

镉胁迫对杨树光合特性的影响

冯世静¹, 杨途熙^{1*}, 张艳军², 吕小军², 刘振山², 魏安智^{1*}

(1.西北农林科技大学林学院, 陕西 杨凌 712100; 2.西北农林科技大学生命科学学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要:以灰杨和青杨为试验材料,以土壤、蛭石、蚯蚓粪(V:V:V=3:1:1)混合物为盆栽基质,设置0(CK)、20、70、150、300、500 mg·kg⁻¹ 6种土壤镉浓度,研究了土壤镉胁迫对杨树幼苗生物量、气体交换参数、叶绿素荧光参数和光合色素含量及镉积累量的影响。结果表明,当镉胁迫浓度为20 mg·kg⁻¹时,杨树幼苗生长受到的抑制作用较小;高镉浓度(≥70 mg·kg⁻¹)胁迫下,杨树幼苗的生长受到显著抑制。杨树幼苗不同器官对镉的积累浓度为:根>叶>茎。两种杨树幼苗的生物富集系数(BFC)在镉胁迫浓度为20 mg·kg⁻¹下最大,500 mg·kg⁻¹下最小,灰杨幼苗各器官的BCF均大于青杨;两种杨树幼苗的转移系数(TF)大致相当,在镉胁迫浓度为70 mg·kg⁻¹下达到最大值。随着镉胁迫浓度(20~500 mg·kg⁻¹)的增大,两种杨树幼苗叶片中叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素的含量整体均呈下降趋势,当镉胁迫浓度为500 mg·kg⁻¹时下降到最小值;灰杨幼苗叶片中叶绿素a/b值随镉胁迫浓度的增加而增加,但变化不显著;青杨中叶绿素a/b值先降低后升高,但各处理组均显著低于对照组。杨树幼苗叶片光合作用下降的主要原因是非气孔因素,气体交换参数 P_n 、 T_s 、 G_s 随着镉胁迫浓度的升高而降低,而 C_i 却随镉胁迫浓度的升高而升高;最大光化学量子产量(F_v/F_m)和PS II潜在活性(F_v/F_0)整体呈下降的趋势,且变化差异显著。当镉浓度为500 mg·kg⁻¹时,光合作用最低。通过对杨树幼苗光合作用各参数抑制率的比较发现,不同杨树品种之间耐镉能力存在一定的差异,灰杨幼苗生长受镉胁迫的抑制程度小于青杨。

关键词: 镉胁迫; 杨树; 气体交换参数; 叶绿素荧光参数; 叶绿素含量

中图分类号: Q945.78 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2013)03-0539-09 doi:10.11654/jaes.2013.03.020

Effects of Cadmium on Photosynthetic Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence of Two Species of Poplar

FENG Shi-jing¹, YANG Tu-xi^{1*}, ZHANG Yan-jun², LÜ Xiao-jun², LIU Zhen-shan², WEI An-zhi^{1*}

(1.College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 2.College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, 712100, China)

Abstract: The pot experiment was adopted to study the effects of cadmium (Cd) on biomass, photosynthesis, chlorophyll fluorescence characteristics, chlorophyll content and the accumulation of cadmium in grey poplars (*Populus xcanescens*) and cathay poplars (*Populus pseudo-simonii* K.). The substrate was the mixture of soil, vermiculite and worm cast with six concentrations of soil Cd treatment (0 mg·kg⁻¹, 20 mg·kg⁻¹, 70 mg·kg⁻¹, 150 mg·kg⁻¹, 300 mg·kg⁻¹ and 500 mg·kg⁻¹). The results showed that the lower Cd concentration (20 mg·kg⁻¹) did not significantly inhibit the growth of either poplar, while higher concentrations (≥70 mg·kg⁻¹) had significant inhibition effect. The bioaccumulation capacity in two poplars' roots were higher than that of leaves and stems, and the bio-concentration factors (BCF) of grey poplars was higher than that of cathay poplars, however, their translocation factors (IF) were approximately equivalent. The contents of chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll of the leaves of two poplar seedlings were significantly lower in the Cd treatments than those of control, and the contents were negatively related to the Cd concentrations. In grey poplars, the chlorophyll a/b ratio was higher with higher Cd concentrations, though not significantly; in cathay poplars, however, such value showed a trend of increasing after decreasing, with the addition of Cd in the growth medium also caused significant deleterious effect on the net rate of photosynthesis (P_n), transpiration rate (T_s) and stomatal conductance (G_s) in both species of poplar seedlings, but the intercellular CO₂ concentration (C_i) increased dramatically, indicating that the non-stomatal factor accounted for inhibition of photosynthesis in the leaves of poplar seedlings. The ratio of F_v/F_m and F_v/F_0 significantly decreased with increasing Cd concentrations in both plants. The comparison of inhibition rate of two plants indicated that grey poplars were less sensitive to the Cd stress.

Keywords: Cd stress; poplar; photosynthetic gas exchange; chlorophyll fluorescence parameters; chlorophyll contents

收稿日期: 2012-08-28

基金项目: 国家林业局“948”项目: “超富集镉转基因杨对土壤镉污染修复技术的引进”(2008-3-33)

作者简介: 冯世静(1985—),女,汉族,山西忻州人,在读博士生,主要从事植物抗逆性研究。E-mail: shijing0554010112@163.com

* 通信作者: 杨途熙 E-mail: y2848@126.com; 魏安智 E-mail: weianzhi@126.com

随着工农业发展进程的加快,环境污染日益严重,其中重金属污染已经成为危害极大的一类,严重影响了农业生产和人类身体健康^[1],从而引起了广泛关注。在重金属污染中,镉(Cd)是生物毒性最强、迁移性最大的重金属元素之一^[2]。研究表明,镉能够引起植物体内氧化酶系统紊乱^[3],降低植物碳同化作用^[4],导致气孔关闭,扰乱植物的水分状况^[5],降低叶绿素含量和叶绿体数量,减缓根的生长,减少营养元素的吸收,削弱光合作用,阻止植物生长^[6-7],并可诱导产生金属螯合肽和结合蛋白等解毒物质^[8]。

目前,自然界中选育的超富集植物大多数是一些生物量小、生长周期短的农作物和草本植物,研究最多的植物主要是芸苔属(*Brassica*)、庭芥属(*Alyssums*)及遏蓝菜属(*Thlaspi*)^[9]。与草本植物相比,木本植物因具有生物量大,生长周期长,叶面积大,茎、枝和根系庞大等特点,其作用于环境,能形成较大的绿色空间和根系网络,因此对重金属离子的吸收和积累作用较草本植物更为明显^[10]。本试验以灰杨(*Populus × canescens*)和青杨(*Populus pseudo-simonii*)为研究对象,模拟镉污染的土壤,通过室外盆栽试验,开展了不同浓度镉胁迫对杨树光合系统毒害机制的研究,探讨杨树对重金属镉胁迫的光合反应机制,为利用杨树进行镉污染土壤的修复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验所用灰杨(*Populus × canescens*, ‘Grey poplar’)来源于德国哥廷根大学引进的试管苗,所用青杨(*Populus pseudo-simonii* K. ‘cathay poplars’)来源于西北农林科技大学杨树组。2010年7月,将引进的灰杨试管苗进行扩繁,并在1/2 MS培养基上进行生根培养。同时,取青杨侧芽,经消毒处理后接种于1/2 MS培养基上进行组培、扩繁和生根培养。2011年3月,将灰杨和青杨组培苗炼苗后移栽于西北农林科技大学试验地中,常规管理。

1.2 试验设计

2011年5月,自西北农林科技大学试验地采园田土,并将园田土、蛭石与蚯蚓粪按照3:1:1的体积比充分混匀,自然风干,过2 mm筛。然后取若干土样做背景值测试,并将其余土分装于直径15 cm、高25 cm的塑料盆中,每盆土壤质量约2 kg,盆底放置两层塑料纸。在西北农林科技大学试验地中选择生长基本一致、叶数、高度(30 cm左右)相当的2种杨树苗栽于

花盆中培养。6月10日,待杨树苗成活、并恢复正常生长后,将 $3\text{CdSO}_4 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$ (分析纯)与去离子水配成母液,然后稀释成所需的处理浓度,并一次性施入相应的盆栽土壤中。培养期间,拔草除虫,并采用称重法补充消耗的水分。试验共设置6个浓度的镉处理,即0、20、70、150、300 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和500 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,分别以CK、T1、T2、T3、T4、T5表示,每处理设3个重复。

1.3 分析测定方法

1.3.1 生物量的测定

镉胁迫30 d后,分别收取灰杨和青杨幼苗,每处理3次重复,混合取样。植物样品先用自来水冲洗干净,然后将根浸入10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA- Na_2 溶液中交换30 min,用以去除根系表面吸附的镉,最后再用去离子水冲洗3次,用吸水纸将其表面水分吸干,将植物分为根、茎、叶3部分测定鲜重。然后将根、茎、叶于105 $^{\circ}\text{C}$ 杀青30 min,80 $^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重。

1.3.2 镉含量的测定

采用火焰原子吸收分光光度计(日立Z-2000,2353-005)测定植物各器官中的镉含量。镉胁迫30 d后,将烘干的灰杨和青杨幼苗的根、茎、叶混合取样,分别称取0.5 g于100 mL三角瓶中,加混合酸(浓 HNO_3 : HClO_4 =5:1,优级纯)12 mL,浸泡过夜,电炉上加热至冒白烟,用去离子水定容至25 mL,然后用原子吸收法测定镉含量^[11]。

BCF (生物富集系数)=植物体内镉含量/土壤中镉含量

TF (转运系数)=枝叶中镉含量/根中镉含量

1.3.3 气体交换参数的测定

镉胁迫30 d后,在各杨树不同处理的植株上选取从第1片展开叶向下数的第8、9两片成熟功能叶进行标记,用便携式光合测定系统(Li6400,USA;红蓝光源叶室)测定标记叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_s)。测定选择在晴天上午的9:00—11:30进行,并控制 CO_2 浓度为380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,光强(PFD)1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,叶室温度设为(25±2) $^{\circ}\text{C}$,每次测定重复3次。

1.3.4 叶绿素荧光参数的测定

镉胁迫30 d后,采用快速植物胁迫测量仪(OS-30p,USA)测定与测气体交换参数相同的两片成熟功能叶的荧光参数。测定时,先将叶片暗适应30 min,再用 F_v/F_m Test模式测定初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m),并据此计算可变荧光、PS II的最大光化学效率(F_v/F_m)和PS II的潜在活性(F_v/F_0)^[12]。

$$F_v(\text{可变荧光})=F_m-F_0$$

$$F_v/F_m(\text{PS II 的最大光化学效率})=\frac{F_m-F_0}{F_m}$$

$$F_v/F_0(\text{PS II 的潜在活性})=\frac{F_m-F_0}{F_0}$$

1.3.5 光合色素含量的测定

镉胁迫 30 d 后,选取上述两片成熟功能叶,洗净擦干,用液氮迅速研磨,混匀并称取 0.05 g,用 10 mL 80%的丙酮浸提过夜,浸提至叶肉组织完全变白将浸提液倒出,用 80%的丙酮定容至 10 mL。以 80%的丙酮为空白,用紫外分光光度计(UV-2010 型,美国)分别测定浸提液在波长 663、645、470 nm 处的光密度 OD 值,计算各光合色素含量^[13-14]。

1.4 各指标的抑制率

为了比较 2 种杨树耐镉能力的大小,本试验还计算了相关指标的抑制率:

$$\text{抑制率} = |\text{对照值} - \text{处理值}| / \text{对照值}^{[15]}$$

1.5 数据处理

采用 SPSS 软件对数据进行处理,用 Origin8.0 作图。

2 结果与分析

2.1 镉胁迫对杨树幼苗生物量的影响

如图 1 所示,随镉胁迫浓度的增加,两种杨树幼苗根和叶的鲜重均呈下降的趋势。与对照相比,当镉胁迫浓度在 20~150 mg·kg⁻¹ 之间时,灰杨幼苗根系鲜重均无显著变化($P>0.05$);当镉浓度大于 20 mg·kg⁻¹ 时,青杨幼苗根系鲜重显著降低($P<0.05$)。由此说明,镉浓度为 70~150 mg·kg⁻¹ 之间,镉对灰杨幼苗根系鲜重的影响小于青杨。当镉胁迫浓度大于 70 mg·kg⁻¹ 时,灰杨和青杨幼苗叶片鲜重分别比对照显著降低了

3.66%、3.87%、4.46% 和 3.93%、4.15%、4.56% ($P<0.05$);镉胁迫浓度为 20 mg·kg⁻¹ 时,灰杨和青杨幼苗叶片的鲜重变化不显著($P>0.05$)。由此说明,当镉胁迫浓度为 20 mg·kg⁻¹ 时,杨树幼苗根系和叶片的鲜重受镉影响的程度较小。

2.2 杨树幼苗对 Cd 吸收积累的差异

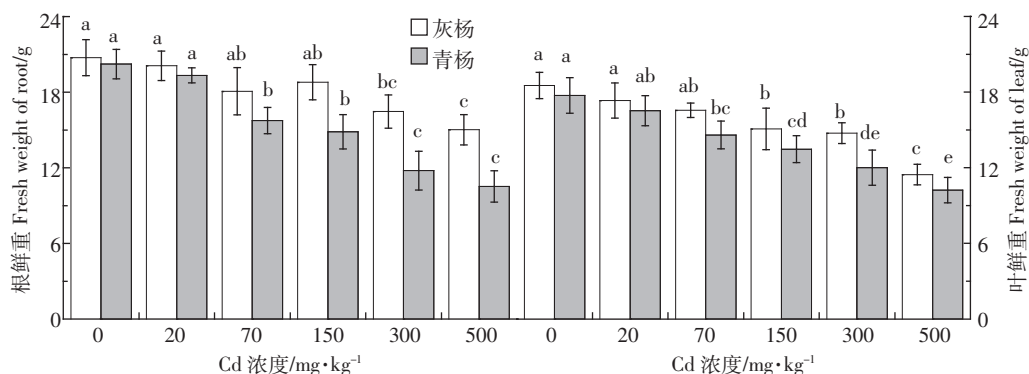
由表 1 可知,不同镉浓度胁迫下,杨树幼苗根、茎、叶中的镉含量随镉胁迫浓度的升高而增加,在 500 mg·kg⁻¹ 镉浓度下达到最大值。从表中还可知,灰杨幼苗根和叶中的镉含量在各处理间差异极显著,而茎中的镉含量在 150、300、500 mg·kg⁻¹ 处理组间差异达到极显著水平;除 20、70 mg·kg⁻¹ 镉胁迫浓度外,青杨幼苗各器官中的镉含量在处理间变化差异极显著($P<0.01$);灰杨各器官中的镉含量均高于青杨,说明镉在灰杨幼苗各器官中的积累能力大于青杨。镉在各器官中的积累浓度为:根>叶>茎。

由表 1 可知,镉胁迫浓度为 20 mg·kg⁻¹ 时,两种杨树幼苗各器官的 BCF 最大,随镉胁迫浓度的增大,BFC 逐渐减小;镉胁迫浓度为 70 mg·kg⁻¹ 时,两种杨树幼苗的 TF 最大。不同镉胁迫浓度下,灰杨幼苗根、茎、叶中镉的 BFC 均大于青杨,大约为 1.2 倍;而 TF 大致相当。

2.3 镉胁迫对杨树幼苗光合色素含量的影响

2.3.1 镉对杨树幼苗叶绿素含量的影响

由图 2 可知,随镉胁迫浓度的增大,灰杨和青杨幼苗叶片中叶绿素 a、总叶绿素含量和灰杨幼苗中叶绿素 b 含量的变化都呈显著下降的趋势($P<0.05$),而青杨中叶绿素 b 含量呈先升后降的趋势,且在 20 mg·kg⁻¹ Cd 处理比对照显著高出 8.19%,随后迅速下降;但在同一镉浓度胁迫下,灰杨幼苗叶片中的叶绿



不同小写字母表示同一树种不同浓度间差异显著 ($P<0.05$)。下同

图 1 不同浓度镉胁迫对杨树幼苗鲜重影响

Figure 1 Effects of different Cd concentrations on the fresh weight of poplar seedlings

表 1 杨树幼苗中 Cd 的含量、富集系数及转运系数
Table 1 Accumulation of Cd, BCF and TF in two poplar seedlings

品种 Species		器官/Organ	镉浓度/Cd concentration/ $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$				
			20	70	150	300	500
灰杨 Grey poplar	BCF	根/Root	3.85	1.40	1.27	0.89	0.64
		茎/Stem	2.24	1.00	0.79	0.51	0.39
		叶/Leaf	2.60	1.22	0.92	0.78	0.52
	TF		1.26	1.59	1.35	1.46	1.42
		Cd concent-ration/ $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$					
		根/Root	76.93 $\pm$ 1.0E	97.83 $\pm$ 2.1D	190.27 $\pm$ 4.1C	266.06 $\pm$ 4.7B	320.34 $\pm$ 4.3A
		茎/Stem	44.81 $\pm$ 0.4D	70.19 $\pm$ 0.3D	118.65 $\pm$ 1.9C	153.99 $\pm$ 17.6B	195.32 $\pm$ 9.7A
		叶/Leaf	52.08 $\pm$ 0.7E	85.70 $\pm$ 0.3D	138.34 $\pm$ 2.8C	233.86 $\pm$ 0.9B	258.40 $\pm$ 1.4A
	Cd concent-ration/ $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	根/Root	49.53 $\pm$ 0.2D	65.26 $\pm$ 1.1D	154.19 $\pm$ 5.9C	190.91 $\pm$ 3.4B	263.98 $\pm$ 9.9A
青杨 Cathay poplar	BCF	根/Root	2.48	0.93	1.03	0.64	0.53
		茎/Stem	1.63	0.89	0.69	0.42	0.34
		叶/Leaf	1.49	0.86	0.70	0.53	0.39
	TF		1.26	1.88	1.35	1.50	1.39
		Cd concent-ration/ $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$					
		根/Root	49.53 $\pm$ 0.2D	65.26 $\pm$ 1.1D	154.19 $\pm$ 5.9C	190.91 $\pm$ 3.4B	263.98 $\pm$ 9.9A
		茎/Stem	42.60 $\pm$ 5.9D	62.62 $\pm$ 4.3D	103.01 $\pm$ 4.4C	126.55 $\pm$ 3.0B	170.78 $\pm$ 4.5A
		叶/Leaf	49.80 $\pm$ 1.1E	70.05 $\pm$ 2.1D	114.67 $\pm$ 3.6C	169.36 $\pm$ 1.6B	207.33 $\pm$ 1.7A

注:表中大写字母显示多重比较结果,不同字母表示差异显著($P<0.01$)。
Note:The different letters represent the multiple comparison results, indicating significant difference($P<0.01$).

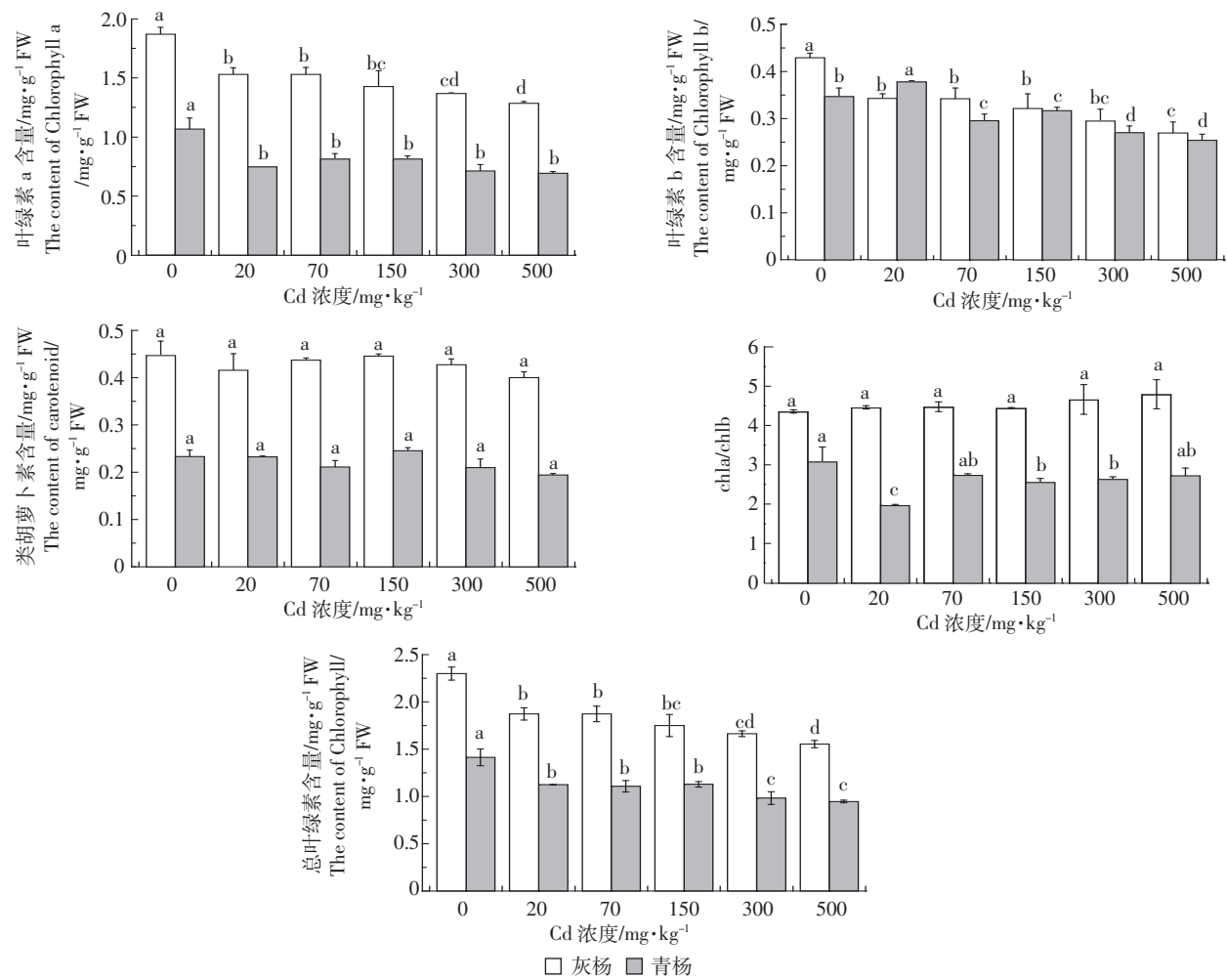


图 2 不同浓度 Cd 处理下 2 种杨树幼苗叶中色素含量
Figure 2 Effects of Cd treatments on pigment contents of two species of poplar seedlings

素含量最高。相关性分析表明,土壤中的镉浓度与叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素的含量呈显著负相关(r 分别为-0.773、-0.797、-0.781)。由此说明,叶绿素的合成受到镉不同程度的抑制作用^[1]。

2.3.2 镉对杨树幼苗中类胡萝卜素含量的影响

从图 2 可以看出,当镉胁迫浓度为 $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,青杨幼苗叶片中类胡萝卜素含量比对照升高了 1.25%;除此之外,不同镉浓度胁迫下,灰杨和青杨中类胡萝卜素含量都有所下降,但变化差异不显著($P>0.05$)。由此说明,镉胁迫对类胡萝卜素含量的影响小于叶绿素,其含量的相对稳定可能会减轻镉胁迫对杨树幼苗叶片的伤害,保护叶绿素,从而维持植株叶片的光合能力,使植物得以正常生长,增加植株对镉的忍耐性^[6]。

2.3.3 镉对杨树幼苗叶绿素 a/b 的影响

如图 2 所示,灰杨幼苗叶片中叶绿素 a/b 值随镉胁迫浓度的增加而增大,但变化不显著,说明镉对叶绿素 b 的影响大于叶绿素 a,这与 Gil 等^[17]的研究结果相似;随镉胁迫浓度的增大,青杨幼苗叶片中叶绿素 a/b 值先降低后升高,但各处理组均显著低于对照组。这说明镉胁迫对叶绿素 a 的影响大于叶绿素 b,与 Drazkiewicz 等^[16]的研究结果一致。

2.4 镉对杨树幼苗气体交换参数的影响

与对照组相比,随着镉胁迫浓度的升高,两种杨树幼苗的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_s)均呈下降的趋势(表 2)。除 $20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 镉处理组外,灰杨幼苗 P_n 值在其他镉处理组均显著低于对照

组;青杨幼苗 P_n 值在各镉处理组均显著下降($P<0.05$);除 $20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd 处理组外,两种杨树幼苗 T_s 值在镉胁迫下均显著下降($P<0.05$)。两种杨树幼苗 G_s 值的变化趋势与 P_n 相似,随着镉浓度的升高, G_s 逐渐下降,均在 $500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 镉浓度时下降到最小值。 C_i 的变化趋势恰好与 P_n 相反,各处理组与对照组相比, C_i 显著下降;灰杨在 20 、 70 、 $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 镉处理与 300 、 $500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd 处理组间差异显著($P<0.05$),而青杨在 150 、 300 、 $500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 镉处理组间差异不显著($P>0.05$)(表 2)。

通过对两种杨树幼苗叶片 P_n 抑制率的比较发现,尽管 P_n 在不同浓度镉胁迫下呈下降的趋势,但镉对灰杨 P_n 的抑制率小于青杨(图 3)。为了全面了解杨树对镉胁迫的耐性,同时计算了与 P_n 相关的其他指标,不同浓度镉胁迫对青杨幼苗叶片 G_s 、 C_i 、 T_s 和叶绿素总量的抑制率均大于灰杨(图 3)。由此可见,镉胁迫引起 G_s 、 T_s 、叶绿素含量的下降和 C_i 升高的幅度在不同杨树品种间存在着差异,镉对灰杨光合作用的影响小于青杨。

2.5 镉对杨树幼苗叶绿素荧光参数的影响

由表 3 可知,杨树幼苗 F_0 值随镉胁迫浓度的升高而增大,而 F_m 值逐渐降低。灰杨幼苗 F_0 值在 300 和 $500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd 处理组比对照组分别显著升高了 4.76%和 5.57%($P<0.05$),而青杨的 F_0 值在各镉处理组与对照组之间的变化差异均不显著($P>0.05$);与对照组相比,当镉胁迫浓度较大($\geq 150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)时,两种杨树幼苗的 F_m 值均显著下降($P<0.05$)。2 种杨树幼

表 2 不同浓度镉胁迫对杨树气体交换参数的影响

Table 2 Effects of cadmium on photosynthesis of poplars with different cadmium concentrations

品种 Species	Cd 处理/Cd treatment	$P_n/\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$G_s/\text{molH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$C_i/\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$	$T_s/\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
灰杨 Grey poplar	CK	13.34±0.22a	0.23±0.006a	118.25±6.51d	6.44±0.09a
	T1	11.98±4.31a	0.21±0.030a	125.70±3.67c	6.27±0.30a
	T2	6.98±0.09b	0.09±0.008b	130.71±4.44c	2.50±0.16b
	T3	5.44±0.21bc	0.07±0.002c	127.65±1.29c	2.00±0.04c
	T4	4.21±0.31bc	0.04±0.004d	165.28±2.98b	0.36±0.04d
	T5	1.09±0.36c	0.02±0.007d	176.22±1.75a	0.47±0.05d
青杨 Cathay poplar	CK	9.75±0.35a	0.20±0.016a	164.77±2.57d	7.98±0.09a
	T1	5.73±0.35b	0.11±0.020b	194.14±1.05c	7.96±0.31a
	T2	0.95±0.07c	0.04±0.003c	220.33±1.48b	1.45±0.42c
	T3	0.66±0.12c	0.04±0.007c	243.19±8.42a	2.57±0.50b
	T4	0.64±0.004c	0.02±0.004c	244.48±9.76a	1.08±0.14c
	T5	0.68±0.05c	0.02±0.008c	241.07±3.97a	0.85±0.15c

注:表中小写字母显示多重比较结果,不同字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: The different letters represent the multiple comparison results, indicating significant difference. The Same below.

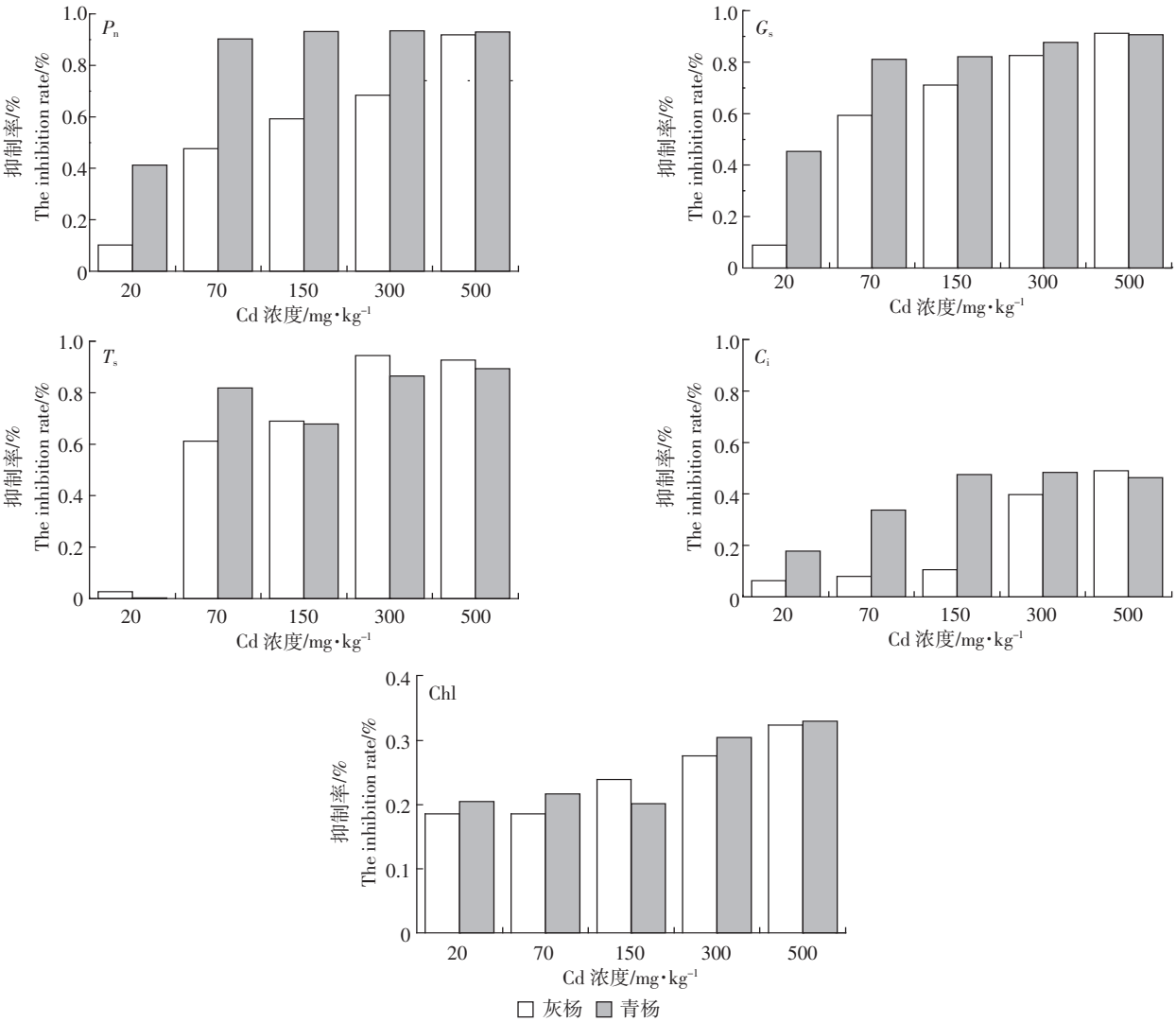


图 3 不同浓度镉胁迫对杨树幼苗叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_s 和叶绿素含量的抑制率

Figure 3 Inhibition ratios of different Cd concentration on P_n , G_s , C_i , T_s and chlorophyll content of two species of poplars

表 3 不同浓度镉处理对杨树幼苗叶绿素荧光参数(F_0 , F_m , F_v , F_v/F_m , F_v/F_0)的影响

Table 3 Effects of cadmium on five chlorophyll fluorescence parameters(F_0 , F_m , F_v , F_v/F_m , F_v/F_0) for poplars with different cadmium concentrations

品种 Species	镉处理/Cd concentration	F_0	F_m	F_v	F_v/F_m	F_v/F_0
灰杨 Grey poplar	CK	137.8±1.64c	505.8±8.11a	368.0±9.03a	0.727±0.005a	2.671±0.089a
	T1	139.0±2.83c	488.6±13.35a	349.6±14.43a	0.717±0.011b	2.517±0.136b
	T2	146.6±6.99c	506.0±9.67a	359.4±13.67a	0.710±0.006b	2.459±0.194b
	T3	193.0±11.51c	459.6±10.64b	266.6±14.66b	0.582±0.009c	1.388±0.153c
	T4	203.4±9.96b	455.8±13.63b	252.4±13.46b	0.553±0.011d	1.244±0.103c
青杨 Cathay poplar	T5	214.6±5.13a	439.2±13.03c	224.6±16.74c	0.512±0.006e	1.048±0.102d
	CK	142.25±3.50ab	475.25±8.42a	333.00±8.76a	0.702±0.006a	2.342±0.097a
	T1	143.00±2.16ab	469.25±8.77a	326.25±8.42a	0.696±0.008ab	2.282±0.067a
	T2	148.25±4.65a	463.75±3.10a	315.50±3.11a	0.681±0.008bc	2.130±0.085a
	T3	139.25±7.27ab	430.75±11.03b	291.50±16.98b	0.675±0.004c	2.102±0.217a
	T4	133.50±4.80b	425.50±9.81bc	292.00±13.74b	0.688±0.017abc	2.192±0.179a
	T5	147.00±6.22a	413.75±5.74c	266.75±10.84c	0.648±0.007d	1.819±0.149b

苗的 F_v 值随镉胁迫浓度的升高,整体呈下降趋势,当镉处理浓度为 150~500 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,灰杨和青杨幼苗的 F_v 值均与对照组之间变化差异达到了显著水平 ($P<0.05$)。 F_m 值的下降,反映了镉胁迫下 PS II 电子传递量的减少^[18];可变荧光(F_v)的大小和变化过程反映了原初电子受体 QA 的还原情况^[19]。

最大光化学量子产量(F_v/F_m)和 F_v/F_0 (PS II 的潜在活性)常用来反映植物受胁迫的程度^[20]。由表 3 可知, F_v/F_0 的变化趋势与 F_v/F_m 相似,与对照组相比,处理组的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 值显著降低 ($P<0.05$)。 F_v/F_m 的降低是光合作用光抑制的显著特征,在非胁迫条件下 F_v/F_m 变化极小,不受物种和生长条件的限制,而胁迫条件下该参数明显下降^[21]。

3 讨论

根系对重金属的吸收能力和植株本身的富集能力是植物修复的主要能力,地上和地下部分吸收富集重金属和解毒机理的不同造成了植物各器官重金属积累量的不同,根系中重金属的含量往往比地上部分含量高^[22-23]。杨树作为土壤镉污染修复的一种植物,茎部吸收积累的镉可在植物体内较稳定的存在^[24],因此,杨树幼苗茎部的镉含量,能够代表该树种富集镉及修复土壤镉污染的能力。本试验研究结果显示,杨树幼苗各器官镉的积累浓度为根>叶>茎,灰杨>青杨,但茎的生物量大于叶,所以茎部所积累镉的总量比叶多。

BCF 和 TF 是描绘植物从污染土壤中吸收和运输重金属的重要指标^[11]。灰杨幼苗的 BCF 大于青杨,而两种杨树的 IF 大致相等,说明它们对镉的转移运输能力相当,但灰杨能更好地将镉积累在植株体内。

叶绿素是光合作用的主要色素,其含量减少会导致植物的光合作用降低,进而使植物的生长受阻,生物量随之减少^[25]。有研究表明,镉胁迫会使叶片发黄^[26],这可能是镉胁迫间接抑制了叶绿素的生物合成,在较高镉浓度下叶绿素合成受到严重的抑制作用。有关光合色素先升高后降低的现象也有报道^[27-28],这可能与试验所选取的材料、镉处理浓度以及处理时间等因素有关^[29]。本试验中,两种杨树幼苗的叶绿素含量均降低,其 P_n 也显著下降,杨树幼苗的鲜重也呈下降的趋势,其中青杨幼苗表现最为明显。

叶绿素 a/b 值也可以作为衡量光合作用的一个指标^[30],其值随镉胁迫浓度的升高表明镉对叶绿素 b 合成的抑制作用大于叶绿素 a,从而减少了杨树幼苗对远红光的吸收,降低了 P_n ,进一步降低了杨树幼苗

的鲜重。类胡萝卜素不仅参与光合作用,还可以清除活性氧^[31]。本试验中,类胡萝卜素含量随镉胁迫浓度的变化说明,杨树幼苗可能通过类胡萝卜素对叶绿素的保护作用和对植物体内活性氧的清除作用,可以维持杨树幼苗在镉胁迫环境下的正常生长。

一般认为, C_i 值的大小作为评判气孔限制和非气孔限制的依据,只有当 C_i 与 P_n 、 G_s 都减小时,才可认为 P_n 的下降主要是气孔导度降低引起的;相反,如果 P_n 的下降伴随着 C_i 的升高,便可以认为 P_n 的下降是由非气孔限制所致^[29]。两种杨树幼苗的 P_n 、 G_s 随土壤中镉胁迫浓度增加而降低的同时伴随着 C_i 的升高,表明叶片光合作用的降低不仅是由于 G_s 下降导致、 CO_2 供应减少,更主要是由于非气孔因素阻碍了 CO_2 的利用,从而造成细胞间 CO_2 积累。

蒸腾作用(T_s)是植物体内重要的生理活动,受气孔开闭的影响和制约。气孔开放时 T_s 加大,关闭时 T_s 减小。本试验结果表明,随镉胁迫浓度的增加 T_s 明显下降,从而表现出 P_n 与 T_s 同步受到抑制,而 G_s 的变化趋势又与 T_s 相似,说明水分因子可能是影响两种杨树幼苗叶片 G_s 下降的主要原因,也可能是由于镉引起了叶片 ABA 水平增加而导致气孔关闭^[32]。

F_v/F_m 是 PS II 的最大光化学量子产量,反映 PS II 反应中心的光能转化效率, F_v/F_0 值反映 PS II 捕获激发能的效率^[33]。镉胁迫下,两种杨树的 F_v/F_0 与 F_v/F_m 值都有明显的下降,其中 F_v/F_0 的下降幅度较大,说明叶片 PS II 的原初光化学效率和从天线色素到 PS II 反应中心的传能效率均明显受到土壤镉胁迫的影响,出现了光抑制现象^[34]。 F_v/F_0 的下降幅度大于 F_v/F_m ,进一步说明土壤镉胁迫对 2 种杨树传能效率的抑制比对其光能转化效率的抑制更为明显^[35]。

本试验中,随镉胁迫浓度的升高,杨树幼苗的生长受到了显著抑制作用,其原因可能是镉影响杨树幼苗的正常生理代谢,造成幼苗叶片光合色素含量降低,光合速率下降,产生光抑制现象,使幼苗生物量下降,植株矮化。灰杨幼苗受镉胁迫影响的程度小于青杨,说明灰杨比青杨可能更具有应用于植物修复的潜力。但与草本植物相比,杨树修复重金属的周期长,需要较长的时间才能有效地降低土壤中重金属的含量,它们对重金属的积累和忍耐能力应该结合长期试验进行评价。

4 结论

(1)在较低镉浓度(20 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)下,杨树幼苗根系和叶片的鲜重受镉抑制的程度较小,高浓度(≥ 70

$\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)的镉对杨树幼苗鲜重有显著的抑制作用,在 $500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 镉浓度下,抑制作用达到最大。杨树幼苗不同器官对镉的富集量为根>叶>茎,灰杨幼苗的BCF为青杨幼苗的1.2倍左右,二者的TF相当。

(2)不同镉浓度($20 \sim 500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)胁迫下,杨树幼苗中叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素的含量、 P_n 、 T_s 、 G_s 都呈显著下降的趋势, C_i 值随镉浓度的增加而增大;类胡萝卜素含量的变化差异不显著;灰杨幼苗在各处理组,叶绿素a/b值随镉浓度的增加而增加,但变化不显著,青杨中叶绿素a/b值先降低后升高。

(3)不同镉浓度($20 \sim 500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)对青杨幼苗叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_s 和叶绿素总量的抑制率均大于灰杨。两种杨树幼苗 F_0 随镉浓度的增加而增大; F_m 、 F_v 、 F_v/F_0 与 F_v/F_m 随镉浓度的增大均显著下降。

参考文献:

- [1] Chen X, Wang J, Shi Y, et al. Effects of cadmium on growth and photosynthetic activities in pakchoi and mustard[J]. *Botanical Studies*, 2011, 52(1):41-46.
- [2] Prasad S M, Singh A. Metabolic responses of *Azolla pinnata* to cadmium stress: Photosynthesis, antioxidative system and phytoremediation [J]. *Chemistry and Ecology*, 2011, 27(6):543-555.
- [3] Yilmaz D D, Parlak K U. Changes in proline accumulation and antioxidative enzyme activities in *Groenlandia densa* under cadmium stress[J]. *Ecological Indicators*, 2011, 11(2):417-423.
- [4] Ying R R, Qiu R L, Tang Y T, et al. Cadmium tolerance of carbon assimilation enzymes and chloroplast in Zn/Cd hyperaccumulator *Picris divaricata*[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(2):81-87.
- [5] Perfu-Barbeoch L, Leonhardt N, Vavasseur A, et al. Heavy metal toxicity: Cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status[J]. *The Plant Journal*, 2002, 32(4):539-548.
- [6] Gogorcena Y, Larbi A, Andaluz S, et al. Effects of cadmium on cork oak (*Quercus suber* L.) plants grown in hydroponics[J]. *Tree Physiology*, 2011, 31(12):1401-1412.
- [7] Mohamed A A, Castagna A, Ranieri A, et al. Cadmium tolerance in *Brassica juncea* roots and shoots is affected by antioxidant status and phytochelatin biosynthesis[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 57:15-22.
- [8] 孙涛, 张玉秀, 柴团耀. 印度芥菜(*Brassica juncea* L.)重金属耐性机理研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(1):226-234.
SUN Tao, ZHANG Yu-xiu, CHAI Tuan-yao. Research progress on tolerance of Indian mustard(*Brassica juncea* L.) to heavy metal[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, 19(1):226-234.
- [9] 牛之欣, 孙丽娜, 孙铁珩. 重金属污染土壤的植物-微生物联合修复研究进展[J]. 生态学杂志, 2009, 28(11):2366-2373.
NIU Zhi-xin, SUN Li-na, SUN Tie-heng. Plant-microorganism combined remediation of heavy metals-contaminated soils: Its research progress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(11):2366-2373.
- [10] 曹福亮, 郁万文, 朱宇林. 银杏幼苗修复Pb和Cd重金属污染土壤特性[J]. 林业科学, 2012, 48(4):8-13.
CAO Fu-liang, YU Wan-wen, ZHU Yu-lin. Phytoremediation characteristics of the Pb and Cd contaminated soils by *Ginkgo* seedling[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(4):8-13.
- [11] Zacchini M, Pietrini F, Scarascia Mugnozza G, et al. Metal tolerance, accumulation and translocation in poplar and willow clones treated with cadmium in hydroponics[J]. *Water, Air & Soil Pollution*, 2009, 197(1):23-34.
- [12] 宋婷, 张溢, 高吉喜, 等. 快速叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 生物学杂志, 2012, 28(6):81-86.
SONG Ting, ZHANG Mi, GAO Ji-xi, et al. Fast chlorophyll fluorescence kinetics and its application in plant physiology research[J]. *Journal of Biology*, 2012, 28(6):81-86.
- [13] Linger P, Ostwald A, Haensler J. *Cannabis sativa* L. growing on heavy metal contaminated soil: Growth, cadmium uptake and photosynthesis [J]. *Biologia Plantarum*, 2005, 49(4):567-576.
- [14] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 74-77.
GAO Jun-feng. The guidance of plant physiology experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006: 74-77.
- [15] 胡彦, 陈沁, 邓志瑞, 等. 辣椒光合系统对重金属Cd²⁺胁迫的响应[J]. 上海大学学报: 自然科学版, 2005, 11(5):531-534.
HU Yan, CHEN Qin, DENG Zhi-rui, et al. Response of photosynthesis system of *Capsicum annuum* L. to Cd²⁺ stress[J]. *Journal of Shanghai University (Natural Science)*, 2005, 11(5):531-534.
- [16] Drazkiewicz M, T Baszynski. Growth parameters and photosynthetic pigments in leaf segments of *Zea mays* exposed to cadmium, as related to protection mechanisms [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(9):1013-1021.
- [17] Gil J, Moral R, Gomez I, et al. Effect of cadmium on physiological and nutritional aspects in tomato plant: II -Soluble and Rubisco proteins and nutrient evolution [J]. *Fresenius Environmental Bulletin*, 1995, 4(7):436-440.
- [18] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(1):51-55.
CEHN Jian-ming, YU Xiao-ping, CHENG Jia-an. The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2006, 18(1):51-55.
- [19] 倪书邦, 刘世红, 魏丽萍. 油棕雄花发育时期功能叶生理生化特性及叶绿素荧光基础研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(19):244-250.
NI Shu-bang, LIU Shi-hong, WEI Li-ping. Study on physiological and biochemical characteristic and chlorophyll fluorescence of functional leaves of oil palm during the male flowers' development stages[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(19):244-250.
- [20] 董桃杏, 蔡昆争, 曾任森. 茉莉酸甲酯(MeJA)对干旱胁迫下水稻幼苗光合作用特性的影响[J]. 生态环境学报, 2009, 18(5):1872-1876.
DONG Tao-xing, CAI Kun-zheng, ZENG Ren-sen. Effects of methyl jasmonate (MeJA) on photosynthetic traits of rice seedlings under drought stress [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(5):

- 1872-1876.
- [21] 郭春芳, 孙云. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理研究中的应用[J]. 福建教育学院学报, 2006, 7(7): 120-123.
- GUO Chun-fang, SUN Yun. The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses[J]. *Journal of Fujian Institute of Education*, 2006, 7(7): 120-123.
- [22] 努扎艾提·艾比布, 刘云国, 曾光明, 等. 香根草对镉毒害的生理耐性和积累特性[J]. 环境科学学报, 2009, 29(9): 1958-1963.
- NUZAAITI·Ai-bibu, LIU Yun-guo, ZENG Guang-ming, et al. Cadmium tolerance and accumulation characteristics of *Vetiveria zizanioides* [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2009, 29(9): 1958-1963.
- [23] Nikolic N, Kojic D, Pilipovic A, et al. Responses of hybrid poplar to cadmium stress: Photosynthetic characteristics, cadmium and proline accumulation, and antioxidant enzyme activity[J]. *Acta Biol Cracov Ser Bot*, 2008, 50(2): 95-103.
- [24] 刘晓嘉. 三种观赏果树对土壤铅镉的吸收特性和抗性能力研究[D]. 吉林: 吉林农业大学, 2007.
- LIU Xiao-jia. Studies on absorption and resistance of soil cadmium and lead stress to three ornamental fruit trees[D]. Jilin: Jilin Agricultural University, 2007.
- [25] ZHANG Xiao-ai, WANG Zhi-hui, ZHANG Xin-quan, et al. Effects of heavy metals and saline-alkali on growth, physiology and biochemistry of *Orychophragmus violaceus* [J]. *Agricultural Science & Technology*, 2012, 13(7): 1478-1483.
- [26] He J Y, Ren Y F, Zhu C, et al. Effect of Cd on growth, photosynthetic gas exchange, and chlorophyll fluorescence of wild and Cd-sensitive mutant rice[J]. *Photosynthetica*, 2008, 46(3): 466-470.
- [27] 孙光闻, 朱祝军, 方学智, 等. 镉对小白菜光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(5): 700-703.
- SUN Guang-wen, ZHU Zhu-jun, FANG Xue-zhi, et al. Effect of cadmium on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of pakchoi [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2005, 11(5): 700-703.
- [28] 王晓桐, 柳玉霞, 苏旭东, 等. 高羊茅对重金属镉的抗性分析[J]. 中国农学通报, 2012, 28(4): 192-199.
- WANG Xiao-tong, LIU Yu-xia, SU Xu-dong, et al. Resistance analysis to cadmium in tall fescue (*Festuca arundinacea*) [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(4): 192-199.
- [29] 张媛媛, 黄远, 别之龙. 镉对黄瓜嫁接苗叶绿素含量, 气体交换和叶绿素荧光参数的影响[J]. 长江蔬菜, 2009, 2b: 42-45.
- ZHANG Yuan-yuan, HUANG Yuan, BIE Zhi-long. Effect of cadmium on the chlorophyll content, gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of grafted cucumber seedlings [J]. *Journal of Changjiang Vegetables*, 2009, 2b: 42-45.
- [30] 鲁先文, 余林, 宋小龙, 等. 重金属铬对小麦叶绿素合成的影响[J]. 农业与技术, 2007, 27(4): 60-63.
- LU Xian-wen, YU Lin, SONG Xiao-long, et al. Effect of heavy metal Cr on chlorophyll synthesis in wheat [J]. *Agriculture & Technology*, 2007, 27(4): 60-63.
- [31] Drazkiewicz M, Baszyński T. Growth parameters and photosynthetic pigments in leaf segments of *Zea mays* exposed to cadmium, as related to protection mechanisms[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(9): 1013-1021.
- [32] 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[J]. 生态环境学报, 2009, 18(3): 824-829.
- GUO Zhi, YUAN Hai-yan, AO Yan-song. Effect of cadmium on photosynthesis and nutrient elements uptake of *Solanum nigrum* L. seedlings [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(3): 824-829.
- [33] 杨淑萍, 危常州, 梁永超. 盐胁迫对不同基因型海岛棉光合作用及荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(8): 1585-1593.
- YANG Shu-ping, WEI Chang-zhou, LIANG Yong-chao. Effects of NaCl stress on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence at seedlings stage in different sea island cotton genotypes [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(8): 1585-1593.
- [34] Shafi M, Bakht J, Razuddin, et al. Genotypic difference in the inhibition of photosynthesis and chlorophyll fluorescence by salinity and cadmium stresses in wheat[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2011, 34(3): 315-323.
- [35] 李亚藏, 梁彦兰, 王庆成. 镉对茶条槭和五角槭光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2009(9): 1881-1886.
- LI Ya-cang, LIANG Yan-lan, WANG Qing-cheng. Influence of cadmium on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in *Acer ginnala* and *Acer mono* [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2009(9): 1881-1886.