

DOI: 10.5846/stxb201901250195

铁得祥, 胡红玲, 喻秀艳, 舒奕嘉, 张健. 桢楠幼树光合特性对镉胁迫的响应. 生态学报, 2020, 40(11): 3738-3746.

Tie D X, Hu H L, Yu X Y, Shu Y J, Zhang J. Responses of photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Phoebe zhennan* saplings to cadmium stress. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(11): 3738-3746.

桢楠幼树光合特性对镉胁迫的响应

铁得祥¹, 胡红玲^{1,*}, 喻秀艳^{1,2}, 舒奕嘉¹, 张 健¹

¹ 四川农业大学林学院, 成都 611130

² 自贡市林业重点工程管理中心, 自贡 643000

摘要:以 3.5 a 桢楠(*Phoebe zhennan*)幼树为试验材料,采用盆栽控制试验,探讨桢楠幼树光合生理在不同浓度镉(Cd)胁迫下的变化情况。试验设置 6 个 Cd(CdCl_2)处理水平(0、10、20、30、40、50 mg/kg)。每处理施用量等分为 5 份,分五次施入,每两月施一次,待处理结束后测定相关指标。(1)随着 Cd 胁迫程度加重,叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、类胡萝卜素(Car)及叶绿素总量均呈下降趋势,Chla/b 逐渐升高;(2)净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)、气孔限制值(LS)随 Cd 胁迫加重而显著下降,胞间二氧化碳浓度(C_i)则显著上升;(3)随着 Cd 胁迫程度的加重,最大净光合速率($P_{\max}$)、光饱和点(LSP)和暗呼吸速率(R_d)均呈下降趋势,光补偿点(LCP)则逐渐上升;(4)初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、实际光量子效率(Φ_{PSII})、电子传递速率(ETR)、光化学淬灭系数(qP)均随 Cd 胁迫程度的加重呈下降趋势,非光化学淬灭系数(qN)则逐渐增加,最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII 潜在活性(F_v/F_0)在 T1—T4 时无显著变化,T5 时显著增高;(5)桢楠幼树对剩余光能的耗散均以热耗散途径为主,但随着 Cd 浓度的增加(T3—T5),会增加桢楠幼树非化学反应能量(E_t)的耗散,减少热耗散能量(D)和光化学反应能量(P)。低浓度 Cd(T1—T2)胁迫时,桢楠幼树的光合作用受到严重抑制,随着 Cd 浓度的进一步增加(T3—T4),叶绿素荧光参数变化显著,桢楠幼树对吸收光能的分配发生明显改变,表明其耐 Cd 的耐性较弱,因此需注重桢楠幼林造林地的选择,避免在 Cd 污染严重地区种植。

关键词: 镉胁迫;桢楠;光合;叶绿素荧光

Responses of photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Phoebe zhennan* saplings to cadmium stress

TIE Dexiang¹, HU Hongling^{1,*}, YU Xiuyan^{1,2}, SHU Yijia¹, ZHANG Jian¹

¹ College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

² Zigong Forestry key Engineering Management Center, Zigong 643000, China

Abstract: Using 3.5 a saplings of *Phoebe zhennan* as experimental materials, the response of photosynthetic physiology and chlorophyll fluorescence parameters of *P. zhennan* under different concentrations of cadmium (Cd) stress was investigated by pot experiment. A total of 6 Cd (CdCl_2) treatment levels (0, 10, 20, 30, 40, 50 mg/kg) were set up, and the application amount of each treatment was divide into 5 equal parts and each part was applied once every two months., the photosynthesis and photosynthetic physiological indicators were measured as soon as the experiment was over. (1) With the aggravation. of Cd stress, the total amount of chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b), carotenoid (Car) decreased, and Chla/b gradually increased. (2) The net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), and transpiration rate (Tr) decreased significantly with the aggravation of stress, while the intercellular carbon dioxide concentration (C_i) increased. (3) With the enhancement of cadmium stress, the light saturation point (LSP) and the dark respiration rate

基金项目:四川省“十三五”农作物育种攻关项目(2016NZ0098-10);四川省教育厅重点项目(13ZA0246)

收稿日期:2019-01-25; 修订日期:2019-10-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 15039081@qq.com

(Rd) all showed a downward trend, and the light compensation point (LCP) gradually increased. (4) Initial fluorescence (F_0), maximum fluorescence (F_m), actual photon efficiency (Φ_{PSII}), electron transfer rate The ETR and photochemical quenching coefficient (qP) decreased with the increase of cadmium stress, and the non-photochemical quenching coefficient (qN) increased gradually. As for the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and PSII potential activity (F_v/F_0), there was no significant change at T1—T4, and it was significantly increased at T5. (5) The dissipation of residual light energy of seedlings was mainly based on the pathway of heat dissipation, but with the increment of cadmium concentration(T3—T5), the dissipation of non-chemical reaction energy (E_x) increased, and the heat dissipation energy (D) and photochemical reaction energy (P) decreased. The photosynthesis of *P. zhennan* saplings were severely inhibited under low concentration of Cd(T1—T2) stress. With the further increase of Ca concentration (T3—T4), the chlorophyll fluorescence parameters changed significantly. The distribution of light energy has changed significantly, indicating that the cadmium tolerance of *P. zhennan* saplings is weak, so it is necessary to pay attention to the site selection for young plantation of *P. zhennan*, and in particular, to avoid to plant it in place where cadmium pollution is serious.

Key Words: cadmium stress; *Phoebe zhennan*; photosynthetic; chlorophyll fluorescence

植物的光合作用对重金属较为敏感^[1],对于非耐镉植物而言,光合色素、气体交换参数和叶绿素荧光参数等光合特性指标在 Cd 胁迫下均会呈现出显著降低趋势^[2],其原因主要有以下几方面: Cd 会阻碍叶绿素的生物合成^[3]、破坏光合器官的结构和功能,显著降低植物的光合作用速率;还能干扰电子转移和 ATP 的合成过程、抑制暗反应阶段的关键酶活性^[4-5];此外,也能通过改变植物叶肉细胞的水势和膨压,来控制植物的气孔行为^[6],进而降低植物的气体交换速率,使得部分气体交换参数值下降。但对与耐 Cd 植物而言,较低浓度镉胁迫下,植物的光合作用并不会受到显著抑制,如宝山堇菜(*Viola baoshanensis*),龙葵(*Solanum nigrum*)等植物^[7-8];由此可见, Cd 对植物光合作用的影响程度大小与植物对 Cd 的耐受程度密切相关。此外,不同耐 Cd 植物对镉胁迫的光合特性响应也存在明显差异,如龙葵和印度芥菜(*Brassica juncea*)的叶绿素含量和净光合速率在较低 Cd 浓度胁迫与正常生长环境下并无显著差异,但部分气体交换参数值(蒸腾速率和气孔导度)却呈现出相反的变化趋势^[7,9];再如球果蕹菜(*Rorippa globosa*)的叶绿素含量随 Cd 胁迫程度的加重呈先升后降趋势^[10],而龙葵的叶绿素含量则呈逐渐下降的趋势^[7]。综上表明,不同植物的光合特性对 Cd 胁迫的响应存在很大差异。

桢楠(*Phoebe zhennan*)属樟科(Lauraceae)楠属(*Phoebe*)植物,是我国特有的珍稀树种,在我国主要分布于四川盆地、贵州北部及湖北地区。该树种多为高大的常绿乔木,生命周期长、幼龄期生长快,适应性较强,目前在绿化工程中广泛应用^[11]。也因其特殊的材质、纹理特征和医药成分,在林业、轻工业、医药等行业都具有较高的经济价值^[12]。目前对于桢楠光合特性的研究多集中在干旱、施肥、水淹胁迫等方面^[13-14],但都从未从叶绿素荧光层面去进行更加深入的探究,作为植物光合作用与环境关系的内在探针^[15],通过分析桢楠幼树体内叶绿素荧光参数和光合作用参数的相互关系,能更加全面地了解桢楠幼树的光合作用机理,如植物叶片的电子传递、转移过程,对吸收光能的利用情况等^[16-17]。目前由于工业排放和农药化肥的大量施用,重金属污染风险逐步加重,尤其是在长江中下游地区 Cd 污染日趋严重,因此探讨桢楠幼树光合生理和叶绿素荧光对不同浓度 Cd 胁迫的响应情况,有助于更加全面的了解桢楠幼树对 Cd 的基本适应能力,为深入研究桢楠抗 Cd 胁迫机制提供理论依据,也可作为选择适宜的桢楠栽培立地提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在四川农业大学(成都校区)教学科研基地,地理位置为东经 103°51'29",北纬 30°42'18",属亚热带湿润气候区,四季分明,气候温和,雨量充沛。年平均气温 16.8℃,月平均最高温为 25.9℃(7月),月平

均最低温为 6.9 ℃ (12 月), 极端最高气温 38 ℃ (7 月), 极端最低气温 -2 ℃ (1 月); 累年平均相对湿度达 84%; 全年平均降水量为 759.1—1155.0 mm; 年平均总日照时数为 840.2 h。

1.2 试验材料

1.2.1 栽植土壤与容器

试验用土为农田沙壤土, 其理化性质为: pH6.97、有机质 27.51 g/kg、全氮 2.31 g/kg、全钾 3.88 g/kg、汞 0.01 mg/kg、砷 9.91 mg/kg、镉 0.19 mg/kg、铅 3.34 mg/kg、铬 100.75 mg/kg、铜 40.27 mg/kg。栽植容器均采用规格一致的塑料盆 (盆口直径 30 cm, 底径 20 cm, 高 23 cm), 每盆等量装土 8.5 kg (干土质量)。

1.2.2 供试植株

为同一种源的 2.5 a 生桢楠幼树, 无病虫害, 平均株高 118.55 ± 8.80 cm, 平均地径 13.37 ± 0.20 cm, 每盆 1 株, 移栽后常规水费管理, 进行为期 1 a 的适应性培养。期间采用 HH2 土壤水分测定仪 (ML2x, GBR) 监测土壤水分状况, 使土壤体积含水量保持在 20% 左右 (即本试验用土田间持水量的 80%)。试验开始前 15 d, 将所有待处理植株移入通风透气的大棚内, 并停止施肥, 以防肥料对镉效应的表达产生干扰。

1.3 试验设计

采用单因素试验设计, 根据四川省土壤环境调查数据^[18], 四川有较多地区土壤 Cd 含量达 4.4 mg/kg, 且少数污染严重地段镉含量高达 22.20 mg/kg, 加之近年来西南地区土壤 Cd 含量增幅较大^[19], 因此根据四川地区镉污染现状并结合未来可能的发展趋势, 本试验共设置 6 个 Cd 处理水平: CK (0 mg/kg)、T1 (10 mg/kg)、T2 (20 mg/kg)、T3 (30 mg/kg)、T4 (40 mg/kg)、T5 (50 mg/kg), 其中 Cd 以 CdCl₂ 的形式水溶施入, 用量见表 1。为避免苗木移入塑料盆后的适应培育过程中一些植株因外界干扰生长受阻或意外死亡影响样本选择, 每个处理重复 9 次, 共计 54 盆。所有处理植株均放置在通风透气大棚内培养。试验于 2017 年 6 月初开始, 以 CdCl₂ 与相同体积去离子水配成母液, 然后稀释成不同处理浓度。为使镉施入方式与现实中镉排放过程相似, 本次试验将各处理 CdCl₂ 等分为 5 份, 分别于 2017 年 7、9、11 月, 2018 年 1、3 月施入。施入时, 将配制的溶液均匀浇灌在盆内土壤表面, 另用托盘垫于盆底收集可能渗出的 CdCl₂ 溶液, 并将其浇回土壤中, 对照浇等量的去离子水。于 2018 年 5 月初试验结束时, 每个处理抽取 3 株重复, 在每株新梢上相同叶位选取 3 片成熟功能叶, 采用 Li-6800 便携式光合测定仪 (Li-Cor Inc., USA) 在不同时间分别测定各处理植株叶片的气体交换参数、光响应特征曲线以及叶绿素荧光参数, 之后采集功能叶, 装入密封袋, 标记好之后置于冰盒中, 即刻带回实验室进行叶绿素含量测定。

表 1 重金属 Cd 处理水平

Table 1 The treatment levels of heavy metal Cd on *P. zhennan* seedlings

处理 Treatment	镉年施入量 Annual cadmium application (mg/kg)	氯化镉年施入量 Annual application of CdCl ₂ ·2.5H ₂ O (mg/kg)
CK	0.00	0
T1	10.00	20.31
T2	20.00	40.62
T3	30.00	60.93
T4	40.00	81.24
T5	50.00	101.55

1.4 测定指标及测定方法

1.4.1 光合色素含量测定

采用分光光度法 (80% 丙酮与无水乙醇 1:1 混合提取法) 测定^[20]。

1.4.2 光合气体交换参数测定

净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (G_s) 和胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 使用 Li-6800 便携式光合测定仪 (Li-Cor Inc. USA) 于 2018 年 5 月一个晴天上午 9:00—11:00 进行测定, 设定参比室 CO₂ 浓度为 400 μmol/mol,

叶室温度为 30 ℃, 叶室相对湿度为 50%, 光照强度设定为环境光强 ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。叶片均选用同方位成熟的功能叶, 每个处理重复测定 3 株, 每株测定 3 个叶片。

1.4.3 光合-光响应曲线测定

使用 Li-6800 进行测定, 测定时间为 2018 年 5 月多个晴天上午 (8:30—11:30), 叶片选择标准与数量同上。光强梯度设定为 1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、75、50、25、0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 叶室其他参数设定与测定气体交换参数的设定一致, 通过预试验测定桉楠幼树的光饱和点在 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右, 故首先将桉楠幼树叶片在 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的光强下进行光诱导直至 P_n 稳定 (大约 5 min), 然后使用光响应曲线自动测定程序进行测定。

1.4.4 荧光参数测定

使用 Li-6800 进行测定, 叶片选择标准与数量同上, 叶室参数设定与测定气体交换参数的设定一致。测量前将供试植株移入无光实验室进行暗适应, 并用锡箔纸包裹待测叶片 (标记测定叶片, 并充分保证暗适应), 待暗适应一整夜后, 在第二天 8:00 开始荧光参数的测定, 首先用一束小于 0.1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的测量光 (频率为 50 Hz) 照射, 得到初始荧光 F_0 ; 后打开一个饱和脉冲光 (8000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 100 Hz, 1000 ms), 得到暗适应下的最大荧光 F_m , 然后根据环境光强设定活化光, 待 F 稳定后, 此时的 F 即为稳态荧光 F_s ; 然后再打开一个同样强度的饱和脉冲光, 得到 F_m' ; 同样打开远红光 (25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 得到 F_0' 。根据测定数据, 可计算得出 PS II 潜在活性 (F_v/F_0)、PS II 最大光化学量子产量 (F_v/F_m)、PS II 有效光化学量子产量 (F_v'/F_m')、PS II 实际光化学量子产量 (ΦPSII)、电子传递速率 (ETR)、光化学淬灭系数 (qP) 和非光化学淬灭系数 (NPQ) [21]。

1.4.5 PS II 吸收光能的分配比例

根据 Demmig\|Adams 等 [22] 提出的方法计算:

- (1) 光化学耗散 (P) = $qP \times F_v'/F_m' \times 100\%$;
- (2) 天线热耗散 (D) = $(1 - F_v'/F_m') \times 100\%$;
- (3) 过剩激发能 (E_x) = $(1 - qP) \times F_v'/F_m' \times 100\%$ 。

1.5 数据处理

使用 Excel 2016 软件 (Microsoft Office, USA) 进行数据处理, 采用 SPSS 22.0 对数据进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), 显著水平 α 设定为 0.05, 用 Duncan's 法进行多重比较, 最后用 Sigmaplot 12.5 (Systat Software Inc., USA) 做图。

光合-光响应曲线测定结果采用双曲线修正模型拟合, 同时获得最大净光合 (P_{max})、光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP) 和暗呼吸速率 (R_d) 等光合特征参数 [23-24]。

2 结果与分析

2.1 镉胁迫对桉楠幼树叶绿素含量的影响

如图 1 所示, 随着 Cd 胁迫程度的加重, 叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb)、类胡萝卜素 (Car) 和叶绿素总量 (Chla+b) 均呈下降趋势。其中 Chla、Chlb、Chl (a+b) 分别在 T3、T2、T3 时显著下降 ($P < 0.05$), 相比 CK 降幅分别达 45%、51%、46%, Car 含量在 T1 时显著下降, 降幅达 34%。表明低浓度 (T1—T2) 胁迫下, Cd 对 Chla、Chlb、Chl (a+b) 含量无明显影响, 但对 Car 影响显著; 而高浓度 (T3—T4) Cd 胁迫显著影响了各类叶绿素含量。由图 1 还可知, Chla/b 随 Cd 胁迫的增大逐渐上升, 可见 Cd 对 Chla 的抑制程度比 Chlb 更弱一些。

2.2 镉胁迫对桉楠幼树气体交换参数的影响

如表 2 所示, 随着 Cd 胁迫程度的加重, 桉楠幼树的 P_n 、 G_s 、 Tr 均呈下降趋势, 且分别在 T1、T1、T2 时显著下降了 24%、31%、21%。且随 Cd 胁迫程度的加重而增加, C_i 呈在增加趋势, LS 呈降低趋势, 并均在 T4 处理时显著高于 (低于) CK, 表明此时桉楠幼树叶片的固 C 能力减弱, 且桉楠幼树叶片光合速率的降低主要由非气孔因素决定。

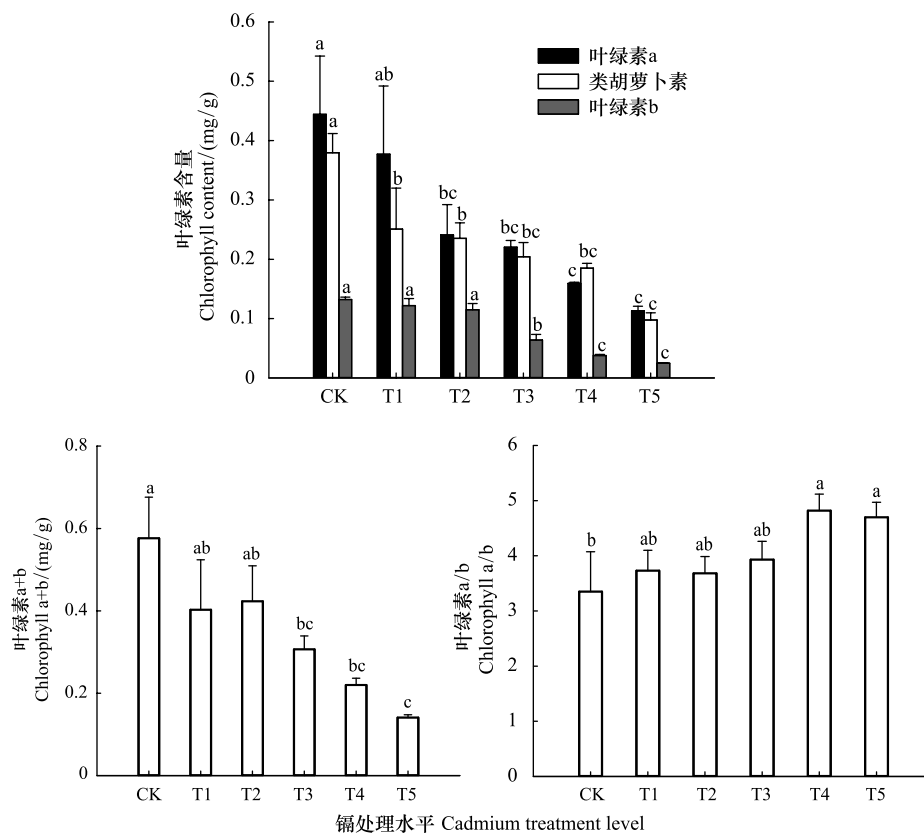


图1 不同水平镉处理下桉楠幼树叶片中色素含量变化

Fig.1 Changes of pigment content in leaves of *P. zhennan* leaves under different levels of cadmium treatment

图条上方不同小写字母分别表示镉处理间差异显著 ($P < 0.05$)

表2 不同水平 Cd 处理下桉楠幼树气体交换参数变化

Table 2 Changes of gas exchange parameters of young leaves of *P. zhennan* under different levels of Cd treatment

处理 Treatment	净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	气孔导度 $G_s/(\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	胞间二氧化碳浓度 $C_i/(\mu\text{mol/mol})$	气孔限制值 (LS)	蒸腾速率 $Tr/(\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1})$
CK	$4.849 \pm 0.437\text{a}$	$0.0527 \pm 0.0045\text{a}$	$224.93 \pm 9.37\text{b}$	$0.44 \pm 0.05\text{a}$	$0.7519 \pm 0.0329\text{a}$
T1	$3.692 \pm 0.241\text{b}$	$0.0364 \pm 0.0051\text{b}$	$247.19 \pm 8.69\text{ab}$	$0.38 \pm 0.06\text{ab}$	$0.6100 \pm 0.0360\text{ab}$
T2	$3.701 \pm 0.444\text{b}$	$0.0358 \pm 0.0030\text{b}$	$250.65 \pm 5.33\text{ab}$	$0.37 \pm 0.02\text{ab}$	$0.5910 \pm 0.0584\text{b}$
T3	$3.670 \pm 0.235\text{b}$	$0.0348 \pm 0.0019\text{b}$	$253.33 \pm 11.41\text{ab}$	$0.36 \pm 0.01\text{ab}$	$0.6007 \pm 0.0443\text{b}$
T4	$3.313 \pm 0.220\text{b}$	$0.0332 \pm 0.00029\text{b}$	$266.52 \pm 13.36\text{a}$	$0.33 \pm 0.04\text{b}$	$0.5952 \pm 0.0991\text{b}$
T5	$3.24 \pm 0.245\text{b}$	$0.0323 \pm 0.0019\text{b}$	$278.300 \pm 5.65\text{a}$	$0.31 \pm 0.03\text{b}$	$0.5409 \pm 0.0416\text{b}$

同列不同的小写字母表示各处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 镉胁迫对桉楠幼树叶片光合-光响应特征的影响

由图2可知,在同一PAR下,随着Cd胁迫程度的加重,桉楠幼树对光能的利用率逐渐降低,最大净光合速率(P_{max})呈下降趋势。在同一镉处理下,当 $\text{PAR} \leq 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时, P_n 均随光合有效辐射的增强而急剧增大,二者基本呈直线关系,此时PAR是限制桉楠幼树光合作用的唯一因素;随着PAR的持续增强,各处理植株 P_n 仍呈上升趋势;当 $\text{PAR} \geq 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时, P_n 基本趋于平缓,此时 CO_2 浓度成为限制桉楠幼树光合作用的唯一因素,且CK的最大 P_n 均显著高于Cd处理植株(表7),T2与T3最大 P_n 也显著高于T4与T5,而T2与T3,T4与T5间则无明显差异。由表7可知,随着Cd胁迫程度的加强,桉楠幼树的表观量子效率(AQY)

逐渐降低,光补偿点(LCP)逐渐升高,表明桉楠幼树光合机构遭受一定程度的破坏,其对弱光的利用能力、干物质积累能力等均减弱。

2.4 镉胁迫对桉楠幼树叶绿素荧光参数的影响

如表 4 所示, F_v/F_m 、 F_v/F_0 在 T1—T4 处理范围内无显著变化,在 T5 处理时显著降低; $\Phi PS II$ 、ETR、qP 均随 Cd 胁迫程度的加重呈下降趋势,T1—T2 时显著降低;NPQ 呈升高趋势,并至 T4 处理时显著高于 CK。由此可知,在 T1—T4 处理时,桉楠幼树叶片仍能保持正常的光能转化效率及稳定的 PS II 潜在光活性,但叶片 PS II 光反应中心对 Cd 较为敏感,Cd 胁迫下其受损明显,开放程度降低,但桉楠幼树也会尽力提高 PS II 反应中心的热耗散能力(NPQ 上升),以此减轻光抑制所产生的伤害。

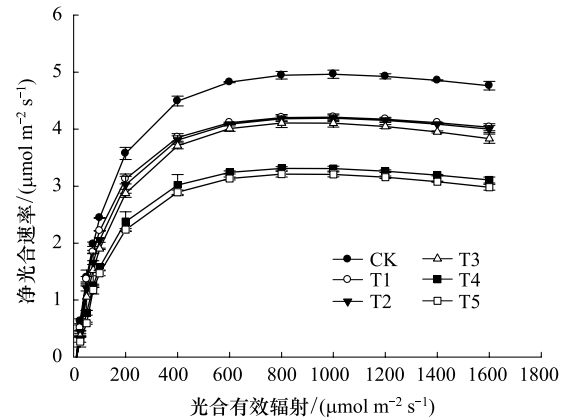


图 2 不同水平镉处理下桉楠幼树叶片的光合-光响应曲线
Fig.2 Photosynthetic-optical response curves of leaves of *P. zhennan* var.

表 3 不同水平镉处理下桉楠幼树叶片光响应曲线特征参数
Table 3 Characteristics of light response curves of leaves of *P. zhennan* var.

处理 Treatment	表观量子效率 AQY	最大净光合速率 $P_{max}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	光饱和点 LSP/ $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	光补偿点 LCP/ $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$
CK	0.049±0.000a	4.917±0.074a	951.679±4.112a	9.001±0.220b	0.418±0.006a
T1	0.048±0.001a	4.156±0.076b	930.573±9.027a	9.182±0.427b	0.420±0.014a
T2	0.042±0.001b	4.147±0.071b	927.219±8.089a	10.187±0.249ab	0.404±0.010a
T3	0.036±0.003c	4.116±0.003b	886.437±22.940b	10.626±0.788ab	0.363±0.001b
T4	0.030±0.001d	3.229±0.136c	876.363±23.664b	11.111±0.830a	0.315±0.016c
T5	0.027±0.003d	3.230±0.001c	874.865±14.587b	11.000±1.028a	0.269±0.013d

同列不同的小写字母表示各处理间差异显著($P < 0.05$)

表 4 不同水平镉处理下桉楠幼树荧光参数变化
Table 4 Fluorescence parameters of young leaves of *P. zhennan* under different levels of cadmium treatment

参数 Parameter	处理 Treatment					
	CK	T1	T2	T3	T4	T5
F_v/F_0	2.995±0.244 a	3.183±0.173 a	2.888±0.156 a	3.141±0.027 a	2.643±0.216 a	1.725±0.231 b
F_v/F_m	0.748±0.025 a	0.761±0.014 a	0.742±0.017 a	0.758±0.003 a	0.737±0.026 a	0.664±0.067 b
$\Phi PSII$	0.058±0.003 a	0.035±0.006 b	0.032±0.007 b	0.032±0.011 b	0.037±0.004 b	0.038±0.005 b
ETR	29.431±2.281 a	17.778±3.096 b	16.074±3.631 b	16.281±5.357 b	18.805±1.876 b	19.069±2.715 b
qP	0.220±0.051 a	0.138±0.034 b	0.127±0.033 b	0.130±0.051 b	0.136±0.005 b	0.139±0.038 b
NPQ	1.292±0.008 c	1.295±0.061 c	1.343±0.015 bc	1.360±0.025 bc	1.408±0.014 ab	1.439±0.020 a

同行不同的小写字母表示各处理间差异显著($P < 0.05$)

2.5 镉胁迫对桉楠幼树吸收光能分配的影响

桉楠幼树叶片对吸收光能的分配情况如表 4 所示。正常生长条件下,桉楠幼树叶片吸收的能量约 70%均用于热耗散,约 20%用于非光化学反应,约 4%用于光化学反应,说明桉楠幼树叶片对吸收光能的利用率较低,多通过热耗散途径耗散,以免光抑制。而 Cd 胁迫进一步减弱了桉楠幼树叶片对吸收光能的利用能力,且在 T2 及以上处理时,天线热耗散能量减小,过剩激发能增加,表明 PS II 光化学反应中心受损,保护调节作用减弱。

表 5 不同水平镉处理下桉楠幼树叶片对吸收光能的耗散情况

Table 5 Dissipation of absorbed light energy by leaves of *P. zhennan* var.

处理 Treatment	能量分配 Energy distribution		
	天线热耗散(<i>D</i>) Fraction of absorbed light that is dissipated thermally/%	光化学耗散(<i>P</i>) Fraction of excitation energy that is utilized for photochemistry /%	非光化学反应耗散能量(<i>E_x</i>) Fraction of excitation energy not dissipated in the antennae that cannot be utilized for photochemistry/%
CK	77.5±1.2a	5.8±0.3a	17.5±1.8c
T1	77.4±3a	3.5±0.6b	18.6±3.8bc
T2	75.7±2.8ab	3.2±0.7b	21.6±2.7ab
T3	74.5±3.1bc	3.2±1.1b	22.3±3.7ab
T4	72.3±2.7c	3.7±0.6b	24.0±2.9ab
T5	72.0±4.1c	3.8±0.5b	24.2±4.4ab

同列不同的小写字母表示各处理间差异显著($P < 0.05$)

3 讨论和结论

3.1 镉胁迫对桉楠幼树叶绿素含量的影响

叶绿体色素是植物进行光合作用的基础物质,其含量变化能反映植物光合作用的潜力。其中 Chla、Chlb 作为天线色素,在光能的吸收和传递中占主导作用,而 Car 除具备天线色素功能外,还可直接猝灭单线态氧,减小活性氧数量,以减轻逆境下植物所受的膜脂过氧化损伤。本研究中三者含量均呈下降趋势,这可能是 Cd 与叶绿体中多种酶的巯基(—SH)结合或取代叶绿体的主要组成成分如 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Mg 等,破坏叶绿体结构,加快了叶绿素的分解^[7,25]。此外,我们在研究镉对桉楠幼树生长及抗性生理的影响(已另文发表)时发现细胞分裂素(CTK)含量有所减少,这也可能是导致叶绿素含量减少的一个重要原因^[26]。当植物叶绿素含量不足时,若想维持较高的光合速率,便会调节 Chla/b 值,本研究中 Chla/b 值逐渐升高,应是桉楠对镉毒害的一种防御机制^[27],此外有研究表明,减少捕光叶绿素蛋白(Chlb)的合成数量,可以降低活性氧的积累^[28],增强自身的耐性。

3.2 镉胁迫对桉楠幼树气体交换参数的影响

P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 能够反映植物光合生理对逆境的响应情况,是评价光合作用强度的基本指标。其中 P_n 变化的原因主要包括气孔因素和非气孔因素两种^[29],且根据 Faqrhar 和 Sharkey^[30]的观点,判断叶片光合速率降低的主要原因是气孔因素还是非气孔因素,要依据两个数值的变化方向,即 C_i 和 LS ;且 C_i 变化是主要判断依据。本研究中,随着胁迫程度的加重, P_n 逐渐降低, C_i 增加, LS 降低,表明 Cd 胁迫环境中,限制桉楠幼树光合速率的主要原因是非气孔因素,这也与董袁媛等^[27]研究镉胁迫对黄麻光合作用的影响,谭长强等^[31]研究镉胁迫对蚬木光合生理的影响,所得到的结果相似。而引起 P_n 降低的原因可能较多,如叶片叶绿素含量不足、遭受光抑制,导致 PSI 和 PSII 的电子传递速降低等,这与简敏菲等的研究结果一致^[25],也与本文在叶绿素含量、PSII 方面的研究结论相符。

3.3 镉胁迫对桉楠幼树叶片光合-光响应特征的影响

桉楠幼树的 P_n 均随着光合有效辐射的增强而逐渐增大,直至稳定,这与干旱、水淹胁迫下桉楠幼树光合-光响应特征一致^[32-33]。许大全提出,AQY 和 P_{max} 同时下降是植物遭受光抑制的显著特征^[34]。本研究中,AQY、 P_{max} 值逐渐降低,可见 Cd 胁迫下桉楠幼树除对弱光的利用能力降低以外^[16,35],强光及饱和光强下其光合速率也会受到明显抑制。另外, F_v/F_m 值变化也能衡量植物遭受光抑制程度^[17,34],本研究中,其值在 50 mg/kg 时显著降低(表 4),结合 AQY、 P_{max} 和 F_v/F_m 值,可以认为,在 Cd 胁迫环境下桉楠幼树遭受到一定程度的光抑制。而 LSP 降低,LCP 升高则体现出桉楠幼树对光抑制的适应能力,这与滕振宁等人的研究结果一致^[36]。

3.4 镉胁迫对桉楠幼树叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光作为 PS II 光化学反应的指示器, 对分析植物光合作用功能有重要作用。研究表明, Cd 胁迫能抑制 PS II 光合活性以及电子运转^[37]。 F_v/F_m 、 F_v/F_0 在 T1—T4 处理时变化不明显, 这说明 T1—T4 处理时 PSII 反应中心受损程度较小, 桉楠幼树仍能维持一定的光能转换效率以及光合活性, 随着 Cd 浓度的进一步增加(T5), F_v/F_m 、 F_v/F_0 显著下降, 表明 PS II 综合功能会有所下降, 吴坤等^[26]认为这与叶绿体超微结构发生改变有关。 $\Phi PS II$ 和 ETR 均能反映植物在 PS II 的实际光化学反应效率, 本研究中, 二者值均显著下降, 这与徐小逊等^[2]和苏秀荣等^[39]的研究结果相似, Cd 胁迫导致桉楠幼树叶片的电子传递链受到破坏, 电子无法有效从 PS II 向 PS I 传递, 同时 PS II 反应中心也无法接受新的光子, 一旦光子累积过多, 叶片的细胞同化力(NADPH 和 ATP)则无法正常形成, C 的固定和同化也无法完成, $\Phi PS II$ 和 ETR 也就因此下降, 桉楠幼树光合速率降低的原因可能也在于此, 这与 Vassilev 和 Yordanov^[40]的研究结果一致。 qP (光化学淬灭系数) 能反映 PS II 中天线色素吸收的光能参与光化学反应的比例。本研究中 qP 显著下降, 吴坤等认为这是植物处于 Cd 胁迫环境时, 为防止自身 PS II 原始电子受体 QA 被过度还原的适应现象^[26], 同时植物也会利用叶黄素循环途径将过量光能猝灭耗散(NPQ 上升), 以降低自身光合机构的受损度^[41]。

3.5 镉胁迫对桉楠幼树吸收光能分配的影响

植物叶片所吸收的光能通常包括 3 部分: 天线热耗散的能量(D)、光化学耗散能量(P)和非光化学反应耗散能量(E_x)^[22,42]。本研究中, 桉楠幼树以天线热耗散途径为主来消耗过剩光能, Cd 胁迫下光化学耗散能量减小, 这与光合、荧光参数(AQY、 P_{max} 、 F_v/F_m)降低有关; 而非光化学反应耗散能量的增加可防止 PSII 和电子传递链被过分还原, 进而避免过剩光能对光合机构的过度破坏, 这反映了桉楠幼树对 Cd 胁迫的适应能力。

综上所述, 低浓度(T1—T2) Cd 胁迫时, 桉楠幼树叶绿素含量、气体交换参数和光响应特征参数就明显下降, 随着 Cd 浓度的进一步增加(T3—T5), 桉楠幼树 PS II 反应中心遭受一定程度的光抑制, 对弱光以及吸收光的利用能力变弱, 最终导致桉楠幼树光合能力下降, 因此不宜在镉污染较为严重的地区大量发展桉楠人工幼林。

参考文献 (References):

- [1] 张嘉桐, 关颖慧, 司莉青, 彭霞薇, 孟丙南, 周金星. Pb^{2+} 、 Cd^{2+} 复合胁迫对桑树光合作用的影响. 北京林业大学学报, 2018, 40(4): 16-23.
- [2] 徐小逊, 董袁媛, 邓玉兰, 霍庆霖, 张世熔, 蒲玉琳. 镉胁迫对豨莶生长及光合作用相关参数的影响. 农业环境科学学报, 2016, 35(9): 1672-1679.
- [3] 李德明, 朱祝军, 刘永华, 王玉清. 镉对小白菜光合作用特性影响的研究. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2005, 31(4): 459-464.
- [4] Benavides M P, Gallego S M, Tomaro M L. Cadmium toxicity in plants. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2005, 17(1): 21-34.
- [5] Küpper H, Parameswaran A, Leitenmaier B, Trtílek M, Šetlík I. Cadmium-induced inhibition of photosynthesis and long-term acclimation to cadmium stress in the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. New Phytologist, 2007, 175(4): 655-674.
- [6] Cocozza C, Trupiano D, Lustrato G, Alfano G, Vitullo D, Falasca A, Lomaglio T, De Felice V, Lima G, Ranalli G, Scippa S, Tognetti R. Challenging synergistic activity of poplar-bacteria association for the Cd phytostabilization. Environmental Science and Pollution Research, 2015, 22(24): 19546-19561.
- [7] 郭智, 原海燕, 奥岩松. 镉胁迫对龙葵幼苗光合特性和营养元素吸收的影响. 生态环境学报, 2009, 18(3): 824-829.
- [8] 邓培雁, 刘威, 韩博平. 宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*) 镉胁迫下的光合作用. 生态学报, 2007, 27(5): 1858-1862.
- [9] Mobin M, Khan N A. Photosynthetic activity, pigment composition and antioxidative response of two mustard (*Brassica juncea*) cultivars differing in photosynthetic capacity subjected to cadmium stress. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(5): 601-610.
- [10] 孙瑞莲, 王文兴, 周启星. 球果蕹菜脯氨酸的积累及与 Cd 耐性的关系. 中国环境科学, 2009, 29(2): 142-146.
- [11] 丁鑫, 肖建华, 黄建峰, 李捷. 珍贵木材树种楠木的野生资源调查. 植物分类与资源学报, 2015, 37(5): 629-639.
- [12] 丁文, 宁莉萍, 杨威, 熊燕, 张帅, 刘江. 桉楠精油、精气化学成分及精油生物活性研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2017, 45(9): 123-128.
- [13] 贺维, 胡庭兴, 王锐, 钟宇, 周贤, 敬辽. 施肥对桉楠幼苗光合生理及生长特性的影响. 西北植物学报, 2014, 34(6): 1187-1197.

- [14] 陈玉凤, 谭飞, 胡红玲, 胡庭兴, 喻秀艳, 周鑫, 杨珊珊, 张成浩, 张建. 水淹胁迫对桢楠幼树生长及光合生理特性的影响. 生态与农村环境学报, 2018, 34(3): 224-231.
- [15] Nedbal L, Soukupová J, Kaftan D, Whitmarsh J, Trtílek M. Kinetic imaging of chlorophyll fluorescence using modulated light. Photosynthesis Research, 2000, 66(1/2): 3-12.
- [16] 蔡建国, 韦孟琪, 章毅, 魏云龙. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 植物生态学报, 2017, 41(5): 570-576.
- [17] 吕程瑜, 刘艳红. 不同遮荫条件下梓叶槭幼苗生长与光合特征的种源差异. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2307-2314.
- [18] 金立坚, 李向龙, 印悦, 秦岭, 刘睿聪. 2011 年四川省农村土壤中铅和镉含量调查. 环境与健康杂志, 2012, 29(12): 1112-1115.
- [19] 陆静. 西南地区农业土壤污染状况及防治对策建议. 南方农业, 2018, 12(16): 83-86.
- [20] 熊庆娥. 植物生理学实验教程. 成都: 四川科学技术出版社, 2003.
- [21] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.
- [22] Demmig-Adams B, Adams III W W, Barker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoeven A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. Physiologia Plantarum, 1996, 98(2): 253-264.
- [23] 郎莹, 张光灿, 张征坤, 刘顺生, 刘德虎, 胡小兰. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟. 生态学报, 2011, 31(16): 4499-4508.
- [24] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [25] 简敏菲, 杨叶萍, 余厚平, 龚秋林, 陈勇玲. 不同浓度 Cd²⁺ 胁迫对苎麻叶绿素及其光合荧光特性的影响. 植物生理学报, 2015, 51(8): 1331-1338.
- [26] 吴坤, 吴中红, 邵付菊, 韩莹, 谢宝恩, 袁祖丽. 镉胁迫对烟草叶激素水平、光合特性、荧光特性的影响. 生态学报, 2011, 31(16): 4517-4524.
- [27] 董袁媛, 孙竹, 杨洋, 徐小逊, 张世熔, 杨懿德, 张雨豪, 霍庆霖, 邓玉兰. 镉胁迫对黄麻光合作用及隔积累的影响. 核农学报, 2017, 31(8): 1640-1646.
- [28] Mobin M, Khan N A. Photosynthetic activity, pigment composition and antioxidative response of two mustard (*Brassica juncea*) cultivars differing in photosynthetic capacity subjected to cadmium stress. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(5): 601-610.
- [29] Pozo A D, Pérez P, Morcuende R, Alonso A, Martínez-Carrasco R. Acclimatory responses of stomatal conductance and photosynthesis to elevated CO₂ and temperature in wheat crops grown at varying levels of N supply in a Mediterranean environment. Plant Science, 2005, 169(5): 908-916.
- [30] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(3): 317-345.
- [31] 谭长强, 郝海坤, 彭玉华, 申文辉, 黄志玲, 曹艳云. 镉氮对台湾桫欏木和杂交相思生长与光合特性的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2018, 46(2): 22-28.
- [32] 王曦, 胡红玲, 胡庭兴, 张城浩, 王鑫, 刘丹. 干旱胁迫对桢楠幼树渗透调节与活性氧代谢的影响及施氮的缓解效应. 植物生态学报, 2018, 42(2): 240-251.
- [33] 周鑫, 胡红玲, 胡庭兴, 杨珊珊, 陈玉凤, 铁得祥, 王曦. 涝渍胁迫对桢楠幼树生长及光合生理的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2018, 46(9): 67-74.
- [34] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.
- [35] Richardson A D, Berlyn G P. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA. American Journal of Botany, 2002, 89(1): 88-94.
- [36] 滕振宁, 方宝华, 刘洋, 何洋, 杨坚, 何小娥, 张玉焯. 镉对不同品种水稻光合作用的影响. 中国农业气象, 2016, 37(5): 538-544.
- [37] 李伶, 袁琳, 宋丽娜, 顾詠洁. 镉对浮萍叶绿素荧光参数的影响. 环境科学学报, 2010, 30(5): 1062-1068.
- [38] 蒋和平, 郑青松, 朱明, 刘兆普, 姚瑶, 刘国红. 条浒苔和缘管浒苔对镉胁迫的生理响应比较. 生态学报, 2011, 31(16): 4525-4533.
- [39] 苏秀荣, 王秀峰, 杨凤娟, 魏珉. 硝酸根胁迫对黄瓜幼苗叶片光合速率、PS II 光化学效率及光能分配的影响. 应用生态学报, 2007, 18(7): 1441-1446.
- [40] Vassilev A, Yordanov I. Reductive analysis of factors limiting growth of cadmium-treated plants: a review. Bulgarian Journal of Plant Physiology, 1997, 23(3/4): 114-133.
- [41] 周晓星. 柳属植物对重金属镉胁迫的生长与生理响应[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012: 113-113.
- [42] 贾士芳, 李从锋, 董树亭, 张吉旺. 弱光胁迫影响夏玉米光合效率的生理机制初探. 植物生态学报, 2010, 34(12): 1439-1447.