

外源镉胁迫对玉米幼苗光合特性的影响

张磊¹, 于燕玲², 张磊¹

(1. 青岛农业大学 资源与环境学院, 山东 青岛 266109; 2. 即墨市环境保护局, 山东 即墨 266200)

摘要:研究了模拟光条件下, 外源 Cd 胁迫对苗期玉米光合特性的影响。结果表明, Cd 胁迫下导致玉米的最大光合速率和叶片蒸腾速率明显降低, 光饱和点和表观量子产额有所下降。Cd 胁迫下玉米叶片气孔导度减小, 低光强时, Cd 胁迫对气孔的限制起到较为重要的作用, 而在高光强时 Cd 胁迫导致光合速率较低的原因为非气孔因素, 吉甜 6 的气孔导度受 Cd 影响更大。Cd 胁迫处理使暗适应的玉米叶片的初始荧光 F_0 升高; 2 个玉米品种的 F_m , F_v , F_v/F_0 和 F_v/F_m 均下降, 表明 Cd 胁迫下 PSII 的潜在活性和原初光能转换效率减弱; Cd 胁迫对吉甜 6 的光能转换效率和电子传递效率的影响更大。

关键词: 镉胁迫; 玉米; 光合; 荧光

中图分类号: S513.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2008)01-0101-04

Influence of Added Cadmium Stress on Photosynthetic Characteristics of Maize in Seedling Stage

ZHANG Lei¹, YU Yan-ling², ZHANG Lei¹

(1. College of Resource and Environment, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China;

2. Jimo Environmental Protection Bureau, Jimo 266200, China)

Abstract: A pot experiment was conducted to study the effects of added cadmium (Cd) on photosynthetic characteristics of maize under simulated photosynthetic radiation (PAR). The results showed that under Cd stress, maximum photosynthesis rate (P_{nmax}), transpiration rate (T_r) decreased significantly. Light saturation point (LSP) and apparent quantum yield (AQY) were also reduced. Cd stress decreased stomatal conductance (G_s). The reduction of P_n by Cd stress were due to the stomatal limitation under lower PAR, while non-stomatal limitation under higher PAR. G_s of Jitian 6 was more affected by Cd stress. The initial fluorescence yield (F_0) of maize leaves with dark adaptation was increased. However the maximum fluorescence yield (F_m), the variable fluorescence (F_v), the potential activity of photosystem II (F_v/F_0), the maximal quantum yield of photosystem II photochemistry (F_v/F_m) decreased due to Cd stress. It indicated that the efficiency of primary conversion of light energy of PS II and its potential activities were inhibited significantly caused by Cd stress. Comparing with Jidan 209, Jitian 6 suffered more reduction in efficiency of light energy transfer and electron transport.

Key words: Cd stress; Maize; Photosynthesis; Fluorescence

Cd 是一种有毒金属元素, 众多的研究表明, Cd 能够破坏细胞膜的结构与功能、抑制光合及呼吸过程, 降低酶的活性^[1-3]。光合作用是植物生产的原动力, 任何影响作物生理活动的因素必然影响光合过程。综合众多研究来看, Cd 对包括光合过程在内的生理过程的抑制因试验条件、植物类型或品种以及试验加入的 Cd 浓度不同而不同。对于干旱、温度及施肥等环境因子影响下的植物的光合特性, 已

经有不少学者进行了研究^[4-7]。本研究基于盆栽试验, 研究了黑土上外源 Cd 的加入对苗期玉米光合特性的影响, 试图从光合作用角度揭示 Cd 对植物生长抑制的机理。

1 材料和方法

1.1 供试土壤

试验所用土壤为黑土, 取自吉林省长春市新立

收稿日期: 2007-11-09

基金项目: 中科院知识创新工程重大项目 (KZCX1-SW-19); 青岛农业大学高层次人才启动基金 (230638)

作者简介: 张磊 (1978-), 男, 山东莱芜人, 博士, 讲师, 主要从事土壤污染控制及植物逆境生理生态研究

通讯作者: 张磊 (1976-), 女, 辽宁抚顺人, 博士, 讲师, 主要从事环境污染与控制、环境生态学研究。

城。基本理化性质如下: pH 6.8, 有机质 3.8%, CEC 29.0 mol/kg, 总 Cd 含量 0.042 mg/kg, 碱解 N 184.0 mg/kg, 速效 P 43.2 mg/kg, 速效 K 458.2 mg/kg。

1.2 盆栽试验

土壤风干过 1 mm 筛, 以溶液形式加入 CdCl₂, Cd 浓度为 60 mg/kg, 以不加 Cd 作为对照。土壤加入 Cd 溶液, 充分混匀, 保持田间持水量的 70% 平衡 14 d 后, 风干, 土壤重新磨碎混匀, 装盆, 每盆盛土 1.7 kg。每盆施复合肥(N 15%, P 15%, K 15%) 1 g。种植催芽后的玉米种子 3 粒, 幼苗长至 2 cm 高时, 间苗至每盆留 1 株。其间每天浇入适量水分使土壤含水量维持在田间持水量的 65% ~ 70%。本试验所用品种为吉单 209、吉甜 6。

1.3 指标测定

于晴朗无风天气下, 利用 LI-6400P 光合测定系统测定叶片光合特性。玉米生长 20 d 后, 于 10:00~15:00 之间进行模拟光辐射试验, 采用仪器配备的红蓝光源, 辐射强度设定为 0, 50, 100, 200,

400, 800, 1 200, 1 600, 2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; 测量指标包括光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、气孔限制值。采用 OS30P 植物胁迫测量仪测定玉米叶片叶绿素 a 荧光参数, 用动力学模式(Kinetic Mode)测定暗适应 15 min 后叶片的荧光诱导动力学参数; 暗适应后的初始荧光 F₀、最大荧光 F_m 和可变荧光 F_v, 计算 PSII 的最大光化学效率 F_v/F_{m0}。

所有指标测定采用 3 次重复, 数据采用 SPSS 统计分析。

2 结果与分析

2.1 模拟光辐射条件下 Cd 胁迫对玉米光合特性影响

2.1.1 光合速率 由图 1 看出, 随模拟光辐射强度的增加。在低光强下(50~400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$), 净光合速率随光强增加而呈近乎直线上升, 在中、高光强下增加变缓。Cd 胁迫降低了 2 个品种玉米叶片的光合速率, 且这种抑制程度随光辐射的增加而增大。

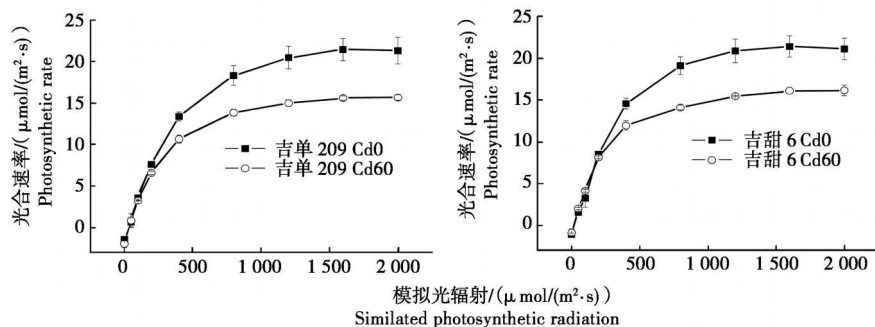


图 1 Cd 胁迫下玉米光合速率对模拟光辐射的响应

Fig. 1 Response of photosynthetic rate of maize to simulated photosynthetic radiation intensity under Cd stress

Cd 胁迫下, 2 个品种玉米的最大光合速率明显降低, 吉单 209、吉甜 6 分别比对照降低 26.9% 和 24.5%。光饱和点和表观量子产额有所下降, 说明在高光强下叶片固定 CO₂ 的能力有所降低, 在低光强下, 单个光量子同化 CO₂ 的分子数减少(表 1)。

表 1 Cd 胁迫对玉米几个光合参数的影响

Tab. 1 Effect of Cd stress on several photosynthetic parameters of maize

基因型 Genotype	处理 Treatment	最大光合速率 /($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) The maximum photosynthetic rate	光饱和点 /($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) Light saturation point	表观量子产额 Apparent quantum yield
吉单 209	Cd0	21.42	2960	0.046
Jidan209	Cd60	15.65	2877	0.042
吉甜 6	Cd0	21.40	2863	0.048
Jitian6	Cd60	16.15	2853	0.043

2.1.2 蒸腾速率 随模拟光辐射的增强, 玉米的蒸腾速率也呈现增加的趋势, 2 个品种相比, 吉单 209

在整个光强范围内, 蒸腾呈均一速率增加, 而吉甜 6 在光强较低时增加速率较快, 但光强大于 1 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 增加趋势趋于平缓, 说明光强增加对其蒸腾速率有所抑制(图 2)。Cd 胁迫极显著的降低了 2 个品种玉米的叶片蒸腾速率, 对吉单 209 来说降低程度随光强增加而增加; 而对于吉甜 6, 在整个光强范围内降低程度变化不大。

2.1.3 气孔导度 气孔是植物叶片与大气进行气体交换的通道, 其闭合程度直接影响光合作用和蒸腾作用。从图 3 看出, 随着光辐射强度的增加, 玉米叶片的气孔导度显著的增加, 在较低光强(0~400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) 时, 气孔导度增加较快, 以后随光强增加, 趋势渐缓。吉单 209 在整个光强范围内都呈增加趋势, 吉甜 6 在光强大于 1 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 气孔导度有所下降, 说明高光强抑制了气孔的开张。与对照相比, Cd 胁迫导致吉单 209 气孔导度下降 17%~51%, 吉甜 6 下降 22%~64% Cd 胁迫对吉

甜 6 气孔导度影响更大。

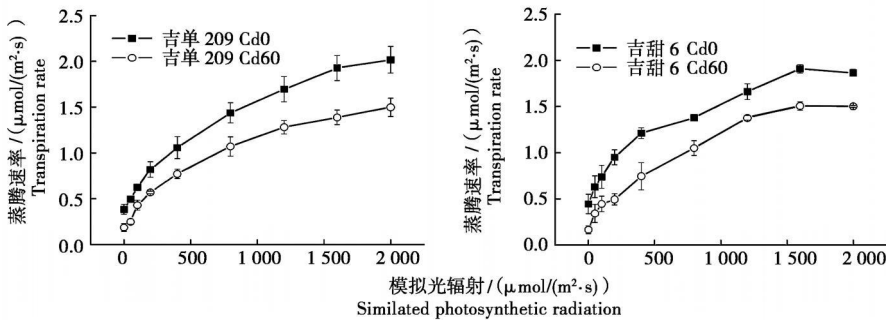


图 2 Cd 胁迫下玉米蒸腾速率对模拟光辐射的响应

Fig. 2 Response of transpiration rate of maize to simulated photosynthetic radiation intensity under Cd stress

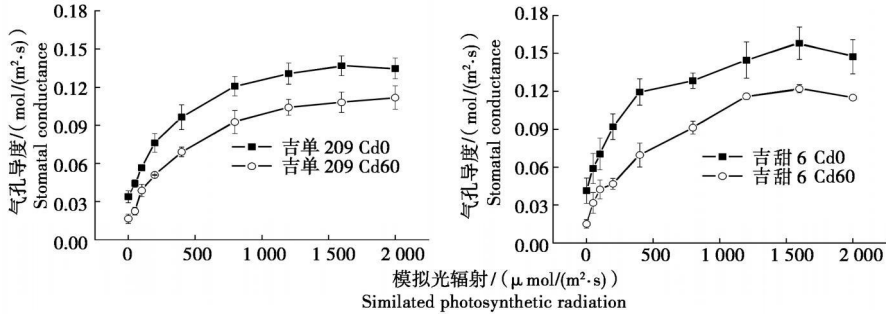


图 3 Cd 胁迫下玉米气孔导度对模拟光辐射的响应

Fig. 3 Response of stomatal conductance of maize to simulated photosynthetic radiation intensity under Cd stress

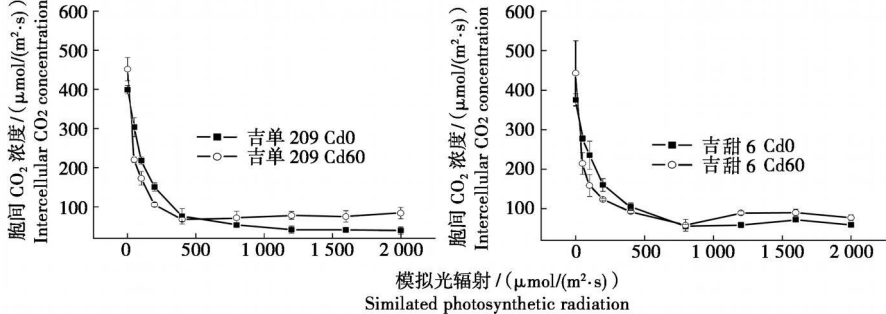


图 4 Cd 胁迫下玉米胞间 CO_2 浓度对模拟光辐射的响应

Fig. 4 Response of intercellular CO_2 concentration of maize to simulated photosynthetic radiation intensity under Cd stress

2.1.4 胞间 CO_2 浓度与气孔限制值 玉米的胞间 CO_2 浓度 (C_i) 随光强的增加而减小, 在光强 0~ 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内, 急剧下降, 随后保持在一种相对平缓的状态(图 4)。而气孔限制值(L_s)变化趋势正好与胞间 CO_2 浓度相反, 光强较低范围内, 随光强的增加而急剧增加, 随后渐趋平稳(图 5)。细胞间隙 CO_2 浓度大小决定于外界大气 CO_2 通过气孔进入和细胞内部光合器官同化共同作用的结果。在较低光强时, Cd 胁迫导致胞间 CO_2 浓度较对照下降更为迅速, 随后随光强增加胞间 CO_2 浓度又低于对照处理。两者的交界点在吉单 209 品种上为光强 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右, 在吉甜 6 上为光强 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右。较低光强下 Cd 胁迫导致 L_s 增加, 而较高光强时, Cd 胁迫的 L_s 要低于对照, 两者的交界点与 C_i 交界点一致。 L_s 与 C_i 结合分析, 可

以看出, 低光强下, Cd 胁迫对气孔的限制起到较为重要的作用, 而在较高的光强下, Cd 胁迫导致光合速率较低的原因为非气孔因素。

2.2 Cd 胁迫对叶绿素荧光参数的影响

为了更好地了解影响光合速率的内在原因, 对玉米叶片进行了叶绿素荧光参数的测定。Cd 胁迫处理使暗适应的玉米叶片的初始荧光 F_0 升高(表 2), F_0 升高被认为与 PSII 反应中心的 D1 蛋白的失活或降解有关^[8]。Cd 处理下 2 个基因型玉米的最大荧光产量 F_m , 最大可变荧光 F_v , F_v/F_0 和 F_v/F_m 均下降(表 2), 表明 Cd 胁迫下 PSII 的潜在活性和原初光能转换效率减弱。 F_v/F_0 用来表征植物叶片 PSII 的潜在活性。 F_v/F_m 是开放的 PSII 反应中心捕获激发能的效率, 它是个稳定的研究植物胁迫反应常用的参数, 常用来度量 PSII 最大光化学效率 相同处理

条件下,2 个基因型的 F_m , F_v , F_v/F_o 和 F_v/F_m 相差不大,但 Cd 胁迫下,吉甜 6 这 4 个指标下降的幅度要

大于吉单 209,说明 Cd 胁迫对吉甜 6 的光能转换效率和电子传递效率的影响更大。

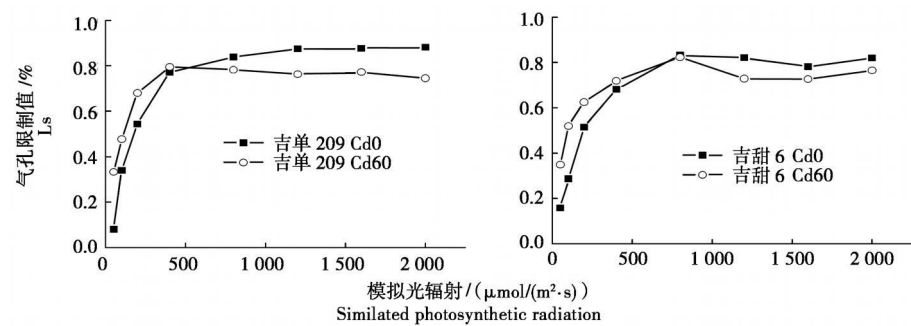


图 5 Cd 胁迫下气孔限制值对模拟光辐射的响应

Fig.5 Response of stomatal limitation value of maize to simulated photosynthetic radiation intensity under Cd stress

表 2 Cd 胁迫对 2 个品种玉米叶片的叶绿素 a 荧光参数的影响

Tab.2 The effect of Cd stress on Chl a fluorescence of leaf of two genotype maize

	吉单 209					吉甜 6				
	F_o	F_m	F_v	F_v/F_o	F_v/F_m	F_o	F_m	F_v	F_v/F_o	F_v/F_m
Cd 0	44±0.3	129±1.5	84.3±1.9	1.9±0.1	0.66±0.00	43±0.5	129±1.3	84.8±1.6	1.9±0.1	0.66±0.00
Cd 60	46±0.6	126±0.4	81.0±1.3	1.7±0.0	0.63±0.00	45±0.3	121±3.6	76.0±4.1	1.7±0.1	0.61±0.01

3 结论与讨论

Cd 胁迫下玉米的光合速率、蒸腾速率极显著下降。Cd 诱导 Fe 缺乏,从而导致根系 Fe(III)还原酶活性下降,由此给光合作用带来严重影响^[9]。根据他人研究结果,气孔的运动并不受 Cd 的直接影响,而是 Cd 影响了保卫细胞中的 K^+ , Ca^{2+} 等离子和脱落酸,从而影响了气孔的开张^[10],本研究证实了这一点。据前人研究,Cd 干扰水分平衡,破坏光合器官,特别是光捕获器 II^[11]及光合系统 II 和 I^[12],对 PSII 电子传递有抑制作用;杨丹慧等^[13]研究发现 Cd 引起 PSII 捕光叶绿素蛋白质复合物部分解聚,这种物质在光能吸收、传递以及激发能在两个光系统间的分配和调节方面起着重要作用,这种复合物的减少必然影响光系统的正常功能。通过对叶绿素荧光参数的测定发现,Cd 显著降低了 PSII 的最大光化学效率,与前人研究结果相一致,进一步说明对 PSII 的结构与功能的破坏是导致玉米光合速率下降的主要原因。

参考文献:

[1] 张金彪,黄维南. 镉对植物的生理生态效应的研究进展[J]. 生态学报,2000,20(3): 514- 523.
[2] 张春荣,李 红,夏立江,等. 镉、锌对紫花苜蓿种子萌发及幼苗的影响[J]. 华北农学报,2005,20(1): 96- 99.
[3] 孙光闻,朱祝军,陈日远,等. 镉对小白菜根细胞质膜氧化还原系统的影响[J]. 华北农学报,2007,22(3): 65-

67.
[4] 韩希英,宋凤斌,王 波,等. 土壤水分胁迫对于玉米光合特性的影响[J]. 华北农学报,2006,21(5): 28- 32.
[5] 王建林,房全孝,李举华,等. 施肥对小麦叶片光合特性的影响[J]. 华北农学报,2007,22(2): 115- 118.
[6] 王晨阳,朱云集,夏国军,等. 后期高温条件下小麦旗叶光合参数的变化及其相关性分析[J]. 华北农学报,2003,18(3): 8- 11.
[7] 候小改,段春燕,刘改秀,等. 土壤含水量对牡丹光合特性的影响[J]. 华北农学报,2006,21(2): 91- 94.
[8] Yang X H, Zou Q, Wang W. Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration[J]. Acta Botanica Sinica, 2001, 43(12): 1255- 1259.
[9] Alcantara E, Romera F J, Canete M, et al. Effects of heavy metals on both induction and function of root Fe(III) reductase in Fe-deficient cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants [J]. J Exp Bot, 1994, 45: 1893- 1898.
[10] Das P, Samantary S, Rout G R. Studies on cadmium toxicity in plants: a review[J]. Environ Pollut, 1997, 98: 29- 36.
[11] Krupa Z. Cadmium-induced changes in the composition and structure of the light-harvesting complex II in radish cotyledons[J]. Physiol Plant, 1988, 73: 518- 524.
[12] Siedlecha A, Krupa Z. Interaction between cadmium and iron and its effects on photosynthetic capacity of primary leaves of *Phaseolus vulgaris*[J]. Plant Physiol, 1996, 34: 833- 841.
[13] 杨丹慧,许春辉,赵福洪,等. Cd 离子对菠菜叶绿体光合系统 II 的影响[J]. 植物学报,1989,31(9): 702- 707.