梁开明,傅 玲,章家恩,等.水稻/再力花单、间作系统中作物对镉胁迫的叶绿素荧光响应及镉积累特征[J].华南农业大学学报,2014,35(4): 35-41.

水稻/再力花单、间作系统中作物对镉胁迫的叶绿素 荧光响应及镉积累特征

梁开明1,2,傅 玲1,章家恩1,3,杨 滔1

(1 华南农业大学 农学院/热带亚热带生态研究所,广东 广州 510642;

2 广东省农业科学院 水稻研究所,广东 广州 510640;3 华南农业大学,农业部华南热带农业环境重点实验室/ 广东省高等学校农业生态与农村环境重点实验室,广东 广州 510642)

摘要:【目的】研究水稻 Oryza sativa 和再力花 Thalia dealbata 在单、间作模式下叶片光系统 Π (PS Π) 对镉(Cd) 胁迫的响应以及 2 种植物的镉吸收积累特征.【方法】使用 PAM-2500 便携式荧光仪测定不同处理下植物叶片的叶绿素荧光参数. 采用 HNO_3 – $HClO_4$ 湿法消解处理样品,并用石墨炉原子吸收法测定不同处理下植物组织 Cd 的含量.【结果和结论】随 Cd 浓度增加,水稻 F_*/F_m 、 Y_Π 、 q_P 和 r_{ETR} 显著下降, q_N 和 NPQ 显著升高,表明 PS Π 光合活性受到 Cd 胁迫抑制,接受光强过高的情况下叶片通过增加热耗散来消耗过剩的光能以减弱 PS Π 的光抑制. Y_{NO} 显著升高,表明高浓度 Cd 处理对水稻的 PS Π 造成损害,导致光反应中心吸收的光量子以非调节性能量耗散的份额增加. 而相同浓度处理下再力花的 F_*/F_m 、 Y_Π 、 q_P 、 r_{ETR} 降幅明显低于水稻,同时叶片 Y_{NPQ} 升高,但 Y_{NO} 稳定在较低水平,表明其调节性能量耗散机制发挥主要作用,PS Π 光合活性受抑制程度相对较低. 间作下水稻的根、茎、叶 Cd 含量低于单作. 同一 Cd 浓度的间作模式下,再力花 Cd 积累总量显著高于水稻. 以上结果表明,再力花对高浓度 Cd 胁迫有较强的耐受性,与水稻间作能降低水稻植株 Cd 含量.

关键词:再力花;水稻;间作;叶绿素荧光; Cd 胁迫;植物修复

中图分类号: Q945.11; Q945.78; X503.2

文献标志码:A

文章编号:1001-411X(2014)04-0035-07

Responses of PS [] chlorophyll fluorescence under Cd stress and characteristics of Cd accumulation in *Thalia dealbata* and rice mono-and inter-cropping systems

LIANG Kaiming^{1,2}, FU Ling¹, ZHANG Jiaen^{1,3}, YANG Tao¹

(1 College of Agriculture/Institute of Tropical and Subtropical Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2 Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China; 3 Key Laboratory of Agro-environment in the Tropics, Ministry of Agriculture/Key Laboratory of Agroecology and Rural Environment of Guangdong Regular Higher Education Institutions, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: [Objective] An experiment was conducted to ascertain the effects of Cd stress on the PS II chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Thalia dealbata* and rice in both the intercropping and

收稿日期:2013-02-21 优先出版时间:2014-06-03

优先出版网址; http://www.cnki.net/kcms/doi/10.7671/j.issn.1001-411X.2014.04.008.html

作者简介:梁开明(1979—),男,助理研究员,博士,E-mail:kaiming-liang@163.com;通信作者:章家恩(1968—),男,教授,博士,E-mail:jeanzh@scau.edu.cn

基金项目:973 计划项目(2011CB100406);国家自然科学基金(31300371);国家环保部公益性行业科研专项(201009020-04);广东省科技计划项目(2009B020311012,2012A020100003);广东省现代农业产业技术体系建设专项(粤农[2009]380 号);国家科技支撑计划课题(2012BAD14B16-4);广东省高等学校学科与专业建设专项资金(2013CXZDA007)

http://xuebao.scau.edu.cn

mono-cropping systems as well as the uptake and accumulation characteristics of Cd by T. dealbata and rice. [Method] The chlorophyll fluorescence parameters in the leaves under different treatments were measured with PAM-2100 Chlorophyll Fluorometer. The contents of Cd in the samples from different treatments were determined using Graphite Furnace Atomic Absorption Spectrometry after wet ashing with HNO_3 - $HClO_4$. [Result and conclusion] The F_v/F_m , Y_H , q_P and r_{ETR} of the rice decreased with the elevated Cd content in the soil while the q_N , NPQ and Y_{NPO} of the rice showed an opposite trend, indicating that the PS II photosynthetic activity was inhibited under Cd stress, while the proportion of the heat dissipation increased to alleviate the photoinhibition of PS II under the condition of excessive light interception. The $Y_{\rm NO}$ of the rice increased in a high level of Cd content, which indicated that the higher level of Cd stress induced damage to PS II reaction centres, and the quantum yield of non-regulated energy dissipation increased to a higher level under conditions of excessive light energy. The decrease of F_v/F_m , Y_{II} , q_{IP} and r_{ETR} in T. dealbata were much lower than those in rice with the same level of Cd stress. With a higher level of Cd stress, the $Y_{\rm NPO}$) in T. dealbata increased significantly while the variation of $Y_{\rm NO}$) in T. dealbata was not obvious, which suggested that the regulatory energy dissipation mechanism played a major role in the protection of photosynthetic apparatus in Cd stress. At the same level of Cd content in soil, the sequence of Cd content was root > stem > leaf in the rice and stem > root and leaf in T. dealbata. The Cd contents in the root, stem and leaf of rice in the intercropping system were, respectively, lower than those in the monoculture system. The amount of Cd uptake by T. dealbata was significantly higher than that of rice with the same level of Cd treatment. All these results suggested that the photosystem II reaction center of T. dealbata had a higher tolerance to the Cd stress, and the Cd content of rice in intercropping system could be reduced.

Key words: *Thalia dealbata*; rice; intercropping; chlorophyll fluorescence characteristics; Cd stress; phytoremediation

我国60%以上人口以稻米为主食,然而目前耕地环境污染问题日益突出.据测算,中国耕地重金属污染的面积占耕地总量的1/6左右,8种土壤重金属元素中,Cd污染概率为25.2%,远超过其他几种土壤重金属元素^[1].Cd污染直接导致农作物的减产和粮食的Cd超标.2012年刘冬英等^[2]对广东省以及华东、华中、东北、西北、西南等地的200份大米样品抽取测定,结果表明200个样品中Cd含量超标的达7.5%.

植物修复是治理污染土壤的重要手段之一,具有费用低、对环境影响小等优点. 在植物修复技术中,间作模式在清除重金属污染物方面具有显著的生态和环境效益. Wu 等[3]研究表明,将低累积作物玉米与重金属超富集植物套种,超富集植物提取重金属的效率比单种超富集植物明显提高,同时生产出的玉米籽粒重金属含量符合食品和饲料卫生标准,这种治理方法既不需要间断农业生产同时也较经济合理. 国外已研究发现多种镉超积累植物,但相关研究成果多数适用于矿区、城郊等高污染区域,而且研究多数集中在旱地,而对污染程度较低的稻田

研究较少. 对于轻度污染的农田如果放弃作物生产全部种植富集植物,将影响粮食生产. 因此,如果能够在农田引入功能植物与水稻间/混作,实现边生产边修复,将对环境保护和水稻生产具有积极作用.

再力花 Thalia dealbata 为多年生挺水植物,具有根系发达、生物量大、耐污染和净化能力强等特点,近年来被广泛用于污染河流的生态修复^[4]. 研究表明,再力花成熟植株的根系表面积在 1 400 cm²以上,对 Cu、Mn、Zn、P 有良好的富集作用^[5]. 目前有关再力花对 Cd 污染胁迫的耐受性及其对 Cd 吸附特征的研究鲜见报道.

在植物修复中,植物对重金属的耐受性是影响污染环境修复效果的主要因素之一. 高等植物光合作用对重金属胁迫的反应较为敏感,光合生理的变化是衡量植物对重金属耐受性的可靠标志^[6]. Cd 对光合作用具有多方面影响,高浓度 Cd 能破坏叶绿素结构,改变叶绿素组成以及影响卡尔文循环^[7]. 在光合作用过程中,光系统 II(PSII)反应中心的功能是限制光能利用和光合作用正常运行的关键环节,其活性对金属离子的胁迫尤为敏感^[8],而目前 Cd 对

PS II 的影响机理仍处于探索阶段. 在 PS II 对逆境胁迫的研究中,叶片叶绿素荧光动力学参数可以在非离体条件下方便快速反映光合机构的光能吸收和转化、能量传递与分配、反应中心活性、过量能量耗散以及光合作用的光抑制等信息,在重金属逆境胁迫下植物的光合作用研究得到了越来越广泛的应用^[9].本研究将再力花与水稻在温室中进行单、间作处理,研究单作及间作模式下 Cd 对再力花和水稻叶片叶绿素荧光参数的影响,以揭示 2 种植物的光合系统对 Cd 胁迫的生理响应. 同时通过研究间作模式下再力花对水稻根、茎、叶吸收 Cd 的影响及其自身吸收 Cd 特征,为其在农田 Cd 污染修复中的深入研究和应用提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 材料

水稻品种为黄华占 Oryza sativa L. cv. Huanghuazhan,由广东省农业科学院水稻研究所提供. 再力花 Thalia dealbata Fraser ex Roscoe 购自本地园林花卉公司.

供试土壤选用当地农田的水稻土. 土壤基本理化性状:有机质 25.87 g·kg⁻¹,全氮 1.154 g·kg⁻¹,全磷 1.299 g·kg⁻¹,全钾 24.04 g·kg⁻¹,碱解氮 132.19 mg·kg⁻¹,速效磷 91.48 mg·kg⁻¹,速效钾 220.21 mg·kg⁻¹.施用肥料分别为尿素、磷酸二氢钾、硫酸钾,其中每 1 kg 土施用尿素 0.2 g、磷酸二氢钾 0.2 g、硫酸钾 0.05 g. 试验过程中的浇灌用水为当地饮用水,pH 为 8.02,Cd 含量未检测出.

1.2 试验设计

试验以温室盆栽试验的方式进行. 土壤风干,充分混合,过1 cm 筛子,每盆装土8 kg. 设置3 种处理:水稻单作、水稻/再力花间作、再力花单作. 污染物是以 CdCl₂·5H₂O(分析纯)配制成的 CdCl₂水溶液,质量分数分别为 0、1、10 和 25 mg·kg⁻¹,分别为记为 CK、Cd1、Cd2 和 Cd3,各处理重复 4 次. 供试土壤加入 Cd 溶液后用去离子水浇灌,充分搅匀并使每盆土壤土层保持 2 cm 左右水层,平衡 20 d 后进行作物移栽. 移栽时选取长势一致的植株,每盆移栽植株 2 株,水稻的移栽秧龄为 4 周,再力花移栽株高(15 ± 1) cm. 由于土壤和肥料的 Cd 含量未知,因此在平衡处理后重新测定各处理下土壤 Cd 含量(表1).

1.3 测定方法

1.3.1 叶绿素荧光参数的测定 在植株移栽 20 d 后,采用 PAM-2500 便携式荧光测定仪测定叶绿素荧光参数,每个处理取 5 片叶片重复. 荧光参数主要包

括:PS \blacksquare 最大光化学效率($F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$);PS \blacksquare 光合电子传递量子效率(Y_{II});基于"沼泽模型"的光化学淬灭系数(q_{N});非光化学淬灭系数(q_{N});PS \blacksquare 非调节性能量耗散的量子产量(Y_{NO});PS \blacksquare 调节性能量耗散的量子产量(Y_{NO}).

表 1 平衡后各处理土壤中 Cd 含量

Tab. 1 The contents of Cd in soil before transplanting

 $mg \cdot kg^{-1}$

处理	添加量	土壤中
CK	0	1.89 ± 0.30
Cd1	1	4.03 ± 0.05
Cd2	10	12.07 ± 0.40
Cd3	25	27.93 ± 0.80

1.3.2 快速光响应曲线的测定 完成叶绿素荧光 参数测定后取同一叶片进行快速光响应曲线(Rapid light curves, RLCs)测定,0~2 000 μ mol·m⁻²·s⁻¹ 间由低到高共设 11 个光强梯度,相对电子传递速率 (r_{ETR})随光强的变化曲线即为快速光曲线,每个处理 取 5 片叶片重复.

1.3.3 植株 Cd 含量的测定 作物种植 70 d 后取样分析植株不同部位重金属 Cd 的积累量. 样品测定采用湿法(HNO₃-HClO₄)消解,用石墨炉原子吸收测定 Cd 含量,每个样品 4 个重复.

1.4 数据处理

采用 SPSS 统计分析软件包(SPSS 12.0 for Windows, Chicago, USA) 对数据进行 One-Way ANOVA 方差分析以及 LSD 多重比较.

2 结果与分析

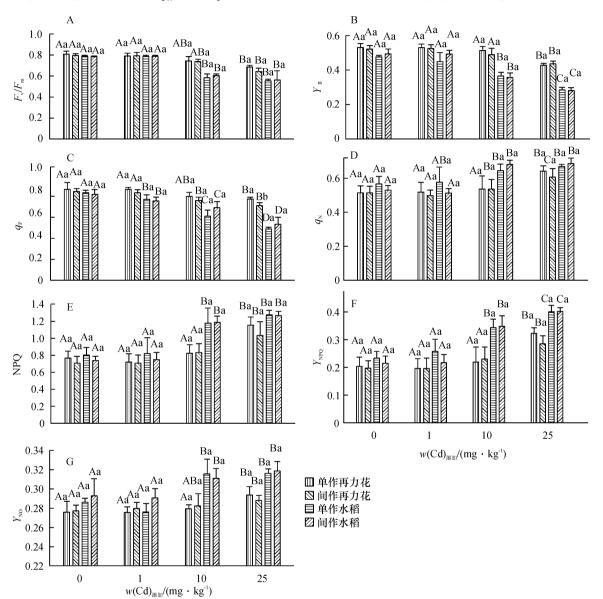
2.1 不同处理下 2 种植物叶片的叶绿素荧光参数

图 1A 表明, Cd1 处理下水稻和再力花叶片的 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 在单、间作下与 CK 均无显著差异. 但随着 Cd 浓度增加, 水稻叶片的 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 出现显著下降, Cd2 和 Cd3 处理下水稻的 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 显著低于 CK, Cd3 处理下单作和间作下水稻叶片的 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 分别比 CK 处理下降了 23. 4%和 21. 9%, 表明高浓度 Cd 胁迫下 PS II 反应中心的光能转化效率受到显著抑制. 而对于再力花而言, Cd2 处理下, 单作和间作下再力花 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 有所下降, 但与 CK 差异未达到显著水平. 而 Cd3 处理下单作和间作下再力花的 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 分别比 CK 降低 14. 8%和 19. 1%,降幅明显低于水稻. 图 1B 表明低浓度的 Cd 处理对水稻叶片 Y_{II} 无显著影响, 但中、高浓度的 Cd 处理显著降低了水稻叶片 Y_{II} . Cd3 处理下单、间作下水稻 Y_{II} 均在 0. 30 以下,分别比 CK 低 40. 5%和 43. 4%,而单、间作下再力花 Y_{II} 分别比 CK

http://xuebao.scau.edu.cn

低 19.3% 和 16.4%.图 1C 表明水稻叶片的 q_P 随着 Cd 浓度增加显著下降,各浓度的 Cd 处理之间均存 在显著差异 (P < 0.05).而中、低浓度的 Cd 处理对 再力花叶片 q_P 的影响不显著,只有在 Cd3 处理下其 q_P 显著低于其他处理,表明低浓度 Cd 胁迫下再力花叶片仍保持较高的光合电子传递活性.图 1D 和图 1E 表明,单、间作水稻叶片的 q_N 和 NPQ 随着 Cd 浓

度的增加而降低的趋势明显大于再力花. 而在高浓度 Cd 处理下,再力花 q_N 和 NPQ 降低的趋势明显低于水稻. 随着 Cd 添加量的升高,水稻叶片 Y_{NPQ} 和 Y_{NO} 均显著升高. 再力花叶片 Y_{NPQ} 在 Cd1 和 Cd2 处理下有所增加,但与 CK 差异未达到显著水平 (P>0.05),Cd3 处理下 Y_{NPQ} 才出现明显的上升,而 Y_{NO} 则一直稳定在较低水平(图 1F、1G).



各图中凡是有一个相同大写字母者表示相同种植模式同一植物的叶绿素荧光参数在不同Cd浓度处理下差异不显著;凡是有一个相同小写字母者,表示同一植物、相同Cd浓度处理的叶绿素荧光参数在不同种植模式下差异不显著(P>0.05, n=5,LSD法).

图 1 不同 Cd 浓度处理对水稻和再力花叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig. 1 The effects of Cd stress on parameters of chlorophyll fluorescence in leaves of rice and Thalia dealbata

2.2 不同处理下水稻和再力花的相对电子传递速 率光响应曲线

图 2 表明,在 CK 和 Cd1 处理下,单作和间作的 水稻叶片光饱和点在 800 ~ 1 000 μ mol·m⁻²·s⁻¹附 近,在 Cd2 和 Cd3 处理下,水稻叶片光饱和点下降至 400~500 μ mol·m⁻²·s⁻¹附近,表明 Cd 胁迫使水

http://xuebao.scau.edu.cn

稻光响应能力显著降低.

高光强下单作和间作的水稻叶片 r_{ETR} 随着 Cd 浓度的增加均出现明显的下降.而 CK、Cd1 和 Cd2 处理下再力花叶片的 r_{ETR} 无显著差异,在 Cd3 处理下再力花高光强下的 r_{ETR} 才出现明显的下降,且在不同 Cd 处理下均高于水稻.

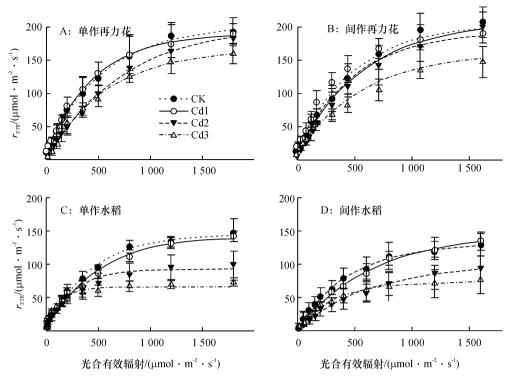


图 2 Cd 胁迫对水稻和再力花叶片相对电子传递速率(r_{ETR})光响应曲线的影响

Fig. 2 The effect of Cd stress on light response curves of relative electron transport rate ($r_{\rm ETR}$) in leaves of rice and Thalia dealbata

2.3 不同处理对水稻和再力花各器官 Cd 含量影响

表 2 表明,水稻体内 Cd 含量的分布规律为:根>茎>叶,随 Cd 浓度增大,各器官中的 Cd 含量相应增加.相同 Cd 处理下,同一器官在单、间作模式下 Cd 浓度存在一定差异,其中在 Cd1 和 Cd2 处理下,间作模式中水稻根部 Cd 含量显著低于单作;在 Cd3 处理下,间作水稻茎、叶部 Cd 含量显著低于单作,说

明间作模式下水稻器官吸收的 Cd 含量有所下降. 再力花体内的 Cd 含量分布规律为: 茎 > 叶、根, 其中多数处理下根与叶之间含量差异不显著, 但在 Cd2 和 Cd3 处理下表现为: 叶 > 根. 随着 Cd 浓度的增加, 再力花根、茎、叶中的 Cd 含量也相应增加. 但在同一Cd 浓度下相同器官的 Cd 含量在单、间作之间差异不显著.

表 2 各处理植株体内不同部位 Cd 含量的测定1)

Tab. 2 The Cd contents in leaves, roots and stems of rice and *Thalia dealbata* at different treatments

mg • kg⁻¹

处理	种植	水稻			再力花		
处理	模式	根	茎	叶	根	茎	叶
CK	单作	7.88 ±0.38aA	$3.99 \pm 0.38 \text{bA}$	2.43 ± 0.18 cA	2.59 ± 0.20 abA	3.86 ± 1.22aA	1.73 ± 0.23bA
	间作	$7.67 \pm 0.19 aA$	$3.99\pm0.45\mathrm{bA}$	$1.95 \pm 0.25 \mathrm{cA}$	$2.44 \pm 0.18 \text{bA}$	$4.46 \pm 0.54 aA$	$2.39 \pm 0.18 \text{bA}$
Cd1	单作	19.77 \pm 0.44aA	$8.57\pm0.63\mathrm{bA}$	$3.41\pm0.56\mathrm{cA}$	$4.36 \pm 0.27 \text{bA}$	$7.59 \pm 1.10 aA$	$4.61 \pm 0.27 \text{bA}$
	间作	$12.74 \pm 0.52 aB$	$6.97\pm1.02\mathrm{bA}$	$3.09\pm0.30\mathrm{cA}$	$4.22 \pm 0.51 \text{bA}$	$7.69 \pm 1.05 aA$	$4.02 \pm 1.11 bA$
Cd2	单作	$60.10 \pm 9.11 aA$	10. 15 \pm 0. 23bA	$7.62 \pm 1.84 \mathrm{bA}$	19.76 $\pm 5.07 \text{bA}$	$51.21 \pm 4.87 aA$	$22.02 \pm 2.20 \text{bA}$
	间作	$42.26 \pm 2.70 aB$	$9.85\pm1.18\mathrm{bA}$	$6.47\pm0.62\mathrm{bA}$	$18.65 \pm 3.44 \text{bA}$	46.76 ± 16.00 aA	$22.24 \pm 2.29 \text{bA}$
Cd3	单作	130.60 ± 14.99 aA	$24.72 \pm 1.24 \text{bA}$	$13.37 \pm 0.63 \mathrm{bA}$	$39.58 \pm 0.87 \mathrm{bA}$	174.62 ± 19.20aA	$46.78 \pm 1.85 \mathrm{bA}$
	间作	$97.57 \pm 24.71 aA$	$18.32 \pm 1.02 \mathrm{bB}$	$10.70 \pm 0.50 \mathrm{bB}$	$35.97 \pm 1.67 \text{bA}$	180.72 ± 40.00 aA	$46.51 \pm 2.41 \text{bA}$

1) 小写字母表示同种植物的同行数据中,相同种植模式、相同 Cd 浓度处理下在不同器官之间的比较;大写字母表示同列数据中,相同 Cd 浓度处理下同种植物相同器官的 Cd 含量在不同种植模式之间的比较;凡是有一个相同字母者,表示差异不显著(P>0.05,n=4,LSD 法).

表 3 表明,随着 Cd 浓度的增大,植株体内积累的 Cd 总量也逐步增加. 在相同 Cd 浓度下,水稻体内 Cd

积累总量总体上是单作处理 > 间作处理,且在 CK、Cd1 和 Cd3 处理下,单作和间作处理存在显著差异.再

力花体内 Cd 总量变化基本趋势为:单作处理 > 间作处理. 而在相同 Cd 浓度下,对于间作处理中的 2 种作物中的 Cd 积累总量为再力花 > 水稻,且 2 作物间的 Cd 积累总量差异达到显著水平. 植株体内的 Cd 积累总量取决于该植株的生物量,由于再力花的生物量大,故可大大提高其积累 Cd 的总量,从而有效降低土壤 Cd 含量以及水稻体内的 Cd 积累总量.

表 3 不同处理植株 Cd 积累总量1)

Tab. 3 The amount of Cd uptake by rice and Thalia dealbata at different treatments $\mu g \cdot \$ f^{-1}$

		M2 №	
	种植模式	水稻	再力花
CK	单作	$106.38 \pm 0.29 \text{bA}$	258.08 ± 32.06aA
	间作	$67.09 \pm 3.75 \text{bB}$	197.87 ± 19.23 aA
Cd1	单作	$225.42 \pm 2.48 \text{bA}$	381.92 ± 30.55 aA
	间作	$140.98 \pm 3.73 \mathrm{bB}$	$326.97 \pm 42.91 aA$
$\mathrm{Cd}2$	单作	$437.28 \pm 45.12 \mathrm{bA}$	1 931.50 \pm 274.49aA
	间作	$371.03 \pm 20.93 \mathrm{bA}$	1 515.97 \pm 305.96aA
Cd3	单作	899. 57 \pm 75. 99bA	$5\ 916.\ 14\pm421.\ 27aA$
	间作	$576.02 \pm 20.33 \text{bB}$	5 305.78 ±779.53aA

1) 小写字母表示同行数据中,同一Cd浓度处理、相同种植模式下,植株Cd积累总量在不同植物之间的比较;大写字母表示同列数据中,同一Cd浓度处理下,同种植物的植株Cd积累总量在不同种植模式之间的比较;凡是有一个相同字母者,表示差异不显著(P>0.05,n=4,LSD法).

3 讨论与结论

本研究结果表明,Cd 对水稻和再力花的 PS II 活 性有明显的毒害效应,随着 Cd 浓度的上升,水稻和 再力花的 F_{ν}/F_{m} 和 Y_{Π} 均呈不同程度下降,表明 Cd 胁迫下开放的 PS Ⅱ 反应中心数量减少,叶片原初光 能捕获力下降. F_v/F_m 下降通常与 PS Ⅱ 供体侧部的 放氧复合体(OEC)在Cd胁迫下失活有关,Cd直接 或间接与 OEC 的 Mn2+、Ca2+及 Cl-相互作用导致光 合放氧速率降低,PS Ⅱ 光合电子传递量子效率受到 影响[10]. 然而,在相同 Cd 胁迫条件下,再力花叶片 的 F_{ν}/F_{ν} 和 Y_{ν} 变化幅度相对较小,说明水稻对 Cd 胁迫反应更为敏感,而再力花叶片光合机构的损伤 程度相对较低,其光能转化率高于水稻.正常条件下 PS II 反应中心将捕获的光能转化为激发能,并将其 中一部分转化为化学能从而推动碳同化反应,其余 部分则耗散掉. 然而,在某种胁迫条件下 PS Ⅱ 反应中 心发生失活,成为一个能量陷阱,能吸收光能但不传 递给电子传递链,以防止过剩光能产生激发而诱导 活性氧的激增[11]. 本研究表明随着 Cd 浓度的升高, 水稻和再力花叶片的 q_N 和 NPQ 值显著升高, q_P 随 着 Cd 浓度增加出现下降,表明在 Cd 胁迫下 PS II 反应中心开放部分光化学电子传递的份额减少,光能 更多地以热的形式耗散,以避免光系统 PS II 受到过剩光能的伤害^[12]. 随着 Cd 浓度的增加,水稻叶片的 q_N 和 NPQ 降幅明显大于再力花,而再力花 q_P 下降幅度明显低于水稻,说明再力花受到胁迫伤害程度低于水稻,叶片 PS II 开放反应中心比例和参与 CO_2 固定的电子更多.

RLCs 曲线能有效度量光化学反应导致碳固定 的电子传递情况[13]. 本研究中水稻叶片光饱和点和 rem 随着 Cd 浓度的增加而显著下降,表明 Cd 胁迫降 低了水稻叶片的光能利用率和防御光抑制能力.而 再力花叶片具有更高的光饱和点,表明在同样 Cd 胁 迫下,其耐受光抑制的能力高于水稻,同时叶片具有 较强的光合电子传递能力,能够更有效地将光解水 产生的电子传递到 PSI. Y_{NPO}是 PS II 调节性能量耗散 的量子产量, Y_{NPO} 增加表明在光强过剩下植物将过剩 光能耗散为热来减轻光合机构损伤. Yno则是衡量植 物 PS Ⅱ 光损伤的重要指标,较高 Y_{NO}反应光化学能 量转换和保护性调节机制(如热耗散)不足以将吸收 的光能完全消耗,表明光合机构可能已经受到损 伤[14]. 本研究结果显示,随着 Cd 添加量的升高,水 稻叶片 Y_{NPO} 和 Y_{NO} 均显著升高,一方面表明叶片通过 热耗散消耗过剩的光能来减弱 PS Ⅱ 的光抑制,另一 方面表明高浓度 Cd 胁迫已对水稻的 PS Ⅱ 造成一定 程度的损害,导致叶片吸收的光量子以非调节性能 量耗散的份额增加. 而对于再力花, 随着 Cd 添加量 的升高, Y_{NPO} 升高、 Y_{NO} 则一直稳定在较低水平,表明 其调节性能量耗散机制发挥着主要作用.

大量研究表明,选择适当的植物形成间套作复 合体系可适当减少作物对重金属的吸收. Gove 等[15] 研究表明 Zn 超富集植物天蓝遏蓝菜 Thlaspi caerulescens 与大麦间作减少了大麦对 Zn 的吸收. Whiting 等[16]研究表明锌超富集植物天蓝遏蓝菜和非超富集 植物菥蓂 Thlaspi arvense 互作在添加 Zn 的土壤上可 减少薪蓂对锌的吸附. Liu 等[17]研究表明 Cd 富集植 物油菜与中国白菜间作降低了中国白菜对 Cd 的吸 收量. 间作体系由于改变了作物根系分泌物和根际 环境,而根系分泌物[18]以及土壤 pH[19]、土壤酶活 性[20]、根际周围土壤中微生物种群分布[21]等环境因 子对土壤重金属的有效性以及植物对重金属的吸收 具有重要影响. 本研究中,在同一 Cd 浓度处理下,相 同植株部位中,单作处理水稻的根、茎、叶的 Cd 浓度 总体上高于间作处理,表明水稻/再力花间作降低了 水稻植株体的 Cd 吸收,这与李新博等[22] 和黑亮 等[23]的研究结果相近,已有研究表明,一些高生物量 农作物通常富集水平一般,但生物量大,使得实际富集总量大,因此也具有作为修复植物的潜力^[24].由于再力花具有较高的生物量,能吸收较多的土壤 Cd,同时其 Cd 含量主要积累在茎部,通过植株收获可有效去除土壤中的 Cd.而叶绿素荧光分析结果表明再力花对 Cd 胁迫有较高的抗性,因此在 Cd 污染农田上通过再力花与水稻间作,一方面有利于减少水稻对 Cd 的吸收,提高水稻食用安全性,另一方面能起到清除土壤 Cd 的作用. 今后将在大田环境中进一步开展相关研究,对再力花抑制水稻 Cd 吸收的机理还有待从间作后根际环境的物理化学变化来进一步阐明.

参考文献:

- [1] 宋伟,陈百明,刘琳. 中国耕地土壤重金属污染概况 [J]. 水土保持研究,2013,20(2):293-298.
- [2] 刘冬英,王晓波,陈海珍,等.广州市部分市售大米铅镉 污染状况调查及健康风险评价[J].华南预防医学, 2013,39(1):86-88.
- [3] WU Qitang, HEI Liang, WONG J W C, et al. Co-cropping for phyto-separation of zinc and potassium from sewage sludge [J]. Chemosphere, 2007,68(10): 1954-1960.
- [4] SOHSALAM P, SIRIANUNTAPIBOON S. Feasibility of using constructed wetland treatment for molasses wastewater treatment [J]. Bioresour Technol, 2008, 99 (13): 5610-5616.
- [5] JIANG Fuying, CHEN Xin, LUO Ancheng. Iron plaque formation on wetland plants and its influence on phosphorus, calcium and metal uptake [J]. Aquat Ecol, 2009, 43 (4):879-890.
- [6] CLIJSTERS H, VAN ASSCHE F. Inhibition of photosynthesis by heavy metals[J]. Photosynth Res, 1985, 7(1):31-40.
- [7] 孙光闻,陈日远,刘厚诚,等. 镉对植物光合作用及氮代谢影响研究进展[J]. 中国农学通报,2005,21(9):234-236.
- [8] SKÓRZY ŃSKA E, BASZY ŃSKI T. The changes in PS II complex polypeptides under cadmium treatment: Are they direct or in-direct nature? [J]. Acta Physiol Plant, 1993, 15(4):263-269.
- [9] 李鹏民,高辉远,STRASSER R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报,2005,31(6):559-566.
- [10] FALLER P, KIENZLER K, KRIEGER-LISZKAY A. Mechanism of Cd^{2+} toxicity: Cd^{2+} inhibits photoactivation of photosystem II by competitive binding to the essential Ca^{2+} site [J]. Biochim Biophys Acta, 2005, 1706 (1): 158-164.
- [11] LEE H Y, HONG Y N, CHOW W S. Photoinactivation of photosystem II complexes and photoprotection by non-functional neighbours in *Capsicum annuum* L. leaves [J]. Plan-

- ta, 2001,212(3):332-342.
- [12] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W III, HEBER U, et al. Inhibition of zeaxanthin formation and of rapid changes in radiationless energy dissipation by dithiothreitol in spinach leaves and chloroplasts [J]. Plant Physiol, 1990, 92 (2): 293-301.
- [13] WHITE A J, CHRISTA C. Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus [J]. Photosynth Res, 1999, 59(1):63-72.
- [14] KRAMER D M, JOHNSON G, KIIRATS O, et al. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes [J]. Photosynth Res, 2004,79(2): 209-218.
- [15] GOVE B, HUTCHINSON J J, YOUNG S D, et al. Uptake of metals by plants sharing a rhizosphere with the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* [J]. Int J Phytoremed, 2002, 4(4):267-281.
- [16] WHITING S N, DE SOUZA M P, TERRY N. Rhizosphere bacteria mobilize Zn for hyperaccumulation by *Thlaspi cae-rulescens*[J]. Environ Sci Technol, 2001, 35 (15):3144-3150.
- [17] LIU Yunguo, YE Fei, ZENG Guangming, et al. Effects of added Cd on Cd uptake by oilseed rape and pai-tsai cocropping [J]. Transact Nonferr Met Soc China, 2007, 17 (4):846-852.
- [18] 陈英旭,林琦,陆芳,等. 有机酸对铅,镉植株危害的解毒作用研究[J]. 环境科学学报,2000,20(4):467-472.
- [19] SONG Y N, ZHANG F S, MARSCHNER P, et al. Effect of intercropping on crop yield and chemical and microbiological properties in rhizosphere of wheat (*Triticum aestivum* L.), maize (*Zea mays* L.), and faba bean (*Vicia faba* L.) [J]. Bio Fert Soils, 2007, 43(5): 565-574.
- [20] INAL A, GUNES A, ZHANG F, et al. Peanut/maize intercropping induced changes in rhizosphere and nutrient concentrations in shoots [J]. Plant Physiol Biochem, 2007, 45 (5): 350-356.
- [21] COLIN V L, VILLEGAS L B, ABATE C M. Indigenous microorganisms as potential bioremediators for environments contaminated with heavy metals [J]. Inter Biodeter Biodeg, 2012, 69: 28-37.
- [22] 李新博,谢建治,李博文,等. 印度芥菜 苜蓿间作对镉 胁迫的生态响应[J]. 应用生态学报,2009,20(7): 1711-1715.
- [23] 黑亮,吴启堂,龙新宪,等. 东南景天和玉米套种对 Zn 污染污泥的处理效应[J]. 环境科学,2007,28(4):852-858.
- [24] KUMAR N B, DUSHENKOV V, MOTTO H, et al. Phytoextraction: The use of plants to remove heavy metals from soils[J]. Environ Sci Technol, 1995, 29(5); 1232-1235.

【责任编辑 周志红】