

文章编号:1000-8551(2011)03-0602-08

胺鲜酯和镉对蓖麻幼苗光合生理特性的影响

张 铮 钱宝云 程晓庆 刘彩凤 史刚荣

(资源植物学安徽省重点实验室,淮北师范大学生命科学学院,安徽 淮北 235000)

摘 要:以蓖麻(*Ricinus communis* L.)为研究对象,通过水培试验研究胺鲜酯(DA-6)和镉(Cd)对蓖麻生长和光合生理特性的交互作用,探讨 DA-6 浸种对植物 Cd 毒害是否具有缓解作用。研究表明,50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl₂ 对蓖麻幼苗生长和光合作用具有抑制作用。Cd 处理显著降低蓖麻叶片的光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)和蒸腾速率(E),而胞间 CO₂ 浓度(Ci)则明显增大;在 Cd 胁迫下,蓖麻叶片的叶绿素 a、b、a+b、类胡萝卜素含量以及叶绿素/类胡萝卜素比值均显著降低,而叶绿素 a/b 比值则显著增大;Cd 胁迫导致 F₀ 增大,F_m、F_v/F_m、F_v/F₀ 和 $\Phi\text{PS II}$ 显著降低。无论是否添加 Cd,DA-6 对蓖麻幼苗的生长均没有显著影响;同时,DA-6 处理对蓖麻幼苗的镉积累也没有显著影响。在正常情况下,DA-6 处理能提高蓖麻叶片的光合色素含量,但叶绿素 a/b 比值、叶绿素/类胡萝卜素比值以及叶绿素荧光参数和气体交换参数均没有显著影响。在 Cd 胁迫下,10 和 1000 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6 处理不仅导致光合色素含量(Chl a、Chl b、Chl a+b 和 Car)和气体交换参数(Pn、E 和 Gs)降低,同时也导致 F_m、F_v/F_m、F_v/F₀ 和 $\Phi\text{PS II}$ 降低。可见 DA-6 不仅不能缓解 Cd 对蓖麻幼苗的毒害,而且通过降低光合色素含量和 PS II 的光化学活性,加重了 Cd 对光合作用的抑制作用。

关键词:镉;胺鲜酯;蓖麻;光合作用

RESPONSES OF PHOTOSYNTHETIC TRAITS OF CASTOR BEAN SEEDLINGS TO CADMIUM AND DIETHYL AMINOETHYL HEXANOATE

ZHANG Zheng QIAN Bao-yun CHEN Xiao-qing LIU Cai-feng SHI Gang-rong

(The Anhui Provincial Key Laboratory of the Resource Plant Biology, College of Life Sciences, HuaiBei Normal University, HuaiBei, Anhui 235000)

Abstract: To determine whether diethyl aminoethyl hexanoate (DA-6) pretreatment alleviated the cadmium (Cd) toxicity to castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings, effects of Cd (0, 50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl₂) and DA-6 (0, 0.1, 10 and 1000 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$), and their interactions on plant growth and photosynthesis were investigated. Results showed that 50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl₂ inhibited plant growth and photosynthesis of castor seedlings. Under Cd exposure, the net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) and transpiration rate (E), photosynthetic pigment contents (Chl a, Chl b, Chl a+b, Car and Chl/Car) and chlorophyll fluorescence parameters (F_m, F_v/F_m, F_v/F₀ and $\Phi\text{PS II}$) decreased, whereas the intercellular CO₂ concentration (Ci), Chl a/b and F₀ increased. Presoaking seeds with different concentrations of DA-6 did not change the plant growth regardless of Cd. In the absence of Cd, DA-6 pretreatment significantly enhanced the pigment contents (Chl a, Chl b, Chl a+b and Car) in castor leaves, while the ratio of pigment content (Chl a/b, Chl/Car), chlorophyll fluorescence parameters, and gas exchange parameters remained unaffected. In the presence of Cd, presoaking seeds with 10 and 1000 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6 caused a reduction in pigment contents (Chl a, Chl b, Chl a+b and Car), gas exchange parameters (Pn, E and Gs), as well as chlorophyll

收稿日期:2010-08-04 接受日期:2010-10-12

基金项目:安徽省自然科学基金(11040606M87)

作者简介:张 铮(1978-),男,安徽砀山人,讲师,研究方向为植物生态学。Tel: 0561-3803650;E-mail: hzbzhzxy@126.com

通讯作者:史刚荣(1968-),男,甘肃陇西人,教授,博士,研究方向为植物生理生态学。Tel: 0561-3802493;E-mail: swsgr@126.com

fluorescence parameters (F_m , F_v/F_m , F_v/F_0 and $\Phi PS II$) in castor seedlings. It was indicated that DA-6 presoaking might aggravate, rather than alleviate, the inhibition of Cd on photosynthesis of castor bean seedlings.

Key words: cadmium; diethyl aminoethyl hexanoate; castor bean; photosynthesis

目前,区域性的土壤镉(Cd)污染日趋严重,直接导致农作物减产,并在体内积累大量的镉,若通过食物链进入人体,则危害人类健康^[1]。低剂量($0.1 \sim 1 \text{ mg kg}^{-1}$)镉会导致植物发生毒害,在形态上主要表现为根、茎生长迟缓和叶片失绿、卷曲;生理生化方面多表现为光合作用和蒸腾作用受到抑制,引起氧化胁迫和膜的损伤^[2]。其机理可能是:(1)减少矿质元素的吸收^[3];(2)改变氮的代谢水平^[4];(3)影响水分平衡并抑制气孔开放^[5];(4)通过降解叶绿素、抑制 CO_2 固定的相关酶活性或破坏色素蛋白复合体而抑制光合作用^[6];(5)产生活性氧,改变抗氧化系统活性,影响脂类组成和膜相关酶活性,从而改变膜的功能^[7]。

胺鲜酯(diethyl aminoethyl hexanoate, DA-6)是一类新型、广谱性植物生长促进剂,其主要生理功能包括:(1)促进作物根系生长,提高根系活力^[8];(2)扩大植物叶面积,提高叶绿素含量,调节叶绿体光化学反应和Rubisco活性,提高光合速率^[9-12];(3)降低膜脂过氧化产物含量,延缓植物衰老^[9,13];(4)促进碳水化合物化合物的合成与积累,提高作物产量。近年来的研究表明,DA-6能有效缓解胺苯磺隆^[14]、干旱^[10,15]、冷害^[16,17]对作物造成的伤害。那么,DA-6是否也能缓解重金属对植物的毒害?关于该方面的研究目前尚未见报道。

蓖麻(*Ricinus communis* L.)是世界10大油料作物之一,其主副产品包括蓖麻油、蓖麻饼粕、蓖麻叶和秸秆等,可作为化工原料、润滑油、饲料、药材、杀虫剂和板材原料等。近年来,蓖麻油的能源价值逐步得到重视,从石油、煤为原料制得的化工产品几乎都可以从蓖麻油中制得,所以也被誉为“可再生的石油资源”。Shi和Cai的研究表明^[18,19],蓖麻对Cd和Zn具有一定的耐受性,但关于蓖麻光合生理特性对镉胁迫的响应的研究尚未见报道。本研究以蓖麻为研究对象,探讨不同浓度DA-6浸种对植物Cd耐性的影响,揭示DA-6和Cd对蓖麻生长和生理特性的交互作用,旨在为在Cd污染土壤的合理利用和环境保护提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料及处理

供试蓖麻品种为淄蓖4号。选择饱满的种子分别

用 0.1 、 10 和 $1000 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6在 25°C 下浸种 24 h ,以蒸馏水浸种为对照。浸泡后的种子分别用蒸馏水冲洗干净,直接播种于河沙(用酸浸泡并用自来水冲洗干净)中。出苗后选择大小均匀且子叶完全展开的幼苗移至盛有 $3.5 \text{ L } 1/2$ Hoagland营养液的方形塑料盆($28.5 \text{ cm} \times 18.5 \text{ cm} \times 8.8 \text{ cm}$)中,在光照培养室中培养。营养液配方为: $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}(\text{NO}_3)_2$, $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$, $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ KH}_2\text{PO}_4$, $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ MgSO}_4$, $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ H}_3\text{BO}_3$, $4.5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ MnCl}_2$, $3.8 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ ZnSO}_4$, $0.3 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CuSO}_4$, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} (\text{NH}_4)_6\text{MO}_7\text{O}_{24}$, $10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ FeEDTA}$ 。用NaOH或HCl调pH至 6.3 ± 0.1 。培养条件为:光照 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (14 h),温度 $25^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ (白天)/ $23 \pm 1^\circ\text{C}$ (夜晚);湿度 $61\% \pm 6\%$ (白天)/ $68\% \pm 4\%$ (夜晚)。2d后进行Cd处理,即在Hoagland营养液中加入 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CdCl}_2$,并以不加 CdCl_2 的作为对照。试验设8个处理,每处理3个重复(盆),共24盆,每盆3株植株。每2d更换1次营养液,Cd处理21d后测定各项指标。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 植株生长参数与Cd含量 分别测量每株植物的根系和地上部分长度。然后把植株的地上和地下部分分开,根系置 $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Na}_2\text{-EDTA}$ 溶液中浸泡 15 min ,以除去附着在根表面的Cd离子。接着用蒸馏水漂洗、沥干后,杀青烘干至恒重,测定其生物量。烘干后的植物根系和地上部分分别用不锈钢植物磨样机研成粉末,用高氯酸浓硝酸混合液($V:V=3:1$)加热消解后,在WF-110型原子吸收分光光度计上采用火焰原子吸收法测定Cd含量。

1.2.2 叶绿素含量 植物叶绿素含量的测定采用80%丙酮与无水乙醇(1:1)混合浸提法,用UV-4802型紫外可见分光光度计在663、645、470nm波长下测光密度OD值,叶绿素含量以 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 表示。

1.2.3 叶绿素荧光参数 叶绿素荧光参数用便携式调制叶绿素荧光仪Mini PAM(Walz, Effeltrich, 德国)测定。植株叶片暗适应 30 min 后,测定暗适应后叶绿素的最小荧光(F_0)和红光饱和脉冲后的最大荧光(F_m),据此计算 F_v (最大荧光和最小荧光之差,即可变荧光)和 F_v/F_m (可变荧光和最大荧光之比,是光系统II光化学反量子产额的量度)。在光化光 1000

$\mu\text{mol s}^{-1}$ 下测定瞬时荧光 F_s ,在 1s 的 $5000\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 饱和脉冲下测定最大荧光 (F_m'),按下式计算光系统 II 有效量子产额 ($\Phi_{PS II}$): $\Phi_{PS II} = \Delta F / F_m' = (F_m' - F_s) / F_m'$ 。

1.2.4 光合气体交换 净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、细胞间 CO_2 浓度 (C_i)和蒸腾速率 (E)测定在植株顶部向下第 1 全展功能叶进行。测定仪器为 Li-6400 便携式光合作用测定系统 (Li-Cor Inc., 美国),测定时使用开放式气路。用 LED 光源叶室 (6400-02)控制测定条件: CO_2 浓度为 $(380 \pm 5) \mu\text{mol mol}^{-1}$,光强为 $1500\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,叶室温度 25°C 。

1.3 统计分析

原始数据用 SPSS for Windows 11.5 进行统计分析,用 two way ANOVA 揭示 DA-6 和 Cd 处理对各项指标的主效应及其交互效应。若主效应显著,用 Duncan 检验进行多重比较,确定相应指标在不同处理间的差异是否显著 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 DA-6 和 Cd 对蓖麻幼苗生长特性的影响

DA-6 和 Cd 处理下蓖麻植株的生长参数如表 1 所示。从表 1 可以看出,Cd 处理对蓖麻植株的生长具有明显的抑制作用。在不用 DA-6 浸种时, $50\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CdCl}_2$ 处理导致蓖麻幼苗的地上部分长度、根系长度、地上部分生物量以及根系生物量显著降低,降低幅度分别为对照的 29.9%、16.2%、59.1% 和 34.3%。在无 Cd 处理时, $0.1\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6 处理对蓖麻幼苗根系长度具有明显促进作用,但 10 和 $1000\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理对根系长度没有显著影响。无论是无 Cd 还是 $50\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CdCl}_2$ 处理,不同浓度 DA-6 对地上部分长度、地上部分生物量以及根系生物量均没有显著影响,DA-6 和 Cd 对上述生长参数的交互效应也不显著。

表 1 DA-6 和 Cd 对蓖麻植株生长参数的影响

Table 1 Effects of DA-6 and Cd on growth parameters in castor plants

Cd 处理 Cd treatment	DA-6 处理 DA-6 treatment ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	地上部长度 shoot length (cm)	根系长度 root length (cm)	地上部干重 shoot dry weight (g plant^{-1})	根系干重 root dry weight (g plant^{-1})
$0\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}$	0	13.60 \pm 0.05 a	20.33 \pm 0.83 b	3.81 \pm 0.57 a	2.01 \pm 0.11 a
	0.1	14.33 \pm 0.04 a	21.28 \pm 1.15 a	4.06 \pm 0.14 a	2.21 \pm 0.07 a
	10	13.16 \pm 1.14 ab	19.09 \pm 0.12 b	3.69 \pm 0.36 a	2.05 \pm 0.04 a
	1000	13.10 \pm 0.49 ab	19.02 \pm 0.49 b	4.07 \pm 0.43 a	2.40 \pm 0.20 a
$50\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}$	0	9.53 \pm 0.25 c	15.93 \pm 0.15 c	1.56 \pm 0.09 b	1.32 \pm 0.21 b
	0.1	10.51 \pm 0.26 c	16.90 \pm 0.79 c	2.25 \pm 0.16 b	1.41 \pm 0.05 b
	10	9.94 \pm 0.39 c	16.83 \pm 0.66 c	1.59 \pm 0.08 b	1.36 \pm 0.09 b
	1000	11.24 \pm 1.25 bc	16.80 \pm 0.25 c	1.70 \pm 0.19 b	1.55 \pm 0.21 b
ANOVA					
	Cd	49.60 ***	51.59 ***	98.81 ***	60.50 ***
	DA-6	0.91 n. s.	1.43 n. s.	1.19 n. s.	1.98 n. s.
	Cd \times DA-6	1.16 n. s.	1.81 n. s.	0.31 n. s.	0.17 n. s.

注:表中同列不同字母表示数据在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。* : $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$, n. s. 表示差异不显著。下同。

Note: The data followed with different letter(s) in the same column are significant differences at the level of $P < 0.05$. * : $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$, n. s.: no significant different. The same as following tables and figure 3.

2.2 DA-6 对蓖麻植株 Cd 含量的影响

不同 DA-6 处理下蓖麻的 Cd 含量见图 1。图 1 表明,DA-6 处理对蓖麻的植物体地上部分(茎和叶)、地下部分(根) Cd 含量均没有显著影响。在 $50\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CdCl}_2$ 处理下,蓖麻地上部分 Cd 含量在 $52 \sim 64\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间,地下部分 Cd 含量在 $1178 \sim 1248\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间,地下部分 Cd 含量是地上部分的 19 ~ 23 倍,表明植株吸收的 Cd 绝大部分积累在根系中。

2.3 DA-6 和 Cd 对蓖麻幼苗光合色素含量的影响

不同浓度 DA-6 和 Cd 处理下蓖麻幼苗叶片光合

色素含量如表 2 所示。与未经 DA-6 和 Cd 处理的对照相比, $50\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CdCl}_2$ 处理的蓖麻幼苗,叶片中叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b)、叶绿素 a + b (Chl a + b)、类胡萝卜素 (Car) 含量以及叶绿素/类胡萝卜素比值 (Chl /Car) 均显著降低,而叶绿素 a/b 比值 (Chl a/b) 则显著增大。DA-6 对 Chl a、Chl a + b 和 Car 的主效应显著,并与 Cd 对 Chl a、Chl b、Chl a + b 和 Car 具有显著的交互影响 ($P < 0.05$)。在不加 Cd 时,DA-6 处理能提高蓖麻叶片的 Chl a、Chl b、Chl a + b 和 Car;然而,在 Cd 胁迫下,10 和 $1000\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6

处理则导致 Chl a、Chl b、Chl a + b 和 Car 显著降低。交互效应均不显著。
DA-6 对 Chl a/b 和 Chl/Car 的主效应以及 Cd × DA-6

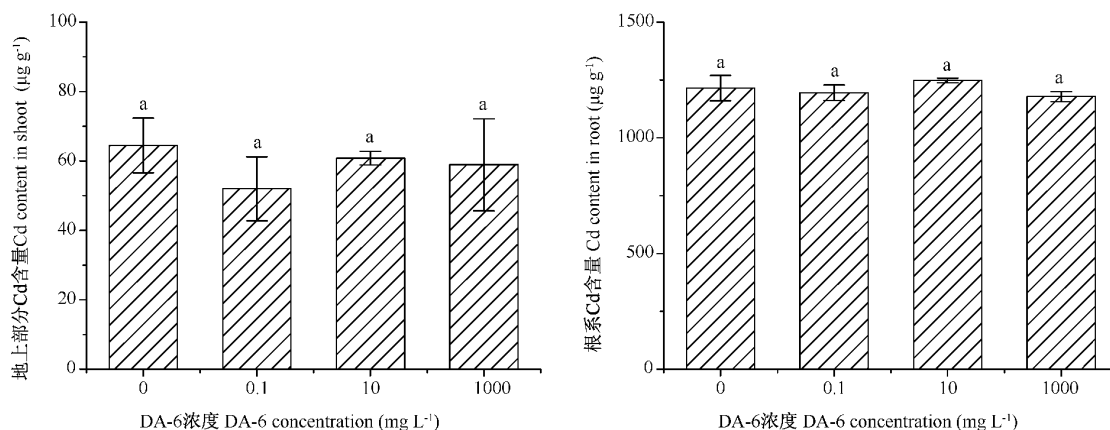


图 1 50 µmol · L⁻¹ CdCl₂ 处理下 DA-6 对蓖麻植株 Cd 含量的影响

Fig. 1 Effects of DA-6 on Cd content in castor plants exposed to 50 µmol · L⁻¹ CdCl₂

图中相同字母表示数据在 $P < 0.05$ 水平上差异不显著。图 2 同。

The data with same letter(s) mean there are no significant differences at the level of 0.05. The same as Figure 2.

表 2 DA-6 和 Cd 对蓖麻叶片光合色素的影响

Table 2 Effects of DA-6 and Cd on leaf photosynthetic pigments in castor plants

Cd 处理 Cd treatment (µmol · L ⁻¹ Cd)	DA-6 处理 DA-6 treatment	Chl a (mg · g ⁻¹ FW)	Chl b (mg · g ⁻¹ FW)	Chl a + b (mg · g ⁻¹ FW)	Car (mg · g ⁻¹ FW)	Chl a/b	Chl/Car
0	0	1.95 ± 0.06c	0.65 ± 0.02b	2.60 ± 0.08c	0.31 ± 0.00b	3.00 ± 0.02c	1.06 ± 0.02b
	0.1	2.36 ± 0.06a	0.83 ± 0.04a	3.19 ± 0.11a	0.37 ± 0.01a	2.85 ± 0.06c	1.09 ± 0.01b
	10	2.10 ± 0.07bc	0.73 ± 0.04ab	2.83 ± 0.10bc	0.28 ± 0.03b	2.88 ± 0.05c	1.28 ± 0.12a
	1000	2.30 ± 0.10ab	0.83 ± 0.07a	3.13 ± 0.18ab	0.37 ± 0.02a	2.78 ± 0.12c	1.05 ± 0.01b
50	0	0.54 ± 0.04d	0.15 ± 0.01c	0.69 ± 0.05d	0.18 ± 0.02c	3.52 ± 0.03b	0.49 ± 0.07c
	0.1	0.54 ± 0.11d	0.16 ± 0.02c	0.70 ± 0.13d	0.18 ± 0.01c	3.45 ± 0.24b	0.48 ± 0.06c
	10	0.37 ± 0.04d	0.10 ± 0.01c	0.47 ± 0.06d	0.15 ± 0.01c	3.75 ± 0.09ab	0.42 ± 0.09c
	1000	0.38 ± 0.06d	0.10 ± 0.01c	0.48 ± 0.07d	0.16 ± 0.01c	3.91 ± 0.14a	0.37 ± 0.03c
ANOVA	Cd	1126.7***	655.5***	1015.1***	215.2***	88.5***	235.5***
	DA-6	3.8*	3.0n. s.	3.7*	5.7**	1.1 n. s.	1.7 n. s.
	Cd × DA-6	4.5*	4.2*	4.6*	3.5*	2.8 n. s.	2.1 n. s.

注: Chl a: 叶绿素 a; Chl b: 叶绿素 b; Chl a + b: 总叶绿素; Car: 类胡萝卜素; Chl a/b: 叶绿素 a/b 比值; Chl/Car: 叶绿素/类胡萝卜素比值。

Note: Chl a means chlorophyll a; Chl b means chlorophyll b; Chl a + b means total chlorophyll; Car means carotenoid; Chl a/b means chlorophyll a/b ratio; Chl/Car means chlorophyll/carotenoid ratio.

2.4 DA-6 和 Cd 对蓖麻幼苗叶绿素荧光参数的影响

初始荧光 F_0 表示 PS II 反应中心全部开放即原初电子受体 (Q_A) 全部氧化时的荧光水平, PS II 天线色素的热耗散常导致 F_0 降低, 而 PS II 反应中心的破坏或可逆失活则引起 F_0 的增加, 因此可根据 F_0 的变化推测反应中心的状况和可能的光保护机制^[20]。最大荧光 F_m 是 PS II 反应中心完全关闭时的荧光产量, 反映了 PS II 的电子传递情况^[21]。 F_v/F_m 作为反映 PS II 活性中心的光能转换效率参数, 非环境胁迫条件下

该参数极少变化, 不受物种和生长条件的影响, 但光抑制下叶片荧光参数会发生明显变化^[22]。 F_v/F_0 表示光反应中心 PS II 的潜在活性。 Φ PS II 表示 PS II 反应中心受到环境胁迫时, 在反应中心部分关闭情况下的实际光化学效率, 反映植物叶片在光下用于电子传递的能量占吸收光能的比例^[23]。

由表 3 可知, 在 50 µmol · L⁻¹ CdCl₂ 处理下, 蓖麻叶片的 F_0 显著大于对照, 而 F_m 却显著小于对照, 从而导致 F_v/F_m 和 F_v/F_0 显著低于对照。同样, 与对照相比较, Cd 处理亦导致 Φ PS II 显著降低(表 3)。在不

加 Cd 的情况下,DA-6 处理对 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 以及 $\Phi PS II$ 均没有显著影响,然而,在 Cd 处理下,高浓度 DA-6 处理导致 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 和 $\Phi PS II$ 显著降

低,对 F_0 的影响不显著。Cd 和 DA-6 对叶绿素荧光参数的交互效应均不显著 ($P > 0.05$) (表 3)。

表 3 DA-6 和 Cd 对蓖麻叶绿素荧光的影响

Table 3 Effects of DA-6 and Cd on chlorophyll fluorescence of leaves in castor plants

Cd 处理 Cd treatment ($\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)	DA-6 处理 DA-6 treatment ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	F_0	F_m	F_v/F_m	F_v/F_0	$\Phi PS II$
0	0	186 ± 2 b	1076 ± 8 a	0.83 ± 0.00a	4.79 ± 0.09a	0.67 ± 0.06 ab
	0.1	178 ± 2 b	1013 ± 18 a	0.82 ± 0.00a	4.70 ± 0.16a	0.76 ± 0.02 a
	10	174 ± 4 b	1030 ± 12 a	0.83 ± 0.00a	4.93 ± 0.06a	0.74 ± 0.02 a
	1000	169 ± 1 b	1000 ± 15 a	0.83 ± 0.00a	4.93 ± 0.06a	0.75 ± 0.01 a
50	0	297 ± 11a	782 ± 68 b	0.62 ± 0.02 b	1.63 ± 0.13b	0.60 ± 0.03 bc
	0.1	332 ± 54 a	829 ± 30 b	0.59 ± 0.08 b	1.65 ± 0.49b	0.54 ± 0.01bcd
	10	331 ± 9 a	643 ± 60 c	0.48 ± 0.06 bc	0.95 ± 0.23 bc	0.46 ± 0.09 d
	1000	307 ± 10 a	672 ± 23 c	0.54 ± 0.03 c	1.20 ± 0.12 c	0.51 ± 0.01 cd
ANOVA	Cd	95.51 ***	137.07 ***	111.07 ***	537.59 ***	45.33 ***
	DA-6	0.33 n. s.	4.07*	1.37 n. s.	0.63 n. s.	0.54 n. s.
	Cd × DA-6	0.55 n. s.	2.79 n. s.	1.63 n. s.	2.24 n. s.	2.56 n. s.

2.5 DA-6 和 Cd 对蓖麻幼苗气体交换特性的影响

Cd 处理显著降低蓖麻叶片的光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (E),并导致胞间 CO_2 浓度 (C_i) 明显增大 (图 2)。在不加 Cd 的处理中,DA-6 对 P_n 、 C_i 、 G_s 和 E 没有显著影响。在 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 处理下,低浓度 ($0.1 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$) DA-6 对幼苗的 G_s 和 E 、 P_n 没有显著影响,但高浓度 (10 和 $1000 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$) DA-6 处理则导致 P_n 、 E 和 G_s 明显降低。DA-6 和 Cd 对 P_n 、 C_i 和 E 均存在显著交互效应 (图 2)。

3 讨论

3.1 Cd 对蓖麻幼苗光合生理特性的影响

Cd 是毒性最强的重金属之一,在植物组织中浓度达 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,有些作物就可能出现毒害症状,植株褪绿、矮化、根系发黑变短 (白根减少)、生育期延迟和生物量下降^[24]。本文研究结果表明, $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 导致蓖麻幼苗的地上部分长度、根系长度、地上部分生物量以及根系生物量分别下降 29.9%、16.2%、59.1% 和 34.3%,说明 Cd 对蓖麻生长具有明显的抑制作用。比较而言,各项生长指标对 Cd 更敏感程度为:生物量 > 长度 地上部分 > 根系。

光合作用是高等植物对重金属胁迫非常敏感的生理过程^[25]。本文研究结果表明,Cd 胁迫导致蓖麻叶片的光合速率 (P_n) 显著降低,同时伴随着气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (E) 的降低,但胞间 CO_2 浓度 (C_i) 却明显增大。通常认为,光合速率降低主要有两方面的

原因:气孔限制和非气孔限制^[26]。Farquhar 和 Sharkey 认为^[27],可用胞间 CO_2 浓度 C_i 判断气孔导度是否是光合速率相应变化的主要原因。只有当 C_i 与 P_n 变化方向相同,两者都减小时,才可认为光合速率的下降主要是由于气孔导度的降低引起的,否则,如果 P_n 下降, C_i 升高,便可以肯定光合速率下降的决定因素是叶肉细胞光合活性的降低,而不是气孔导度的因素^[28]。可见,Cd 胁迫导致蓖麻叶片光合速率的降低除了气孔因素,还存在着非气孔因素。

叶绿素是光合作用的物质基础,其含量高低直接决定着植物的光合作用水平。叶绿素含量降低是植物重金属毒害后出现的普遍现象^[29]。因此,植物叶片叶绿素含量不仅是反映植物光合能力的一个重要指标,同时也是衡量植物重金属耐性的重要生理指标之一。本文研究结果表明,Cd 处理导致蓖麻叶绿素 a、叶绿素 b 及叶绿素 a + b 含量显著降低,而叶绿素 a/b 比值则显著增大。叶绿素含量下降说明叶绿素合成系统和叶绿素合成酶活性受到 Cd 胁迫的影响。叶绿素 a/b 比值的升高,说明 Cd 胁迫导致叶绿素 b 的降幅比叶绿素 a 更大。叶绿素 b 相对含量下降,使光能捕获减少,降低了活性氧的产生,减少了对蛋白质的降解,使植物对胁迫的耐受性增强^[30]。

类胡萝卜素既能保护叶绿素免遭强光的破坏,又能吸收光能传递给叶绿素,还具有清除植物体内的活性氧自由基的作用^[31]。本研究表明,在 Cd 胁迫下,蓖麻叶片中类胡萝卜素含量以及叶绿素类胡萝卜素含量之比均显著降低。说明叶片原有的色素平衡被打破,

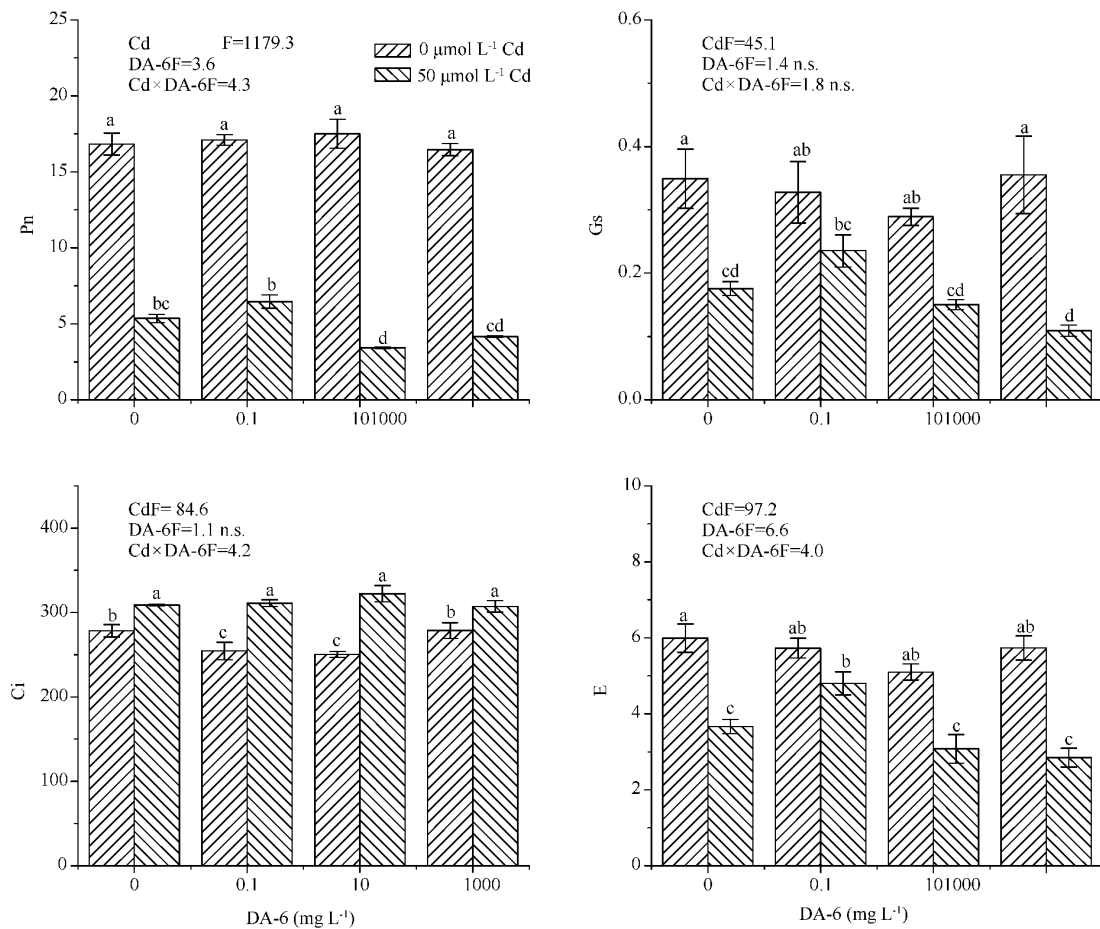


图 2 DA-6 和 Cd 对蓖麻气体交换的影响

Fig. 2 Effects of DA-6 and Cd on gas exchange in castor plants

导致 Car 的相对含量增大。因此,叶绿素/类胡萝卜素比值的降低可能是植物对 Cd 毒害的一种防御性反应。

叶绿素荧光是反映植物光合作用和热耗散的重要参数^[32]。本研究结果表明,50 μmol · L⁻¹ Cd 胁迫导致蓖麻叶片的 F_0 显著增大, F_m 显著减小,从而导致 F_v/F_m 和 F_v/F_0 显著降低。同时, Cd 处理亦显著降低 $\Phi_{PS II}$ 。 F_0 的增大意味着 Cd 胁迫对花生叶片光系统 PS II 的活性中心产生伤害,抑制了光合作用的原初反应。 F_v/F_0 比值显著降低,说明花生叶片 PS II 潜在活性中心受损,光合电子由 PS II 反应中心向 Q_A 、 Q_B 及 PQ 库传递过程受到影响^[33]。而 F_v/F_m 和 $\Phi_{PS II}$ 降低则说明由于天线色素的破坏而使得 PS II 的光化学活性受到抑制,以及由于从 PS II 到 PS I 的电子传递减少或部分阻断而限制了 Q_A 的氧化^[34]。可见, Cd 胁迫对蓖麻叶片 PS II 的活性中心造成损伤,干扰了正常的电子传递,从而抑制光合作用。

3.2 胺鲜酯对 Cd 胁迫下蓖麻幼苗光合生理特性的影响

近年来, DA-6 在提高植物抗逆性方面的作用已受到关注。刘祥英^[14]发现 DA-6 能缓解胺苯磺隆对水稻的伤害。于俊红等的研究表明^[10], DA-6 能减缓干旱胁迫对花生 (*Arachis hypogaea*) 造成的伤害,增强花生光合产物的积累和水分利用能力,提高花生的养分吸收量和荚果产量。施晓明等证实^[15],在干旱胁迫下, DA-6 浸种降低了大豆苗期叶片中的丙二醛 (MDA) 含量,提高了超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性。据梁颖报道^[16],水稻种子经 DA-6 浸种后,其在冷害下的幼苗存活率提高和植株的抗冷性增强。邵玲等发现^[17],叶面喷施 DA-6 可有效提高冷胁迫下番茄幼苗植株的抗寒能力。本文研究结果表明, DA-6 处理对蓖麻幼苗地上部分和地下部分镉的积累均没有显著影响。无论是加 Cd 还是不加 Cd, DA-6 对蓖麻幼苗的生长均没有显著的影响。这与在其他逆境胁迫的研究结果相悖,其原因尚

需进一步探讨。

前人研究表明,施用 DA-6 能扩大植物叶面积,提高叶绿素含量,调节叶绿体光化学反应和 Rubisco 活性,提高光合速率^[9-12]。本文研究结果表明,在正常情况下,DA-6 处理能提高蓖麻叶片的光合色素含量(叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a + b 和类胡萝卜素),但对色素比例(叶绿素 a/b 比值、叶绿素/类胡萝卜素比值)以及叶绿素荧光参数(F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 和 $\Phi PS II$)和气体交换参数(P_n 、 E 、 G_s 和 C_i)均没有显著影响。

值得注意的是,Cd 与 DA-6 对光合色素含量(叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a + b 和类胡萝卜素)和气体交换参数(P_n 、 E 和 G_s)具有显著交互影响。在 Cd 处理下,10 和 1000mg · L⁻¹ DA-6 处理不仅导致光合色素含量(Chl a、Chl b、Chl a + b 和类胡萝卜素)和气体交换参数(P_n 、 E 和 G_s)降低,同时也导致 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 和 $\Phi PS II$ 降低。由此可见,DA-6 不仅不能缓解 Cd 对蓖麻幼苗的毒害,而且通过降低光合色素含量和 PS II 的光化学活性,进一步加重了 Cd 对光合作用的抑制作用。

4 结论

综上所述,Cd 对蓖麻的植株生长和光合作用具有明显的抑制作用,Cd 胁迫通过降低气孔导度和蒸腾速率、减少光合色素含量和抑制 PS II 的活性中心,从而导致光合速率降低。DA-6 不仅不能缓解 Cd 对蓖麻幼苗的毒害,而且通过降低光合色素含量和 PS II 的光化学活性,进一步加重了 Cd 对光合作用的抑制作用。

参考文献:

- [1] 黄益宗,朱永官. 森林生态系统镉污染研究进展[J]. 生态学报,2004,24(1): 101-108
- [2] Di Toppi L S, Gabbriellini R. Response to cadmium in higher plants [J]. Environ Exp Bot, 1999, 41(2): 105-130
- [3] Das P, Samantaray S, Rout G R. Studies on cadmium toxicity in plants: a review [J]. Environ Pollut, 1997, 98(1): 29-36
- [4] Boussama N, Ouariti O, Suzuki A, Ghorbal M H. Cd-stress on nitrogen assimilation [J]. J Plant Physiol, 1999, 155(3): 310-317
- [5] Barcelo J, Poschenrieder C. Plant water relations as affected by heavy metal stress: a review [J]. J Plant Nutr, 1990, 13(1): 1-37
- [6] Horváth G, Droppa M, Oraveczi, Raskin V I, Marder J B. Formation of the photosynthetic apparatus during greening of cadmium-poisoned barley leaves [J]. Planta, 1996, 199(2): 238

- 243

- [7] Benavides M, Gallego M S, Tomaro M L. Cadmium toxicity in plants [J]. Braz J Plant Physiol, 2005, 17(1): 21-34
- [8] 顾万荣,李召虎,翟志席,段留生,张明才. DCPTA 和 DTA-6 对拟南芥种子萌发和根系生长发育的影响 [J]. 中国农学通报, 2008, 24(6): 37-43
- [9] 苗鹏飞,刘国杰,李绍华,单守明. DA-6 对秋季草莓叶片光合速率和植株生长的影响 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(12): 2722-2726
- [10] 于俊红,彭智平,杨少海,黄继川,詹愈忠. DA-6 对干旱胁迫下花生生理及生长指标的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(1): 168-172
- [11] 周天,胡永军,周晓梅,王萍,郭继勋. DA-6 对野大麦幼苗光合作用和生长的影响 [J]. 草业科学, 2004, 21(4): 31-34
- [12] 单守明,刘国杰,李绍华,苗鹏飞. DA-6 对草莓叶绿体光化学反应和 Rubisco 活性的影响 [J]. 中国农业大学学报, 2008, 13(2): 7-10
- [13] 郑殿峰,赵黎明,冯乃杰. 植物生长调节剂对大豆叶片内源激素含量及保护酶活性的影响 [J]. 作物学报, 2008, 34(7): 1233-1239
- [14] 刘祥英,柏连阳. DA-6 缓解胺苯磺隆对后茬水稻伤害的作用 [J]. 现代农药, 2005, 4(3): 31-32
- [15] 施晓明,李淑芹,许景钢,佟玉欣. 干旱胁迫下 DA-6 浸种对大豆苗期叶片保护酶活性的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(9): 48-51
- [16] 梁颖. DA-6 对水稻幼苗抗冷性的影响 [J]. 山地农业生物学报, 2003, 22(2): 95-98
- [17] 邵玲,梁广坚,蔡惠丽. 喷施己酸二乙氨基乙醇酯对几种与番茄幼苗抗冷性相关生理指标的影响 [J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(6): 1105-1108
- [18] Shi G, Cai Q. Cadmium tolerance and accumulation in eight potential energy crops [J]. Biotechnol Adv, 2009, 27(5): 555-561
- [19] Shi G, Cai Q. Zinc tolerance and accumulation in eight oil crops [J]. J Plant Nutr, 2010, 33(7): 982-997
- [20] Demmig B, Winter K, Krueger A, Czygan F C. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy [J]. Plant Physiol, 1987, 84(1): 218-224
- [21] Gilmore A M, Yamamoto H Y. Zeaxanthin formation and energy-dependent fluorescence quenching in pea chloroplasts under artificially mediated linear and cyclic electron transport [J]. Plant Physiol, 1991, 96(2): 635-643
- [22] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991, 42: 313-349
- [23] 孙灵芝,郑成淑,王秀峰. 高温胁迫对切花菊‘神马’光合作用与叶绿素荧光的影响 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(10): 2149-2154

(下转第 587 页)

- 广玉. 外源钙对干旱胁迫下烤烟幼苗光系统 II 功能的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(5):1195-1200
- [18] 刘德育, 于方玲, 孙冰玉, 贺国强, 元野, 赵光伟, 李恒全, 孙广玉. 旺长期烤烟叶片的叶绿素荧光特性与激发能分配[J]. 核农学报, 2010, 24(3):623-627
- [19] Hu Y B, Sun G Y, Wang X C. Induction characteristics and response of photosynthetic quantum conversion to changes in irradiance in mulberry plants. Journal of Plant Physiology, 2007, 164:959-968
- [20] Detaining Adams B, Adams W W. Photoprotection and other responses of plant to high light stress[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43:599-626
- [21] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28:237-243
- [22] 赵世杰, 许长成, 孟庆伟. 田间条件下冬小麦叶片光合作用光抑制[J]. 西北植物学报, 1998, 18(4):526-531
- [23] Ryan P R, Kochian L V. Interaction between aluminum toxicity and calcium uptake at the root apex in near-isogenic lines of wheat (*Triticum aestivum* L.) differing in aluminum tolerance [J]. Plant Physiology, 1993, 102:975-982
- [24] Xu D Q, Shen Y K. Light stress: photoinhibition of photosynthesis in plants under natural conditions. Pessaraldi M(ed). Handbook of Plant and Crop Stress. New York: Marcel Dekker, 1999:483-497
- [25] Larkindale J, Huang B. Thermotolerance and antioxidant systems in *Agrostis stolonifera*: Involvement of salicylic acid, abscisic acid, calcium, hydrogen peroxide and ethylene [J]. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(4):405-413

(责任编辑 邱爱枝)

(上接第 608 页)

- [24] Shi G, Cai Q, Liu Q, Wu L. Salicylic acid-mediated alleviation of cadmium toxicity in hemp plants in relation to cadmium uptake, photosynthesis, and antioxidant enzymes [J]. Acta Physiol Plant, 2009, 31(5):969-977
- [25] Ekmekçi Y, Tanyolaç D, Ayhan B. Effects of cadmium on antioxidant enzyme and photosynthetic activities in leaves of two maize cultivars [J]. J Plant Physiol, 2008, 165(6):600-611
- [26] Mediavilla S, Santiago H, Escudero A. Stomatal and mesophyll limitations to photosynthesis in one evergreen and one deciduous Mediterranean oak species [J]. Photosynthetica, 2002, 40(4):553-559
- [27] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annu Rev Plant Physiol, 1982, 33(1):317-345
- [28] Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, Bosabalidis A, Nastou A. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars [J]. Sci Hort, 2002, 95(1-2):39-50
- [29] Mobin M, Khan N A. Photosynthetic activity, pigment composition and antioxidative response of two mustard (*Brassica juncea*) cultivars differing in photosynthetic capacity subjected to cadmium stress [J]. J Plant Physiol, 2007, 164(5):601-610
- [30] Singh A K, Dubey R S. Changes in chlorophyll a and b contents and activities of photosystems 1 and 2 in rice seedlings induced by NaCl [J]. Photosynthetica, 1995, 31:489-499
- [31] Behera R K, Mishra P C, Choudhury N K. High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves [J]. J Plant Physiol, 2002, 159(9):967-973
- [32] Roháček K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships [J]. Photosynthetica, 2002, 40(1):13-29
- [33] 杨晓青, 张岁岐, 梁宗锁, 山颖. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响 [J]. 西北植物学报, 2004, 24(5):812-816
- [34] Shi G, Liu C, Cai Q, Liu Q, Hou C. Cadmium accumulation and tolerance of two safflower cultivars in relation to photosynthesis and antioxidant enzymes [J]. Bull Environ Contam Toxicol, 2010, 85(3):256-263

(责任编辑 邱爱枝)