

3 种土壤类型下红椿幼苗对铅胁迫的光合响应

刘 洋, 胡芳洁, 陈良华, 杨万勤, 张 健*

(四川农业大学 生态林业研究所, 林业生态工程省级重点实验室, 成都 611130)

摘 要: 采用盆栽试验, 研究钙质紫色土、酸性紫色土和冲积土 3 种土壤类型上生长的红椿幼苗在不同浓度 (0、200、450、2 000 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 铅 (Pb) 胁迫下的光合生理响应, 探讨红椿在不同土壤类型下 Pb 污染的生态适应性, 为木本植物的重金属修复提供理论依据。结果表明: (1) 3 种土壤类型下, 红椿幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b 及叶绿素总量随 Pb 胁迫浓度的增大呈总体降低的趋势, 叶绿素含量在钙质紫色土上受 Pb 胁迫的影响不大, 而在酸性紫色土和冲积土上降低明显。 (2) 不同土壤类型的红椿光合响应曲线变化趋势十分相似, 红椿幼苗叶片的净光合速率均随 Pb 胁迫程度的加大呈先增加后降低的趋势且差异显著, 并在 Pb 浓度为 200 和 2 000 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时光合速率分别达到最大值和最小值。 (3) 随着 Pb 胁迫浓度的增大, 红椿的最大光合速率、表观量子利用效率、光补偿点等光合生理指标都发生了显著改变, 说明 Pb 胁迫严重影响红椿幼苗的光合作用。研究表明, 高浓度的铅抑制红椿幼苗叶片叶绿素的合成, 从而抑制光合作用的强度, 且铅胁迫的浓度越高, 叶绿素含量越低, 光合作用受到的抑制越强; 较低浓度的 Pb 处理 (200 和 450 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 对酸性紫色土和冲积土上红椿的净光合速率影响很小, 而对钙质紫色土上红椿的最大净光合速率的抑制最为明显。

关键词: 红椿; 铅胁迫; 叶绿素; 光合特性; 土壤类型

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Response of *Toona ciliata* Roem. Saplings Photosynthetic Characteristics to Lead Stress under Three Soil Types

LIU Yang, HU Fangjie, CHEN Lianghua, YANG Wanqin, ZHANG Jian*

(Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Institute of Ecological Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: In order to understand the ecological adaptability of *Toona ciliata* Roem. saplings under lead (Pb) pollution, we conducted a pot-culture experiment with three typical soils (alkaline purple soil, acid purple soil and alluvial soil) in Sichuan Basin. Photosynthetic characteristics and chlorophyll contents of *T. ciliata* Roem. saplings were studied under four levels of Pb pollution, i. e., CK, 0 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; T_1 , 200 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; T_2 , 450 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; T_3 , 2 000 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$. The results indicated that: (1) Chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll contents of *T. ciliata* Roem. leaves decreased with the increase of Pb pollution regardless of soil types. However, Pb pollution had more significantly effects on chlorophyll contents in both acid purple soil and alluvial soil compared with those in alkaline purple soil; (2) The photo-response curve in three soil types showed the similar tendency. The net photosynthetic rate (P_n) significantly increased under low Pb

收稿日期: 2014-03-06; 修改稿收到日期: 2014-05-13

基金项目: 四川省科技厅应用基础项目 (2012JY0047, 2013JY0083); 国家科技支撑计划 (2011BAC09B05); 教育部博士点基金 (20115103120003); 四川省教育厅重点项目 (11ZA079); 四川省科技支撑计划 (12ZC0017); 四川省教育厅科技创新团队资助计划 (11TD006); 国家自然科学基金青年基金 (31300513); 博士后科学基金 (2012M521707)

作者简介: 刘 洋 (1979—), 女, 博士, 主要从事人工林对农业面源污染物质的修复研究。E-mail: sicauliuyang @163.com

* 通信作者: 张 健, 教授, 主要从事人工林生态学研究。E-mail: sicauzhangjian @163.com

pollution level, but significantly decreased under high levels of Pb pollution, showing the highest and lowest values under 200 and 2 000 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ of Pb supply, respectively; (3) Photosynthetic indexes such as maximum photosynthetic rate ($P_{n\text{max}}$), apparent quantum efficiency (AQY), light compensation point (LCP) exhibited significant changes with the increase of Pb pollution, indicating Pb pollution could seriously influence the photosynthesis of *T. ciliata* Roem. saplings. The results here suggested that high levels of Pb could significantly limit the synthesis of leaf chlorophyll, and thus inhibit the photosynthesis capacity. The more serious Pb pollution could lead to stronger inhibition of photosynthesis. In addition, lower levels of Pb pollution (200 and 450 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ supplies) had less effects on *T. ciliata* Roem. under the acid purple soil and alluvial soil compared with under the alkaline purple soil.

Key words: *Toona ciliata* Roem.; lead stress; chlorophyll; photosynthetic characteristics; soil type

伴随城市化和工业化的进程加快许多地方受到了重金属的污染。铅通过采矿、冶炼、含铅汽油的燃烧等方式进入土壤,很难被移除,也不能被微生物降解^[1]。植物修复技术具有成本低廉、安全无污染、美化环境等优点,并逐渐成为重金属污染修复的一种长期有效的手段^[2-3]。目前,有关重金属污染土壤植物修复的主要研究集中在草本植物与农作物上^[4-7],其具有生长周期短、容易栽培等优点,但普遍存在生物量低、生长缓慢等缺点,而乡土木本树种则具有生物量高、适应本地环境能力强等优点,且可能具有 Pb 污染修复的潜在能力^[8-9],可以将重金属抽提并固定在生物体内,降低重金属对环境的污染。

长江上游典型的紫色土和冲积土受重金属 Pb 污染日趋严重^[10-11]。植物修复技术已成为遏制这种趋势的关键力量,而具有适应性强、生长量大、抗逆能力高、繁殖容易的潜在速生乡土树种已经成为植物修复技术的研究热点。迄今,一些研究已筛选出抗 Pb 污染及具有修复能力的植物^[9,12-13]。红椿(*Toona ciliata* Roem.)作为国家Ⅱ级重点保护野生植物,是中国热带、亚热带地区的珍贵速生用材树种。前期研究表明,红椿能在 Pb 污染较严重的土壤中较好的生存,其富集系数与转移系数都小于 0.3,可作为 Pb 污染区域潜在的土壤修复树种^[14]。

重金属胁迫会抑制植物叶绿素的合成及其功能的发挥,而叶绿素含量的变化,既可反映植物叶片光合功能的强弱,也可用以表征逆境胁迫下植物组织、器官的衰老状况^[15-16],因此可以用叶绿素的变化状况来监测重金属的污染。同时,土壤重金属污染通过干扰植物光合过程中的电子传递(降低 PSⅡ量子效率)、改变蛋白质结构、抑制生物酶活性、破坏叶绿体和叶绿素等光合系统的完整性,从而对植物光合作用产生影响^[15,19]。有研究表明,铅污染会影响植物的生长发育与光合作用^[18,20],在长江上游低山丘陵区不同土壤类型条件下,红椿幼苗对铅胁迫的光

合响应是否存在差异,目前还缺乏相关研究。为此本实验研究西南地区 3 种典型土壤(酸性紫色土、钙质紫色土和冲积土)背景下红椿幼苗对铅胁迫的光合响应,为红椿在污染地段的应用及城市土壤污染的植物修复提供理论支持。

1 研究区域和方法

1.1 研究区概况

红椿苗木盆栽试验地点设置在四川农业大学科学试验区。试验区位于青衣江流域雅安市雨城区,地处北纬 $29^{\circ}59'$,东经 $102^{\circ}59'$,海拔范围 600~605 m,坡度 $0.5^{\circ} \sim 3^{\circ}$,气候温和,属于亚热带湿润季风气候区,冬无严寒,夏无酷暑,日均温 16.1°C 。全年以 1 月最冷,月均温 6.1°C ;7 月最热,月均温 25.3°C 。实验区雨量充沛,年均降水量 1 700 mm 左右;日照偏少,湿度较大。城区多年平均日照时数为 1 000 h 左右,年日照率为 23%。年平湿度为 79%。无霜期长,降雪稀少,年均有霜日 9.2 d。

1.2 试验材料

从四川省宜宾市种苗站选取生长环境相同、生活能力强、无病虫害且植株大小和成熟度相近的一年生红椿实生种苗约 100 株(株高约 60 cm、地径约 8 mm)作为试验对象。以长江上游低山丘陵区最具代表性的酸性紫色土、钙质紫色土和冲积土为试验土壤。酸性紫色土与钙质紫色土采集于四川农业大学读书公园,冲积土采集于雅安市雨城区水中坝。3 种土壤类型理化性质和铅含量背景见表 1。

1.3 试验设计

为了解在四川省范围内 3 种主要土壤类型(酸性紫色土、钙质紫色土、冲积土)下红椿对铅污染环境的耐受性、铅积累能力及其在不同浓度铅胁迫下的生长适应特征,根据国家环境质量和西南地区重金属污染概况,每种土壤设置 CK ($0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)、 T_1 ($200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)、 T_2 ($450 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)、 T_3

表 1 3 种土壤的基本理化性质及铅含量

Table 1 Basic physical and chemical properties and contents of Pb in three kinds of soil

土壤类型 Soil type	pH	有机质 Organic matter /(g·kg ⁻¹)	全钾 Total potassium /(g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen /(g·kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorous /(g·kg ⁻¹)	铅 Pb /(mg·kg ⁻¹)
酸性紫色土 Acid purple soil	5.77	16.01	1.321	1.11	0.298	46.52
钙质紫色土 Alkaline purple soil	8.33	21.54	1.751	1.60	0.635	57.28
冲积土 Alluvial soil	5.13	35.51	0.832	1.67	2.487	57.00

(2 000 mg·kg⁻¹)4 个铅胁迫浓度,均为干土,以铅计,每个铅处理浓度设置 5 次重复,共计 60 盆。

2010 年 2 月初,土壤样品采回后经自然风干、磨碎、过筛、混匀,测定土壤背景值。土壤堆积 50 d 后上盆(盆的上口径为 37 cm,下口径 25 cm,高 27 cm,试验前用 0.1% KMnO₄ 溶液对盆进行消毒灭菌处理,后用清水洗净),每盆装干土 15 kg,再施入 7 g 混合肥(N:P:K=3:1:1)作基肥保证土壤养分供应,同时放上盆垫。在红椿萌动前(2010 年 3 月下旬),选取长势一致且健康的种苗上盆,每盆栽植 1 株。之后,对所有供试植株进行统一灌溉、除草、防虫、防病等管理。2010 年 7 月上旬,用优级纯的 Pb(NO₃)₂ 与去离子水配制成约 250 mL 溶液,稀释成相应的处理浓度,然后分别等量并缓慢均匀施入栽种红椿的盆内。

1.4 指标测定

1.4.1 叶绿素含量 在铅胁迫 3 个月后,测定红椿叶片叶绿素含量。选取红椿成熟的叶片,利用乙醇-丙酮酸提取法提出色素,用分光光度计测定红椿各叶绿素含量^[22]。将浸提液用 721 型分光光度计测定 646 nm 和 663 nm 处的光密度值 D₆₄₆ 和 D₆₆₃,按照以下公式计算叶绿素含量:

$$C_a=12.21\times D_{663}-2.81\times D_{646}$$

$$C_b=20.13\times D_{646}-5.03\times D_{663}$$

$$C_t=C_a+C_b$$

$$\text{叶绿体色素含量}(\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1})=C\times V\times a\times 1\,000/W$$

式中,C 为叶绿素 a、b 的浓度(μg·mL⁻¹);V 为提取液总体积(mL);W 为样品鲜重(g);a 为稀释倍数。

1.4.2 光合作用参数 在铅胁迫 3 个月后天气晴朗的条件下,采用 Li-6400 便携式光合测定仪(Li-Cor Inc.,USA)对红椿叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO₂ 浓度(C_i)等光合生理指标进行测定。每次测定时待光合速率稳定后记录 3 个数据,取平均值。测定时,控制 CO₂ 浓度为 400 μmol·mol⁻¹,温度为 35℃,光照强度

为 800 μmol·m⁻²·s⁻¹,气体流速为 500 μmol·s⁻¹,相对湿度为 60%~70%。为了避免不同叶片对光照强度反应的差异,每次取同一叶片相同部位进行观测,取测量平均值进行各项分析。

另外,采用 Li-6400 便携式光合测定仪的红蓝光源和液化 CO₂ 钢瓶注入系统测定光合-光响应曲线(P_n-PAR)。P_n-PAR 曲线测定时设置 CO₂ 浓度为 400 μmol CO₂·mol⁻¹,由高到低设定光强为 2 000、1 600、1 200、800、600、400、200、150、100、75、50、25 和 0 μmol·m⁻²·s⁻¹,设定叶片温度为(25±1)℃,空气湿度为 65%,运用自动测量程序测定。测定以上光合参数时,每株红椿均进行测定,每株选取一个相同叶位(从中央数的第 5 片完全展开叶的中间复叶部位)叶片,并将其作好标记。

1.5 数据处理和统计分析

采用 Photosynthesis Work Bench 光合分析软件通过非直角双曲线模型拟合红椿的光响应曲线,并计算光响应特征参数,模型表达式为:

$$P_n=[QL+P_{n\max}-\sqrt{(QL+P_{n\max})^2-4KQLP_{n\max}}]/(2K)-R_d$$

式中,Q 为表观量子效率(AQY);L 为光合有效辐射(PAR);P_{n max} 为最大净光合速率;K 为光响应曲线的曲角,其大小介于(0,1)之间;R_d 为暗呼吸速率。将光强为 200 μmol·m⁻²·s⁻¹ 以下的 P_n-PAR 响应曲线进行直线回归,其斜率即为表观量子效率(Q),该方程与最大净光合速率的交点即为光饱和点(LSP),与 x 轴的交点即为光补偿点(LCP)。

最后采用 Microsoft Excel 软件对数据进行处理,利用 SPSS 11.5 统计软件对数据进行 One-way-ANOVA 方差分析、Pearson 系数相关性分析、F-检验和 LSD 多重比较,用 Sigmaplot 10.0 软件辅助制图。

2 结果与分析

2.1 红椿幼苗叶绿素含量对 Pb 胁迫的响应特征

从图 1 可以看出,3 种土壤类型下不同浓度 Pb

胁迫对红椿幼苗叶片叶绿素含量的都产生了明显的影响。红椿幼苗鲜叶片叶绿素 a 含量在 $1.03 \sim 1.55 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 叶绿素 b 含量在 $0.33 \sim 0.49 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 叶绿素总含量在 $1.43 \sim 2.05 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间。其中, 叶片叶绿素 a 含量在酸性紫色土和冲积土中均随 Pb 胁迫浓度的增加而逐渐降低, 但均仅 T_3 处理与对照差异显著 ($P < 0.05$), 而在钙质紫色土中随 Pb 胁迫浓度的增加表现出先增加后降低的变化趋势, 并以 T_2 处理最高, 但各胁迫处理间及其与对照间均无显著性差异 ($P > 0.05$)。叶绿素 b 含量在酸性紫色土中仍随着 Pb 胁迫程度的加大而逐渐降低, 但 T_2 和 T_3 处理均与对照差异显著 ($P < 0.05$); 而其在钙质紫色土和冲积土中均随 Pb 胁迫程度的加大呈现先增大后逐步降低的趋势, 并均以 T_2 处理最高, 但在钙质紫色土各胁迫处理间

及其与对照间均无显著性差异, 而冲积土中仅 T_3 处理比对照显著降低 ($P < 0.05$)。红椿叶片叶绿素总含量在 3 种土壤中随 Pb 胁迫浓度的变化趋势与叶绿素 a 含量相同。以上结果说明红椿幼苗叶片叶绿素含量在钙质紫色土上受 Pb 胁迫的影响不大, 而在酸性紫色土和冲积土上降低明显。前期研究结果也证实了在相同浓度 Pb 胁迫下红椿在钙质紫色土中生长状况最佳, 在冲积土中生长状况最差。

2.2 红椿幼苗叶片气体交换参数对 Pb 胁迫的响应特征

在不同水平 Pb 胁迫下, 红椿幼苗叶片的净光合速率与气体交换参数发生了明显的变化 (表 2)。其中, 红椿幼苗叶片的净光合速率在 3 种土壤下均随 Pb 胁迫程度的加大呈现先增后降低的趋势, 并均在 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Pb 浓度时达到最大, 而在 $2000 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Pb 胁迫浓度时最小, 并均与对照有显著性差异; 在不同浓度 Pb 胁迫下, 酸性紫色土、钙质紫色土和冲积土上的红椿幼苗叶片的净光合速率分别在 T_3 、 T_2 、 T_2 处理下开始显著低于对照 ($P < 0.05$)。3 种土壤中红椿幼苗叶片的气孔导度和蒸腾速率随 Pb 胁迫程度加大的变化趋势与其净光合速率相同, 胞间 CO_2 浓度的变化趋势与净光合速率也十分相似, 均在 T_1 或者 T_2 处理下达到最大值, 并显著超于对照。另外, Pearson 相关分析表明, 气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度都分别与净光合速率呈显著正相关 ($P < 0.05$)。以上结果说明不同浓度 Pb 对 3 种土壤下红椿光合速率和气体交换参数表现出‘低促高抑’的效应, 红椿幼苗在酸性紫色土上具有更强的铅胁迫耐性。

2.3 红椿幼苗叶片光响应曲线及其特征参数对 Pb 胁迫的响应特征

通过对植物光响应曲线的拟合能得到光合量子效率、光合能力、光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率等衡量植物光合能力的重要指标。从图 2, I ~ III 可以看出, 对照与 3 种 Pb 浓度处理下 3 种土壤中红椿幼苗净光合速率的光响应过程趋势都比较相似, 即在较低光强 ($0 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 范围内, 红椿幼苗 P_n 随着光合有效辐射 (PAR) 的增大呈现快速上升趋势, 但各处理间差异不大; 而当 PAR 值大于 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, P_n 随着 PAR 增大表现出略有上升的趋势, 并逐步处于稳定状态, 但各处理间差异十分明显。但在酸性紫色土的 T_3 处理与冲积土的 T_2 处理下, 红椿幼苗 P_n 随着 PAR 增大表现出下降趋势, 这可能是因为较高浓度的 Pb 处理

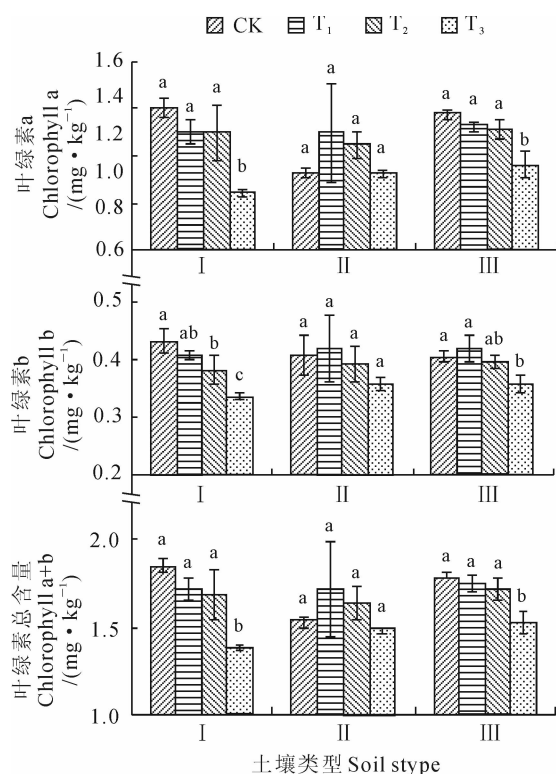


图 1 不同浓度 Pb 对红椿叶绿素含量的影响

CK、 T_1 、 T_2 、 T_3 处理的 Pb 浓度分别为 0、200、450、2 000 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; I. 酸性紫色土; II. 钙质紫色土; III. 冲积土; 同一土壤类型中不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$, $n = 5$); 下同

Fig. 1 Effect of Pb concentrations on chlorophyll contents of *Toona ciliata* Roem.

The Pb concentration of CK, T_1 , T_2 and T_3 treatments are 0, 200, 450 and 2 000 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, respectively; I. Acid purple soil; II. Alkaline purple soil; III. Alluvial soil; Different letters within same soil type indicate the significant differences among the treatments ($P < 0.05$, $n = 5$); The same as below

表 2 不同浓度 Pb 对三种土壤下红椿光合速率和气体交换参数的影响

Table 2 Effect of different Pb treatments on photosynthetic rate and gas exchange parameters of *T. ciliata* Roem. in three kinds of soil (means±SD,n=5)

土壤类型 Soil type	处理 Treatment	光合速率 $P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔导度 $G_s/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	胞间 CO_2 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
酸性紫色土 Acid purple soil	CK	7.42±0.21b	0.061±0.007b	184.33±1.85b	1.28±0.01b
	T ₁	8.37±0.15a	0.080±0.005a	206.25±3.92a	1.71±0.02a
	T ₂	7.75±0.42b	0.079±0.006a	218.64±2.75a	1.67±0.01a
	T ₃	3.99±0.16c	0.030±0.009c	168.31±6.63c	0.72±0.03c
钙质紫色土 Alkaline purple soil	CK	9.52±0.51b	0.129±0.005c	253.51±4.88b	2.69±0.02b
	T ₁	12.9±0.72a	0.341±0.007b	304.73±8.95a	6.05±0.03a
	T ₂	3.69±0.12c	0.043±0.006a	233.46±5.72c	1.53±0.01c
	T ₃	1.93±0.09d	0.019±0.004c	214.22±3.68c	0.91±0.01d
冲积土 Alluvial soil	CK	6.42±0.32b	0.053±0.009b	185.93±2.79b	1.13±0.02b
	T ₁	7.48±0.25a	0.080±0.008a	228.75±6.55a	1.58±0.03a
	T ₂	5.46±0.11c	0.043±0.005b	179.68±2.46b	0.92±0.02b
	T ₃	5.27±0.08c	0.041±0.006b	177.15±3.52b	0.78±0.01b

下,红椿幼苗受胁迫程度加大,严重影响了叶片叶绿素的含量,从而导致 P_n 呈现稍微下降趋势。

进一步分析发现,在相同土壤类型下,各 Pb 胁迫处理红椿幼苗的 P_n 随 PAR 的变化趋势基本相同,但随着光响应过程的进行,红椿各处理的 P_n 值大小依次为 $T_1>CK>T_2>T_3$,而且当 PAR 值高于 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,这种大小差异达到显著水平($P<0.05$)。而在同一 Pb 浓度处理下,红椿幼苗的 P_n 在不同土壤间也有明显的差异,在较低浓度 Pb 处理时(CK、 T_1)表现为钙质紫色土>酸性紫色土>冲积土,在较高浓度 Pb 处理时(T_2 、 T_3)表现为酸性紫色土>冲积土>钙质紫色土。以上结果说明,较低浓度 Pb 处理下,酸性紫色土和冲积土的红椿的净光合速率降低不明显,而高浓度 Pb 处理下,钙质紫色土上红椿的净光合速率降低十分显著。

最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)、表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和暗呼吸速率(R_d)是反映植物光合特性的特征生理参数,在 Pb 胁迫下红椿幼苗的各个光合特征生理参数都发生了相应的变化(表 3)。其中,红椿幼苗的最大净光合速率在 3 种土壤下均随 Pb 浓度的加大呈现先增加后逐步减小的变化趋势,并均表现为低浓度 Pb 胁迫处理下(T_1)最大,而在高浓度 Pb 胁迫处理下(T_3)最小;红椿幼苗的最大净光合速率在相同土壤类型下各 Pb 胁迫处理间差异达到显著水平($P<0.05$),且在相同 Pb 浓度下不同土壤间也存在一定差异,在较低浓度 Pb 处理时(CK 和 T_1)其大小依次为钙质紫色土>酸性紫色土>冲积土,而在较高

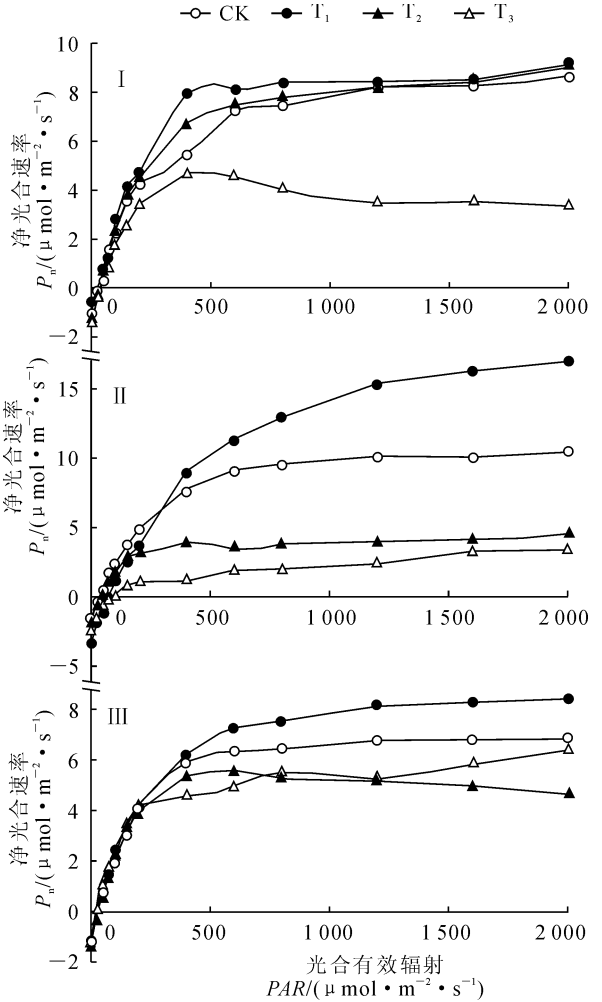


图 2 不同浓度 Pb 处理下 3 类土壤上红椿叶片光合-光响应曲线

Fig. 2 Light response curve of photosynthesis of *T. ciliata* Roem. in 3 soil types under different Pb treatments

表 3 各类型土壤中不同 Pb 处理的红椿叶片光响应特征参数

Table 3 Light response characteristic parameters of *T. ciliata* Roem. in different soil types under different Pb treatments

土壤类型 Soil type	处理 Treatment	最大净光合速率 $P_{n\max}$ $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表观量子效率 AQY $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 LCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点 LSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 R_d $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
酸性紫色土 Acid purple soil	CK	8.87±0.55a	0.027 1±0.0052a	29.32±0.86b	816.11±15.26a	1.00±0.12b
	T1	9.33±0.79a	0.031 6±0.0031a	32.14±0.62b	688.21±23.22b	1.40±0.32a
	T2	9.27±0.23a	0.029 4±0.0046a	33.10±0.46b	780.30±12.33a	1.27±0.21a
	T3	4.73±0.58b	0.023 0±0.0805b	41.32±1.32a	368.08±9.86c	1.43±0.11a
钙质紫色土 Alkaline purple soil	CK	10.66±0.89b	0.031 9±0.0066b	37.66±1.56b	856.02±16.59b	1.62±0.25c
	T ₁	17.43±2.13a	0.034 8±0.0051a	81.99±3.44a	1 496.05±27.56a	3.37±0.85a
	T ₂	4.67±0.85c	0.030 8±0.0032b	47.99±1.89b	452.51±5.81d	1.83±0.15c
	T ₃	3.44±0.54c	0.017 7±0.0075c	99.50±6.52a	768.26±10.46c	2.56±0.27b
冲积土 Alluvial soil	CK	7.17±0.87a	0.025 2±0.0046a	27.84±0.67b	588.61±8.86b	1.15±0.16a
	T ₁	8.59±0.95a	0.025 3±0.0033a	23.94±0.45c	752.03±13.67a	1.20±0.13a
	T ₂	6.53±0.69a	0.026 1±0.0026a	23.13±0.78c	548.07±11.23b	1.28±0.11a
	T ₃	5.68±0.42b	0.026 1±0.0019a	36.04±1.46a	396.29±7.52c	1.35±0.10a

浓度 Pb 处理时(T₂ 和 T₃)表现为钙质紫色土最小,表明 3 种土壤中钙质紫色土红椿的最大净光合速率受 Pb 胁迫的影响最为明显。

另外,在酸性与钙质紫色土中,红椿幼苗的表观量子效率的变化情况与最大净光合速率较为相似,而冲积土中则有一定差异。红椿幼苗光补偿点的变化情况则与最大净光合速率存在较大差异,表现为随 Pb 胁迫浓度的加大而增大的趋势,并当 Pb 浓度为 2 000 mg·kg⁻¹(T₃)达到最大值,且不同 Pb 浓度处理间差异显著($P<0.05$)。红椿幼苗的光饱和点随 Pb 胁迫浓度的加大呈波动性变化,在酸性紫色土中以 CK 处理最大,而在钙质紫色土和冲积土中以 T₁ 处理最大,且大多与其他处理有显著差异。红椿幼苗的暗呼吸速率也随 Pb 胁迫浓度的加大呈波动性变化,在酸性紫色土中以 T₁ 和 T₃ 处理较大并显著高于对照,在钙质紫色土中以 T₁ 最大并显著高于其余处理,而在冲积土中以 T₃ 处理最大,但与其余处理间无显著差异。以上结果说明,低浓度 Pb 处理可以刺激并提高红椿光合作用,而高浓度 Pb 处理则抑制了光合作用。

3 讨 论

叶绿素 a(Chl a)、叶绿素(Chl b)分别是高等植物光合作用的主要色素和辅助色素,其含量高低可作为衡量叶片光合功能强弱的重要指标,也直接标志着植物生长能力的强弱。本研究结果表明,3 种土壤类型下红椿幼苗叶绿素 a、叶绿素 b 及叶绿素总量随 Pb 胁迫浓度的增大呈现总体降低的趋势。在低浓度 Pb 胁迫下,钙质紫色土中红椿叶绿素含

量相比对照有一定的增加,这可能是低浓度重金属胁迫对植物叶绿素和可溶性蛋白质合成有刺激作用,从而诱导其叶绿素含量的增加^[21]。作者前期研究发现,红椿是土壤 Pb 污染区域潜在的修复树种,相同浓度 Pb 胁迫下,红椿在钙质紫色土中生长状况最佳,而在冲积土中生长状况最差;红椿幼苗叶片生长和生物量随着 Pb 胁迫浓度的增大呈极显著降低趋势^[14]。随着 Pb 浓度胁迫的继续加大,本研究 中 3 种土壤类型中红椿幼苗叶片的叶绿素含量均出现显著降低趋势,这可能是由于高浓度 Pb 污染下红椿叶片的叶绿体亚显微结构受到破坏,光合色素合成受到影响^[23]。高浓度铅可以破坏叶绿素合成过程中叶绿素酸酯还原酶的活性和影响氨基-r-酮戊酸的合成,而这两样都是叶绿素合成所必需的物质,从而导致植物叶绿素含量减少,影响光合作用^[24-25]。目前,大多数研究发现重金属胁迫对植物叶绿素含量都有明显的影响^[17,21,26-27]。姚广等^[30]发现铅胁迫显著抑制了玉米地上部分和地下部分的生长、降低了叶片光合色素含量。Pb 处理导致植物光合色素降低且破坏植物生长发育,使叶植物绿素含量和类胡萝卜素含量降低^[13,23]。例如,山桃、臭椿、紫丁香、花曲柳、桂香柳等木本植物幼苗受到重金属铅、镉污染后,其光合作用效率降低,且降低的幅度随重金属铅、镉污染物浓度的增加而增大^[28]。

同时,本研究中红椿幼苗叶片的气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO₂ 浓度随 Pb 胁迫程度加大其变化趋势与净光合速率相同,且红椿的最大光合速率、表观量子利用效率、光补偿点等光合生理指标都随着 Pb 胁迫浓度的增大发生了显著改变,表明 Pb 胁迫严

重影响着红椿幼苗的光合作用。在 Pb 胁迫条件下,本研究中不同土壤类型的红椿光合响应曲线变化趋势十分相似,净光合速率均随 Pb 胁迫程度的加大呈现先增后降低的趋势且差异显著;红椿的最大净光合速率在不同浓度 Pb 胁迫下有较大差异,且均在 Pb 胁迫浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达到最大,而在 Pb 胁迫浓度为 $2\,000 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时最小。重金属能破坏生物膜的结构,使叶绿体、线粒体及细胞核等重要器官损伤,影响光合作用^[16],且抑制效应与处理时间的延长和浓度的加大成正相关。也有研究认为,可能是重金属铅取代叶绿素分子中的 Mg^{2+} ,破坏了叶绿素的结构,使叶绿素的生理功能受到抑制,从而影响光合作用的正常进行^[29]。马新明等^[26]认为铅污染下供试烤烟品种叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)均随铅浓度的升高而下降,而胞间

CO_2 浓度(C_i)随铅浓度的升高先增加后下降,从而不利于烟叶充分地利用捕光色素所吸收的光能,降低了光能利用效率和光合速率。本研究中红椿幼苗光合作用参数在不同浓度 Pb 胁迫的表现与上述研究结论相似。

综上所述,高浓度铅胁迫可显著抑制红椿幼苗叶片叶绿素合成,从而抑制光合作用强度,且铅胁迫浓度越高,叶绿素含量越低,光合作用所受抑制越强。由红椿叶片光合-光响应曲线来看,较低浓度的 Pb 处理(200 和 $450 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)对酸性紫色土上红椿的净光合速率影响很小,钙质紫色土上红椿的最大净光合速率受 Pb 胁迫的抑制最为明显。本研究仅探讨铅胁迫下红椿幼苗的光合响应特征,而未能揭示不同土壤类型下产生这种差异的内在驱动机制,这也是今后研究的方向。

参考文献:

- [1] NAGAJYOTI P, LEE K, SREEKANTH T. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review[J]. *Environmental Chemistry Letters*, 2010, 8: 199–216.
- [2] RASKIN I, SMITH R D, SALT D E. Phytoremediation of metals: using plants to remove pollutants from the environment[J]. *Current opinion in Biotechnology*, 1997, 8: 221–226.
- [3] PADMAVATHIAMMA P K, LI L Y. Phytoremediation technology: hyper-accumulation metals in plants[J]. *Water Air and Soil Pollution*, 2007, 184: 105–126.
- [4] LIU J X(刘俊祥), SUN ZH Y(孙振元), JU G SH(巨关升), et al. Effects of Cd stress on photosynthetic characteristics in leaves of *Zoysia japonica*[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*(核农学报), 2009, 23(6): 1 050–1 053(in Chinese).
- [5] LI Y F(李月芳), LIU L(刘 领), CHEN X(陈 欣), et al. Plant growth, lead uptake and partitioning of Maize(*Zea mays* L.) under simulated mild, moderate lead pollution stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*(农业环境科学学报), 2010, 29(12): 2 260–2 267(in Chinese).
- [6] CHEN H L(陈红琳), ZHANG SH R(张世熔), LI T(李 婷), et al. Heavy-metal accumulation and tolerance of plants at Zinc-lead mine tailings in Hanyuan[J]. *Journal of Agro-Environment Science*(农业环境科学学报), 2007, 26(2): 505–509(in Chinese).
- [7] LEI D M(雷冬梅), DUAN CH Q(段昌群), HE F(何 锋), et al. Responses of different *Vicia faba* varieties photosynthetic characteristics to Pb pollution[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2006, 17(6): 1 095–1 098(in Chinese).
- [8] SHI X(施 翔), CHEN Y T(陈益泰), WANG SH F(王树凤), et al. Growth and metal uptake of three woody species in lead/zinc and copper mine tailing[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2011, 31(7): 1 818–1 826(in Chinese).
- [9] SHI X, ZHANG X, CHEN G, et al. Seedling growth and metal accumulation of selected woody species in copper and lead/zinc mine tailings[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2011, 23: 266–274.
- [10] DU B(杜 波), YANG W Q(杨万勤), ZHANG J(张 健), et al. Spatial heterogeneity and distribution of lead in topsoil of lower reaches of Minjiang River, Wu-tongqiao[J]. *Journal of Wuhan University*(Nat. Sci. Edi.)(武汉大学学报·理学版), 2008, 54(2): 171–176(in Chinese).
- [11] LIU K(刘 凯), LI Y(李 勇), ZHANG J(张 健), et al. Remediation efficiency of three cropping systems for Lead(Pb) contaminated agriculture soils in Hilly region of Minjiang River[J]. *Journal of Agro-Environment Science*(农业环境科学学报), 2011, 30(4): 656–665(in Chinese).
- [12] TIAN R N(田如男), YUAN A Q(袁安全), XUE J H(薛建辉). Comparison on the ability of resistance to Pb stress of four evergreen broadleaved trees seedlings[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*(Nat. Sci. Edi.)(南京林业大学学报·自然科学版), 2005, 29(6): 82–84(in Chinese).

- [13] SHEN Z G, LI X D, WANG C C, *et al.* Lead phytoextraction from contaminated soil with high-biomass plant species[J]. *Journal of Environmental Quality*, 2002, 31: 1 893—1 900.
- [14] HU F J(胡方洁), ZHANG J(张 健), YANG W Q(杨万勤), *et al.* Effect of Pb stress on the growth, development and Pb enrichment properties of *Toona ciliata* Roem saplings[J]. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2012, 31: 284—291 (in Chinese).
- [15] PIETRINI F, IANNELLI M A, PASQUALINI S, *et al.* Interaction of cadmium with glutathione and photosynthesis in developing leaves and chloroplasts of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steudel[J]. *Plant Physiology*, 2003, 133: 829—837.
- [16] DRAŹKIEWICZ 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: 1 013—1 021.
- [17] SUN G W(孙光闻), CHEN R Y(陈日远), LIU H CH(刘厚诚), *et al.* Advances on investigation of effect of cadmium on photosynthesis and nitrogen metabolism of plant[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2005, 21(9): 234—236 (in Chinese).
- [18] HU R, SUN K, SU X, *et al.* Physiological responses and tolerance mechanisms to Pb in two xerophils: *Salsola passerina* Bunge and *Chenopodium album* L[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2012, 205: 131—138.
- [19] HUANG G Y, WANG Y S. Physiological and biochemical responses in the leaves of two mangrove plant seedlings (*Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*) exposed to multiple heavy metals[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 182: 848—854.
- [20] RIBEIRO DE SOUZA S C, ADRIÁN LÓPEZ DE ANDRADE S, ANJOS DE SOUZA L, *et al.* Lead tolerance and phytoremediation potential of brazilian leguminous tree species at the seedling stage[J]. *Journal of Environmental Management*, 2012, 110: 299—307.
- [21] YUAN M(袁 敏), TIE B Q(铁柏清), TANG M ZH(唐美珍). Effects of Cd, Pb, Cu, Zn and as single pollution on chlorophyll content and antioxidant enzyme systems of *Eulaliopsis binata* [J]. *Chinese Journal of Soil Science* (土壤通报), 2005, 36(6): 929—932 (in Chinese).
- [22] YANG M W(杨敏文). Study on rapid determination of chlorophyll content of leaves[J]. *Chinese Journal of Spectroscopy Laboratory* (光谱实验室), 2002, 19(4): 478—481 (in Chinese).
- [23] SHARMA P, DUBEY R S. Lead toxicity in plants[J]. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2005, 17: 35—52.
- [24] PRASAD D, PRASAD A. Effect of lead and mercury on chlorophyll synthesis in Mung Bean seedlings[J]. *Phytochemistry*, 1987, 26: 881—883.
- [25] YANG D H(杨丹慧). The effects of heavy metals on the structure and function of photosynthetic members in higher plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1991, 8(8): 26—29 (in Chinese).
- [26] MA X M(马新明), LI CH M(李春明), YUAN Z L(袁祖丽), *et al.* Effect of Pb on pollution on photosynthetic characteristics quality and yield of tobacco leaves[J]. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, 30(3): 472—478 (in Chinese).
- [27] KASTORI R, PLESNICAR M, SAKAC Z, *et al.* Effect of excess lead on sunflower growth and photosynthesis[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1998, 21: 75—85.
- [28] HUANG H Y(黄会一), ZHANG CH X(张春兴), ZHANG Y B(张有标). A preliminary study on the influence of Cd and Pb on photosynthesis of wood plants[J]. *Journal of Ecology* (生态学杂志), 1986, 5(2): 6—9 (in Chinese).
- [29] KÜPPER H, KÜPPER F, SPILLER M. Environmental relevance of heavy metal-substituted chlorophylls using the example of water plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47: 259—266.
- [30] YAO G(姚 广), GAO H Y(高辉远), WANG W W(王未未), *et al.* The effects of Pb-stress on functions of photosystems and photosynthetic rate in maize seedling leave[J]. *Acta Ecology Sinica* (生态学报), 2009, 29(3): 1 162—1 169 (in Chinese).