

镉对枫杨幼苗生长和光合特性的影响^①

贾中民^{1,2}, 冯汉茹³, 魏虹¹

1. 西南大学 生命科学学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715;

2. 重庆市地质矿产勘查开发局川东南地质大队, 重庆 400038; 3. 重庆市凤鸣山中学, 重庆 400037

摘要: 以盆栽枫杨实生幼苗为研究对象, 设置 0 mg/kg, 10 mg/kg, 20 mg/kg, 50 mg/kg 和 100 mg/kg (以纯镉计) 5 个不同条件处理组, 研究了枫杨实生苗的镉积累、生物量、光合色素含量及光合特性。结果发现, 枫杨幼苗吸收的镉 95.92%~96.70% 积累在根部, 最高干质量浓度达 240.97 mg/kg, 地上部分干质量镉积累最高仅为 9.24 mg/kg; 10 mg/kg 镉胁迫下枫杨幼苗仍能进行正常的生长和生物量生产, 具有较强的生长适应性。4 个镉胁迫组枫杨幼苗叶绿素 a/b 的比值与对照相比无显著差异, 有助于枫杨对镉的耐受性, 且枫杨幼苗净光合速率 (P_n) 在 10 mg/kg 镉胁迫下依然具有对照的 83.09%, 仍能表现出较高的光合能力, 具有一定的光合适应性; 枫杨幼苗胞间 CO_2 浓度 (C_i) 逐渐下降, 气孔限制值 (L_s) 逐渐上升, 可以确定其净光合速率 (P_n) 的下降主要是由气孔限制因素引起的。枫杨幼苗的 F_v/F_m , F_v'/F_m' , $\Phi PS II$, ETR , qP 及 NPQ 随着镉浓度的增加逐渐降低, 尤其以 F_v'/F_m' , $\Phi PS II$, ETR 下降幅度大, 说明枫杨 P_n 的下降与非气孔限制因素也有一定的关系, 镉胁迫显著抑制了枫杨幼苗开放的反应中心捕获激发能的效率和电子传递速率。研究证实枫杨幼苗在 10 mg/kg 镉胁迫下, 虽然 P_n 有所下降但生物量生产仍然正常, 具有较强的生长适应性和光合适应性, 考虑到枫杨幼苗吸收的镉 95% 以上积累在根部, 可以将之用于限制污染地区重金属镉向地下水层的渗透(植物固定)。

关键词: 镉; 枫杨; 生长; 气体交换参数; 叶绿素荧光

中图分类号: S718.43; X171.5

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2014)8-0027-09

镉(Cd)是一种植物非必需的、对大多数生物有高毒性的元素, 其毒性是许多其他重金属的 2~20 倍^[1]; 因其移动性大、毒性高、极易进入动植物和人体产生毒害作用, 成为倍受关注的元素之一^[2]。土壤中一旦含有过量的镉, 因植物种类和土壤特性不同在高浓度时可能是有毒性的^[3], 并引起植物的许多胁迫症状, 如生长尤其是根生长的下降^[4]、抑制叶绿素的生物合成并导致总叶绿素含量的下降和不同色素比例的变化^[5]、抑制气孔开度^[3]、影响 PS II 反应中心和电子传递进而抑制光合作用^[6], 以及由此导致的生物量下降。相反, 有的植物在土壤镉浓度为 200 mg/kg (体内镉含量达 47.19 mg/kg) 时生长状况与对照相比无明显差异^[7]; 也有一些植物在镉胁迫时光合作用没有受到影响, 却造成了蒸腾速率显著下降^[8]或者 PS II 电子传递受到抑制^[9]。可见, 不同植物对镉的生长和光合响应有很大的不同。

木本植物能够通过植物提取或固定的方法修复多种重金属污染^[10-12]。枫杨(*Pterocarya stanoptera*)是胡桃科枫杨属落叶速生乔木^[13], 是我国亚热带地区的乡土树种, 耐水湿、耐旱, 深根性, 主、侧根均发达, 萌蘖能力强^[14]。目前对枫杨的研究主要集中在淹水后木材解剖学特征、生长及光合生理变化上^[15-18]; 对体内镉积累量的研究较少, 镉对枫杨幼苗生长和光合特性会造成多大程度的影响也不十分清楚。本试验以

① 收稿日期: 2013-09-08

基金项目: 重庆市基础与前沿研究计划重点项目(CSTC2013JJB00004); 重庆市自然科学基金项目(CSTC2012jjA8003); 中央高校基本科研业务费专项资金(XDJK2013A011)。

作者简介: 贾中民(1978-), 男, 河南鄢陵人, 工程师, 主要从事恢复生态学和土壤现状调查及污染防治的研究。

通信作者: 魏虹, 教授。

盆栽枫杨当年实生苗为研究对象,探究镉对枫杨幼苗生长、光合色素含量、光合特性及叶绿素荧光特性的影响和枫杨各部分镉含量.明确不同浓度镉胁迫对枫杨幼苗镉积累量、生长、光合及叶绿素荧光特性有多大程度的影响,并揭示该树种对镉胁迫的积累、生长和光合适应能力,为该树种能否有效地用于土壤镉污染区域的植物修复提供科学依据.

1 材料与方 法

1.1 试验材料和设计

2009年3月在三峡库区生态环境教育部重点实验室试验基地播种枫杨种子,萌发后间苗备用.2009年4月底将风干的腐殖质土粉碎并过5 mm筛,以 $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ 溶液形式加入镉,设置0 mg/kg,10 mg/kg,20 mg/kg,50 mg/kg和100 mg/kg(浓度以纯Cd计,依次记为CK,T1,T2,T3,T4)5个处理组.土壤加入Cd溶液后充分混匀,保持潮湿平衡1个月后,装入高20 cm,内径25 cm的花盆,每盆5 kg土壤.选取生长基本一致的枫杨实生苗(株高 10 ± 1 cm,胸径 0.15 ± 0.03 cm,无分枝)随机移栽入盛有含镉土壤的花盆中,每个处理5盆,每盆2株.将所有试验用苗置于试验基地大棚下(透明顶棚,四周开敞)培养,试验期间进行常规田间管理,土壤基本理化性质见表1.试验从2009年6月至2009年9月,历时120 d.

表 1 土壤基本理化性质

pH 值	有机质 /%	全氮 /(g·kg ⁻¹)	全磷 /(g·kg ⁻¹)	全钾 /(g·kg ⁻¹)	碱解氮 /(mg·kg ⁻¹)	有效磷 /(mg·kg ⁻¹)	速效钾 /(mg·kg ⁻¹)	总镉 /(mg·kg ⁻¹)	有效镉 /(mg·kg ⁻¹)
7.13	2.45	1.408	1.003	17.804	132.74	31.73	129.54	0.152	0.049

1.2 气体交换参数的测定

在预备试验的基础上,使用便携式光合仪 Li-6400(Li-Cor, USA)红蓝光源叶室进行枫杨幼苗气体交换参数的测定,控制 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$,光强为 $1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,叶室温度设为 $25 \text{ }^\circ\text{C}$.测定时间为 $9:00 \sim 11:00$,在光合测定前,先用 $1\,200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的饱和光对植物叶片进行30 min光诱导,然后选取健康成熟的功能叶(叶位为植株顶端倒数第4~6片完全展开复叶的第3~5片单叶,从叶端向叶柄数),测定其净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(Tr)^[5],并计算气孔限制值(L_s)= $1 - C_i/C_a$ ^[19].

1.3 叶绿素荧光参数的测定

凌晨时,用 Li-6400(Li-Cor, USA)荧光叶室测定枫杨幼苗叶片(用于测定气体交换参数的叶片)的叶绿素荧光参数,控制 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$,叶室温度为 $25 \text{ }^\circ\text{C}$.用弱测量光测定初始荧光(F_o),然后给一个饱和脉冲光 $8\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,脉冲时间0.8 s,测得最大荧光(F_m).饱和脉冲光结束后,打开光化学光 $1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,持续照射30 min,得到稳态荧光 F_s ,然后照射1次饱和脉冲光 $8\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,脉冲时间为0.8 s,测得 F_m' ,关闭光化学光,同时打开远红光照射3 s,测得 F_o' ^[5].并计算可变荧光(F_v)= $F_m - F_o$,PS II 最大光化学效率(F_v/F_m),PS II 光化学有效量子产量(F_v'/F_m'),PS II 实际电子传递的量子效率($\Phi_{\text{PS II}}$)= $(F_m' - F_s)/F_m'$,表观电子传递速率(ETR)= $\Phi_{\text{PS II}} \times \text{PAR} \times 0.5 \times 0.84$,光化学淬灭(qP)= $(F_m' - F_s)/F_v'$ 和非光学淬灭(NPQ)= $F_m/F_m' - 1$ ^[20-22].

1.4 光合色素含量的测定

充分研磨后采用浸提法^[23]用岛津2550分光光度计测定叶绿素(Chls)、类胡萝卜素(Car)含量,用于测定光合色素的叶片为测定光合、荧光参数的叶片.

1.5 生长及镉含量的测定

在镉处理和取样时对枫杨的株高进行测量,计算株高增长量,然后将植株分为根和地上部分,用超纯水洗净,根部用 $20 \text{ mmol}/\text{L}$ EDTA Na_2 洗5 min,然后迅速用超纯水冲洗干净.烘箱中 $80 \text{ }^\circ\text{C}$ 下烘干至恒重,称重后用不锈钢植物粉碎机粉碎,过60目尼龙筛,储存于聚乙烯瓶中备用.用万分之一分析天平精确量取植物各部分样品干粉各 0.200 g ,加混合酸($\text{HNO}_3 : \text{H}_2\text{O}_2 = 3 : 1$,均为优级纯)8 mL,在ETHOS A/260微波消解仪(Milestone, Italy)中消解10 min升温至 $140 \text{ }^\circ\text{C}$,接着10 min内升温至 $180 \text{ }^\circ\text{C}$,然后 $180 \text{ }^\circ\text{C}$ 维持15 min,待消解完毕冷却后用超纯水转入50 mL容量瓶内,然后用TAS-990石墨炉原子吸收

分光光度计(北京普析, 中国)测定镉含量^[24].

1.6 统计分析

利用 Excel 2003 和 SPSS15.0 进行试验数据的处理、分析和显著性检验(Duncan 法, $p < 0.05$), Origin8.0 制图.

2 结果与分析

2.1 枫杨幼苗生长和各部分镉含量

枫杨幼苗根和地上部分生物量除 T1 组与对照没有显著差异外, 其余各组植株与对照相比均显著下降($p < 0.05$); 但 T1 组枫杨幼苗根生物量略高于对照, 且 T2, T3, T4 组之间有显著差异($p < 0.05$). 镉胁迫 120 d 时, T1, T2, T3, T4 组枫杨幼苗根和地上部分生物量分别为对照植株的 101.92%, 72%, 60.15%, 26.71% 和 96.79%, 80.94%, 78.16%, 30.41%(表 2).

枫杨幼苗株高增长量随镉浓度的增加呈下降趋势, 与对照相比, T1 组(10 mg/kg)没有显著变化, T2, T3, T4 组显著下降($p < 0.05$), 但 3 个处理组之间无显著变化(表 2). 镉胁迫 120 d 时, T1, T2, T3, T4 组枫杨幼苗株高增长量分别为对照植株的 100.15%, 59.64%, 45.13%, 37.95%(表 2).

枫杨幼苗根部和地上部分镉含量随着土壤镉浓度的增加而增加, 但 T2, T3, T4 组植株根部镉含量没有显著变化, 均显著高于对照和 T1 组($p < 0.05$); T1 与 T2, T3 与 T4 组枫杨幼苗地上部分镉含量两两之间无显著变化, 但 T3 与 T4 组显著高于 T1 与 T2 组($p < 0.05$, 表 2). 4 个镉胁迫组枫杨幼苗根和地上部分干质量镉浓度分别为 113.88 mg/kg, 190.68 mg/kg, 213.82 mg/kg, 240.97 mg/kg 和 4.64 mg/kg, 6.50 mg/kg, 9.09 mg/kg, 9.24 mg/kg. 地上部分镉含量仅占全株镉含量的 3.30%~4.08%. 文中所有图表, 对每一个浓度水平, 标有不同字母的各处理之间有显著性差异($p < 0.05$).

表 2 不同镉浓度下枫杨株高增长量、各部分干质量及其镉含量(平均值±标准误)

镉浓度 /(mg·kg ⁻¹)	根		地上部分		株高增长量 /(cm·株 ⁻¹)
	干质量 /(g·株 ⁻¹)	镉含量 /(mg·kg ⁻¹)	干质量 /(g·株 ⁻¹)	镉含量 /(mg·kg ⁻¹)	
0(CK)	2.43±0.05a	1.14±0.33a	4.67±0.13a	0.53±0.33a	19.50±1.42a
10(T1)	2.47±0.06a	113.88±17.85b	4.52±0.12a	4.64±0.36b	19.53±1.69a
20(T2)	1.75±0.03b	190.68±40.25c	3.78±0.29b	6.50±0.75b	11.63±2.77b
50(T3)	1.26±0.08c	213.82±10.75c	3.65±0.29b	9.09±0.83c	8.80±1.39b
100(T4)	0.65±0.02d	240.97±14.07c	1.42±0.11c	9.24±0.86c	7.40±1.32b

2.2 镉对枫杨光合色素含量的影响

枫杨幼苗叶绿素含量随着镉胁迫浓度的增加而显著下降($p < 0.05$), 但 T1, T2, T3 组之间无显著差异, T4 组显著低于 T1, T2, T3 和 CK 组, 4 个镉胁迫组枫杨幼苗总叶绿素含量分别为对照植株的 85.39%, 82.88%, 76.81%, 61.14%(表 3). 枫杨幼苗类胡萝卜素含量随着镉胁迫浓度的增加也具有显著下降($p < 0.05$)的趋势. 4 个镉胁迫组枫杨幼苗类胡萝卜素含量分别为对照植株的 83.64%, 81.42%, 72.87%, 70.94%(表 3).

表 3 不同镉浓度对枫杨叶片鲜质量色素含量的影响(平均值±标准误)

镉浓度 /(mg·kg ⁻¹)	叶绿素 a /(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b /(mg·g ⁻¹)	总叶绿素 /(mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素 /(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/b
0(CK)	2.97±0.183a	1.01±0.065a	3.98±0.248a	0.738±0.005a	2.94±0.007a
10(T1)	2.51±0.146b	0.862±0.049b	3.39±0.184b	0.617±0.024b	2.91±0.076a
20(T2)	2.46±0.092b	0.814±0.045b	3.29±0.128b	0.601±0.020bc	2.92±0.021a
50(T3)	2.27±0.083b	0.785±0.011b	3.05±0.094b	0.538±0.014cd	2.89±0.075a
100(T4)	1.80±0.036c	0.631±0.019c	2.43±0.054c	0.523±0.027d	2.85±0.036a

枫杨幼苗叶片叶绿素 a/b 比值的介于 2.85~2.94 之间, 与对照相比, 各胁迫组略有下降, 但均未达到显著下降水平(表 3).

2.3 镉对枫杨气体交换参数的影响

枫杨幼苗的净光合速率 P_n 随着镉胁迫浓度的增加而下降, 4 个镉胁迫组均显著低于对照 ($p < 0.05$, 图 1a). T1, T2, T3, T4 组枫杨幼苗的 P_n 分别为对照植株的 83.09%, 73.77%, 57.02%, 45.83%.

枫杨幼苗的气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (Tr) 随着镉浓度的增加而下降. 与对照相比, T1, T2, T3, T4 组 G_s 和 Tr 依次显著下降 ($p < 0.05$, 图 1b, 图 1d).

枫杨幼苗胞间 CO_2 浓度 (C_i) 随着镉胁迫浓度的增加而下降, 相反, 气孔限制值 (L_s) 则上升; T1 组枫杨幼苗的 C_i, L_s 与对照相比没有显著差异, T2, T3, T4 组枫杨幼苗与对照 CK 相比, C_i 显著下降、 L_s 显著上升 ($p < 0.05$), 但处理之间无显著变化(图 1c, 图 1e).

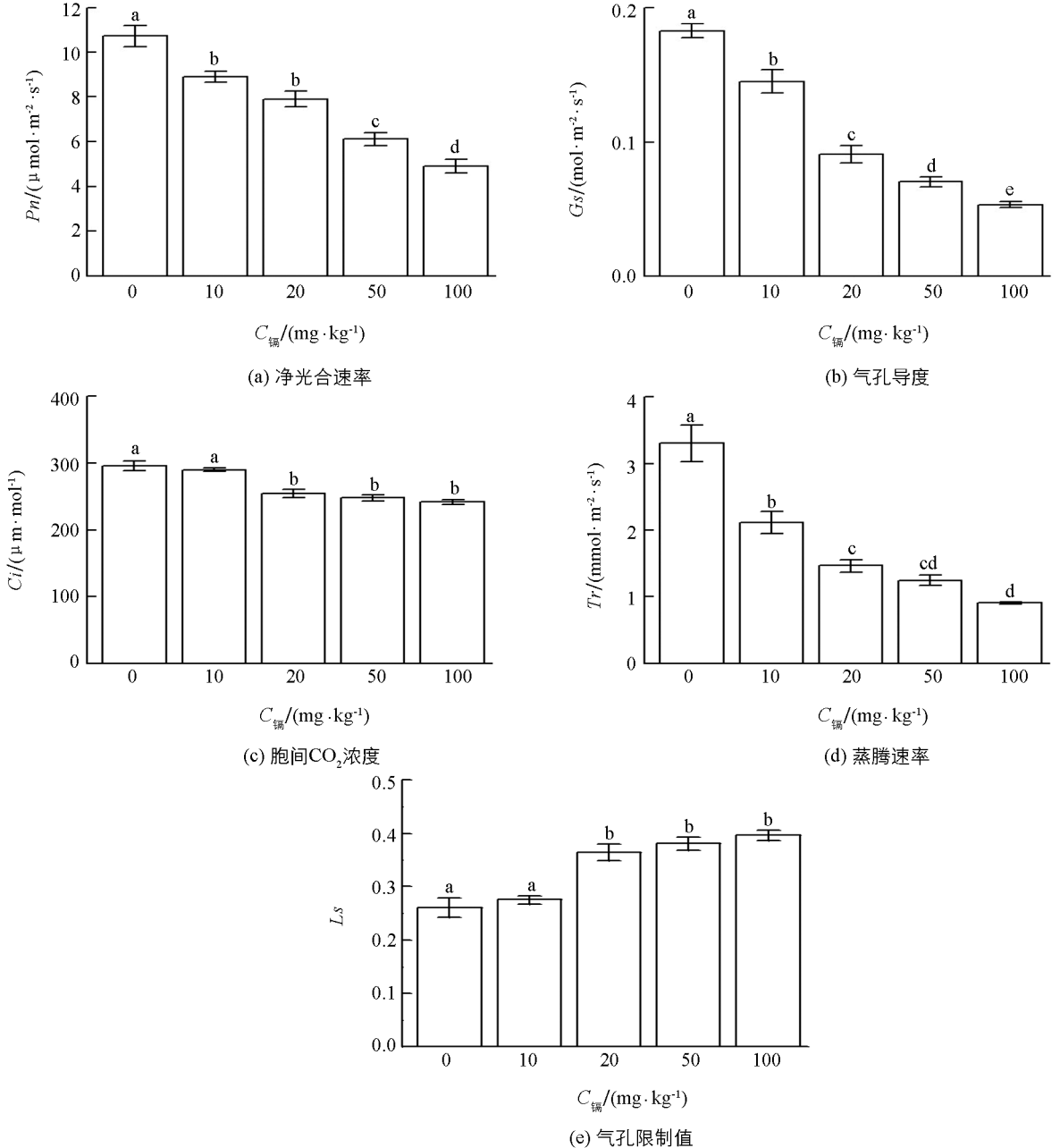


图 1 镉对枫杨幼苗气体交换参数的影响(平均值±标准误)

2.4 重金属镉对枫杨叶绿素荧光特性的影响

T1, T2, T3, T4 组枫杨幼苗的 F_v/F_m 与对照组植株相比均显著下降 ($p < 0.05$, 图 2a), F_v/F_m 分别降为对照组的 93.99%, 90.96%, 85.23%, 78.51%.

枫杨幼苗 Fv'/Fm' 随着土壤镉浓度的增加而显著下降 ($p < 0.05$), 但 T1 和 T2, T3 和 T4 之间无显著差异(图 2b). 镉胁迫 120 d, T1, T2, T3, T4 组枫杨幼苗 Fv'/Fm' 下降为对照植株的 86.00%, 84.33%, 72.59%, 68.99%.

4 个镉胁迫组枫杨幼苗的 $\Phi PS II$, ETR 与对照相比均显著下降 ($p < 0.05$), 但是 T1 和 T2, T3 和 T4 组的 $\Phi PS II$ 和 ETR 无显著变化(图 2c, 图 2d). T1, T2, T3, T4 组枫杨幼苗的 $\Phi PS II$ 和 ETR 分别降为对照组植株的 75.25%, 72.89%, 60.67%, 58.60% 和 76%, 73.83%, 61.42%, 59.30%.

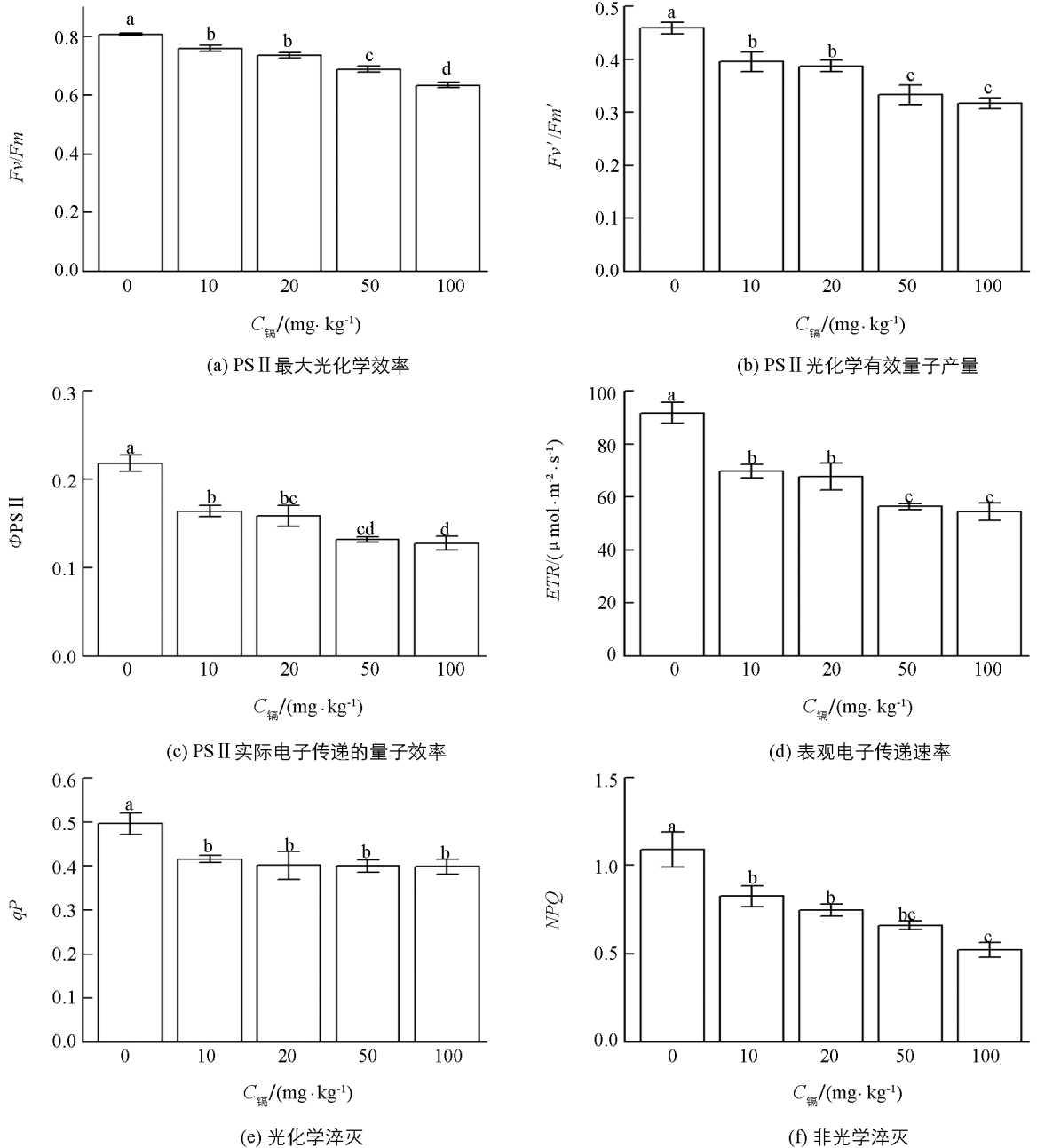


图 2 镉对枫杨幼苗叶绿素荧光特性的影响(平均值±标准误)

与对照组相比, 枫杨幼苗的 qP , NPQ 随着镉浓度的增加都表现出显著下降趋势 ($p < 0.05$, 图 2e, 图 2f). 4 个镉胁迫组枫杨 qP 彼此之间无显著变化, 但均显著低于对照 ($p < 0.05$), 分别下降为对照植株的 83.66%, 80.79%, 80.62%, 80.22%. 与对照组相比, 枫杨幼苗的 NPQ 随着镉浓度的增加而显著下降 ($p < 0.05$), T1, T2, T3 组枫杨幼苗 NPQ 之间无显著变化, 而 T4 组枫杨 NPQ 与 CK, T1, T2 组植株相比显著下降 ($p < 0.05$).

3 讨 论

金属向地上部分的转移是有效利用植物修复污染土壤的一个关键生化过程,然而植物已经进化出多种机制限制镉进入木质部,进而阻止镉向地上部分组织的积累,这解释了为什么大多数被植物吸收的金属 75%~90% 都积累在根部^[4, 6]. 本试验结果发现,枫杨幼苗根干质量镉积累浓度介于 113.87~240.97 mg/kg 之间,地上部分干质量镉积累浓度介于 4.64~9.24 mg/kg 之间,根部镉积累量占到全株镉积累量的 95.92%~96.70%,说明枫杨幼苗根吸收的镉主要积累在根部,通过某种机制限制或阻止了镉向枫杨幼苗地上部分的转移,以减少镉向地上部分转移积累而导致的危害. 这种策略已经在生长于尾矿和金属冶炼厂附近的植物体内发现^[25-26].

重金属会阻碍整个植株或植株某些部分的生长. 生长的变化常常是植物受到胁迫后最先表现出的可见响应,尤其是当植物根部直接接触到污染的土壤时,其生长特性会表现出快速敏感的变化^[4]. 生长在含镉介质中的柳树和杨树^[27]、芒^[28]等植物的根变得更短更粗,而生物量变化不大;云杉(*Picea asperata*)幼苗在含镉 2 mg/kg 的土壤中生长期 18 周,根部和茎叶部生物量比对照减少约 45%^[29]. 本试验结果说明 10 mg/kg 的镉胁迫对枫杨幼苗的抑制作用并不显著,甚至会表现出一定的促进作用,尤其是对根生长的促进,这表明此浓度下枫杨幼苗能表现出较强的生长适应性. 而 20 mg/kg 以上镉浓度对生物量、株高的生长产生显著的负面影响,可能主要是由于根生长受阻以及营养物质和水分向地上部分运输减少所致^[3].

生长在重金属镉环境中的植物,叶绿素的生物合成会受到影响,类胡萝卜素含量也会下降^[30]. 金丝柳(*Salix alba* var.)无性系在镉浓度为 10 mg/kg 下 100 d 叶绿素浓度为对照的 94.26%^[31];杨树无性系在 25 $\mu\text{mol/L}$ Cd 营养液中生长 5 个月叶绿素下降了 44.8%^[32]. 本试验中,10 mg/kg 镉胁迫 120 d 时枫杨幼苗总叶绿素和类胡萝卜素含量即下降为对照植株的 85.39% 和 83.64%,说明枫杨幼苗对此浓度的镉胁迫敏感性很强,地上部分少量的镉积累即会对枫杨叶片光合色素积累产生较大的抑制作用. 但枫杨幼苗叶绿素 a/b 比值与对照相比均没有达到显著下降水平,最多下降到对照的 97.19%,说明枫杨幼苗叶绿素 a/b 比值在镉含量达到 100 mg/kg 时仍然具有较高的比值,这有助于枫杨对镉的耐受性^[33].

植物光合器官对于重金属的毒性是非常敏感的,因为重金属一定会通过抑制卡尔文循环的酶活性和因气孔关闭造成的 CO₂ 缺乏而直接或间接影响植物光合功能^[34-35],叶干质量镉浓度超过 5~10 mg/kg 时对大多数植物都是有害的^[36]. 试验中镉胁迫显著降低了枫杨幼苗的净光合速率(P_n),但枫杨幼苗 P_n 在镉浓度为 10 mg/kg 时仍具有对照植株的 83.09%,能进行一定的光合生长,具有一定的光合适宜性,而且此时 P_n 的下降并未导致枫杨幼苗生物量的显著下降. 镉能抑制气孔开度,降低植物对水分胁迫的耐性,表现出蒸腾速率降低和气孔阻力增加,有效抑制植物的光合作用^[3, 35]. 枫杨幼苗的气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)随着镉浓度的增大而显著下降,与 P_n 具有相似的变化规律,说明镉胁迫抑制了气孔开度,枫杨幼苗 P_n 的降低与二者 G_s , T_r 的下降有一定的关系,因为镉对植物的净光合速率和蒸腾速率的抑制具有线性关系^[37]. 随着镉胁迫浓度的增加,枫杨幼苗 C_i 下降,而气孔限制值 L_s 上升,根据 Farquhar 和 Sharkey^[19]的研究可以确定 P_n 的下降主要是气孔限制因素引起的,气孔开度的下降抑制了枫杨的蒸腾速率和净光合速率.

植物叶片 PSII 的最大光化学效率(F_v/F_m)可作为衡量 PSII 原初光能转换效率高低的依据^[22]. 光化学淬灭(qP)能反映 PSII 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,在一定程度上反映了 PSII 反应中心的开放程度^[38]. 本研究发现,镉胁迫 120 d 时枫杨幼苗 F_v/F_m 在镉浓度达到 10, 20 mg/kg 时仍具有对照的 93.99%, 90.96%, 具有相对较高的水平,说明此时镉对枫杨幼苗 PSII 原初光能转换效率影响较弱. 4 个胁迫组枫杨 qP 虽显著低于对照植株,但 4 组枫杨 qP 间却无显著下降说明镉对枫杨幼苗 PSII 反应中心开放程度的抑制效应在 10 mg/kg 以上并未随着镉浓度的增加而增大,这与枫杨具有一定的生长和光合适宜性有关.

F_v'/F_m' 定量了由于热耗散的竞争作用而导致的光化学被限制的程度^[20],镉胁迫下枫杨幼苗 F_v'/F_m' 显著下降,说明镉胁迫显著阻碍枫杨幼苗开放的反应中心捕获激发能的效率. 而 PSII 电子传递的量子产量

(Φ PS II) 可以看成是 PS II 光化学的有效量子产量被开放的 PS II 反应中心用于光化学的效率^[22], 从图 2c 和图 2d 中 Φ PS II 和 *ETR* 对镉的响应可以看出, 各胁迫组枫杨幼苗的电子传递受到显著抑制, 镉浓度越高抑制效应越大, 表明枫杨 PS II 反应中心部分失活或破坏, 降低了 PS II 向 PS I 的电子传递, 这与镉胁迫下秋华柳 (*Salix variegata*)^[5]、宝山堇菜 (*Viola baoihanemis*)^[9]、遏蓝菜 (*Thlaspi caerulescens*)^[39] 的响应一致. 代表光适应状态下 PS II 的天线系统将过量光能耗散为热能的 *NPQ*^[37] 随着镉胁迫浓度的增加而逐渐下降, 表明枫杨幼苗在镉胁迫下不能提高自身热耗散能力而增强自身的光保护能力, 也不能避免或减轻光抑制甚至光氧化对光合机构的损害而维持一定的光合作用水平. 这与镉胁迫下盆栽秋华柳 (*Salix variegata*)^[5]、垂柳 (*Salix babylonica*) 和银芽柳 (*Salix leucopithecia*)^[40-41] 通过增加非光化学淬灭形式耗散过剩能量或提高光化学转化与光能利用效率, 表现出对 Cd^{2+} 胁迫的忍耐力相反, 可能是枫杨幼苗倾向于采用避性这一镉耐受策略阻止镉向地上部分转移, 以避免地上部分受到危害的原因之一.

综上所述, 枫杨幼苗净光合速率 (*Pn*) 的下降主要是气孔限制因素引起的, 但与非气孔限制因素也有一定的关系. 镉胁迫虽显著抑制了枫杨幼苗叶片的光合参数、PS II 开放的反应中心捕获激发能的效率和光合电子传递, 但镉含量为 10 mg/kg 时枫杨幼苗生物量生产基本正常, 尤其是根部, 具有很强的生长适应性. 同时考虑到枫杨幼苗吸收的镉 95.92%~96.70% 积累在根部, 仅有少量转移积累在地上部分, 这一特性可以考虑用于限制污染地区重金属镉向地下水层的渗透(植物固定).

参考文献:

- [1] VASSILEV A, TSONEV T, YORDANOV I. Physiological Response of Barley Plants (*Hordeum vulgare*) to Cadmium Contamination in Soil During Ontogenesis [J]. Environmental Pollution, 1998, 103(2/3): 287-293.
- [2] MORENO-CASELLES J, MORAL A, PEREZ-ESPLNOSA R. Cadmium Accumulation and Distribution in Cucumber Plant [J]. Journal of Plant Nutrition, 2000, 23(2): 243-350.
- [3] DALCORSO G. Heavy Metal Toxicity in Plants [M] // Furini A. Plants and Heavy Metals. New York: Springer Press, 2012: 1-26.
- [4] LUX A, MARTINKA M, VACULÍK M. Root Responses to Cadmium in the Rhizosphere: a Review [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(1): 21-37.
- [5] 贾中民, 程 华, 魏 虹, 等. 三峡库区岸生植物秋华柳对镉胁迫的光合响应 [J]. 林业科学, 2012, 48(6): 152-158.
- [6] PRASAD M N V. Heavy Metal Stress in Plants: From Biomolecules to Ecosystems [M]. Second Edition. Berlin: Springer Press, 2004: 48-170.
- [7] 徐爱春, 陈益泰, 王树凤, 等. 柳树对 Cd 吸收, 积累和耐性的初步研究 [J]. 环境科学研究, 2006, 19(5): 96-100.
- [8] HAAG-KERWER A, SCHÄFER H J, HEISS S, et al. Cadmium Exposure in *Brassica juncea* Causes a Decline in Transpiration Rate and Leaf Expansion Without Effect on Photosynthesis [J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50(341): 1827-1835.
- [9] 邓培雁, 刘 威, 韩博平. 宝山堇菜 (*Viola baoihanemis*) 镉胁迫下的光合作用 [J]. 生态学报, 2007, 27(5): 1858-1862.
- [10] PULFORD I D, WATSON C. Phytoremediation of Heavy Metal-Contaminated Land by Trees: a Review [J]. Environment International, 2003, 29(4): 529-540.
- [11] 韦秀文, 姚 斌, 刘慧文, 等. 重金属及有机物污染土壤的树木修复研究进展 [J]. 林业科学, 2011, 47(5): 124-130.
- [12] 卢德亮, 乔 璐, 陈立新, 等. 哈尔滨市市区绿地土壤重金属污染特征及植物富集 [J]. 林业科学, 2012, 48(8): 16-24.
- [13] 中国科学院植物研究所. 中国高等植物图鉴 I [M]. 北京: 科学出版社, 2001: 372-379.
- [14] 徐有明, 邹明宏, 史玉虎, 等. 枫杨的生物学特性及其资源利用的研究进展 [J]. 东北林业大学学报, 2002, 30(3): 42-48.
- [15] 衣英华, 樊大勇, 谢宗强, 等. 模拟淹水对枫杨和栓皮栎气体交换、叶绿素荧光和水势的影响 [J]. 植物生态学报, 2006, 30(6): 960-968.
- [16] 王朝英, 李昌晓, 张晔. 水淹对枫杨幼苗光合生理特征的影响 [J]. 应用生态学报, 2013, 24(3): 675-682.

- [17] 王振夏, 魏虹, 吕茜, 等. 枫杨幼苗对土壤水分“湿—干”交替变化光合及叶绿素荧光的响应 [J]. 生态学报, 2013, 33(3): 888—897.
- [18] LI C X, WEI H, GENG Y H, et al. Effects of Submergence on Photosynthesis and Growth of *Pterocarya stenoptera* (Chinese Wingnut) Seedlings in the Recently-Created Three Gorges Reservoir Region of China [J]. Wetlands Ecology and Management, 2010, 18(4): 485—494.
- [19] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal Conductance and Photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317—345.
- [20] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The Relationship Between Quantum Yield of Photosynthetic Electron Transport and Quenching of Chlorophyll Fluorescence [J]. Biochimica and Biophysica Acta, 1989, 990(1): 87—92.
- [21] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W. Xanthophyll Cycle and Light Stress in Nature: Uniform Response to Excess Direct Sunlight Among Higher Plant Species [J]. Planta, 1996, 198(3): 460—470.
- [22] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll Fluorescence—a Practical Guide [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659—668.
- [23] 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.
- [24] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典: 一部 [M]. 北京: 化学化工出版社, 2005.
- [25] DAHMANN-MULLER H, GELIE B, VAN OORT F, et al. Strategies of Heavy Metal Uptake by Three Plant Species Growing Near a Metal Smelter [J]. Environmental Pollution, 2000, 109(2): 231—238.
- [26] STOLTZ E, GREGER M. Accumulation Properties of As, Cd, Cu, Pb and Zn by Four Wetland Plant Species Growing on Submerged Mine Tailings [J]. Environmental and experimental botany, 2002, 47(3): 271—280.
- [27] LUNÁCKOVÁ L, ŠTTNÍKOVÁ A, MASAROVICOVÁ E. Comparison of Cadmium Effect on Willow and Poplar in Response to Different Cultivation Conditions [J]. Biologia Plantarum, 2003, 47(3): 403—411.
- [28] SCEBBA F, ARDUINI I, ERCOLI L. Cadmium Effects on Growth and Antioxidant Enzymes Activities in *Miscanthus Sinensis* [J]. Biologia Plantarum, 2006, 50(4): 688—692.
- [29] GODBOLD DL, HÜTTERMANN A. Effect of Zinc, Cadmium and Mercury on Root Elongation of *Picea Abies* (Karst.) Seedlings, and the Significance of These Metals to Forest Die-Back [J]. Environmental Pollution, 1985, 38(4): 375—381.
- [30] EL-SHINTINAWY F. Glutathione Counteracts the Inhibitory Effect Induced by Cadmium on Photosynthetic Process in Soybean [J]. Photosynthetica, 1999, 36(1/2): 171—179.
- [31] 徐爱春, 陈益泰, 王树凤, 等. 镉胁迫下柳树 5 个无性系生理特性的变化 [J]. 生态环境, 2007, 16(2): 410—415.
- [32] 万雪琴, 张帆, 夏新莉, 等. 镉处理对杨树光合作用及叶绿素荧光参数的影响 [J]. 林业科学, 2008, 44(6): 73—78.
- [33] WU F B, ZHANG G P, YU J S. Genotypic Differences in Effect of Cd on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence of Barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2003, 71(6): 1272—1281.
- [34] BERTRAND M, POIRIER I. Photosynthetic Organisms and Excess of Metals [J]. Photosynthetica, 2005, 43(3): 345—353.
- [35] 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.
- [36] WHITE P J, BROWN P H. Plant Nutrition for Sustainable Development and Global Health [J]. Annals of Botany, 2010, 105(7): 1073—1080.
- [37] BARCELO J, POSCHENRIEDER C, ANDREU I, et al. Cadmium Induced Decrease of Water Stress Resistance in Bush Bean Plants (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Contender). 1: Effects of Cd on Water Potential, Relative Water Content, and Cell Wall Elasticity [J]. Journal of Plant Physiology, 1986, 125(1/2): 17—25.
- [38] ROHÁČEK K. Chlorophyll Fluorescence Parameters: The Definitions, Photosynthetic Meaning, and Mutual Relationships [J]. Photosynthetica, 2002, 40(1): 13—29.
- [39] KÜPPER H, ARAVIND P, LEITENMAIER B, et al. Cadmium-Induced Inhibition of Photosynthesis and Long-Term Acclimation to Cadmium Stress in the Hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* [J]. New Phytologist, 2007, 175(4): 655—674.

- [40] 钱永强, 周晓星, 韩 蕾, 等. 3 种柳树叶片 PS II 叶绿素荧光参数对 Cd^{2+} 胁迫的光响应 [J]. 北京林业大学学报, 2011a, 33(6): 8—14.
- [41] 钱永强, 周晓星, 韩 蕾, 等. Cd^{2+} 胁迫对银芽柳 PS II 叶绿素荧光光响应曲线的影响 [J]. 生态学报, 2011b, 31(20): 6134—6142.

Effects of Cadmium on the Growth and Photosynthetic Characteristics of *Pterocarya stenoptera* Seedlings

JIA Zhong-min^{1,2}, FENG Han-ru³, WEI Hong¹

1. School of Life Science, Southwest University, Key Laboratory of Eco-environments of Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing 400715, China;

2. Southeast Sichuan Geological Group, Chongqing Bureau of Geology and Minerals Exploration, Chongqing 400038, China;

3. Chongqing Fengmingshan Middle School, Chongqing 400037, China

Abstract: In order to reveal the growth and photosynthetic adaptive ability of *Pterocarya stenoptera* to cadmium contaminated soils, five treatments (Cd 0, 10, 20, 50 and 100 mg/kg) were made in a pot experiment to determine Cd accumulation, biomass, photosynthetic chlorophyll contents, gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of *P. stenoptera* seedlings. The results showed that Cd absorbed by *P. stenoptera* was mainly accumulated in its roots (up to 95.92%~96.70% of the total), and the highest Cd concentration was 240.97 mg/kg in the roots (dry weight) and 9.24 mg/kg in the aerial parts (dry weight). *P. stenoptera* seedlings showed normal growth and biomass production under 10 mg/kg Cd stress, indicating a relatively high growth adaptation. These characteristics suggested that the strategy of cadmium uptake and translocation by *P. stenoptera* in Cd-contaminated soil was immobilized and kept primarily in roots. Chl a/b ratio under cadmium stress (10, 20, 50 and 100 mg/kg) was not significantly different from that of the control (0 mg/kg), which contributed to the cadmium tolerance of *P. stenoptera*. P_n of the seedlings exposed to 10 mg/kg cadmium remained relatively high, being 83.09% of the control. With increasing Cd concentration, C_i of the seedlings decreased and L_s increased gradually, which suggested that the dominant reason for the decline of P_n was stomatal resistance. F_v/F_m , F_v'/F_m' , $\Phi\text{PS II}$, ETR , qP and NPQ , especially F_v'/F_m' , $\Phi\text{PS II}$ and ETR , decreased with increasing cadmium concentration, demonstrating a severe fall in the efficiency of the photochemical reduction of QA and the reaction center capturing excitation energy, but it was not the direct or only reason for the reduced net photosynthetic rate. In conclusion, *P. stenoptera* had high growth and photosynthetic adaptive ability to Cd stress, and 95% of the cadmium absorbed by *P. stenoptera* was accumulated in the roots, and so it was a promising species for phytostabilisation by preventing Cd migration to the aquifer in cadmium contaminated areas.

Key words: cadmium; *Pterocarla stenoptera*; growth; gas exchange parameter; chlorophyll fluorescence

