

DOI: 10.5846/stxb202102240510

潘伯桂, 刘丙权, 蔡昆争, 王维, 田纪辉, 吕稳稳, 蔡一霞. 硅素分期施用对镉污染水稻光合特性及物质积累的影响. 生态学报, 2022, 42(14): 5934-5944.

Pan B G, Liu B Q, Cai K Z, Wang W, Tian J H, Lü W W, Cai Y X. Effects of silicon staged application on photosynthetic characteristics and matter accumulation in Cd-contaminated rice. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(14): 5934-5944.

硅素分期施用对镉污染水稻光合特性及物质积累的影响

潘伯桂^{1,2,3}, 刘丙权^{1,2,3}, 蔡昆争^{1,2,3}, 王 维⁴, 田纪辉^{1,2,3}, 吕稳稳¹, 蔡一霞^{1,2,3,*}

1 华南农业大学资源环境学院, 广州 510642

2 农业农村部华南热带农业环境重点实验室, 广州 510642

3 广东省生态循环农业重点实验室, 广州 510642

4 华南农业大学农学院, 广州 510642

摘要: 硅(Si)可有效提高水稻对镉(Cd)的抗性,但关于优化硅肥管理对水稻耐Cd性、光合及物质积累等响应机制尚不明晰。采用受污染的农田土壤,通过盆栽试验研究移栽期施Si(T)、拔节期施Si(J)、移栽和拔节期等量分期施Si(TJ)对Cd污染水稻光合作用及物质积累的影响,以不施Si(CK)为对照。结果表明:施Si可明显提高Cd污染下水稻净光合速率,延长叶片光合功能,促进叶片Si沉积,增加Cd在叶中的固定,减少其向籽粒转移。与CK相比,TJ处理在全生育期具有较高的光合速率,产量显著高于其他处理。T、TJ、J处理叶片细胞壁Cd的固持量分别增加11.45%、24.16%和30.15%,且叶片Cd更多以惰态(包括果胶和蛋白质结合态Cd、不溶性磷酸Cd和残渣态Cd)存在,导致叶片Cd转移系数降低,T、TJ、J较CK分别降低33.91%、56.67%和52.16%。此外,主成分分析结果表明,3种Si处理对水稻耐Cd性和光合特性的综合影响大小为TJ>J>T。综合考虑Si调控光合作用、产量、叶片和籽粒Cd浓度的效应,推荐Si素于移栽期与拔节期分期施用。

关键词: 水稻; 硅; 镉; 光合作用; 物质积累

Effects of silicon staged application on photosynthetic characteristics and matter accumulation in Cd-contaminated rice

PAN Bogui^{1,2,3}, LIU Bingquan^{1,2,3}, CAI Kunzheng^{1,2,3}, WANG Wei⁴, TIAN Jihui^{1,2,3}, LÜ Wenwen¹, CAI Yixia^{1,2,3,*}

1 College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

2 Key Laboratory of Tropical Agricultural Environment in South China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510642, China

3 Guangdong Provincial Key Laboratory of Eco-Circular Agriculture, Guangzhou 510642, China

4 College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: Silicon (Si) can improve the resistance of rice to cadmium (Cd) effectively, but the response mechanisms of optimized Si fertilizer management on Cd tolerance, photosynthesis and matter accumulation of rice remain unclear. In this paper, pot experiments were conducted to study the effects of Si applied at transplanting stage (T), jointing stage (J), and split at transplanting and jointing stages (TJ) on photosynthetic characteristics and matter accumulation in rice. No Si application was used as the control (CK). The results showed that Si application effectively improved the net photosynthetic rate and extended the photosynthetic function of rice under Cd-pollution, promoted Si deposition in leaves, increased Cd

基金项目:广东省科技计划项目(2013B020310010)

收稿日期:2021-02-24; 网络出版日期:2022-03-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caiyixia@scau.edu.cn

immobilization in leaves, and reduced the transfer of Cd to grains. Compared with CK, the photosynthetic rate of TJ treatment was much higher in the whole growth period, and the yield of which was significantly higher than that of other treatments. The T, TJ, and J treatments increased the retention of Cd in leaf cell walls by 11.45%, 24.16%, and 30.15%, respectively, while more intracellular Cd existed in inert forms (including pectin and protein binding Cd, insoluble phosphoric acid Cd and residual Cd). Furthermore, the migration factors of Cd from leaves to grains were significantly decreased, and those of T, TJ and J were 33.91%, 56.67% and 52.16% lower than CK, respectively. In addition, principal component analysis showed that the comprehensive effect of the three Si treatments on Cd tolerance and photosynthetic characteristics of rice was expressed as TJ>J>T. Considering the effect of Si on photosynthesis, yield and Cd concentration in rice grains and leaves, it is recommended that Si application would be split at transplanting and jointing stage.

Key Words: rice; silicon; cadmium; photosynthesis; matter accumulation

随着工业化及城市化的快速推进,“三废”不合理排放及农业投入品超量施用,使得环境问题频频出现,其中农业土壤重金属污染尤为突出^[1]。当前我国有超过 $2.786 \times 10^9 \text{ m}^2$ 的农田土壤存在着不同程度的镉(Cd)污染^[2]。Cd 是一种具有潜在生物毒性的重金属元素,在土壤中极具移动性,易通过植物吸收并经食物链富集,给人体健康带来巨大危害^[3]。此外,化肥不科学施用加重土壤酸化,活化土壤微域 Cd 组分,易造成盐基离子(如钙、镁、钾、钠等)^[4]和硅(Si)^[5]的淋失,导致土壤养分有效性降低。

世界上有超半数以上的人以水稻(*Oryza sativa* L.)为主食,特别是亚洲国家^[6]。研究表明,遭受 Cd 胁迫后,水稻的生长发育严重受阻^[7]。特别是 Cd^{2+} 通过干扰叶绿素合成相关酶活性和破坏叶绿细胞结构,严重影响光合功能,导致物质积累受阻而造成产量和品质下降^[8]。为此,基于边生产边修复的理论,常见的修复手段有施用土壤调理剂、喷施叶面抑制剂和微生物修复技术等^[9]。出于对成本及实际效益等因素的考虑,经济便捷和环境友好的农艺管理措施备受青睐。据潘伯桂等^[10]研究表明,2.0 mmol/L 的 Si 处理能显著提高水稻幼苗对 Cd 的耐性。张丽娜等^[11]研究发现,在 Cd 胁迫下,移栽期施 Si 能增加水稻幼苗叶绿素含量及降低 Cd 积累。也有研究发现水稻对 Si 的吸收利用不只在苗期,营养生长旺盛的拔节期亦是重要的 Si 供给期,然而 Cd^{2+} 亦能随之进入稻株^[12]。

当前的研究大多关注土壤-植物耦合系统中 Cd 的固存与迁移^[13]及 Si 提高水稻对 Cd 的抗性^[14],但对光合代谢的调控及物质积累方面的研究较少。此外,大田生产上 Si 的施用大多采用基肥土施^[15]或叶面喷施^[16],但幼苗对 Si 的吸收率不高,且叶面喷施 Si 的同化率较低^[17]。再者,施 Si 过量或过早均可能会影响幼苗对矿质元素的吸收^[18]。因此,常规的硅肥模式缺乏针对性且易造成浪费。Cai 等^[17]研究认为 Cd 胁迫下移栽期施 Si 有利于水稻幼苗生长及实现 Cd 在根中的固定,而拔节期施 Si 更有利于灌浆及减少 Cd 向籽粒的转移。据贺敏杰等^[19]发现硅素于移栽期和拔节期 1:1 分期施用更有利于降低成熟期土壤 Cd 有效性。值得注意的是,营养生长期叶片新陈代谢旺盛,能充当蓄积 Cd 的“库”器官;而生殖生长后期叶片逐渐衰老则充当向籽粒净转移 Cd 的“源”器官^[20]。因此,从 Cd 胁迫下水稻 Si 最佳吸收效率的角度出发,结合其在水稻拔节期能有效地提高光合效率及产量的效应^[21],优化硅肥施用对水稻耐 Cd 性、光合及物质积累的响应值得进一步探讨。本试验在施 Si 总量不变的基础上于移栽期和拔节期这两个关键生育期进行等量硅素分期施用,研究 Cd 污染下硅素分期施用对水稻光合特性、Cd 转运与积累等影响,通过叶片 Cd 亚细胞分布及其化学形态变化来阐明硅素分期施用调节 Cd 污染下水稻光合及物质积累响应机制。采用主成分分析进行综合评价,优化 Cd 污染下调节水稻耐 Cd 性及光合特性的施 Si 方式,为探索出一种新型且简便的施 Si 方式提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2019 年 8 月 10 日—11 月 25 日和 2020 年 8 月 16 日—11 月 28 日在华南农业大学生态学试验基

地(23.21°N, 113.42°E)的温室大棚内进行。供试土壤采自广东省某段(24.69°N, 113.55°E)毗邻某钢铁冶炼厂下游的农田耕作层土壤,经人工过 3 mm 孔径筛并混匀,采用杨剑虹等^[22]方法分析其基本理化性质:土壤 pH 5.72、电导率 4.98 mS/cm、阳离子交换量 6.51 cmol(+)/kg、有机质 53.78 g/kg、总镉 4.21 mg/kg、有效镉 2.00 mg/kg、总氮 2.75 g/kg、总磷 0.88 g/kg、总钾 6.85 g/kg 和有效硅 52.48 mg/kg。供试水稻品种为当地主栽的美香占 2 号(*Oryza sativa* L.)。在 20 cm×28 cm×17 cm(下口径×上口径×盆高)黑色塑料盆钵中装入 5 kg 过筛供试土,于移栽前 3 d 加水浸泡。以硅酸钾(K_2SiO_3)为 Si 源,充分溶于一定体积的去离子水中,用量筒精准量取硅酸钾水溶液施入种植盆土壤中。在总施 Si 量(2 mmol/kg K_2SiO_3)一致的基础上,设置 3 种 Si 施用处理:移栽期施 Si(T)、移栽期与拔节期等量分期施 Si(TJ)、拔节期施硅(J),以不施 Si 为对照(CK),每个水平设置 6 个重复。用含等量 K^+ 的 KCl 于移栽期施入 CK 盆中以抵消因施 Si 带入的额外 K^+ 。在生长期中始终保持淹有 1—3 cm 的水层至收获前一周不再浇水,使水分自然落干。试验期间盆钵随机排列,且每周随机调换位置。其余农艺管理措施如肥料施用和病虫害防治等按照当地常规习惯。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 光合指标的测定

在水稻移栽后 35(分蘖盛期)、57(拔节期施 Si 后 7 d)、75(抽穗期)、107 d(成熟期)9:00—11:00 对水稻主茎倒数第三片完全展开叶进行光合分析。测定时随机选取整张叶片的中间部分且避开主叶脉,各处理重复测定 5 次。用 Li-6400XT 便携式光合仪(Li-COR, Lincoln Inc., USA)测定光合参数;用叶绿素荧光仪(Dual-PAM-II, Walz., Germany)测定荧光参数;用手持式叶绿素计(SPAD-502 Plus, Konica Minolta Inc., Japan)测定叶片相对叶绿素含量(SPAD 值)。仪器的参数设定及使用均依据操作手册进行。

1.2.2 水稻组织 Cd、Si 的测定及产量分析

对水稻成熟期(移栽后 107 d)的剑叶和籽粒进行测试分析。参照 Fu 等^[23]方法提取叶片细胞壁(CW)、叶绿体(Chp)、线粒体(MC)、细胞质(Cyp)等亚细胞组分及叶片无机态 Cd(F1)、有机态 Cd(F2)、果胶和蛋白质结合态 Cd(F3)、不溶性磷酸 Cd(F4)、草酸 Cd(F5)、残渣态 Cd(F6)六种 Cd 的化学形态。用微波消解仪(CEM Mars6, USA)对叶片和籽粒进行混酸($HNO_3:HClO_4 = 4:1$)消解。上述 Cd 提取液及消解液均使用华南理工大学医疗器械研究检验中心的电感耦合等离子体质谱仪(Thermo Fisher Scientific, USA)检测。采用硅钼蓝分光光度法^[24]测定 Si 浓度。对收获籽粒进行产量及构成因素分析。

1.3 数据处理

通过 Excel 2019 进行数据整理,经 SPSS 24.0 软件进行统计分析,用 SigmaPlot 14.0 绘图。数据采用单因素法(One-way ANOVA)进行方差分析,邓肯新复极差法(DMRT)进行多重比较($P = 0.05$),皮尔逊法(Pearson)进行(双尾)相关性检验。在 R×64 3.6.3 中导入 ADE-4 软件包进行主成分分析(Principal component analyses, PCA),利用二维空间载荷图和得分图来直观地展现多元数据分析结果。用籽粒 Cd 浓度(mg/kg)与叶片 Cd 浓度(mg/kg)之比来表示单位质量的叶片 Cd 转移系数^[25]。统一采用平均值±标准偏差(Mean±SD, $n = 3$)的形式表示数据。

2 结果与分析

2.1 水稻叶片和籽粒 Si、Cd 浓度及叶片 Cd 转移系数

从表 1 可知,施 Si 后叶片和籽粒 Si 浓度均有所增加,拔节期施 Si(TJ、J 处理)使其积累更为显著。但 Si 对叶片和籽粒 Cd 浓度影响却表现不同。施 Si 能增加叶片 Cd 浓度,2019 年 TJ 处理的叶片 Cd 浓度明显比 CK 高出 54.55%,2020 年 TJ 和 J 处理的叶片 Cd 浓度分别比 T 处理高 11.46%和 5.67%。然而,施 Si 却使籽粒 Cd 浓度显著降低,导致 Cd 由叶片向籽粒的转移减少,T、TJ 和 J 处理叶片 Cd 转移系数较 CK 分别平均降低 33.92%、56.67%和 52.16%。

表 1 施 Si 对 Cd 胁迫下叶片和籽粒 Si、Cd 浓度及叶片 Cd 转移系数的影响

Table 1 Effects of Si application on the concentrations of Si and Cd in leaves and grains and Cd migration factor of leaves under Cd stress

年份 Years	处理 Treatments	叶片 Si 浓度 Si concentration of leaf/ (g/kg)	叶片 Cd 浓度 Cd concentration of leaf/ (mg/kg)	籽粒 Si 浓度 Si concentration of grain/ (mg/kg)	籽粒 Cd 浓度 Cd concentration of grain/ (mg/kg)	叶片 Cd 转移系数 Migration factor of leaves
2019	CK	18.45±1.15b	0.11±0.02b	19.94±1.18b	0.43±0.05a	3.80±0.73a
	T	23.99±1.41a	0.13±0.03ab	22.90±1.04a	0.31±0.02b	2.43±0.40b
	TJ	25.41±0.57a	0.17±0.05a	23.41±1.31a	0.23±0.08bc	1.29±0.43c
	J	24.37±1.00a	0.15±0.01ab	22.37±1.07a	0.18±0.04c	1.22±0.19c
2020	CK	22.58±1.24b	0.18±0.01c	11.99±1.00b	0.24±0.01a	1.29±0.02a
	T	24.60±1.11a	0.23±0.01b	13.30±0.76ab	0.20±0.01b	0.88±0.10b
	TJ	24.96±0.73a	0.25±0.01a	13.75±0.45ab	0.17±0.01c	0.68±0.07c
	J	25.68±1.10a	0.24±0.01ab	14.83±1.22a	0.19±0.01b	0.82±0.03b

CK:对照 Control group; T:移栽期施硅 Si applied at transplanting stage; TJ:移栽期与拔节期分期施硅 Si split at transplanting and jointing stage; J:拔节期施硅 Si applied at jointing stage; 同列不同小写字母表示同一指标的不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

2.2 水稻叶片 Cd 亚细胞分布及其化学形态

Cd 在叶片组织中的亚细胞分配及各形态浓度如图 1 所示。CK 组叶片的细胞质 Cd 占整个细胞结构 Cd 含量比重较高(达 53.01%—54.15%),施硅后细胞质 Cd 含量显著降低,而细胞壁 Cd 含量则显著增加,2019 年 T、TJ、J 处理细胞壁较 CK 分别增加了 16.75%、21.18% 和 42.26% 的 Cd 固持量;2020 年则增加了 6.14%、27.14% 和 18.04%。两季水稻叶片线粒体组分中 Cd 含量受 Si 处理后显著降低;而叶绿体组分中 Cd 含量在 Si 处理下呈现年际间的差异,2019 年降低叶绿体 Cd 组分浓度,而 2020 年则增加该组分 Cd 浓度。

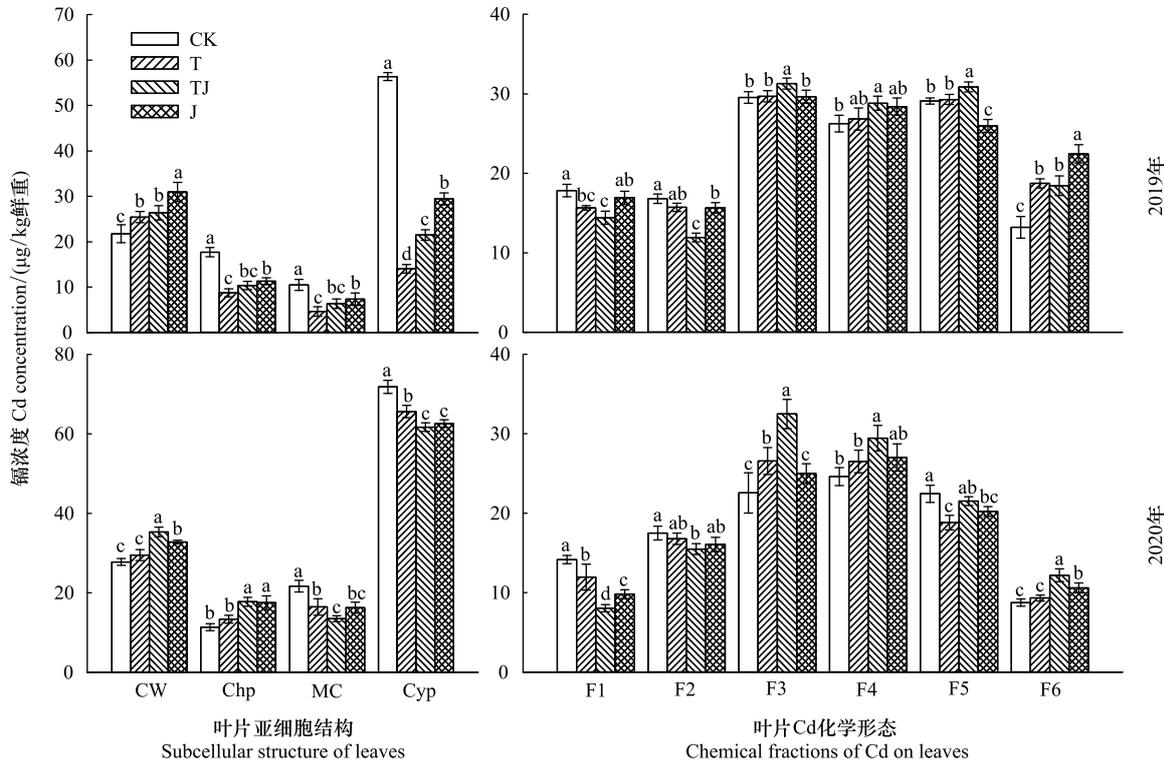


图 1 施 Si 对 Cd 胁迫下叶片亚细胞结构及 Cd 化学形态的影响

Fig.1 Effects of Si application on subcellular structure and chemical fractions of Cd in leaves under Cd stress

CW:细胞壁 Cell wall; Chp:叶绿体 Chloroplast; MC:线粒体 Mitochondria; Cyp:细胞质 Cytoplasm. F1:无机镉 Inorganic Cd; F2:有机镉 Organic Cd; F3:果胶和蛋白质结合态镉 Pectate and protein integrated Cd; F4:不溶性磷酸镉 Phosphate Cd; F5:草酸镉 Oxalate Cd; F6:残渣态镉 Residue Cd

Cd 在叶片组织中更多的是保留在 F3—F5 中(图 1)。两季结果均表明,TJ 处理能够增加 F3、F4 及 F6 等不活泼组分 Cd 浓度,降低 F1、F2 易移动组分 Cd 浓度,2020 年的降幅更显著,其中 TJ 处理对 F1、F2 组分的 Cd 浓度降低尤为明显。而 F5 组分(草酸结合态 Cd)在 Si 处理下年际间存在差异,2019 年 T 处理 F5 组分 Cd 浓度与 CK 无显著差异,TJ 处理显著增加,J 处理明显降低;而 2020 年各施 Si 处理 F5 组分 Cd 浓度均降低。

2.3 水稻光合参数

由图 2 可见,Si 对水稻叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间二氧化碳浓度(C_i)有一定的影响。分蘖盛期,T 和 TJ 处理的 P_n 要明显高于 CK 和 J 处理,两季水稻叶片的 P_n 均在抽穗期达到峰值,其中 TJ 处理叶片在移栽后 57 d 至 75 d 具有较高的 P_n 。随着水稻生长发育的推进, T_r 和 G_s 均呈下降趋势,而施 Si 能一定程度延缓其降低,Si 处理下成熟期(移栽后 107 d)水稻叶片 T_r 和 G_s 高于 CK,其中 TJ 和 J 处理较明显,这说明拔节期施硅(TJ、J 处理)可以通过提高叶片的 P_n 、 T_r 、 G_s 值来延长叶片的光合功能。Si 对 C_i 的影响在移栽后 75 d 表现出年际间的差异,但在灌浆结实期间 3 种 Si 处理叶片 C_i 的变化趋势基本一致,与 T、J 两处理相比,TJ 处理叶片 C_i 明显升高。

2.4 水稻荧光参数及相对叶绿素含量

从图 3 可知,不同 Si 处理对两季水稻叶片 F_v/F_m 值没有显著影响,但 Si 处理在一定程度上提高 $\Phi PS II$ 、 qP 以及 ETR,且年际间存在一些差异,2020 年水稻叶片的 $\Phi PS II$ 、 qP 以及 ETR 值在拔节期施硅后 7 d (57 d) 均明显低于 2019 年,其余时期的变化规律大体相同。2020 年 Si 处理能够有效降低成熟期叶片 NPQ,但 2019 年晚季效果不明显。此外,硅可以提高水稻抽穗前叶片 SPAD 值,2019 年 TJ 和 J 处理在移栽后 57—75 d 有较高的 SPAD 值,但在灌浆结实期(移栽后 75—107 d)各处理间差异不显著($P>0.05$)。

2.5 水稻产量及构成因素

从表 2 可知,施 Si 对水稻产量及其构成因素有显著影响。施 Si 后能显著提高水稻单株有效穗数,其中拔节期施硅(TJ、J 处理)在 2019 年及 2020 年较 CK 组分别增加了 15.80%—17.81%,12.00%—16.09%。同时,2020 年中 TJ 处理能够极显著地提高每穗粒数($P<0.05$),与对照相比增幅达 28.05%,但在 2019 年处理间差异不显著。对于结实率而言,两季水稻中均显示硅处理后的促进优势,拔节期施硅处理(J 处理)均能保持着较高的结实率。与 2019 年相比,2020 年 Si 处理显著提高千粒重,与 CK 处理相比,T、TJ、J 处理增幅分别为 4.02%、11.73%以及 11.17%。结合盆栽产量来看,硅处理在两季水稻产量均明显提高,其中 TJ 处理在两季水稻的增产效果最显著,且 2019 年实际产量整体高于 2020 年。

表 2 施 Si 对 Cd 胁迫下水稻产量及构成因素的影响

Table 2 Effects of Si application on rice yield and its components under Cd stress

年份 Years	处理 Treatments	有效穗数 Effective panicles	每穗粒数 Spikelets/panicle	结实率 Seed setting rate/%	千粒重 1000-grain weight/ (g/1000 粒)	产量 Yield/(g/盆)
2019	CK	8.42±0.36b	150.82±10.03a	84.68±1.95b	18.81±0.57a	70.18±4.14b
	T	8.92±0.50ab	159.76±10.54a	89.96±1.94ab	19.55±0.94a	78.84±6.82ab
	TJ	9.75±0.35a	158.28±13.73a	87.85±1.55a	19.78±0.67a	86.28±8.19a
	J	9.92±0.51a	157.83±13.91a	91.71±0.94a	19.41±0.36a	81.30±5.26ab
2020	CK	8.33±1.32b	111.81±18.83b	83.84±6.78b	17.90±1.60b	51.65±7.41c
	T	8.78±0.97ab	129.21±16.44ab	85.60±5.81b	18.62±1.31ab	64.89±1.96b
	TJ	9.33±1.32ab	143.17±19.44a	92.42±3.85a	20.00±1.73a	79.89±5.48a
	J	9.67±1.00a	116.16±15.85b	88.52±4.85ab	19.90±1.36a	67.57±0.94b

2.6 水稻光合参数、Cd 与 Si 浓度及产量的多元数据分析

利用主成分分析综合评价了不同 Si 处理对水稻 Cd 积累和光合特性的影响效果(图 4)。第一主成分(PC1)和第 2 主成分(PC2)累计方差贡献率达到 70.9%,可涵盖原始数据总量的 70.9%。其中 PC1 方差贡献

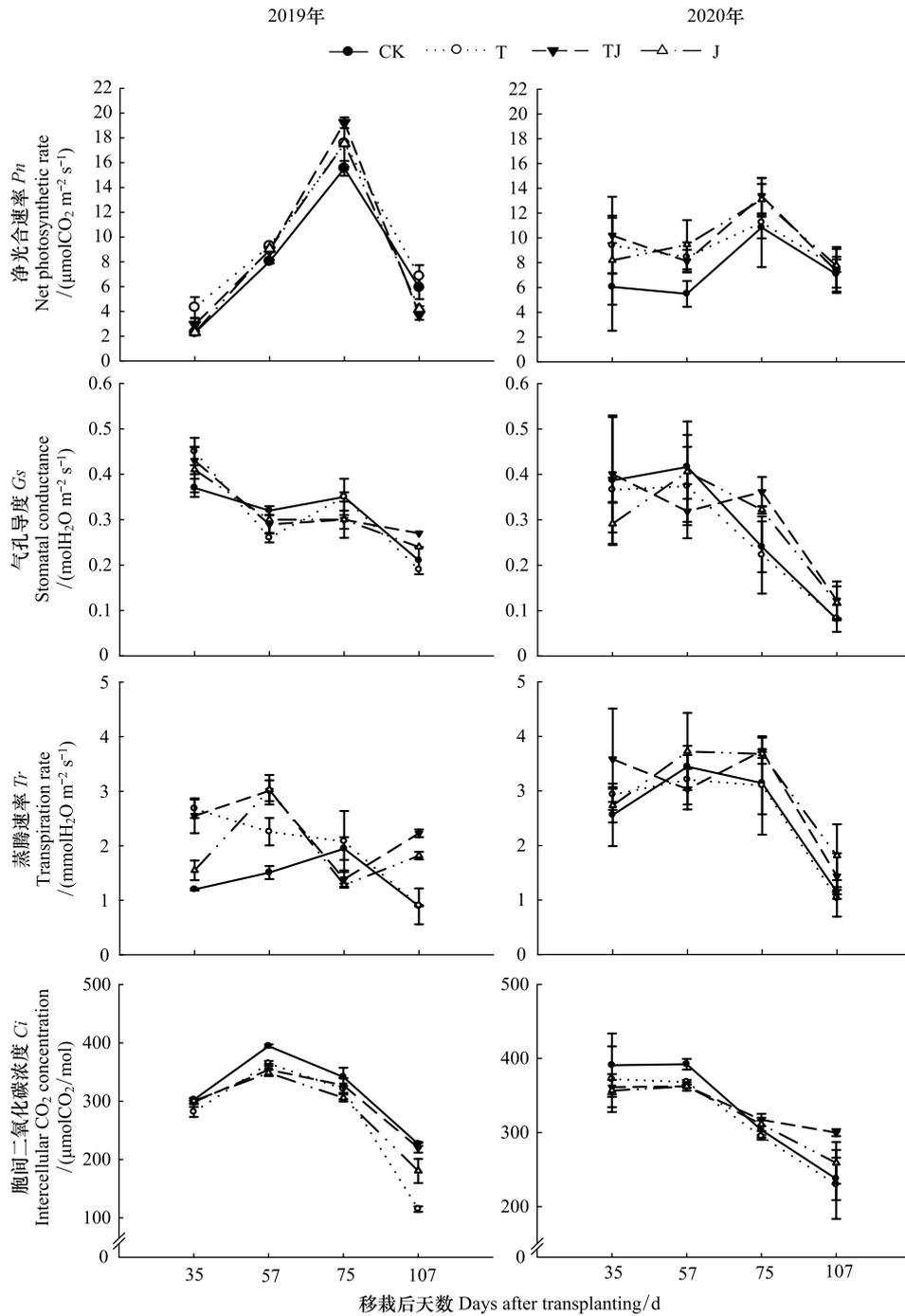


图2 施 Si 对 Cd 胁迫下水稻各生育期光合作用的影响

Fig.2 Effects of Si application on photosynthesis of rice under Cd stress

CK: 对照 Control group; T: 移栽期施硅 Si applied at transplanting stage; TJ: 移栽期与拔节期分期施硅 Si split at transplanting and jointing stage; J: 拔节期施硅 Si applied at jointing stage

率为 50.1%, 主要与 P_n 、 G_s 、叶残渣态 Cd、细胞质 Cd、线粒体 Cd、 F_v/F_m 的变化有关; PC2 方差贡献度为 20.8%, 分别与叶片 Cd 转移系数($MF_{叶-籽粒}$)、 Tr 、不溶性磷酸 Cd 浓度有关。主成分得分图展现了各处理数据点的主成分得分情况, 不同 Si 处理间的差异达到显著水平 ($P=0.016$)。结合主成分荷载图来看, CK 明显趋向于增加 F1-Cd、F2-Cd 以及叶片 Cd 转移系数。T 和 J 处理的特征差异主要体现在 PC1 中, 有利于介导气孔导度的开启, 促进光合速率。而 TJ 处理的综合特征差异主要体现在 PC2 中, 有利于增加叶片细胞壁 Cd 浓度

以及 F6-Cd 浓度,提高蒸腾作用及增产,且要优于 T 和 J 处理。综合评价 Si 处理对水稻 Cd 抗性及光合、产量等影响,可推测 TJ 处理的效果要优于 J 和 T 处理。

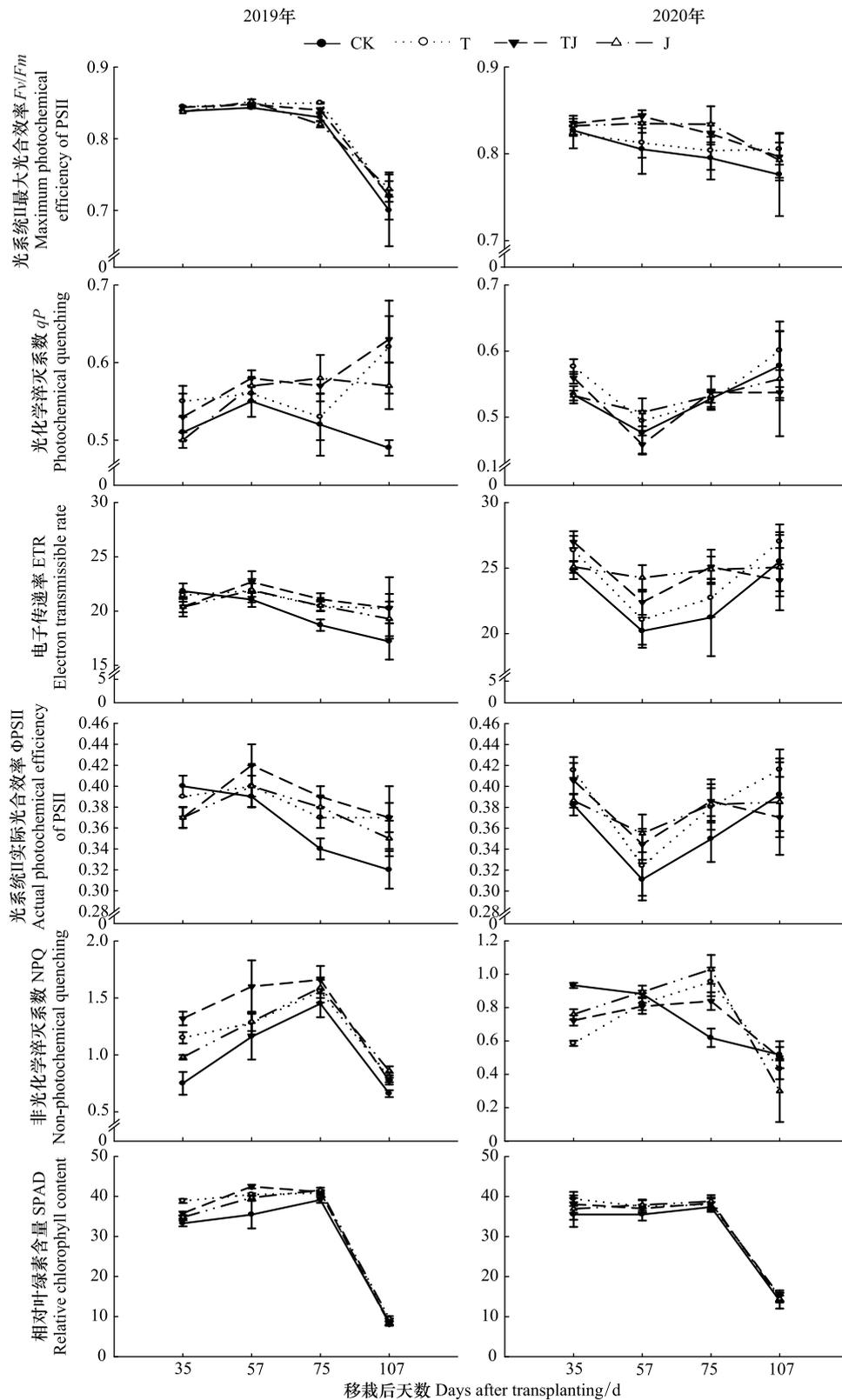


图3 施 Si 对 Cd 胁迫下水稻荧光参数和相对叶绿素含量的影响

Fig.3 Effects of Si application on photosynthetic fluorescence induction of rice and its relative chlorophyll content under Cd stress

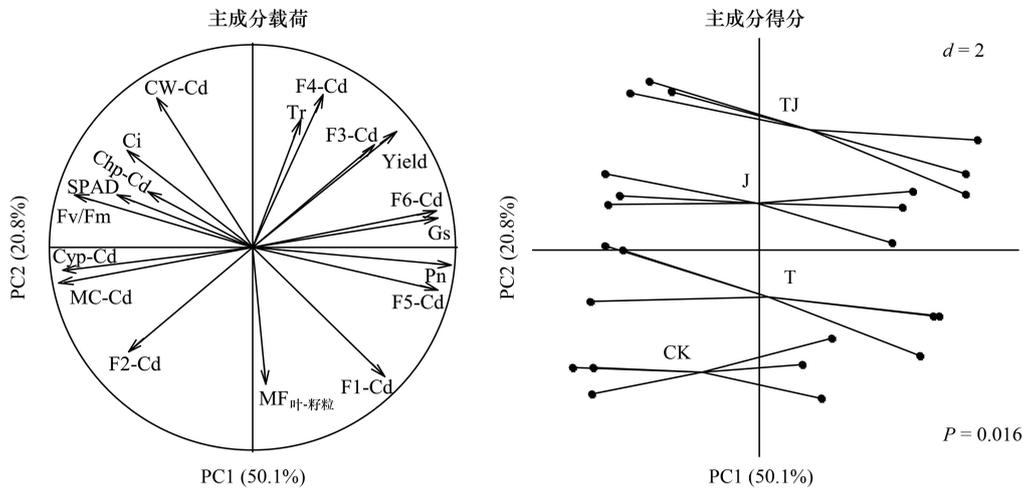


图 4 处理间 Cd 浓度、光合参数及产量的主成分分析

Fig.4 Principal component analyses among Cd, photosynthetic parameters and yield

CW-Cd:细胞壁结合态镉 Cell wall integrated Cd; Chp-Cd:叶绿体结合态镉 Chloroplast integrated Cd; Cyp-Cd:细胞质结合态镉 Cytoplasm integrated Cd;MC-Cd:线粒体结合态镉 Mitochondria integrated Cd;F1-Cd:无机镉 Inorganic Cd;F2-Cd:有机镉 Organic Cd;F3-Cd:果胶和蛋白质结合态镉 Pectate and protein integrated Cd;F4-Cd:不溶性磷酸镉 Phosphate Cd;F5-Cd:草酸镉 Oxalate Cd;F6-Cd:残渣态镉 Residue Cd;Pn:净光合速率 Net photosynthetic rate; Tr:蒸腾速率 Transpiration rate; Gs:气孔导度 Stomatal conductance; Ci:胞间二氧化碳 Intercellular CO₂ concentration;SPAD:相对叶绿素含量 Relative chlorophyll content;Fv/Fm:光系统 II 最大光合效率 Maximum photochemical efficiency of PS II; MF_{叶-籽粒}:镉从叶片向籽粒的转移系数 Transfer coefficient of Cd from leaves to grains

此外,通过分析叶片 Si 含量与 Cd 浓度及光合参数相关性(表 3),发现叶片 Si 含量与叶片 Cd 浓度、SPAD、qP、ΦPS II 和 ETR 表现为极显著或显著正相关,而与籽粒 Cd 浓度则呈极显著负相关。

表 3 叶片 Si 含量与 Cd 浓度及光合参数的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of leaf Si content with Cd concentration as well as photosynthetic properties

因素 Factors	叶片 Cd 浓度 Leaf Cd concentration	籽粒 Cd 浓度 Grain Cd concentration	Pn	Tr	Gs	Ci	SPAD	Fv/Fm	qP	NPQ	ΦPS II	ETR
叶片 Si 含量 Leaf Si content	0.754 **	-0.854 **	-0.495	0.550	-0.485	-0.210	0.653 *	0.628	0.696 *	-0.367	0.658 *	0.637 *

** 表示在 P=0.01 显著性水平上(两尾)极显著相关; * 表示在 P=0.05 显著性水平上(两尾)显著相关; Pn:净光合速率 Net photosynthetic rate; Tr:蒸腾速率 Transpiration rate; Gs:气孔导度 Stomatal conductance; Ci:胞间二氧化碳 Intercellular CO₂ concentration; SPAD:相对叶绿素含量 Relative chlorophyll content; Fv/Fm:光系统 II 最大光合效率 Maximum photochemical efficiency of PS II; qP:光化学淬灭系数 Photochemical quenching; NPQ:非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching; ΦPS II:光系统 II 实际光合效率 Actual photochemical efficiency of PS II; ETR:电子传递率 Electron transmissible rate

3 讨论

遭受 Cd 污染后,水稻叶片会产生一系列的毒害症状,如叶绿素合成受阻、光合作用受限及光能转化效率降低等,降低叶片对产量的贡献度,但施 Si 可有效缓解该毒害效应^[26]。Si 作为水稻生长发育所需的有益元素,可与 Cd 发生沉降反应来降低其毒性^[27]。此外 Si 还能以“Si-细胞壁基质”复合体的形式集聚在细胞壁上,增加对 Cd 的固定作用,进而有效减轻叶片 Cd 毒性及保护叶片的生理机能^[28-29]。本研究表明,Si 处理后水稻叶片 Cd 浓度明显增加,叶片 Si 浓度与 Cd 含量呈极显著正相关($r=0.754, P<0.01$),但增加的 Cd 更多地以难移动的形态(果胶和蛋白质结合态 Cd、不溶性磷酸 Cd、残渣态 Cd)钝化在细胞壁吸附位点以修饰和降低其孔隙度,占比达 55.37%—62.18%(图 1),这可防止 Cd 对叶片结构的损坏。究其原因可能是 Si 施用后调

动细胞壁多糖与蛋白分子中的极性配位基团,如羧基、羟基、醛基等,使 Cd^{2+} 在细胞内不能以游离态大量存在^[30]。另外,也有可能与 Si 营养有关^[20],Si 沉积于蒸腾流末端,利于 Cd 在叶片中累积^[31]。Shahid 等^[32]发现重金属更多地蓄积在新陈代谢旺盛的“库”器官(叶片),从而减少 Cd 在营养器官(籽粒)的蓄积。本研究结果也表明 Si 处理后可有效减少 Cd 在籽粒的积累,且籽粒中的 Cd 含量与其 Si 浓度呈极显著负相关关系($r=-0.854$, $P<0.01$)。齐穗后叶片逐渐衰老而变成含 Cd 的“源”器官,其蓄积的 Cd 可再活化并随灌浆物质通过韧皮部筛管向籽粒转运,这是决定稻米 Cd 积累的关键过程^[20,33-35]。与 CK 相比,施 Si 可显著降低叶片 Cd 转移系数,其中 TJ 处理降幅达 47.29%—66.05%,从而有效地充当消减籽粒 Cd 的屏障。

据报道, Si 能在水稻表皮细胞沉积形成“硅-角质”双层结构,使功能叶片增厚、挺立并改善其冠层的受光姿态^[36],有助于捕获光能和提高光能利用率。此外,叶绿素含量、荧光与光合作用密切相关,任何逆境对光合作用产生的影响均可通过叶绿素荧光诱导动力学参数的变化来反映^[37]。本研究 Si 处理尤其是 TJ 处理能够更显著地缓解稻叶因 Cd 胁迫而表现的光抑制现象(图 3),表现在水稻营养生长阶段其 SPAD 值显著增加,与 Si 在叶片的积累发挥着正反馈作用($r=0.653$, $P<0.05$)。此外,拔节期施硅(TJ、J 处理)显著提高成熟期 P_n 、 Tr 、 G_s 以延缓功能叶片的早衰及促进光合产物积累,增加叶片对 Cd 的蓄积及籽粒的物质积累。尤其 Tr 的升高有利于水分和营养元素完成木质部装载并向籽粒转移^[38]。另有研究^[39-40]发现, Si 随着蒸腾运输途中能硅化形成胶状硅,这能极大程度地与 Cd^{2+} 产生竞争与拮抗反应,同时促进能吸附及螯合 Cd^{2+} 的抗氧化物质生成,共同作用以实现稻株体内 Cd^{2+} 毒性减弱,从而增强水稻对 Cd 的耐受性。张云等^[41]通过激光扫描共聚焦显微镜观察 Cd^{2+} 在叶片的分布,发现其更多地聚集在气孔处,这严重限制了气孔的开合从而影响植株的气体交换,而硅化后的细胞能够调节叶片的气孔运动^[42]。本研究 TJ 处理能在孕穗灌浆乃至结实期持续有效地促进气孔的开启,保证光合原料(CO_2)供给充足,有利于光合产物的制造。Cd 进入植物细胞后首先对线粒体产生毒害作用,干扰光合电子的传递^[43]。本实验 TJ 处理较 T 处理或 J 处理显著地降低线粒体 Cd 浓度,这能增强激发态电子的传递率(ETR),其与叶片 Si 浓度呈正相关关系($r=0.637$, $P<0.05$),并提高 PS II 实际光合效率,有效地增加非光化学淬灭系数。光合系统中能量转换靠电子传递完成,若 PSII 吸收的能量未能及时扩散,则过剩的光电子将诱导活性氧产生从而损坏叶绿体机构^[44]。而本研究发现 TJ 处理对生殖生长期水稻的 NPQ 显著增加,这表明水稻的热耗散量增多,尤其硅素分期施用可更有效地缓解 Cd 对水稻光合作用的抑制,从而提高光能转化效率和促进产量形成。值得注意的是,本试验进行了年际验证分析,部分光合特性结果存在一定的年际差异,因光合指标受分析环境条件的影响较大,对于这一点,还有待进一步研究。

不同 Si 处理对水稻均有一定的增产作用, T、TJ、J 较 CK 分别增产 18.99%、38.81% 和 23.33%。据 Cai 等^[17]研究认为拔节期施 Si 较 CK 增产 10.52%,而基施 Si 肥增产 7.02%。Si 协调增产的直接原因在于提高每穗粒数和结实率,其次是千粒重的增加^[45]。在本研究中,施 Si 利于水稻光合作用加强, TJ 处理较 CK 显著增加每穗粒数(16.50%)和结实率(6.99%)。综合评价可以发现 Si 处理对水稻耐 Cd 性、光合特性及产量的影响作用大小为 $\text{TJ}>\text{J}>\text{T}$ 。

4 结论

3 种硅肥施用模式中, Si 素于移栽期与拔节期分期施用(TJ 处理)更利于提升水稻耐镉性、光合特性及物质积累。与 T 和 J 处理相比, TJ 处理显著促进叶片 Si 素积累,增加 Cd 在叶片的固定,有效地缓解 Cd 对光合器官的损伤和降低 Cd 由叶片向籽粒的转移。此外, TJ 处理显著提高水稻整个生育期的 P_n 、 Tr 、 G_s , 有效地提升光合功能;同时 ETR 和 $\Phi\text{PS II}$ 得到显著提升,进一步促进光合产物合成与输送。结合光合特性、Cd 积累及稻米安全性,本研究推荐在 Cd 污染稻田中于移栽期和拔节期分期施用硅素,以获得最佳的控镉增产效果。

参考文献 (References):

- [1] Ali W, Mao K, Zhang H, Junaid M, Xu N, Rasool A, Feng X B, Yang Z G. Comprehensive review of the basic chemical behaviours, sources,

- processes, and endpoints of trace element contamination in paddy soil-rice systems in rice-growing countries. *Journal of Hazardous Materials*, 2020, 397: 122720.
- [2] Zhao F J, Ma Y B, Zhu Y G, Tang Z, McGrath S P. Soil contamination in China: current status and mitigation strategies. *Environmental Science & Technology*, 2015, 49(2): 750-759.
- [3] Hu Y A, Cheng H F, Tao S. The challenges and solutions for cadmium-contaminated rice in China: a critical review. *Environment International*, 2016, 92-93: 515-532.
- [4] 徐仁扣, 李九玉, 周世伟, 徐明岗, 沈仁芳. 我国农田土壤酸化调控的科学问题与技术措施. *中国科学院院刊*, 2018, 33(2): 160-167.
- [5] Yang X M, Song Z L, Qin Z L, Wu L L, Yin L C, Van Zwieten L, Song A L, Ran X B, Yu C X, Wang H L. Phytolith-rich straw application and groundwater table management over 36 years affect the soil-plant silicon cycle of a paddy field. *Plant and Soil*, 2020, 454(1/2): 343-358.
- [6] Fang W, Williams P N, Fang X, Amoah-Antwi C, Yin D X, Li G, Ma L Q, Luo J. Field-scale heterogeneity and geochemical regulation of arsenic, iron, lead, and sulfur bioavailability in paddy soil. *Environmental Science & Technology*, 2018, 52(21): 12098-12107.
- [7] Suman J, Uhlik O, Viktorova J, Macek T. Phytoextraction of heavy metals: a promising tool for clean-up of polluted environment? *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1476.
- [8] Li Z M, Liang Y, Hu H W, Shaheen S M, Zhong H, Tack F M G, Wu M J, Li Y F, Gao Y X, Rinklebe J, Zhao J T. Speciation, transportation, and pathways of cadmium in soil-rice systems: a review on the environmental implications and remediation approaches for food safety. *Environment International*, 2021, 156: 106749.
- [9] 林欣颖, 谭祎, 历红波. 稻米镉积累的影响因素与阻控措施. *环境化学*, 2020, 39(6): 1530-1543.
- [10] 潘伯桂, 莫汉乾, 王维, 蔡昆争, 田纪辉, 蔡一霞. 硅素对水稻幼苗镉积累及抗胁迫应答的调节效应. *应用生态学报*, 2021, 32(3): 1096-1104.
- [11] 张丽娜, 宗良纲, 任偲, 沈振国. 硅对低镉污染水平下水稻幼苗生长及吸收镉的影响. *农业环境科学学报*, 2007, 26(2): 494-499.
- [12] 倪中应, 章明奎, 王京文, 李丹, 石一珺. 水稻不同生育期镉吸收与积累特征研究. *农学学报*, 2020, 10(3): 49-54.
- [13] Li H, Luo N, Li Y W, Cai Q Y, Li H Y, Mo C H, Wong M H. Cadmium in rice: transport mechanisms, influencing factors, and minimizing measures. *Environmental Pollution*, 2017, 224: 622-630.
- [14] 魏晓, 张鹏博, 赵丹丹, Bocharnikova E, Matichenkov V, Dmitry D. 水稻土施硅对土壤-水稻系统中镉的降低效果. *生态学报*, 2018, 38(5): 1600-1606.
- [15] Zhang C C, Wang L J, Nie Q, Zhang W X, Zhang F S. Long-term effects of exogenous silicon on cadmium translocation and toxicity in rice (*Oryza sativa* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62(3): 300-307.
- [16] Liu C P, Li F B, Luo C L, Liu X M, Wang S H, Liu T X, Li X D. Foliar application of two silica sols reduced cadmium accumulation in rice grains. *Journal of Hazardous Materials*, 2009, 161(2/3): 1466-1472.
- [17] Cai Y X, Zhang S H, Cai K Z, Huang F, Pan B G, Wang W. Cd accumulation, biomass and yield of rice are varied with silicon application at different growth phases under high concentration cadmium-contaminated soil. *Chemosphere*, 2020, 242: 125128.
- [18] Yeo A R, Flowers S A, Rao G, Welfare K, Senanayake N, Flowers T J. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. *Plant, Cell & Environment*, 1999, 22(5): 559-565.
- [19] 贺敏杰, 蔡昆争, 王维, 黄飞, 蔡一霞. 硅素分期施用对土壤镉形态和水稻镉累积的影响. *农业环境科学学报*, 2018, 37(8): 1651-1659.
- [20] 喻华, 上官宇先, 涂仕华, 秦鱼生, 陈琨, 陈道全, 刘前聪. 水稻籽粒中镉的来源. *中国农业科学*, 2018, 51(10): 1940-1947.
- [21] Lavinsky A O, Detmann K C, Reis J V, Ávila R T, Sanglard M L, Pereira L F, Sanglard L M V P, Rodrigues F A, Araújo W L, DaMatta F M. Silicon improves rice grain yield and photosynthesis specifically when supplied during the reproductive growth stage. *Journal of Plant Physiology*, 2016, 206: 125-132.
- [22] 杨剑虹, 王成林, 代亨林. 土壤农化分析与环境监测. 北京: 中国大地出版社, 2008.
- [23] Fu X P, Dou C M, Chen Y X, Chen X C, Shi J Y, Yu M G, Xu J. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Phytolacca americana* L. *Journal of Hazardous Materials*, 2011, 186(1): 103-107.
- [24] Dallagnol L J, Rodrigues F A, DaMatta F M, Mielli M V B, Pereira S C. Deficiency in silicon uptake affects cytological, physiological, and biochemical events in the rice-*Bipolaris oryzae* interaction. *Phytopathology*, 2011, 101(1): 92-104.
- [25] Yang J Y, Chen X, Lu W C, Chen R C, Liu M N, Yao H L, Li J H, Hong J L, Mao X Y. Reducing Cd accumulation in rice grain with foliar application of glycerol and its mechanisms of Cd transport inhibition. *Chemosphere*, 2020, 258: 127135.
- [26] Vaculík M, Lukačová Z, Bokor B, Martinka M, Tripathi D K, Lux A. Alleviation mechanisms of metal (loid) stress in plants by silicon: a review. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(21): 6744-6757.
- [27] Gao M, Zhou J, Liu H L, Zhang W T, Hu Y M, Liang J N, Zhou J. Foliar spraying with silicon and selenium reduces cadmium uptake and mitigates cadmium toxicity in rice. *Science of the Total Environment*, 2018, 631-632: 1100-1108.

- [28] Vaculík M, Landberg T, Greger M, Luxová M, Stolaríková M, Lux A. Silicon modifies root anatomy, and uptake and subcellular distribution of cadmium in young maize plants. *Annals of Botany*, 2012, 110(2): 433-443.
- [29] Liu J, Ma J, He C W, Li X L, Zhang W J, Xu F S, Lin Y J, Wang L J. Inhibition of cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells by a wall-bound form of silicon. *New Phytologist*, 2013, 200(3): 691-699.
- [30] Li X Y, Peng P Q, Long J, Dong X, Jiang K, Hou H B. Plant-induced insoluble Cd mobilization and Cd redistribution among different rice cultivars. *Journal of Cleaner Production*, 2020, 256: 120494.
- [31] Wu J W, Guo J, Hu Y H, Gong H J. Distinct physiological responses of tomato and cucumber plants in silicon-mediated alleviation of cadmium stress. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 453.
- [32] Shahid M, Dumat C, Khalid S, Schreck E, Xiong T, Niazi N K. Foliar heavy metal uptake, toxicity and detoxification in plants: a comparison of foliar and root metal uptake. *Journal of Hazardous Materials*, 2017, 325: 36-58.
- [33] Yan Y F, Choi D H, Kim D S, Lee B W. Absorption, translocation, and remobilization of cadmium supplied at different growth stages of rice. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 2010, 13(2): 113-119.
- [34] 陈喆, 铁柏清, 雷鸣, 刘孝利, 叶长城, 罗梅梅, 毛懿德. 施硅方式对稻米镉阻隔潜力研究. *环境科学*, 2014, 35(7): 2762-2770.
- [35] 潘俊峰, 王博, 崔克辉, 黄见良, 聂立孝. 氮肥对水稻节间和叶鞘非结构性碳水化合物积累转运特征的影响. *中国水稻科学*, 2016, 30(3): 273-282.
- [36] Gao Z X, Tang X J, Ye M J, Gul I, Chen H, Yan G C, Chang S X, Liang Y C. Effects of silicon on the uptake and accumulation of arsenite and dimethylarsinic acid in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 409: 124442.
- [37] 钱永强, 周晓星, 韩蕾, 孙振元, 巨关升. Cd²⁺胁迫对银芽柳 PS II 叶绿素荧光光响应曲线的影响. *生态学报*, 2011, 31(20): 6134-6142.
- [38] 邢钰媛, 娄运生, 王坤, 刘健. 施用生物炭和硅肥对增温水稻叶片光合及荧光特性的影响. *农业环境科学学报*, 2021, 40(2): 451-463.
- [39] 王意锟, 方升佐, 王玉军, 郝秀珍, 周东美, 张焕朝. 改良剂对重金属复合污染土壤中菜用大豆品质及生理特性的影响. *生态与农村环境学报*, 2011, 27(3): 87-92.
- [40] 徐当会, 高天鹏, 李秋霞, 牟静. 硅的生物学功能及在草地生态系统中的应用研究进展. *生态学报*, 2020, 40(22): 8347-8353.
- [41] 张云, 王丹媚, 王孝源, 任晴雯, 唐可, 张丽宇, 吴玉环, 刘鹏. 外源茉莉酸对菊芋镉胁迫下光合特性及镉积累的影响. *作物学报*, 2021, 47(12): 2490-2500.
- [42] Wang B, Cai W W, Li J L, Wan Y F, Li Y E, Guo C, Wilkes A, You S C, Qin X B, Gao Q Z, Liu K W. Leaf photosynthesis and stomatal conductance acclimate to elevated [CO₂] and temperature thus increasing dry matter productivity in a double rice cropping system. *Field Crops Research*, 2020, 248: 107735.
- [43] Ma J, Cai H M, He C W, Zhang W J, Wang L J. A hemicellulose-bound form of silicon inhibits cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells. *New Phytologist*, 2015, 206(3): 1063-1074.
- [44] 徐红霞, 翁晓燕, 毛伟华, 杨勇. 镉胁迫对水稻光合、叶绿素荧光特性和能量分配的影响. *中国水稻科学*, 2005, 19(4): 338-342.
- [45] Chaiwong N, Rerkasem B, Pusadee T, Prom-U-Thai C. Silicon application improves caryopsis development and yield in rice. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2021, 101(1): 220-228.