

不同生态型蜈蚣草对砷富集的差异及其机理

许飞飞, 马晓娜, 罗万清, 吴福勇

西北农林科技大学资源环境学院, 农业部西北植物营养与农业环境重点实验室, 杨凌 712100

摘要 土壤砷污染是全球尤其是东南亚和中国非常突出且亟需解决的环境问题。自砷超富集植物——蜈蚣草 (*Pteris vittata* L.) 发现以来, 一直是国内外学者研究的一个热点。深入理解蜈蚣草体内砷代谢和富集机制是有效利用植物修复技术治理砷污染土壤的关键。在长期的自然进化过程中, 蜈蚣草逐渐分化出不同生态型。已有研究结果显示: 不同生态型蜈蚣草在砷富集和砷耐性等方面均存在明显差异。本文在系统分析蜈蚣草砷富集特征、机理的基础上, 重点阐述了生态型差异对蜈蚣草砷富集的影响方面的最新研究进展。研究结果显示: 非污染生态型与污染生态型蜈蚣草相比砷富集能力更为高效, 说明通过选择性的利用合适的蜈蚣草生态型将明显改善植物修复的效率。不同生态型蜈蚣草砷富集与砷耐性差异的分子机理尚不清楚, 相关关键功能基因及其过程尚需深入研究。

关键词 砷污染; 蜈蚣草; 生态型; 种内差异

砷(As)在地壳中的含量约为 $1.8\sim 2.1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 广泛存在于自然环境中。尽管与磷同属于第V族, 但As及其化合物均被认为是致癌物质^[1]。砷化合物分为无机砷(As(V)和As(III))和有机砷(主要为二甲基砷酸(dimethylarsinic acid, DMAA)和单甲基砷酸(monomethylarsonic acid, MMAA)两类^[2], 其毒性存在明显差别。As(III)的毒性是As(V)的60倍, 无机砷的毒性远远高于有机砷, As(V)的毒性约为DMAA和MMAA的70倍^[3]。近年来, As污染成为全球特别是东南亚及中国局部地区非常突出且亟需解决的环境问题^[4]。孟加拉国约8000万居民(占该国总人口的61.5%)饮用水As含量超过 $100\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, 远远高于WHO规定的饮用水砷含量标准($10\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)^[5]。2014年4月全国土壤污染状况调查结果显示: 19.4%农田土壤遭受污染尤其是重金属污染, 其中As点位超标率为2.7%^[6]。2010年中国累计消耗煤炭33.8亿t, 根据煤炭中As含量及其排放系数计算相当于排放9000 t As^[7-8]。湖南郴州、甘肃白银等地铅、锌冶炼厂周边土壤中As含量达到 $133\sim 24500\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ^[9-11]。湖南省受金属开采及冶炼影响地区50%的水稻谷粒As含量超过国家标准($0.15\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, GB 2762—2005), 最高达 $7.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ^[12-13]。全球数百万居民正在遭受As污染危害, 数10万居民死于慢性As中毒^[14-15]。因此, 亟需开发高效、切实可行的As污染土壤修复技术。

As污染土壤治理是世界各国面临的一个共同难题。传统的物理、化学治理技术由于存在工程量大、费用高、易造成二次污染、破坏土壤理化性质等缺点^[16], 不太适宜于大面积As污染土壤的治理。植物修复技术是指利用植物及其根际微生物原位修复污染土壤^[17-19]。以超富集植物为基础的植物修复技术由于投资和维持成本低、环境扰动小、易于被接受等优点^[19-21], 一直是国内外学术界研究的热点。As超富集植物——蜈蚣草(*Pteris vittata* L.)的发现, 大大增强了人们利用植物修复技术治理As污染土壤的信心和希望^[22]。Wu等^[23]室内试验研究结果显示: 不同生态型蜈蚣草As富集能力存在明显差异。本文拟在系统分析蜈蚣草As富集特征、机理的基础上, 综述不同生态型蜈蚣草对砷富集的差异及其富集机理的最新研究进展。

1 蜈蚣草As吸收、富集特征及其机理

超富集植物(Hyperaccumulator)是指植物地上部分能够吸收超过 $100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的Cd, 或超过 $300\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的Cu、Co、Cr, 或超过 $1000\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的As、Ni、Pb, 或超过 $3000\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的Zn, 或超过 $10000\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的Mn^[24]。超富集植物只占植物界很少一部分, 截至目前累计发现各类超富集植物500多种^[24], 其中As超富集植物14种^[20, 22, 25-31]。与其他As超富集植物相比, 蜈

收稿日期: 2015-11-24; 修回日期: 2016-12-02

基金项目: 陕西省自然科学基金基础研究计划项目(2016JM4004); 中央高校基本科研业务费专项资金项目(2452015179)

作者简介: 许飞飞, 硕士研究生, 研究方向为土壤污染修复, 电子邮箱: 395091175@qq.com; 吴福勇(通信作者), 教授, 研究方向为土壤植物修复、超富集植物重金属毒性机理及其根际过程, 电子邮箱: wfy09@163.com

引用格式: 许飞飞, 马晓娜, 罗万清, 等. 不同生态型蜈蚣草对砷富集的差异及其机理[J]. 科技导报, 2017, 35(3): 86-91. doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2017.03.010

蜈蚣研究相对较为充分。

1.1 显著的超富集 As 能力

一般植物体内 As 含量小于 $10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 蜈蚣草与它们相比具有超强的 As 富集能力^[31-32], 其地上部分 As 含量高达 $22600 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[22], 生物富集系数 (bioaccumulation factor: 植物地上部分 As 含量与根际土壤 As 含量的比值) 可达 1450^[33]。Zhao 等^[26]和 Wang 等^[31]均发现超富集 As 是蜈蚣草的一种固有属性。Fayiga 等^[34]研究结果表明: 相同时间内蜈蚣草吸收与转运到地上部分的 As 约为非超富集植物 *Nephrolepis exaltata* 的 10 倍。As(V) 处理 8 h 后, 蜈蚣草根所吸收 As 中的 76% 被转运至地上部分, 而非超富集植物 *P. tremula* 只有 9% 的 As 被转运至地上部分^[32]。吸收动力学试验进一步证明: 蜈蚣草吸收 As(V) 过程中的米氏常数 K_m 显著小于非 As 超富集植物 *N. exaltata*, 说明蜈蚣草对 As(V) 具有更强的亲和力^[35]。蜈蚣草既能高效吸收 As(V) 也能高效吸收 As(III)^[36]。与其他植物相似, As(V) 主要通过磷酸盐运输通道被蜈蚣草根吸收^[35,37], As(III) 则主要通过水通道蛋白进入蜈蚣草体内^[38], 但是目前尚未有文献报道蜈蚣草具有如此强的 As 吸收和转运能力的原因。

1.2 独特的忍耐和富集 As 机制

蜈蚣草体内 78%~96% 的 As 分布于羽叶中^[22,39-40], 储存于细胞液泡内^[40-41]。羽叶中 85% 的 As 以 As(III) 形态存在, 其余为 As(V)、微量的甲基砷和二甲基砷^[22,37]。蜈蚣草根内 As(V) 的含量占明显优势, As(III) 只占根内总 As 量的 10%~40%^[35,40]。蜈蚣草体内 As 的生理作用尚不清楚。Rathinasa-bapathi 等^[42]和 Mathews 等^[43]认为, 蜈蚣草体内富集大量 As 的原因可能是为了防御食草类害虫。

大多数非超富集植物主要通过以下机制获得对 As 的耐性: 一是通过抑制高亲和磷的吸收通道减少植物 As 的吸收, 从而增加对 As 的耐性^[44-45]; 二是所吸收的 As(V) 在植物体内被还原为 As(III), 毒性较高的 As(III) 再与硫醇 (Thiols) 尤其是植络素 (PCs) 络合为毒性较小的有机态 As^[45-46]。与以上机理完全不同, 蜈蚣草拥有一些独特的耐 As 机制, 最为显著的是蜈蚣草具有高效的还原 As(V) 的能力。As(V) 处理 1 h 后, 蜈蚣草根内便能够检测到 As(III) 的存在^[47], 且其吸收的 As(V) 中有 40% 被还原为 As(III)^[35]。Tu 等^[48]将蜈蚣草离体的根和羽叶浸泡在含 As(V) 的营养液中 24 h 后发现: 羽叶中 90% 以上的 As 为 As(III), 根系中 20% 以上的 As 为 As(III)。Duan 等^[49]研究结果显示: 蜈蚣草根内 As 酸盐还原酶在 As 形态转化的过程中发挥着至关重要的作用, 且其根内 As 酸盐还原酶的活性显著高于非超富集植物如水稻、拟南芥。As 酸盐还原酶基因 (*PvACR2*) 已经从蜈蚣草的 cDNA 文库中克隆出, 该基因与 *ScACR2* 具有较高的同源性^[50]。在谷胱甘肽 (GSH) 等协同因子存在的条件下, 纯化的 *PvACR2* 蛋白质表达产物在体外能够将 As(V) 还原为 As(III)^[50]。蜈蚣草体内的 GSH 等其他还原性物质也能将 As(V) 还原为 As(III)^[49]。其次是蜈蚣草羽叶中的砷主要存储于表皮细胞的液泡中, 液泡的区隔化作

用降低了砷的毒性。Indriolo 等^[51]发现: 蜈蚣草液泡膜内亚砷酸盐转运蛋白基因 *PvACR3* 可将 As(III) 转运至液泡内。液泡中砷含量占羽叶总砷含量的 91%^[52]。此外, Zhao 等^[53]发现: 蜈蚣草体内被植络素 (PCs) 络合的 As 只占总 As 的 1%~3%, 这说明 PCs 在蜈蚣草耐 As 的机制中作用有限, 与大多数非超富集植物的耐 As 机制明显不同。

2 植物生态型的概念及分类

1922 年瑞典遗传生态学家 Turesson 首次提出了生态型 (ecotype) 的概念: 即同一物种因适应不同生境而表现出的、具有一定结构或功能差异的不同类群^[54]。植物生态型是指同种植物长期生长在不同的生长环境中, 因趋异适应而形成的在生态学上有差别的同种异地个体或种群^[55]。根据形成生态型的主导生态因子不同, 一般将植物划分为 3 种生态型: 气候生态型, 长期适应不同的光周期、气温和降水等气候因子而形成的各种生态型; 土壤生态型, 长期在不同的土壤水分、温度和肥力等自然和栽培条件的作用下而形成的生态型; 生物生态型, 主要在生物因子的作用下形成的生态型^[56]。多数植物因地理分布广、气候和土壤条件差异大, 生境异质性和自然选择往往导致单一物种存在多种生态型^[57]。植物种群为适应环境选择的压力而诱导产生对胁迫的抗性、耐性、生理、生物化学特性更多样的基因, 这可能会导致其适应性增强或减弱^[58]。部分植物不同生态型在形态上表现出差异, 部分只在生理或生化上有差异而在形态上并无明显差异。

3 不同生态型对蜈蚣草 As 富集的影响

蜈蚣草在自然界分布范围相当广泛, 美国、英国、泰国和中国等地均有发现, 无论是 As 污染土壤还是非污染土壤均能正常生长^[20,22,25-26,30-31,59]。在长期进化过程中, 为适应特殊立地条件下不利的自然环境, 生长于 As 污染土壤的蜈蚣草 (污染生态型) 与生长于非污染土壤的蜈蚣草 (非污染生态型) 相比存在明显的生理差异。室内模拟 As 污染条件下, 非污染生态型比污染生态型蜈蚣草生长更旺盛, 前者 (源自于香港大埔窑自然保护区) 地上部分干重约为后者 (大顺堙生态型) 干重的 2.1~2.5 倍^[23]。污染生态型蜈蚣草与其相应的非污染生态型相比, 还具有显著高的 As、Pb 和 Zn 耐性^[23,59]。无论是野外调查还是室内研究均证实: 非污染生态型与污染生态型蜈蚣草对 As 的吸收与富集存在明显差异, 前者与后者相比吸收、富集 As 能力更强 (表 1)。非污染生态型蜈蚣草 (香港生态型) 吸收 As 总量是另外 2 个污染生态型蜈蚣草 (分别源于湖南省大顺堙 As 污染点和湖南省金川塘 As 污染点) 的 1.1~1.9 倍^[23]。Wan 等^[60]也发现: 来源于不同 As 污染土壤中的蜈蚣草 As 吸收、As 耐性存在明显差异。在其他重金属 (如 Pb, Zn) 存在的情况下, 非污染生态型蜈蚣草对砷的吸收效率依然高于污染生态型蜈蚣草^[61]。非污染生态型与污染生态型蜈蚣草相比 As 吸收更为高效的主要机理为: 1) 非污染生态型蜈蚣草地上部分生物量更大; 2) 非污染生态型蜈蚣草根系无论是对

As(V)还是对As(III)的吸收速率均更高;3)非污染生态型蜈蚣草地下部分向地上部分转移As的能力更强^[59]。此外,不同生境下的丛枝菌根真菌菌株对蜈蚣草As的积累也能产生显

著的影响,非污染型菌株比污染型菌株表现出更强的促进作用^[62-63],这可能是导致不同生态型蜈蚣草As吸收差异的另一原因。

表1 不同生态型蜈蚣草砷富集特征

Table 1 Characteristics of arsenic accumulation of different ecotypes of *Pteris vittata* L.

生态类型	来源	野外土壤砷质量分数/(mg·kg ⁻¹)	室内试验		地上部分砷质量分数/(mg·kg ⁻¹)	参考文献
			土壤砷质量分数/(mg·kg ⁻¹)	培育时间		
非污染生态型	香港大浦滘	9.78	—	—	17.4	[9]
非污染生态型	广西南宁	10.7	—	—	48.5	[59]
非污染生态型	广州中大校园	13.3	—	—	54.4	[59]
非污染生态型	广西南丹	26.7	—	—	142	[59]
污染生态型	湖南大顺垄	20710	—	—	1373	[9]
污染生态型	湖南野鸡尾	6108	—	—	1130	[9]
污染生态型	浙江衢州	151	—	—	112	[59]
污染生态型	湖南 113°09'59"E 25°43'15"N	108	—	—	4650	[60]
污染生态型	湖南 113°09'05"E 25°48'04"N	1159	—	—	1003	[60]
污染生态型	湖南 113°09'39"E 25°43'25"N	3579	—	—	402	[60]
污染生态型	湖南 113°09'53"E 25°43'23"N	7527	—	—	4207	[60]
非污染生态型	广州中大校园	—	50	12周	1601	[31]
非污染生态型	香港大浦滘	—	50	12周	1659	[59]
非污染生态型	广西南宁	—	50	12周	1472	[59]
非污染生态型	广州中大校园	—	50	12周	1209	[59]
污染生态型	广东乐昌	—	50	12周	285	[31]
污染生态型	湖南大顺垄	—	50	12周	481	[59]
污染生态型	广西南丹	—	50	12周	1197	[59]
污染生态型	浙江衢州	—	50	12周	2546	[59]

室内研究结果初步显示:非污染生态型与污染生态型蜈蚣草相比还存在明显的基因差异。非污染生态型与污染生态型蜈蚣草根系对As(V)和As(III)的吸收均符合米氏吸收方程,前者根系对As(V)和As(III)的最大吸收速率(V_{max})均明显高于后者,说明前者根系细胞膜内单位转运蛋白(磷酸转运蛋白和水通道蛋白)的数量要明显多于后者^[59]。蜈蚣草既超富集As,也对As具有超耐性,但这2个特性可能分别受不同基因控制。来自低As污染区的生态型比高As污染区的蜈蚣草生态型积累的As含量高80%,然而后者展现出更强的As耐性,具有比前者高5倍的生物量^[60]。Wu等^[23]研究也发现:非污染生态型蜈蚣草有较高的As积累能力,但是在As耐性方面要比污染生态型差。这与另一超富集植物天蓝遏蓝菜(*Thlaspi caerulescens*)明显不同:源自法国南部的Ganges生

态型比源自比利时的Prayon生态型不仅积累更多的Cd,而且对Cd的耐性也更强,表现出协同性^[64]。然而也有研究表明:来自As污染区佛罗里达州、非As污染区牛津和法国奥隆扎克(Olonzac)3个地方的蜈蚣草并没有对As的积累产生显著性差异^[65]。此外,源自于贵州省兴仁县回龙镇2处污染区蜈蚣草As积累也没有发现显著性差异^[66],因此,不同生态型蜈蚣草As吸收及As耐性机理是否存在差异,尚需深入系统研究。

综上所述,尽管在蜈蚣草As吸收、转运、还原和富集方面取得了一些重要进展,但蜈蚣草As吸收和As耐性的种内差异机理仍不明晰,影响不同生态型蜈蚣草对As的吸收、积累与分布的因素尚不清楚。截至目前,国内外从不同生态型蜈蚣草对As吸收、转运、还原存在差异的角度去揭示蜈蚣草As富集和As耐性机理的文献报道仍十分少见。

4 展望

近30年来,随着工农业持续高速发展和城市化进程不断加快,中国土壤环境状况总体呈恶化态势,部分地区土壤污染形势相当严峻,采取以超富集植物——蜈蚣草为基础的植物修复技术治理As污染土壤,对于合理利用土地、确保农产品质量安全具有极其重要的意义。今后应重点在以下几个方向开展研究。

1) 理想As修复植物生态型的筛选和培育:中国幅员广阔,地域差别大,应广泛存在不同蜈蚣草生态型,筛选和培育适用范围更广、栽培更容易、生物量更大的生态型,为As污染土壤的植物修复技术走向产业化提供前提条件。

2) 不同生态型蜈蚣草As富集与As耐性差异的分子机理:不同生态型蜈蚣草对As富集、As耐性等方面存在显著性差异,但目前研究大多停留在宏观水平,而对不同生态型蜈蚣草As富集与As耐性差异的分子机理研究较少。深入研究蜈蚣草超富集As的机制,充分挖掘其关键功能基因,揭示相关过程和机理有利于提高植物修复效率。

3) 不同生态型蜈蚣草多基因组比对:蜈蚣草基因组很大且缺少有效的转基因手段,截至目前其基因组图谱尚不清楚。在全面了解蜈蚣草基因组图谱和序列分析的基础上,通过比对不同生态型蜈蚣草多基因组,有望对砷富集及砷耐性至关重要的基因结构及其调控作用有所了解。

参考文献(References)

- [1] International Agency for Research on Cancer. Some drinking-water disinfectants and contaminants, including arsenic[R]. Geneva: WHO, 2004.
- [2] Ng J C. Environmental contamination of arsenic and its toxicological impact on humans[J]. Environmental Chemistry, 2005, 2(3): 146-160.
- [3] World Health Organization. Arsenic compounds, environmental health criteria 224[R]. Geneva: WHO, 1998.
- [4] Meharg A A. Arsenic in rice—understanding a new disaster for South-East Asia[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(9): 415-417.
- [5] Hossain M F. Arsenic contamination in Bangladesh— an overview[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2006, 113(1-4): 1-16.
- [6] Zhao F J, Ma Y B, Zhu Y G, et al. Soil contamination in China: Current status and mitigation strategies[J]. Environmental Science & Technology, 2015, 49: 750-759.
- [7] 《中国环境年鉴》编辑委员会. 中国环境年鉴[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2011: 22.
The China Environment Yearbook Editing Committee. China's environmental yearbook[M]. Beijing: China Environment Yearbook Publisher, 2011: 22.
- [8] Luo L, Ma Y B, Zhang S Z, et al. An inventory of trace element inputs to agricultural soils in China[J]. Journal of Environmental Management, 2009, 90(8): 2524-2530.
- [9] Wu F Y, Ye Z H, Wu S C, et al. Metal accumulation and arbuscular mycorrhizal status in metallicolous and nonmetallicolous populations of *Pteris vittata* L. and *Sedum alfredii* Hance[J]. Planta, 2007, 226(6): 1363-1378.
- [10] Zhu Y G, Sun G X, Lei M, et al. High percentage inorganic arsenic content of mining impacted and nonimpacted Chinese rice[J]. Environmental Science & Technology, 2008, 42(13): 5008-5013.
- [11] 曾希柏, 苏世鸣, 吴翠霞, 等. 农田土壤中砷的来源及调控研究与展望[J]. 中国农业科技导报, 2014, 16(2): 85-91.
Zeng Xibai, Su Shiming, Wu Cuixia, et al. Research and prospect of arsenic source and its regulation in arable land soil[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2014, 16(2): 85-91.
- [12] Liao X Y, Chen T B, Xie H, et al. Soil As contamination and its risk assessment in areas near the industrial districts of Chenzhou City, Southern China[J]. Environment International, 2005, 31: 791-798.
- [13] Williams P N, Villada A, Deacon C, et al. Greatly enhanced arsenic shoot assimilation in rice leads to elevated grain levels compared to wheat and barley[J]. Environmental Science & Technology, 2007, 41(19): 6854-6859.
- [14] Chowdhury U K, Biswas B K, Roychowdhury T, et al. Groundwater arsenic contamination in Bangladesh and West Bengal, India[J]. Environmental Health Perspectives, 2000, 108(5): 393-397.
- [15] Das D, Chatterjee A, Mandal B K, et al. Arsenic in ground-water in 6 districts of West Bengal, India—the biggest arsenic calamity in the world. 2. arsenic concentration in drinking-water, hair, nails, urine, skin-scale and liver-tissue (biopsy) of the affected people[J]. Analyst, 1995, 120(3): 917-924.
- [16] Wenzel W W, Adriano D C, Salt D, et al. Phytoremediation: A plant-microbe-based remediation system[M]//Adriano D C, Bollag J M, Frankenberger W T J, Sims R C, eds. Bioremediation of Contaminated Soils. Agronomy Monograph No. 37. Madison, WI, USA, 1999: 456-508.
- [17] Kramer U. Phytoremediation: novel approaches to cleaning up polluted soils[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2005, 16(2): 133-141.
- [18] Van Nevel L, Mertens J, Oorts K, et al. Phytoextraction of metals from soils: How far from practice? [J] Environmental Pollution, 2007, 150(1): 34-40.
- [19] Marques A P G C, Rangel A O S S, Castro P M L. Remediation of heavy metal contaminated soils: Phytoremediation as a potentially promising clean-up technology[J]. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, 2009, 39(8): 622-654.
- [20] Chen T B, Wei Z Y, Huang Z C, et al. Arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. and its arsenic accumulation[J]. Chinese Science Bulletin, 2002, 47(11): 901-905.
- [21] Leduc D L, Terry N. Phytoremediation of toxic trace elements in soil and water[J]. Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 2005, 32(11/12): 514-520.
- [22] Ma L Q, Komar K M, Tu C, et al. A fern that hyperaccumulates arsenic[J]. Nature, 2001, 409: 579.
- [23] Wu F Y, Ye Z H, Wu S C, et al. Variation in arsenic, lead and zinc tolerance and accumulation in six populations of *Pteris vittata* L from China[J]. Environmental Pollution, 2009, 157: 2394-2404.
- [24] Van Der Ent A, Baker A J M, Reeves R D, et al. Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: facts and fiction[J]. Plant and Soil, 2013, 362(1/2): 319-334.
- [25] Visoottiviseth P, Francesconi K, Sridokchan W. The potential of Thai indigenous plant species for the phytoremediation of arsenic contaminated land[J]. Environmental Pollution, 2002, 18(3): 453-461.
- [26] Zhao F J, Durham S J, Mcgrath S P. Arsenic hyperaccumulation by different fern species[J]. New Phytologist, 2002, 156(1): 27-31.
- [27] Meharg A A. Variation in arsenic accumulation—hyperaccumulation in

- ferns and their allies[J]. *New Phytologist*, 2003, 157(1): 25–31.
- [28] Du W B, Li Z A, Zou B, et al. *Pteris multifida* Poir., a new arsenic hyperaccumulator: Characteristics and potential[J]. *International Journal Environment and Pollution*, 2005, 23(4): 388–396.
- [29] Srivastava M, Ma L Q, Santos J A G. Three new arsenic hyperaccumulating ferns[J]. *Science of the Total Environment*, 2006, 364(1–3): 24–31.
- [30] Wang H B, Ye Z H, Shu W S, et al. Arsenic uptake and accumulation in fern species growing at arsenic-contaminated sites of southern China: Field survey[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2006, 8(1): 1–11.
- [31] Wang H B, Wong M H, Lan C Y, et al. Uptake and accumulation of arsenic by 11 *Pteris* taxa from southern China[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 145(1): 225–233.
- [32] Caille N, Zhao F J, McGrath S P. Comparison of root absorption, translocation and tolerance of arsenic in the hyperaccumulator *Pteris vittata* and the nonhyperaccumulator *Pteris tremula*[J]. *New Phytologist*, 2005, 165(3): 755–761.
- [33] Tu C, Ma L Q, Bondada B. Arsenic accumulation in the hyperaccumulator Chinese brake and its utilization potential for phytoremediation [J]. *Journal of Environmental Quality*, 2002, 31(5): 1671–1675.
- [34] Fayiga A O, Ma L Q, Santos J, et al. Effects of arsenic species and concentrations on arsenic accumulation by different fern species in a hydroponic system[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2005, 7(3): 231–240.
- [35] Poynton C Y, Huang J W W, Blaylock M J, et al. Mechanisms of arsenic hyperaccumulation in *Pteris* species: Root as influx and translocation[J]. *Planta*, 2004, 219(6): 1080–1088.
- [36] Kertulis G M, Ma L Q, Macdonald G E, et al. Arsenic speciation and transport in *Pteris vittata* L. and the effects on phosphorus in the xylem sap[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 54(3): 239–247.
- [37] Wang J R, Zhao F J, Meharg A A, et al. Mechanisms of arsenic hyperaccumulation in *Pteris vittata*. Uptake kinetics, interactions with phosphate, and arsenic speciation[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(3): 1552–1561.
- [38] Mathews S, Rathinasabapathi B, Ma L Q. Uptake and translocation of arsenite by *Pteris vittata* L.: Effects of glycerol, antimonite and silver [J]. *Environmental Pollution*, 2011, 159(12): 3490–3495.
- [39] Chen T B, Yan X L, Liao X Y, et al. Subcellular distribution and compartmentalization of arsenic in *Pteris vittata* L.[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(24): 2843–2849.
- [40] Pickering I J, Gumaelius L, Harris H H, et al. Localizing the biochemical transformations of arsenate in a hyperaccumulating fern [J]. *Environmental Science and Technology*, 2006, 40(16): 5010–5014.
- [41] Lombi E, Zhao F J, Fuhrmann M, et al. Arsenic distribution and speciation in the fronds of the hyperaccumulator *Pteris vittata*[J]. *New Phytologist*, 2002, 156(2): 195–203.
- [42] Rathinasabapathi B, Rangasamy M, Froeba J, et al. Arsenic hyperaccumulation in the Chinese brake fern (*Pteris vittata*) deters grasshopper (*Schistocerca americana*) herbivory[J]. *New Phytologist*, 2007, 175(2): 363–369.
- [43] Mathews S, Ma L Q, Rathinasabapathi B, et al. Arsenic reduced scale-insect infestation on arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(2–3): 282–286.
- [44] Meharg A A, Hartley-Whitaker J. Arsenic uptake and metabolism in arsenic resistant and nonresistant plant species[J]. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 29–43.
- [45] Hartley-Whitaker J, Woods C, Meharg A A. Is differential phytochelatin production related to decreased arsenate influx in arsenate tolerant *Holcus lanatus*?[J]. *New Phytologist*, 2002, 155(2): 219–225.
- [46] Hartley-Whitaker J, Ainsworth G, Vooijs R, et al. Phytochelatin are involved in differential arsenate tolerance in *Holcus lanatus*[J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(1): 299–306.
- [47] Su Y H, McGrath S P, Zhu Y G, et al. Highly efficient xylem transport of arsenite in the arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata*[J]. *New Phytologist*, 2008, 180(2): 434–441.
- [48] Tu S, Ma L Q, Macdonald G E, et al. Effects of arsenic species and phosphorus on arsenic absorption, arsenate reduction and thiol formation in excised parts of *Pteris vittata* L.[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 51(2): 121–131.
- [49] Duan G L, Zhu Y G, Tong Y P, et al. Characterization of arsenate reductase in the extract of roots and fronds of Chinese brake fern, an arsenic hyperaccumulator[J]. *Plant Physiology*, 2005, 138(1): 461–469.
- [50] Ellis D R, Gumaelius L, Indriolo E, et al. A novel arsenate reductase from the arsenic hyperaccumulating fern *Pteris vittata*[J]. *Plant Physiology*, 2006, 141(4): 1544–1554.
- [51] Indriolo E, Na G, Ellis D, et al. A vacuolar arsenite transporter necessary for arsenic tolerance in the arsenic hyperaccumulating fern *Pteris vittata* is missing in flowering plants[J]. *Plant Cell*, 2010, 22(6): 2045–2057.
- [52] Yang X X, Chen H, Dai X J, et al. Evidence of vacuolar compartmentalization of arsenic in the hyperaccumulator *Pteris vittata*[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2009, 54(22): 4229–4233.
- [53] Zhao F J, Wang J R, Barker J H A, et al. The role of phytochelatin in arsenic tolerance in the hyperaccumulator *Pteris vittata*[J]. *New Phytologist*, 2003, 159(2): 403–410.
- [54] Turesson G. The species and the variety as ecological units[J]. *Hereditas*, 1922, 3(1): 100–113.
- [55] Briggs D, Walters S M. *Plant variation and evolution*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [56] 骆世明. *农业生态学*[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 27–29. Luo Shiming. *Agricultural ecology*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2001: 27–29.
- [57] Kristina M H, Susan J M. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18(3): 147–155.
- [58] John K M, Caroline E C, Susan H, et al. ‘How Local Is Local?’—A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration [J]. *Restoration Ecology*, 2005, 13(3): 432–440.
- [59] Wu F Y, Deng D, Wu S C, et al. Arsenic tolerance, uptake, and accumulation by nonmetallicolous and metallicolous population of *Pteris vittata* L.[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(12): 8911–8918.
- [60] Wan X M, Lei M, Liu Y R, et al. A comparison of arsenic accumulation and tolerance among four populations of *Pteris vittata* from habitats with a gradient of arsenic concentration[J]. *Science of the Total Environment*, 2013, 442: 143–151.
- [61] Wu F Y, Zhakypbek Y Z, Bi Y L, et al. Effects of Pb and Zn on As accumulation in nonmetallicolous and metallicolous populations of *Pteris vittata* L.[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2013, 44(19): 2839–2851.
- [62] Wu F Y, Ye Z H, Wong M H. Intraspecific differences of arbuscular mycorrhizal fungi in their impacts on arsenic accumulation by *Pteris*

- vittata* L.[J]. Chemosphere, 2009, 76(9): 1258–1264.
- [63] 吴福勇, 毕银丽, 郭一飞, 等. 不同生态型摩西球囊霉菌株对蜈蚣草砷吸收的影响[J]. 生态学杂志, 2013, 32(6): 1539–1544.
Wu Fuyong, Bi Yinli, Guo Yifei, et al. Effects of different ecotype *Glomus mosseae* isolates on arsenic uptake by *Pteris vittata*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(6): 1539–1544.
- [64] Lombi E, Zhao F J, Dunham S J, et al. Cadmium accumulation in populations of *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi goesingense*[J]. New Phytologist, 2000, 145(1): 11–20.
- [65] Zhao F J, Dunham S J, McGrath S P. Arsenic hyperaccumulation by different fern species[J]. New Phytologist, 2002, 156(1): 27–31.
- [66] Wei C Y, Sun X, Wang C, et al. Factors influencing arsenic accumulation by *Pteris vittata*: A comparative field study at two sites[J]. Environ Pollution, 2006, 141(3): 488–493.

Mechanisms and variations of arsenic accumulation in different ecotypes of *Pteris vittata* L.

XU Feifei, MA Xiaona, LUO Wanqing, WU Fuyong

College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University; Key Laboratory of Plant Nutrition and the Agri-environment in Northwest China, Ministry of Agriculture, Yangling 712100, China

Abstract Arsenic (As) contamination has become a global environmental issue for years, with the most severe problem occurring in Southeast Asia and China. There has been a particular research interest since the first As-hyperaccumulator, *Pteris vittata* L., was identified. The mechanism of accumulation and metabolism of As in *P. vittata* can contribute to the optimization of phytoremediation. *P. vittata* has developed different ecotypes during its long-term evolution process. It is shown that there are significant differences in As accumulation and tolerance among the ecotypes of *P. vittata*. Based on a systematic analysis of characteristic and mechanism of As accumulation in *P. vittata*, the present work reviews the latest progress in the effects of different ecotypes on As accumulation in *P. vittata*. The preliminary result shows that the nonmetallicolous ecotypes possess more effective As accumulation than the metallicolous ecotypes, suggesting that the efficiency of phytoextraction can be greatly enhanced by judicious selection of appropriate ecotypes of *P. vittata*. However, it is still not fully clear how molecular mechanisms are related to accumulation and tolerance of As in different ecotypes of *P. vittata*. Further studies should concentrate on key functional genes and the process involved in As hyperaccumulation in *P. vittata*.

Keywords arsenic contamination; *Pteris vittata* L.; ecotype; intraspecific variation

(责任编辑 王媛媛)