300 + 300 mg·L ⁻¹ (L ₃)	400 + 400 mg·L ⁻¹ (L ₄)
全光照 I ₁₀₀	L ₀ I ₁₀₀ (CK)	L ₁ I ₁₀₀	L ₂ I ₁₀₀	L ₃ I ₁₀₀	L ₄ I ₁₀₀
中度遮光 I ₄₀	L ₀ I ₄₀	L ₁ I ₄₀	L ₂ I ₄₀	L ₃ I ₄₀	L ₄ I ₄₀
重度遮光 I ₁₀	L ₀ I ₁₀	L ₁ I ₁₀	L ₂ I ₁₀	L ₃ I ₁₀	L ₄ I ₁₀

采用无水乙醇-丙酮(体积比 2:1)混合液浸提法测定测定叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)含量; DDS-

307A 型 RC 仪测定相对电导率(RC); 硫代巴比妥酸显色法测定丙二醛含量(MDA), 考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白(SP)含量, 酸性茚三酮法测脯氨酸(Pro)含量; 愈创木酚比色法测定过氧化物酶(POD)活性; 用羟胺法测超氧化物歧化酶(SOD)的活性; 钼酸铵法测定过氧化氢酶(CAT)活性[17]-[19]。

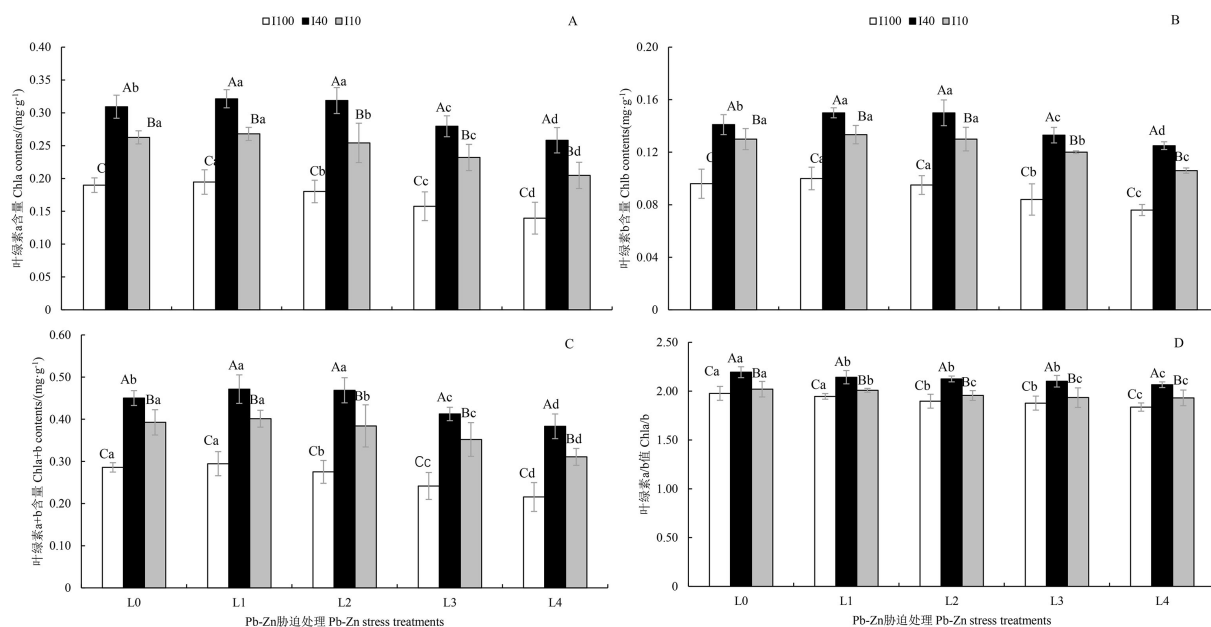
试验数据以“平均值 $\pm$ 标准偏差”来表示, 以光照和铅锌处理作为影响因素, 用 SPSS20.0 进行双因素方差分析, 最小显著差异法(LSD)比较组间差异, 显著性水平设为 $\alpha = 0.05$, 当 $P < 0.05$ 时, 统计结果具有统计学意义。

3. 结果和分析

3.1. 光照和铅锌胁迫对东亚砂藓叶绿素含量的影响

如图 1 所示, 东亚砂藓的 Chla 含量、Chlb 含量、Chla + b 含量、Chla/b 受光照和铅锌胁迫及二者交互作用极显著影响($P < 0.01$)。在不同光照条件下, 东亚砂藓叶绿素各指标均呈现一致的变化规律: 中度遮光组(I₄₀) > 重度遮光组(I₁₀) > 全光照组(I₁₀₀)。I₄₀ 处理组 Chla 含量、Chlb 含量、Chla + b 含量及 Chla/b 值分别比 I₁₀₀ 处理组平均提高 72.53%、54.99%、81.00%和 11.74%。铅锌胁迫对东亚砂藓叶绿素含量的影响则呈现浓度依赖性。同一光照强度下, 东亚砂藓的 Chla/b 值随铅锌胁迫强度增加而持续下降, L₄ 处理时降至最低值(1.94)。Chla 含量、Chlb 含量和 Chla + b 含量则表现出先升后降的趋势: L₁ 处理组各指标值显著高于对照, L₃ 和 L₄ 处理则明显低于对照($P < 0.01$)。强光和铅锌复合胁迫下, 东亚砂藓叶绿素含量较单一胁迫显著下降, 表现出协同抑制作用。L₄I₁₀₀ 处理组 Chla、Chlb 和 Chla + b 含量比 L₀I₁₀₀ 处理分别减少 26.45%、20.83%和 24.56%。

结果说明, 适度遮阴环境(I₄₀)能够促进叶绿素的合成与积累, 而铅锌胁迫对叶绿素合成表现为典型的“低浓度促进, 高浓度抑制”双重效应。



注: 图中 I₁₀₀、I₄₀、I₁₀ 分别为 100%全光照、40%全光照和 10%全光照处理; L₀、L₁、L₂、L₃、L₄ 为铅锌胁迫处理(L₀: 0 + 0 mg·L⁻¹, L₁: 125 + 100 mg·L⁻¹, L₂: 250 + 200 mg·L⁻¹, L₃: 300 + 300 mg·L⁻¹, L₄: 400 + 400 mg·L⁻¹), 下同。

Figure 1. Changes of chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a + b contents and chlorophyll a/b of *Racomitrium japonicum* under light and Pb-Zn stress

图 1. 光照和铅锌胁迫下东亚砂藓叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a + b 含量和叶绿素 a/b 的变化

图中不同大写字母表示不同光照处理数据差异具有统计学意义($P < 0.05$), 小写字母表示不同铅锌浓度处理数据差异具有统计学意义($P < 0.05$), 下同。

3.2. 光照和铅锌胁迫对东亚砂藓渗透调节物质和相对电导率的影响

如图 2 所示, 光照、铅锌胁迫及其交互作用对东亚砂藓的 SP、Pro 和 RC 值均具有极显著影响($P < 0.01$)。东亚砂藓的 SP、Pro 和 RC 值在不同处理下呈现一致变化规律: 相同光照条件下, 3 个指标值均随铅锌胁迫强度增加而持续上升, L₄ 处理达到峰值; 相同铅锌浓度下, 3 个指标值均表现为中度遮光组(I₄₀) < 重度遮光组(I₁₀) < 全光照处理组(I₁₀₀)。I₄₀ 处理组 SP、Pro 和 RC 值较 I₁₀₀ 处理分别平均降低 12.88%、10.13%和 15.72%。强光和铅锌复合胁迫下, 东亚砂藓 SP、Pro 和 RC 值均较单一胁迫显著增加。L₄I₁₀₀ 处理的 SP、Pro 和 RC 值分别是 L₀I₁₀₀ 处理的 3.41、1.29 和 2.90 倍。

该结果揭示双重胁迫的生物学效应: 铅锌单一胁迫显著诱导东亚砂藓合成 SP 和 Pro 来缓解重金属毒害, 而强光和铅锌的复合胁迫虽加剧细胞膜损伤, 却进一步激发渗透调节物质合成。这一现象表明, 植物在多重环境压力下通过主动增强渗透调节能力来维持生理稳态。

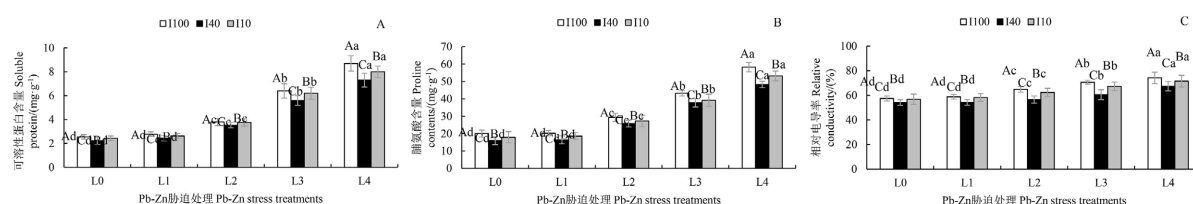


Figure 2. Changes of soluble protein contents, proline contents and relative conductivity of *Racomitrium japonicum* under light and Pb-Zn stress

图 2. 光照和铅锌胁迫下东亚砂藓可溶性蛋白含量、脯氨酸含量和相对电导率的变化

3.3. 光照和铅锌胁迫对东亚砂藓丙二醛含量和抗氧化酶活性的影响

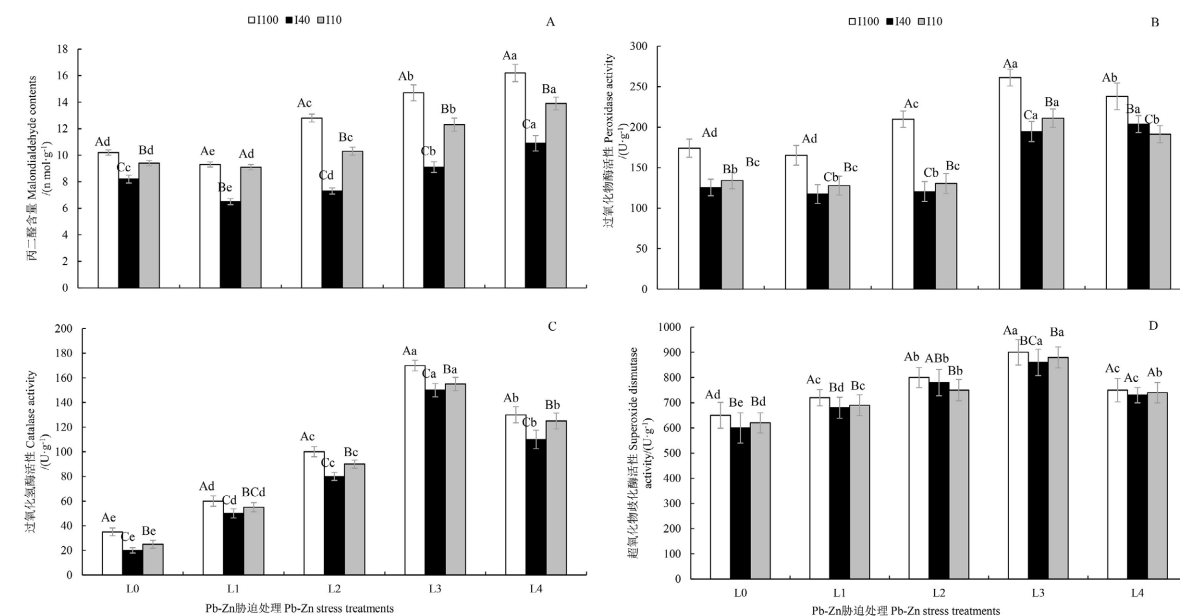


Figure 3. Changes of the contents of malondialdehyde, and the activity of peroxidase, catalase and superoxide dismutase in *Racomitrium japonicum* under light and Pb-Zn stress

图 3. 光照和铅锌胁迫下东亚砂藓丙二醛含量及过氧化物酶、过氧化氢酶和超氧化物歧化酶活性的变化

从图 3 可以看出,光照、铅锌胁迫及其交互作用对东亚砂藓的 MDA 含量和 3 种抗氧化酶活性均具有极显著影响($P < 0.01$)。随着铅锌胁迫浓度的增加,东亚砂藓的 MDA 含量呈现先降低后升高的趋势。 L_1 胁迫水平下,MDA 含量达到最低值;胁迫强度增至 L_4 时,MDA 含量达到最大,较对照组平均增加 46.54%。不同光照条件下,全光照处理(I_{100})东亚砂藓的 MDA 含量最高,中度遮光处理(I_{40})时 MDA 含量最低,较全光照组平均降低 33.54%。光照与铅锌胁迫的交互作用进一步表明,全光照处理 L_4 铅锌胁迫(L_4I_{100})导致 MDA 含量达到最大,较 L_0I_{100} 增加 58.82%。结果说明,东亚砂藓对低浓度铅锌胁迫具有一定的拮抗作用,但随着胁迫浓度的增加,拮抗作用逐渐减弱,并与光照强度共同作用表现出明显的协同损伤效应。

不同光照和铅锌胁迫处理下,东亚砂藓 POD、CAT 和 SOD 活性均呈现一致的变化趋势:随着铅锌胁迫强度的增加,3 种酶活性先升高后降低,并在 L_3 胁迫水平达到峰值($P < 0.01$)。光照条件极显著影响 3 种抗氧化酶的活性($P < 0.01$),其中全光照处理(I_{100})酶活性最高,中度遮光(I_{40})时酶活性最低。光照与铅锌胁迫的交互作用对 3 种酶活性具有极显著影响($P < 0.01$), L_3 铅锌胁迫与全光照处理(L_3I_{100})下 3 种抗氧化酶活性达到最高值,分别是最低值(L_0I_{40})的 1.50 倍、4.86 倍和 1.38 倍。结果表明,铅锌胁迫下东亚砂藓抗氧化系统的响应表现为“低促高抑”的趋势,适度的遮光能够减缓抗氧化系统的这种应激反应。

3.4. 东亚砂藓各生理指标间的相关性

东亚砂藓各生理指标的相关性分析显示(表 2),叶绿素含量与渗透调节物质(SP, Pro)、膜系统指标(RC, MDA)及抗氧化酶(POD, CAT, SOD)均呈不同程度的负相关关系。SP、Pro、RC、MDA 以及 3 种抗氧化酶间均呈现极显著正相关($P < 0.01$)。结果揭示了胁迫响应的协同机制:重金属与光照胁迫通过诱导渗透调节物质(SP, Pro)的过量积累和质膜透性(RC)的增强,间接抑制叶绿素合成。同时,抗氧化酶系统(POD, CAT, SOD)的同步激活表明,东亚砂藓通过协调渗透调节与氧化还原平衡的双重策略来抵御逆境压力。

Table 2. Correlation analysis of physiological indexes of *Racomitrium japonicum*
表 2. 东亚砂藓不同生理指标间的相关性分析

指标 Index	Chla	Chlb	Chla + b	Chla/b	SP	Pro	RC	MDA	POD	CAT
Chlb	0.991**									
Chla + b	0.999**	0.996**								
Chla/b	0.916**	0.864**	0.903**							
SP	-0.478**	-0.484**	-0.481**	-0.426**						
Pro	-0.530*	-0.538**	-0.534**	-0.470**	0.993**					
RC	-0.724**	-0.708**	-0.722**	-0.720**	0.913**	0.930**				
MDA	-0.866**	-0.858**	-0.866**	-0.825**	0.777**	0.808**	0.944**			
POD	-0.791**	-0.803**	-0.797**	-0.685**	0.762**	0.787**	0.847**	0.865**		
CAT	-0.434**	-0.415**	-0.430**	-0.474**	0.817**	0.818**	0.790**	0.668**	0.800**	
SOD	-0.330**	-0.297*	-0.321*	-0.428**	0.545**	0.553**	0.558**	0.464**	0.667**	0.920**

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

4. 讨论和结论

4.1. 东亚砂藓叶绿素含量对光照和铅锌胁迫的响应

作为生态系统中的先锋者和拓荒者, 藓类植物经过长期进化适应, 在形态、生理等方面形成了避免不利条件伤害的策略, 演化出多种抗逆机制[11][20]。叶绿素是绿色植物进行光合作用的主要色素, 其动态变化不仅能直观反映植物光能捕获效率, 还可作为诊断植物逆境伤害程度的生物标志[21]。本研究揭示东亚砂藓叶绿素组分(Chla、Chlb 及 Chla + b 含量)对铅锌胁迫呈现典型的低浓度促进、高浓度抑制的双向调节效应。这与孙守琴团队[22]关于铅胁迫的发现形成呼应, 进一步证实了苔藓植株对低剂量重金属存在适应性响应机制。高浓度的重金属胁迫则通过直接破坏植物细胞膜和叶绿体超微结构, 或抑制叶绿素合成关键酶的活性, 最终导致植物光合系统功能受损[23][24]。关于叶绿素 a/b 比值的研究显示, 重金属胁迫显著降低该数值, 这与 Chettri 等[25]重金属促进 Chla 向 Chlb 转化的结论相吻合。由于 Chla 主要吸收长波段光能而 Chlb 偏向短波捕获, 该比值的变化直观反映植物对不同光谱环境的适应策略[18], 其下降趋势暗示东亚砂藓通过调整色素比例来维持弱光条件下的光合效率。这些发现为解析苔藓植物的抗逆机理提供了新依据。

强光抑制苔藓光合色素的积累, 适度遮阴环境(I₄₀)显著提升叶绿素含量, 该现象在以往相关研究中获得佐证[26]。在复合胁迫条件下, 强光与铅锌交互作用呈现出胁迫抑制效应, 其叶绿素水平显著低于单一胁迫处理, 揭示不同环境因子对光合系统的非线性叠加影响。

4.2. 光照和铅锌胁迫对东亚砂藓渗透调节物质、膜系统稳定性和抗氧化酶活性的影响

与多数植物在重金属胁迫下通过合成渗透调节物质缓解毒害的机制一致, 本研究铅锌胁迫下东亚砂藓 SP 和 Pro 的持续积累(L₀至 L₄)进一步证实了渗透调节是苔藓应对环境压力的普遍策略, 这一现象可能与脯氨酸合成关键酶活性显著提高、金属硫蛋白基因表达上调等密切相关[27]-[29]。然而, 抗氧化酶活性(POD, CAT, SOD)的“低促高抑”趋势(L₃时达峰值后下降)与渗透调节物质(SP, Pro)的持续积累形成对比。类似现象在 Pb 胁迫下的齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)、真藓(*Bryum argenteum*)、尖叶匍灯藓(*Plagiomnium acutum*)中也有报道: 低浓度胁迫激活抗氧化系统以清除 ROS, 而高浓度胁迫导致酶活性抑制和氧化损伤加剧[13]。进一步研究发现, 强光 - 铅锌复合胁迫处理时(L₄I₁₀₀), 东亚砂藓抗氧化酶活性下降与 SP、Pro 持续升高的矛盾, 可能揭示东亚砂藓在能量分配上的权衡策略。当 ROS 清除需求超过抗氧化酶系统容量时, 植物优先将代谢资源分配给渗透调节物质合成, 而非依赖高耗能的抗氧化酶系统, 以维持结构完整性。

全光照(I₁₀₀)显著加剧铅锌胁迫的生理损伤效应, 表现为 MDA、RC、SP 和 Pro 的含量达到峰值, 而中度遮光(I₄₀)缓解了这一现象。已有的研究认为, 适度遮光可以通过降低光胁迫强度, 减少光系统损伤和 ROS 积累, 维持抗氧化酶活性(SOD, CAT)的稳态, 从而增强对重金属胁迫的耐受性[15]。然而, 值得关注的是, 本研究全光照处理(I₁₀₀)显著增强了东亚砂藓抗氧化酶活性(POD, CAT, SOD), 与强光下 MDA、RC、SP 和 Pro 含量的升高形成矛盾。这一结果说明尽管强光处理(I₁₀₀)使 POD、CAT 和 SOD 活性分别升高, 但其抗氧化防御体系仍不足以抵消强光 - 重金属协同胁迫导致的膜透性增加及渗透调节物质积累。重金属 - 强光复合胁迫诱导细胞内大量活性氧(ROS, O₂⁻, H₂O₂, ·OH)爆发积累, 酶促抗氧化系统 SOD-POD-CAT 负责直接清除部分 ROS, 但胁迫超过阈值时酶蛋白结构受重金属损伤, 酶促清除能力达到饱和上限。此时东亚砂藓进一步调动非酶抗氧化系统进行代偿防御, 包括抗坏血酸(AsA)、谷胱甘肽(GSH)、类黄酮、酚类物质以及脯氨酸小分子共同参与 ROS 淬灭, 构成 AsA-GSH 循环通路, 以此弥补酶促抗氧化系统清除能力的不足[22]。本研究中高胁迫下渗透调节物质持续升高而抗氧化酶活性下降, 说明

胁迫后期植物代谢资源发生权衡分配,更多碳源流向脯氨酸、可溶性蛋白等渗透保护与非酶抗氧化物质合成,以此减轻膜脂过氧化伤害,这也是苔藓植物应对多重胁迫的重要适应策略。ROS 不仅是氧化损伤因子,同时也作为信号分子参与 Ca^{2+} 、MAPK 级联信号通路,调控下游抗逆相关代谢响应。但在高浓度铅锌叠加全光照条件下 ROS 过量累积,信号功能转为氧化毒性,最终造成细胞膜完整性破坏,MDA 与相对电导率显著上升。

与单一胁迫研究相比,复合胁迫下生理指标的协同效应显著强于单一胁迫的累加效应。全光照与铅锌复合胁迫(L4I₁₀₀)显著加剧 MDA、SP 和 Pro 的含量,L4I₁₀₀ 处理的 SP 和 Pro 含量是单一光照胁迫(L0I₁₀₀)的 3.41 倍和 1.29 倍,而 MDA 含量增幅也高达 58.82%,远超单一光照胁迫。这一响应提示双重胁迫可能极大地放大损伤,并通过叠加氧化压力触发渗透调节物质的超补偿合成以维持细胞稳态。这一现象与刺槐在干旱-铅复合胁迫下的研究结果高度一致[30]。

5. 结论

中度遮光(I40)条件可显著提升东亚砂藓叶绿素含量;铅锌胁迫会破坏叶绿体膜系统,抑制光能分配,同时激活抗氧化酶系统,诱导渗透调节物质大量合成。强光与高浓度铅锌双重胁迫协同作用造成 Chla 含量显著下降,加剧光合损伤,诱发膜脂过氧化,扰乱细胞生理稳态。本研究结果来自室内受控模拟试验,实验基质、温湿度、重金属形态均与野外铅锌矿区存在明显差异;野外环境还存在土壤基质差异、复合污染、种间竞争、季节气候变化等多重约束。本结论仅可为铅锌矿区苔藓修复提供室内理论参考,为野外矿区原位修复实践提供基础。

基金项目

大学生创新创业训练计划项目(S202610649157X, 2026XJ168);乐山市科技计划项目(24YYJC0037);四川林业草原竹纤维营养创新开发工程技术研究中心项目(PETC202502);竹类病虫害防控与资源开发四川省重点实验室项目(ZLKF202503);乐山市特色植物资源创新利用工程技术研究中心项目(TSZW2025-4);西南山地濒危鸟类保护四川省高等学校重点实验室项目(BW202505)。

参考文献

- [1] 申艳军,杨博涵,王双明,等.黄河几字弯区煤炭基地地质灾害与生态环境典型特征[J].煤田地质与勘探,2022,50(6):104-117.
- [2] 夏红霞,刘李岚,周徐平,等.基于层次分析法的九寨沟震后裸岩边坡覆绿适用苔藓筛选[J].植物研究,2023,43(4):540-549.
- [3] 覃春,覃晟,蒋银妹,等.桂西北有色金属矿区苔藓植物的主要类群及重金属富集特征[J].环境保护前沿,2024,14(5):1158-1172.
- [4] 石遥,任军,覃方,等.煤矸石堆场苔藓植物多样性及重金属含量特征[J].山东化工,2022,51(6):46-49.
- [5] 沙伟,蒋卓君,张梅娟,等.砂藓抗旱相关基因 R_cSOD 的克隆及表达分析[J].基因组学与应用生物学,2019,38(5):2144-2151.
- [6] 杨阳.砂藓对 Fe^{3+} 、 Co^{2+} 、 Ni^{2+} 胁迫的生理生化响应及富集后炭化[D]:[硕士学位论文].绵阳:西南科技大学,2022.
- [7] 孙天国,沙伟,刘岩.复合重金属胁迫对两种藓类植物生理特性的影响[J].生态学报,2010,30(9):2332-2339.
- [8] 黎昌继,王秀荣,杨钰渊,等.美灰藓生长生理对遮荫程度的响应[J].北方园艺,2022(20):56-65.
- [9] 李会玲,刘严松,沈杜衡,等.铅锌矿集区土壤重金属含量高光谱反演方法研究[J].矿业研究与开发,2025,45(2):204-212.
- [10] 杨书蕊,卢从明.用合成生物学改善光合作用的强光抗性[J].生命科学,2024,36(9):1175-1184.
- [11] 钱申,王志侠,陈慧妹,等.不同微生境中水光温变化对毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性的影响[J].生态学报,2021,41(4):1482-1491.

- [12] Choudhury, S. and Panda, S.K. (2005) Toxic Effects, Oxidative Stress and Ultrastructural Changes in Moss *Taxithelium Nepalense* (Schwaegr.) Broth. under Chromium and Lead Phytotoxicity. *Water, Air, and Soil Pollution*, **167**, 73-90. <https://doi.org/10.1007/s11270-005-8682-9>
- [13] 王明明, 肖钰鑫, 庄伟伟. Pb 胁迫对西北地区三种藓类植物生理生化的影响[J]. 生态学杂志, 2023, 42(7): 1618-1626.
- [14] Seel, W., Hendry, G., Atherton, N. and Lee, J. (1991) Radical Formation and Accumulation *in Vivo*, in Desiccation Tolerant and Intolerant Mosses. *Free Radical Research Communications*, **15**, 133-141. <https://doi.org/10.3109/10715769109049133>
- [15] 郭玥微, 赵允格. 保存光强对耐干藓生理特性与营养繁殖的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2019, 47(5): 110-117.
- [16] 陈超, 罗光宇, 金则新, 等. 光照强度对景宁木兰幼苗叶片形态结构、化学计量特征和非结构性碳水化合物化合物的影响[J]. 生态学杂志, 2023, 42(6): 1307-1315.
- [17] Lassouane, N., Aid, F. and Lutts, S. (2013) Water Stress Impact on Young Seedling Growth of *Acacia Arabica*. *Acta Physiologiae Plantarum*, **35**, 2157-2169. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1252-7>
- [18] 王明明, 肖钰鑫, 庄伟伟. Pb-N 复合胁迫对齿肋赤藓生理生化的影响[J]. 环境科学与技术, 2022, 45(6): 10-18.
- [19] 黄筱涵, 宋思情, 龙丽君, 等. 铅锌胁迫对凹叶厚朴幼苗生长及铅锌积累的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2023, 49(6): 667-674.
- [20] Tavanti, T.R., Melo, A.A.R.D., Moreira, L.D.K., Sanchez, D.E.J., Silva, R.D.S., Silva, R.M.D., *et al.* (2021) Micronutrient Fertilization Enhances ROS Scavenging System for Alleviation of Abiotic Stresses in Plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, **160**, 386-396. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.01.040>
- [21] 刘涛, 刘文耀, 柳帅, 等. Pb²⁺、Zn²⁺胁迫对附生西南树平藓叶绿素含量和光合荧光特性的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(7): 1885-1893.
- [22] 孙守琴, 何明, 曹同, 等. Pb、Ni 胁迫对大羽藓抗氧化酶系统的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(4): 937-942.
- [23] Basile, A., Sorbo, S., Pisani, T., Paoli, L., Munzi, S. and Loppi, S. (2012) Bioaccumulation and Ultrastructural Effects of Cd, Cu, Pb and Zn in the Moss *Scorpiurum circinatum* (Brid.) Fleisch. & Loeske. *Environmental Pollution*, **166**, 208-211. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.03.018>
- [24] 李朝阳, 陈玲, 马陶武, 等. 湿地匍灯藓(*Plagiomnium acutum*)对 Pb 胁迫的生物标志物响应[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(2): 292-298.
- [25] Chettri, M.K., Cook, C.M., Vardaka, E., Sawidis, T. and Lanaras, T. (1998) The Effect of Cu, Zn and Pb on the Chlorophyll Content of the Lichens *Cladonia Convoluta* and *Cladonia Rangiformis*. *Environmental and Experimental Botany*, **39**, 1-10. [https://doi.org/10.1016/s0098-8472\(97\)00024-5](https://doi.org/10.1016/s0098-8472(97)00024-5)
- [26] 莫惠芝, 骆华容, 刘建华, 等. 不同光照条件对三种苔藓植物光合特性的影响[J]. 北方园艺, 2018(15): 85-91.
- [27] 蔡琪敏, 陈洁, 张志祥, 等. 铜胁迫对两种苔藓植物生理生化的影响[J]. 浙江林业科技, 2008, 28(6): 24-27.
- [28] 王晓娟, 王文斌, 杨龙, 等. 重金属镉(Cd)在植物体内的转运途径及其调控机制[J]. 生态学报, 2015, 35(23): 7921-7929.
- [29] 钟华, 董洁, 董宽虎. 盐胁迫对扁蓊豆幼苗脯氨酸积累及其代谢关键酶活性的影响[J]. 草业学报, 2018, 27(4): 189-194.
- [30] 马惠芳, 王进鑫, 张青, 等. 干旱和铅双重胁迫对刺槐叶片有机渗透调节物质的影响[J]. 西北林学院学报, 2012, 27(3): 1-6.