

# 铁对缺磷和铝毒耦合胁迫下杉木耐铝性的影响

钟明慧<sup>1,2,3</sup>, 洪美珍<sup>1,2,3</sup>, 罗珍珍<sup>1,2,3</sup>, 叶丽丽<sup>1,2,3</sup>,  
许珊珊<sup>1,2,3</sup>, 曹光球<sup>1,2,3</sup>, 叶义全<sup>1,2,3\*</sup>

(1 福建农林大学 林学院, 福州 350002; 2 国家林草局杉木工程技术研究中心, 福州 350002; 3 林木逆境生理生态及分子生物学  
福建省高校重点实验室, 福州 350002)

**摘 要:**为探究酸性土壤中铁与缺磷和铝毒耦合胁迫的互作关系及其对杉木耐铝性的影响,以杉木优良基因型 YX11 实生苗为材料,采用控制条件下沙培试验方法,设置对照(CK)、铝胁迫(Al)、缺磷和铝毒耦合胁迫(-P+Al)、缺磷和铝毒耦合胁迫下缺铁处理(-P+Al-Fe),研究缺磷和铝毒耦合胁迫下,外源供铁对杉木幼苗生长、光合生理、植株铝和铁含量、叶片抗性生理的影响。结果表明:(1) Al 胁迫处理能显著抑制杉木幼苗生长, -P+Al 处理进一步加剧 Al 诱导的生长受抑,而 -P+Al-Fe 处理则能显著缓解 -P+Al 处理引起的生长受抑程度。(2) 杉木叶片光合色素含量,叶绿素荧光参数最大荧光( $F_m$ )、可变荧光( $F_v$ )、PSII 潜在光化学活性( $F_v/F_o$ )、PSII 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、光化学淬灭系数( $qP$ )和实际最大量子产额( $QY$ )以及叶片净光合速率在不同胁迫处理下均较 CK 出现不同程度下降,但 -P+Al 处理的降幅显著大于 -P+Al-Fe 处理。(3) 杉木叶片 SOD、POD、CAT 和 APX 等抗氧化酶活性在不同胁迫处理下均比 CK 显著增加,但 -P+Al 处理各抗氧化酶活性增幅显著低于 -P+Al-Fe 处理,从而导致 -P+Al 处理叶片形成更多过氧化氢,积累大量丙二醛。(4) 杉木根和叶片铝含量在不同胁迫处理下均比 CK 显著增加,但根和叶片中铝含量在 -P+Al-Fe 和 -P+Al 处理间无显著差异,而 -P+Al 处理根和叶片中铁含量显著高于 -P+Al-Fe 处理。研究发现,在缺磷和铝毒耦合胁迫下,与缺铁相比,正常供铁能显著促进铁在杉木植株体内的积累,抑制其抗氧化酶活性的增强,促进过氧化氢大量积累,造成光合色素降解,同时对质膜和光合反应中心造成不可逆损伤,显著降低光合效率,加剧铝毒诱导的杉木生长受抑程度。

**关键词:**杉木; 缺磷; 铝毒; 耦合胁迫; 叶绿素荧光; 抗氧化酶; 光合作用

**中图分类号:**Q945.78; S791.27      **文献标志码:**A

## Effects of Iron on Aluminum Tolerance of *Cunninghamia lanceolata* under Combined Phosphorus Deficiency and Aluminum Toxicity Stress

ZHONG Minghui<sup>1,2,3</sup>, HONG Meizhen<sup>1,2,3</sup>, LUO Zhenzhen<sup>1,2,3</sup>, YE Lili,  
XU Shanshan<sup>1,2,3</sup>, CAO Guangqiu<sup>1,2,3</sup>, YE Yiquan<sup>1,2,3\*</sup>

(1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2 Cunninghamia lanceolata Engineering and Technology Research Center of National Forestry and Grassland Administration, Fuzhou 350002, China; 3 University Key Laboratory of Forest Stress Physiology, Ecology and Molecular Biology of Fujian Province, Fuzhou 350002, China)

**Abstract:** To explore the interaction of iron (Fe) with phosphorus (P) deficiency and aluminum (Al) toxicity coupling stress in acidic soil and its effects on Al tolerance of *Cunninghamia lanceolata*, we conducted sand culture method with four treatments: Control (CK), Al stress (Al), P deficiency and Al toxicity

**收稿日期:**2022-12-02; **修改稿收到日期:**2023-03-08

**基金项目:**福建农林大学创新专项基金项目(KFb22031XA, KFA20035A); 福建农林大学林学高峰学科项目(72202200205)

**作者简介:**钟明慧(1998—),女,在读硕士研究生,主要从事林木逆境生理研究。E-mail:1276519417@qq.com

\* 通信作者:叶义全(1984—),讲师,硕士生导师,主要从事林木逆境生理研究。E-mail:yeyiquan008@163.com

coupling stress (−P+Al) and P deficiency and Al toxicity coupling stress without Fe (−P+Al−Fe) under controlled conditions in this study to investigate the effects of exogenous application of Fe on the growth, photosynthetic physiology, Al and Fe contents and resistance physiology in leaves of *C. lanceolata* seedlings under P deficiency and Al toxicity coupling stress by using superior genotype seedlings of *C. lanceolata* YX11. The results showed that: (1) Al stress could significantly inhibit the growth of Chinese fir seedlings, and the growth inhibition induced by Al was further aggravated by normal iron supply under the coupling stress of phosphorus deficiency and aluminum toxicity (−P+Al), −P+Al−Fe significantly alleviated the growth inhibition induced by −P+Al treatment. (2) Compared with CK, the photosynthetic pigment content, chlorophyll fluorescence parameters including maximal fluorescence ( $F_m$ ), variable fluorescence ( $F_v$ ), PSII potential photochemical activity ( $F_v/F_o$ ), PSII maximal photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ), photochemical quenching coefficient ( $qP$ ), actual maximum quantum yield (QY) and net photosynthetic rate of Chinese fir leaves all decreased in different degrees under various stress treatments. However, a more significantly decreasing amplitude of above indexes was observed in −P+Al treatment as compared with −P+Al−Fe treatment. (3) The activities of SOD, POD, CAT and APX in leaves of *C. lanceolata* were significantly increased under different stress condition when compared with CK, and the increasing amplitude of these enzyme activities in −P+Al treatment was significantly lower than that in −P+Al−Fe treatment, which in turn leads to higher accumulation of malondialdehyde in −P+Al treatment as resulted by the formation of hydrogen peroxide. (4) Different stress treatments all resulted in a significantly higher accumulation of Al content in both roots and leaves of *C. lanceolata* seedlings as compared with CK, while no significant difference of Al content was noted between −P+Al−Fe and −P+Al treatments. Moreover, a significantly higher of Fe content in both roots and leaves of *C. lanceolata* seedlings was found in −P+Al treatment as compared with −P+Al−Fe treatment. The above results demonstrated that under phosphorus deficiency and aluminum toxicity coupling stress, compared with Fe deficiency, normal Fe supply could significantly promote the accumulation of Fe in plants, thus the increase of antioxidant enzyme activity was inhibited, and increased the accumulation of hydrogen peroxide, which in turn caused degradation of photosynthetic pigments and irreversible damage to the plasma membrane and photosynthetic reaction center, resulted in significant decrease of photosynthetic efficiency and ultimately the growth inhibition induced by Al was aggravated.

**Key words:** *Cunninghamia lanceolata*; phosphorus deficiency; aluminum toxicity; coupling stress; chlorophyll fluorescence parameters; antioxidant enzyme; photosynthesis

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为常绿乔木,是中国南方林区常见的一种优良用材树种,具有病虫害少、生长迅速以及材性优良等优点,在中国南方林区广泛栽培<sup>[1-2]</sup>。

众所周知,杉木主要分布在南方富铁铝化酸性土壤中,近年来由于化石燃料大量使用和汽车尾气排放的增加导致大气酸沉降不断加剧,同时受人们为片面追求产量而大量使用化肥以及不当施肥的影响,导致土壤酸化面积和程度日益加深,极大地促进土壤中金属离子如铁和铝离子等的溶出,增加它们在土壤中的有效性,加剧了金属离子对植物的毒害<sup>[3-4]</sup>。

另一方面,酸性土壤中的植物除易遭受金属离子毒害外,还经常受到磷等养分元素缺乏胁迫,而且土壤酸化加剧后,增加的铁和铝等金属离子还容易与磷形成难溶性的化合物,进一步加剧酸性土壤中

磷的缺乏<sup>[5-6]</sup>。

因此,生长在酸性土壤中的杉木,常常同时遭受磷等养分元素缺乏以及铁和铝等金属离子毒害等多重胁迫,严重影响杉木的生长,特别是酸性土壤中铝毒被认为是限制植物生长的最重要障碍因子<sup>[7]</sup>,给杉木人工林的可持续经营带来重大风险。

尽管目前有关杉木缺磷、铝毒和铁毒害的相关研究已有报道。例如,于姣姐等<sup>[8]</sup>研究发现,低磷胁迫下杉木可通过提高抗氧化酶活性、促进根系对养分的吸收来共同增强其对低磷环境的适应。铝胁迫下,AsA-GSH循环关键酶活性的提高和非酶性抗氧化剂含量的增加被认为是杉木具有较强铝耐能力的重要原因<sup>[9]</sup>。

伍丽华等<sup>[10]</sup>研究表明,高浓度铁诱导的叶片细胞膜系统氧化损伤是导致杉木新叶叶绿素合成和光合作用受阻的关键因素。但这些研究通常仅仅关注

杉木对某种单一胁迫的应答响应,而实际上在南方富铁铝化酸性土壤中 3 种胁迫是同时存在的,对于在酸性土壤中三者之间的互作关系及其对杉木耐铝性有何影响,尚不清楚,而这些元素之间互作关系的揭示对于提高酸性土壤中杉木耐铝能力具有重要意义。

鉴于此,本研究以杉木优良基因型材料 YX11 为对象,通过分析缺磷和铝毒耦合胁迫下,铁对杉木的生长、光合色素含量、叶绿素荧光参数、气体交换参数和抗性生理指标的影响,旨在从生理水平阐明铁对缺磷铝毒耦合胁迫下杉木耐铝性的影响及其调控机理,从而为进一步通过农艺措施改善酸性土壤上杉木耐铝能力提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料培养

以杉木优良基因型材料 YX11 为研究对象。杉木种子用自来水洗净后,将其浸泡于 0.3%  $\text{KMnO}_4$  溶液中消毒,0.5 h 后用将  $\text{KMnO}_4$  倒掉,并加入超纯水将残留在种子表面的  $\text{KMnO}_4$  清洗干净。接着把种子转移到适量超纯水中浸泡,120 min 后除去在水面漂浮的种子,随后将剩下种子沥干水后加入初始温度为 45℃ 的温水中浸泡 24 h。将经以上处理的种子置于滤纸板萌发 25 d,滤纸板底部浸泡含 3 mmol/L  $\text{CaCl}_2$  溶液中以保持湿润<sup>[11-12]</sup>。

萌发后的杉木幼苗移入正常营养液培养,营养液配方为 3 000  $\mu\text{mol/L}$   $\text{KNO}_3$ , 750  $\mu\text{mol/L}$   $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ , 1 000  $\mu\text{mol/L}$   $\text{CaCl}_2$ , 500  $\mu\text{mol/L}$   $\text{MgSO}_4$ , 10  $\mu\text{mol/L}$   $\text{H}_3\text{BO}_3$ , 0.5  $\mu\text{mol/L}$   $\text{MnSO}_4$ , 0.5  $\mu\text{mol/L}$   $\text{ZnSO}_4$ , 0.1  $\mu\text{mol/L}$   $\text{CuSO}_4$ , 0.1  $\mu\text{mol/L}$   $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ , 50  $\mu\text{mol/L}$   $\text{Fe-EDTA}$ 。杉木幼苗在光照培养室培养 5 个月,培养条件为:14 h/25℃ 光照、10 h/22℃ 黑暗,110  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光强,相对湿度 75%。

### 1.2 试验设计

将购买自本地市场的河沙过 1 mm 筛后先用自来水清洗 3 遍,随后将细沙用稀盐酸浸泡 8 h 并用纯净水将细沙清洗 5 遍,接着将沙子装入容器分批置于高压锅中在 121℃ 下高压灭菌 30 min,并在烘箱中烘干。2021 年 5 月 25 日选择长势一致且健壮的 5 月龄杉木幼苗,用超纯水洗净根部,移栽至装有 2 000 g 细沙的上部口径 14.6 cm、底径 10.5 cm、高 12.5 cm、底部有孔的塑料花盆中缓苗 15 d,期间用蒸馏水补充水分散失。2021 年 6 月缓苗结束后选

择生长健壮且长势一致的杉木幼苗进行不同胁迫处理。

试验设置 CK(对照,正常营养液)、Al(铝胁迫处理,正常营养液中加入 1 mmol/L  $\text{AlCl}_3$ )、-P+Al(缺磷和铝毒耦合胁迫处理,正常营养液中加入 1 mmol/L  $\text{AlCl}_3$ ,同时不加  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ )、-P+Al-Fe(铝毒缺磷缺铁胁迫处理,正常营养液中加入 1 mmol/L  $\text{AlCl}_3$ ,同时不加  $\text{Fe-EDTA}$  和  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ ) 4 个处理。每个处理设 3 次重复,每重复 9 株苗。

在进行不同胁迫处理时,每盆幼苗首先用各自配好的处理液 2 L 缓慢浇入沙中,下方用塑料桶接住流出花盆的处理液,随后再将其缓慢浇入沙中,确保每盆基质中处理液均处于饱和状态,接着分别将育苗盆放在托盘上,并在托盘中加满各自处理液进行过夜处理,处理液自盆底向上渗透平衡,进一步确保基质处于处理液饱和状态。第 2 天将花盆从托盘中拿出,在重力作用下当花盆不再往外渗处理液时,将花盆质量进行称重。随后在处理期间每隔 3 d 采用称重法用 100 mL 量筒浇 1 次去离子水及时补充蒸发的水分,共处理 45 d,处理结束后采集样品进行相关生理指标测定。

### 1.3 测定指标及方法

**1.3.1 生长指标** 处理开始时用直尺测定杉木幼苗基部至顶梢的长度作为初始苗高(精确至 0.1 cm),同时用游标卡尺测定基部根茎结合处的大小作为初始地径(精确至 0.01 mm),处理结束后再次用相同方法测定植株苗高和地径,将两次测得苗高、地径相减作为处理期间苗高和地径增量指标,每个处理 3 次重复,每次重复 9 株苗。

**1.3.2 叶片光合色素含量** 光合色素含量参照李玲燕等的方法进行测定<sup>[12]</sup>。处理结束后,选取不同处理植株上部第一轮生枝上的成熟健康叶片测定光合色素含量。剪取叶片后用超纯水洗净并用吸水纸吸干,再剪碎后称取 0.30 g 放入研磨,加入液氮研磨成粉末后,加入 95% 乙醇继续研磨,随后将匀浆倒入离心管,在黑暗下静置 3 h 后于 12 000 g 离心 10 min,取上清液定容至 25 mL。用分光光度计测定 663、645、470 nm 处的吸光度  $D_{663}$ 、 $D_{645}$ 、 $D_{470}$ 。根据公式计算叶绿素含量、叶绿素 a/b 的值、类胡萝卜素含量。

$$\text{叶绿素 a 含量}(\text{Chla}) = (12.7 D_{663} - 2.69 D_{645}) \times [V / (1\,000 \times W)]$$

$$\text{叶绿素 b 含量}(\text{Chlb}) = (22.9 D_{645} - 4.68 D_{663}) \times [V / (1\,000 \times W)]$$

叶绿素含量 $[\text{Chl}(a+b)]=(20.2 D_{645}+8.02 D_{663})\times[V/(1\,000\times W)]$

类胡萝卜素含量 $(\text{Car.})=(1\,000 D_{470}-3.27 \text{Chl } a-104\text{Chl } b)/229$

式中: $V$ 为提取液体积(mL); $W$ 为叶片鲜重(g)。

**1.3.3 叶片叶绿素荧光参数** 叶绿素荧光参数测定参照许珊珊等的方法进行<sup>[13]</sup>。试验处理结束后,选取与测定光合色素含量同一部位健康成熟叶片,用 PAM-2500 便携式叶绿素荧光仪(WALZ,德国)进行杉木叶片叶绿素荧光参数测定。于上午 8:30 开始测定,测定前先将叶片表面擦净后将其置于暗盒进行暗适应 20 min。

在弱光条件下测定叶片初始荧光( $F_0$ ),随后给叶片一个饱和脉冲光测得叶片最大荧光值( $F_m$ );打开光化光 $[110.0\,\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$ 持续照射 5 min 诱导荧光动力学,并隔 20 s 打开饱和脉冲测量光适应下的叶片最大荧光( $F'_m$ )、稳态荧光( $F_s$ )和光下最小荧光( $F_0'$ )。

通过上述测定的荧光参数计算 PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、PS II 潜在光化学活性( $F_v/F_0$ )、光化学猝灭系数( $qP$ )、非光化学猝灭系数(NPQ)和实际最大量子产额(QY)等相关参数。

**1.3.4 叶片光合气体交换参数** 光合气体交换参数测定参照罗红艳等<sup>[14]</sup>的方法进行。试验处理结束后,选择与测定叶绿素荧光参数同一部位成熟且健康的叶片,在上午 9:00—11:30,使用 LI-6400 便携式光合仪(LI-COR,美国)测定杉木叶片气体交换参数。

选择人工光源叶室,光源设置为红光:蓝光:绿光=1:1:1,光照强度  $1\,000\,\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ,设定外界二氧化碳浓度为  $400\,\mu\text{mol}/\text{mol}$ ,叶室温度为  $25\pm0.5\,^{\circ}\text{C}$ ,叶室流速为  $400\,\mu\text{mol}/\text{s}$ ,空气相对湿度为 70%。

主要测定指标包括净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ )和水分利用效率(WUE)。每个参数测定 5 株,叶面积使用 Image-Pro Plus 6.0 软件进行计算。

**1.3.5 杉木铝和铁含量** 处理结束后,将杉木地上部分和根分别收获,用超纯水洗净并用吸水纸吸干,称重,随后将地上部分和根系分别装入信封中,放入烘箱在  $105\,^{\circ}\text{C}$  条件下杀青 30 min,并在  $75\,^{\circ}\text{C}$  条件下将样品烘干至恒重。再将烘干的样品粉碎、过 100 目筛( $0.149\,\text{mm}$ ),称取烘干样品  $0.3\,\text{g}$  装入微波消解罐加入适量  $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$  混合液,利用微

波消解仪进行消煮,消煮液经稀释定容后利用电感耦合等离子体质谱法<sup>[13]</sup>(ICP-MS)测定样品中的铝、铁含量。

**1.3.6 叶片抗性生理指标** 处理结束后,取不同处理中植株第一轮生枝条上的成熟健康叶片,称取  $0.3\,\text{g}$  剪成碎片混匀,用液氮研磨成粉末,用于氧化损伤指标测定。

丙二醛含量用硫代巴比妥酸(TBA)反应法进行测定,马可溶性蛋白含量用考斯亮蓝法分析,过氧化氢含量用硫酸钛比色法进行测定,脯氨酸含量用酸性茚三酮进行测定<sup>[15]</sup>。以上生理指标每个处理 3 次重复。

**1.3.7 叶片抗氧化酶活性** 试验结束后,取不同处理中植株第一轮生枝条上的成熟健康叶片,称取  $0.5\,\text{g}$  剪成碎片混匀,用液氮研磨成粉末,用来测定以下抗氧化酶活性。用氮蓝四唑(NBT)比色法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,用紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性,抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性参照 Nanako 的方法测定<sup>[16]</sup>。以上生理指标每个处理 3 次重复。

**1.4 数据统计与分析**

使用 Excel 2019 对所有的数据进行整理,计算平均值和标准差。利用 SPSS 22.0 软件对数据进行统计分析,采用 LSD 多重比较方法在 0.05 水平上检测处理间差异显著性,并用 Origin 2018 作图。

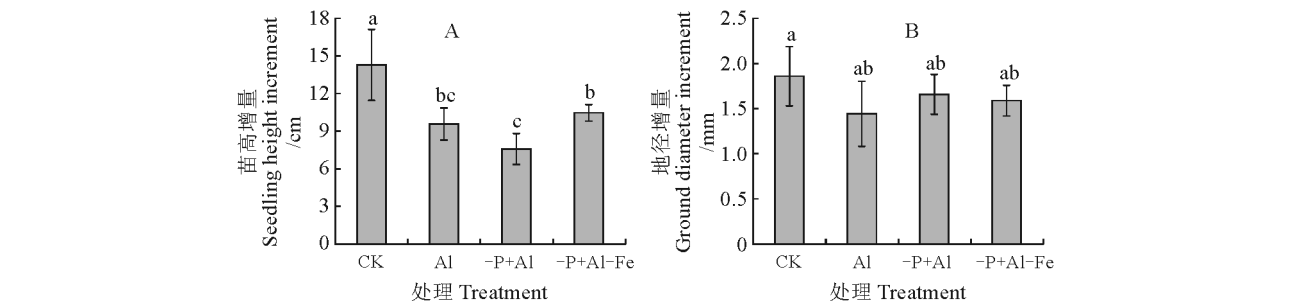
**2 结果与分析**

**2.1 铁对缺磷铝毒耦合胁迫下杉木幼苗生长的影响**

各胁迫处理均显著抑制了杉木苗高的生长,其苗高增量均比对照(CK)显著降低( $P<0.05$ ),降幅介于 26.72%~46.93%之间;与单独铝毒处理(Al)相比,杉木苗高增量在缺磷和铝毒耦合胁迫及正常供铁处理(-P+Al)下进一步降低,而在缺磷和铝毒耦合胁迫及缺铁处理(-P+Al-Fe)中有所增加,但升降幅度均未达到显著水平( $P>0.05$ );-P+Al-Fe 处理苗高增长量较 -P+Al 处理显著增加( $P<0.05$ )(图 1,A)。

同时,杉木地径增量在不同胁迫处理下也较 CK 不同程度下降,但对照及不同处理之间均不存在显著差异(图 1,B)。可见,在缺磷和铝毒耦合胁迫下铁是加剧 Al 毒诱导杉木苗高生长受抑的重要原因。





CK. 对照,完全营养液;Al. 完全营养液加入 1 mmol/L AlCl<sub>3</sub>; -P+Al. 完全营养液不含 750 μmol/L NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 同时加入 1 mmol/L AlCl<sub>3</sub>; -P+Al-Fe 完全营养液不含 50 μmol/L Fe-EDTA 和 750 μmol/L NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 同时中加入 1 mmol/L AlCl<sub>3</sub>。不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。下同。

图 1 铁对磷铝耦合胁迫下杉木幼苗生长的影响  
CK. Control, full strength nutrition solution; Al. Full strength nutrition solution with 1 mmol/L AlCl<sub>3</sub>; -P+Al. Full strength nutrition solution without 750 μmol/L NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> and added with 1 mmol/L AlCl<sub>3</sub>; -P+Al-Fe. Full strength nutrition solution without 50 μmol/L Fe-EDTA and 750 μmol/L NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> and added with 1 mmol/L AlCl<sub>3</sub>. Different lowercase letters represent significant difference among different treatments ( $P < 0.05$ ). The same as below.  
Fig. 1 Effect of iron on the growth of *Cunninghamia lanceolata* seedlings under phosphorus-aluminum coupling stress

2.2 铁对缺磷铝毒耦合胁迫下杉木叶片光合生理指标的影响

2.2.1 光合色素含量 杉木叶片叶绿素和类胡萝卜素含量在不同胁迫处理下表现出相同的变化趋势,且均比对照显著降低;与 Al 处理相比,叶片叶绿素和类胡萝卜素含量在 -P+Al 处理下分别显著降低 10.68%和 8.28%( $P < 0.05$ ),而在 -P+Al-Fe 处理下稍有升高,但未达到显著水平( $P > 0.05$ );-P+Al-Fe 处理光合色素含量则较 -P+Al 处理显著增加(图 2, A、B)。同时,与 CK 相比,杉木叶片叶绿素 a/b 值在各胁迫处理均不同程度提高,但仅 -P+Al 处理增幅达到显著水平,而不同胁迫处理之间均不存在显著差异( $P > 0.05$ )(图 2, C)。可见,磷铝耦合胁迫下,铁加剧 Al 毒诱导杉木生长受抑可能与其叶片光合色素含量下降,从而对光合效率产生不利影响有关。

2.2.2 叶绿素荧光参数 杉木叶片初始荧光( $F_0$ )值在各胁迫处理下均显著高于 CK( $P < 0.05$ ),在 -P+Al 处理下又显著高于 Al 处理,而在 -P+Al

-Fe 与 Al 处理间无显著差异(表 1)。杉木叶片最大荧光( $F_m$ )、可变荧光( $F_v$ )、PS II 潜在光化学活性( $F_v/F_0$ )、PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、光化学淬灭系数( $qP$ )和实际最大量子产额( $QY$ )在不同胁迫处理下的表现类似,均不同程度低于相应 CK,较 CK 的降幅分别介于 7.58%~49.60%、34.42%~79.76%、2.74%~27.90%、5.23%~24.14%和 3.70%~40.07%之间,且大多达到显著水平。其中,与 Al 处理相比较,杉木叶片  $F_m$ 、 $F_v$ 、 $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$  和  $QY$  值在 -P+Al 处理下均显著下降,而在 -P+Al-Fe 处理下则不同程度上升,但仅  $F_v/F_0$  增幅达到显著水平;同时,以上各指标值在 -P+Al-Fe 处理下均比 -P+Al 处理显著增加(表 1)。杉木叶片非光化学淬灭系数(NPQ)值在 Al 处理和 -P+Al-Fe 处理下均稍高于 CK,但它们之间均不存在显著差异( $P > 0.05$ ),而 -P+Al 处理 NPQ 则较 CK 显著下降 51.54%(表 1)。以上结果说明磷铝耦合胁迫下,铁加剧 Al 毒诱导杉木生长受抑与其叶片能利用效率下降密切相关。

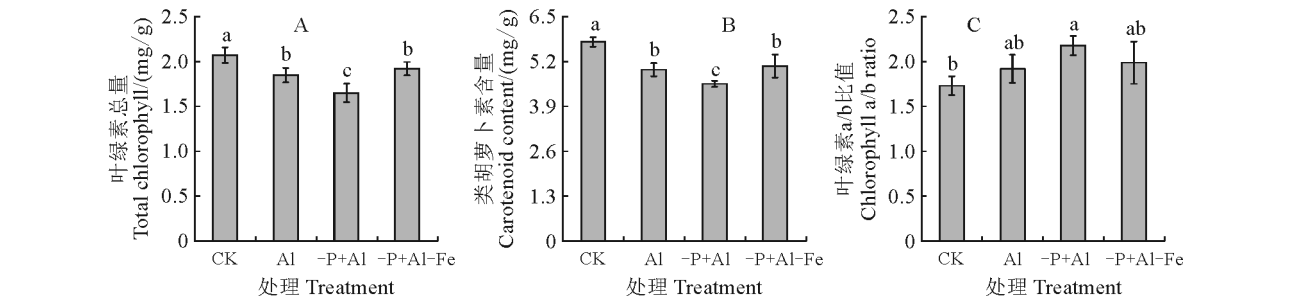


图 2 铁对磷铝耦合胁迫下杉木叶片光合色素含量的影响  
Fig. 2 Effect of iron on photosynthetic pigment content of *C. lanceolata* leaves under phosphorus-aluminum coupling stress

表 1 铁对磷铝耦合胁迫下杉木叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 1 Effect of iron on chlorophyll fluorescence parameters of *C. lanceolata* leaves under phosphorus-aluminum coupling stress

| 处理 Treatment         | CK            | Al            | -P+Al         | -P+Al-Fe      |
|----------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| 初始荧光 $F_0$           | 45.42±2.98c   | 72.00±3.02b   | 81.62±4.20a   | 62.47±7.82b   |
| 最大荧光 $F_m$           | 224.34±13.19a | 195.84±15.23b | 113.07±13.89c | 207.35±13.57b |
| 可变荧光 $F_v$           | 184.38±9.96a  | 152.87±12.88b | 67.43±12.84c  | 165.95±15.59b |
| PSⅡ潜在光化学活性 $F_v/F_0$ | 4.06±0.16a    | 2.12±0.10c    | 0.82±0.13d    | 2.67±0.10b    |
| PSⅡ潜在光化学效率 $F_v/F_m$ | 0.82±0.01a    | 0.78±0.16b    | 0.59±0.05c    | 0.80±0.04ab   |
| 光化学淬灭系数 $qP$         | 0.71±0.04a    | 0.66±0.04b    | 0.54±0.05c    | 0.68±0.02b    |
| 非光化学淬灭系数 NPQ         | 1.90±0.20a    | 2.20±0.25b    | 0.92±0.14c    | 2.07±0.28ab   |
| 实际最大量子产额 QY          | 0.83±0.00a    | 0.78±0.03a    | 0.49±0.14b    | 0.79±0.03a    |

注:同行小写字母不同表示不同处理间差异显著( $P<0.05$ )。  
Note: The different normal letters within the same row indicate significant difference among treatments at 0.05 level ( $P<0.05$ ).

**2.2.3 气体交换参数** 杉木叶片净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $T_r$ )在 Al 处理下均较 CK 显著下降( $P<0.05$ ),在 -P+Al 处理下则比 Al 处理进一步显著降低并达到最小值,分别较 CK 显著下降 87.1%、80.5%和 76.3%;而 -P+Al-Fe 处理叶片  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  值较 -P+Al 处理得到显著提升( $P<0.05$ ),但仍显著低于 CK(图 3, A、B、D)。同时,杉木叶片胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )在 -P+Al 处理下较 CK 显著提高( $P<0.05$ ),在其余不同处理之间均不存在显著差异(图 3, C);而叶片水分利用效率(WUE)在 -P+Al 处理下显著低于 CK,在其余不同处理间均不存在显著差异(图 3, E)。这说明磷铝耦合胁迫下,杉木叶片光合能力的显著下降是铁加剧 Al 毒诱导杉木生长受抑的另一关键原因。

2.3 铁对缺磷铝毒耦合胁迫下植株铝和铁含量的影响

杉木叶片和根中 Al 含量在 Al、-P+Al 和 -P+Al-Fe 处理下均比 CK 显著大幅度增加( $P<0.05$ );与 Al 处理相比,-P+Al 和 -P+Al-Fe 处理杉木根中 Al 含量均显著增加,而其叶中 Al 含量则均显著降低,而两处理之间根和叶中 Al 含量均无显著差异( $P>0.05$ );在相同胁迫处理下,杉木根铝含量明显高于叶片(图 4, A、B)。同时,与 CK 相比,杉木叶和根中铁的积累在 Al 处理下均受到抑制,且根中铁含量降幅达到显著水平;-P+Al 处理杉木叶片和根中的铁含量比 Al 处理大幅显著增加,并在各处理间达到最大值,分别较 CK 显著增加 117.4%和 95.4%;-P+Al-Fe 处理叶片和根中铁含量显著高于 Al 处理,并达到对照水平,但同样显著低于 -P+Al(图 4, C、D)。以上结果说明植株体内铁的大量积累是导致 -P+Al 处理植株生长受抑的另一主要原因。

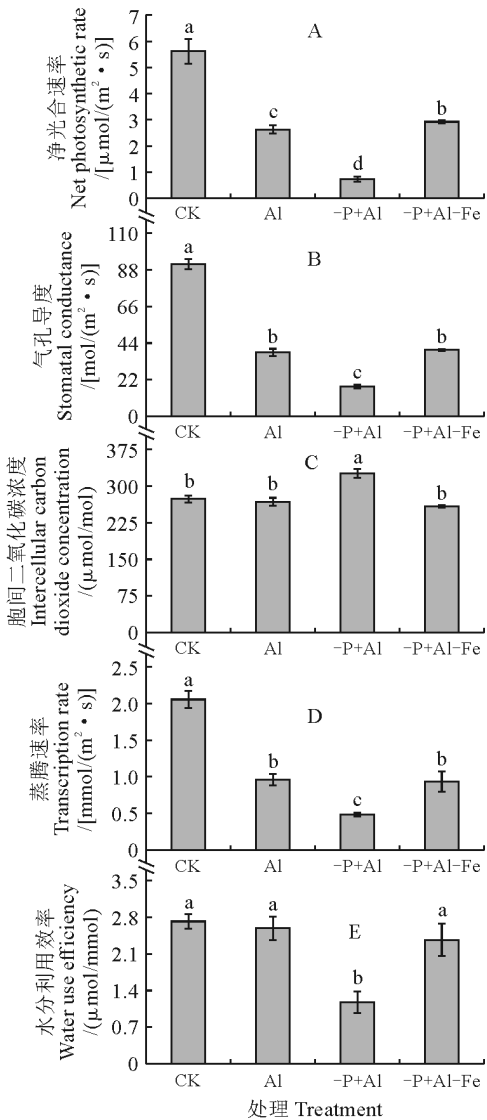


图 3 铁对磷铝耦合胁迫下杉木叶片气体交换参数的影响  
Fig.3 Effects of iron on gas exchange parameters of *C. lanceolata* leaves under phosphorus-aluminum coupling stress

2.4 铁对缺磷铝毒耦合胁迫下杉木叶片抗性生理指标的影响

2.4.1 丙二醛和过氧化氢含量 杉木叶片丙二醛(MDA)和过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)含量在各处理下的变化表现相似。

叶片MDA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量在各胁迫处理下均比CK显著增加,在-P+Al处理下达到最大值,分别较CK显著提高61.2%和87.8%,并均显著高于Al处理和-P+Al-Fe处理,而-P+Al-Fe处理与

Al处理之间无显著差异(图5,A、B)。

2.4.2 可溶性蛋白和脯氨酸含量 各胁迫处理杉木叶片可溶性蛋白和脯氨酸含量均比对照不同程度提高,且脯氨酸(Pro)的含量增幅达到了显著水平。其中,杉木叶片可溶性蛋白在各胁迫处理及其对照之间均不存在显著差异( $P>0.05$ )(图5,C);各处理杉木叶片脯氨酸(Pro)的含量表现为:Al>-P+Al>Al-Fe>-P+Al>CK,且不同处理之间均存在显著差异( $P<0.05$ )(图5,D)。

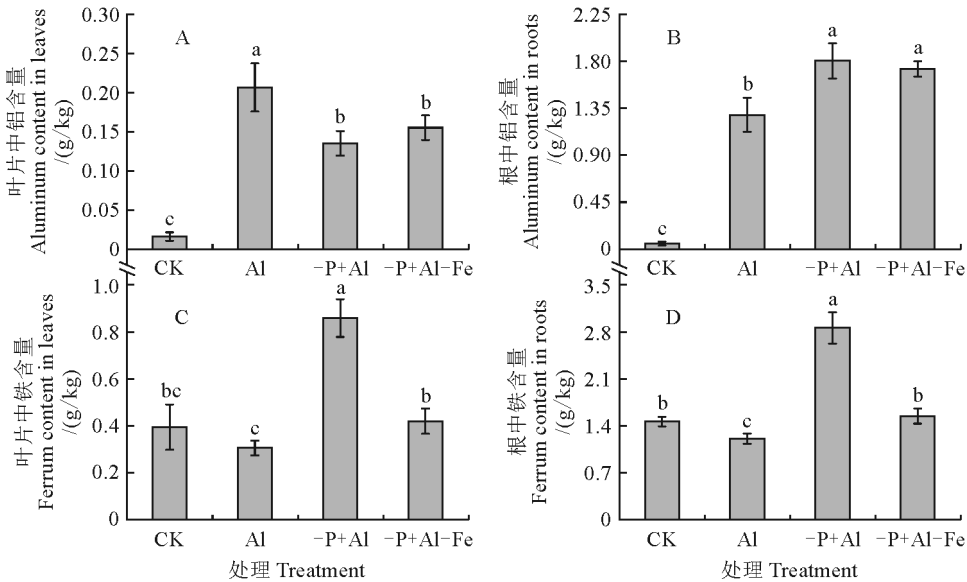


图4 铁对磷铝耦合胁迫下杉木植株铝和铁含量的影响

Fig. 4 Effects of iron on aluminum and iron contents in *C. lanceolata* plants under phosphorus-aluminum coupling stress

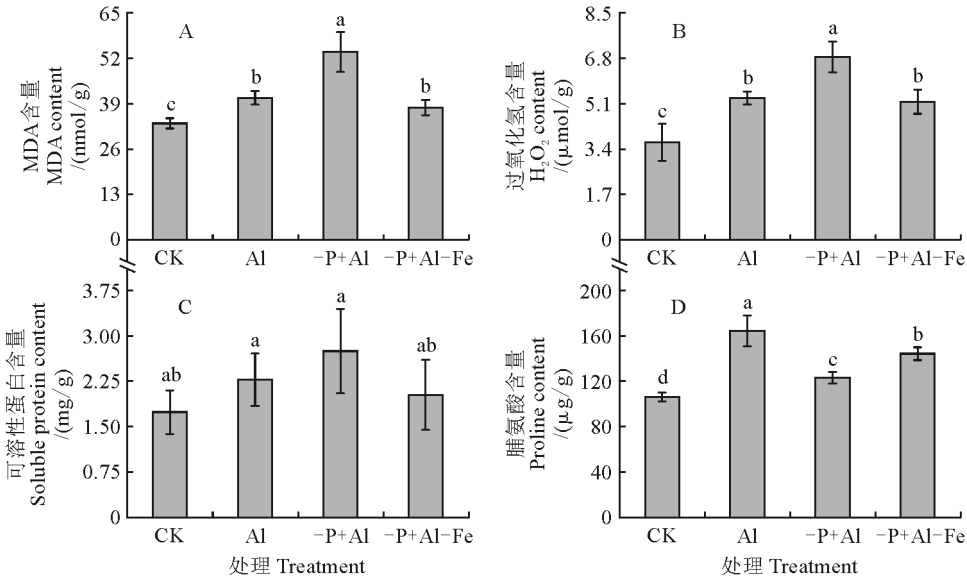


图5 铁对磷铝耦合胁迫下杉木叶片氧化损伤指标的影响

Fig. 5 Effect of iron on oxidative damage index of *C. lanceolata* leaves under phosphorus-aluminum coupling stress

**2.4.3 抗氧化酶活性** 杉木叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化氢酶(CAT)活性在各胁迫处理下均比 CK 显著增加 ( $P < 0.05$ ); 与 Al 处理相比, -P+Al 处理叶片各酶活性均显著下降, 而 -P+

Al-Fe 处理叶片 SOD 活性显著降低, 其余抗氧化酶活性均无显著变化; -P+Al-Fe 处理叶片抗氧化酶活性均显著高于相应 -P+Al 处理(图 6, A-D)。以上结果说明抗氧化酶活性受抑是 -P+Al 处理植株叶片积累大量  $H_2O_2$  和 MDA 的重要原因。

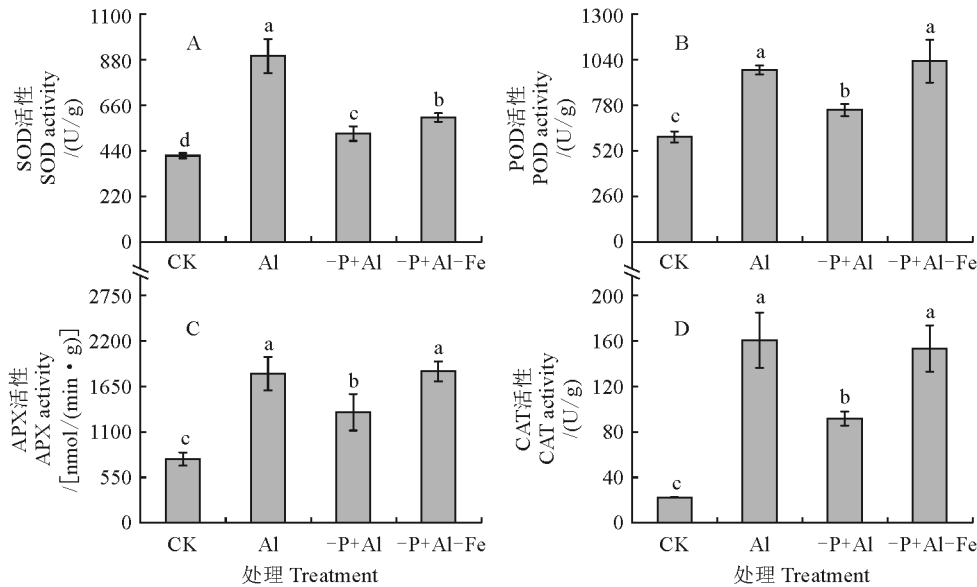


图 6 铁对磷铝耦合胁迫下杉木叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 6 Effects of iron on antioxidant enzyme activities of *C. lanceolata* leaves under phosphorus-aluminum coupling stress

3 讨论

铝毒是酸性土壤中限制杉木生长的重要障碍因子之一,但生长在酸性土壤中的杉木除了遭受铝毒胁迫外,还同时遭受铁毒和磷养分元素缺乏等多重胁迫,因此揭示这些元素互作对杉木耐铝性的影响,对阐明杉木对酸性土壤的适应策略具有重要意义。众所周知,铝会在短时间内抑制植物根系伸长,进而阻碍植物对养分和水分的吸收,最终抑制其生长<sup>[17]</sup>。本研究发现,Al 处理同样能显著抑制杉木苗高的生长,-P+Al 处理则进一步加剧 Al 诱导的苗高生长受抑程度,而-P+Al-Fe 处理则显著缓解-P+Al 处理引起的苗高生长受抑现象。上述结果表明,铁的存在与否对缺磷和铝毒耦合胁迫下杉木幼苗的耐 Al 性具有重要影响,在缺磷和铝毒耦合胁迫下,相对于正常供铁而言,缺铁可显著缓解 Al 胁迫引起的生长抑制现象。这与前人对油茶的有关研究结果<sup>[18-19]</sup>相类似。尽管不同胁迫处理下杉木地径生长也受到抑制,但它们之间不存在显著差异,这可能由于苗木处理时间相对较短,而且地径生长相对较慢,短时间内增长量变化不太明显引起的。

植物生长的物质和能量来源主要依靠叶片光合碳同化过程,因此不同胁迫处理下杉木生长受抑可能与光合碳同化过程受影响有关<sup>[20]</sup>。植物的光合作用过程涉及光能的捕获吸收和同化利用,而光能的捕获吸收主要依靠叶片中的光合色素<sup>[21]</sup>。本研究发现与 CK 相比,Al 处理显著降低杉木叶片叶绿素和类胡萝卜素含量,这与叶义全等<sup>[22]</sup>的研究结果相似。而且本研究还发现-P+Al 处理进一步降低叶绿素和类胡萝卜素在杉木叶片中的积累,而-P+Al-Fe 处理则显著增加二者的含量。除光合色素外,不同胁迫处理对光能的同化利用也存在不利影响。与 CK 相比,本研究中杉木叶片叶绿素荧光参数  $F_m$ 、 $F_v$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$  和  $QY$  值在 Al 处理下均显著降低,在-P+Al 处理则进一步降低,而在-P+Al-Fe 处理下则比-P+Al 处理显著增加。类似地,杉木叶片光合气体交换参数  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  值在 Al 胁迫处理下同样显著降低,而在-P+Al 处理则加剧 Al 引起的光合气体交换参数值下降,而在-P+Al-Fe 处理下则能逆转上述过程。上述结果共同表明,Al 胁迫引起植物生长量下降与 Al 处理下光合色素含量下降以及光合作用效率和



光能利用效率受抑制密切相关。在缺磷和铝毒耦合胁迫下,相对于正常供铁而言,缺铁显著缓解铝胁迫引起的生长抑制与其促进光合色素积累同时增强光能利用能力有关。

逆境胁迫下植物光合能力下降很大程度上是由于逆境胁迫引起的活性氧积累对原生质膜以及光合反应机构造成氧化损伤引起的<sup>[23]</sup>。的确,本研究发现不同胁迫处理下杉木叶片  $F_v$  值均显著提高,并以  $-P+Al$  处理  $F_v$  值最大,说明  $-P+Al$  处理下光反应中心受损最严重导致其不可逆失活从而使  $F_v$  值显著增加<sup>[22, 24-25]</sup>。与该结果一致的是,  $-P+Al$  处理中杉木叶片  $H_2O_2$  含量显著高于其他胁迫处理,进一步说明导致  $-P+Al$  处理中叶片光合色素含量以及光合碳同化能力下降的主要原因是由于该处理显著诱导  $H_2O_2$  的积累,从而对质膜以及光合反应机构造成不可逆损伤引起的,而  $-P+Al-Fe$  处理中  $H_2O_2$  含量显著低于前者,因此其膜脂过氧化损伤产物 MDA 含量也显著低于前者,从而在一定程度上保护了光合反应中心结构,从而增强了叶片的光合能力。通常而言,植物体内活性氧积累的量与其自身抗氧化系统清除活性氧能力大小密切相关<sup>[26]</sup>。本研究中  $Al$  胁迫处理显著提升了杉木叶片 CAT、SOD、POD 和 APX 活性,从而增强其对活性氧的清除能力,尽管与 CK 相比,  $-P+Al$  处理上述抗氧化酶活性也显著增加,但其增加幅度显著低于  $Al$  和  $-P+Al-Fe$  处理,因此其对  $H_2O_2$  的清除能力显著低于  $Al$  和  $-P+Al-Fe$  处理,从而导致  $H_2O_2$  在杉木叶片中大量积累,引起严重的氧化损伤,增加了膜脂过氧化产物 MDA 的形成。可见,在缺磷加铝毒耦合胁迫下,相对于正常供铁而言,缺铁显著缓解铝胁迫引起的杉木叶片光合色素含量以及光合能力的下降与缺铁能显著提升其抗氧化酶活性,增强其活性氧清除能力,降低  $H_2O_2$  积累,从而在一定程度上避免光合色素的降解和光合反应中心的破坏有关。

在金属离子胁迫下植物体内活性氧的形成通常

与其体内积累的金属离子含量密切相关<sup>[27-30]</sup>。研究表明植物体内积累过量的铝可通过形成铝超氧化物半还原态自由基而具有过氧化活性,从而诱导包括  $H_2O_2$  在内的活性氧大量积累,对质膜和生物大分子造成氧化损伤<sup>[31]</sup>。而当植物体内积累过量铁的时候,铁则会通过 Fenton 反应不可避免地与  $H_2O_2$  反应形成羟基自由基,从而破坏植物体内的脂质和生物大分子,甚至引起细胞死亡<sup>[32]</sup>。本研究结果表明,不同胁迫处理均显著增加杉木叶片和根中的铝含量,其中  $Al$  胁迫处理叶片铝含量显著高于  $-P+Al-Fe$  和  $-P+Al$  处理,因此,从理论上讲  $Al$  处理叶片遭受氧化损伤程度最大,然而实际情况却是  $-P+Al$  处理叶片积累最多的  $H_2O_2$  和 MDA,当然导致这种情况出现部分可能由于  $-P+Al$  处理自身具有较低的活性氧清除能力,同时也由此可推测出  $Al$  可能并不是导致  $-P+Al$  处理叶片大量积累  $H_2O_2$  的唯一原因。进一步分析杉木植株铁元素含量发现,  $-P+Al$  处理根和叶片铁含量均显著高于其他处理,该处理叶片铁含量是 CK 的 2.80 倍,因此这些结果暗示  $-P+Al$  处理叶片之所以积累的  $H_2O_2$  高于  $Al$  处理,另一重要的原因就是与该处理叶片中积累大量的铁有关。相较于  $Al$  处理,  $-P+Al$  处理下植株积累大量铁的可能原因在于植物在缺磷条件下能显著促进铁吸收相关基因表达,从而促进铁的吸收,这在一些研究中已经被证实<sup>[33-34]</sup>,同时本研究中,  $-P+Al-Fe$  处理植株根和叶片铁含量却显著高于  $Al$  处理甚至达到 CK 的水平,也从侧面证实缺磷能促进植株对铁的吸收积累。

综上所述,铝胁迫能显著抑制杉木的生长,而在缺磷和铝毒耦合胁迫下,铁的存在与否对杉木的耐铝性具有重要调控作用。相对于缺铁而言,正常供铁能显著促进铁在植株体内的积累,从而与铝协同作用抑制抗氧化酶活性的增强,加剧铝毒诱导的  $H_2O_2$  形成,造成光合色素降解,同时对质膜和光合反应中心造成不可逆损伤,降低光合效率,抑制植株生长。

参考文献:

[1] 唐 银,李玲燕,许珊珊,等. 不同光质对杉木组培苗生根的影响及其机理初探[J]. 西北植物学报, 2022, 42(4): 609-618.  
TANG Y, LI L Y, XU S S, et al. Effect of different light qualities on rooting of tissue cultured *Cunninghamia lanceola-*

*ta* seedlings and its mechanism[J]. *Acta Botanica Boreali-Oc-*  
*cidentalia Sinica*, 2022, 42(4): 609-618.  
[2] 李 茂,林开敏,郑鸣鸣,等. 指数施肥对杉木苗期基质中微生物功能多样性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27(1): 54-61.  
LI M, LIN K M, ZHENG M M, et al. Effects of nitrogen

fertilization on microbial functional diversity in a light-medium for *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook seedlings[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2021, **27**(1): 54-61.

[3] ZENG M F, DE VRIES W, BONTEN L T, *et al.* Model-based analysis of the long-term effects of fertilization management on cropland soil acidification[J]. *Environmental Science & Technology*, 2017, **51**(7): 3 843-3 851.

[4] ZHU Q C, DE VRIES W, LIU X J, *et al.* The contribution of atmospheric deposition and forest harvesting to forest soil acidification in China since 1980[J]. *Atmospheric Environment*, 2016, **146**: 215-222.

[5] 邵继锋, 陈荣府, 董晓英, 等. 不同磷水平对红壤溶液中锰、铝、镁和钙浓度变化以及小麦生长的影响[J]. *土壤*, 2016, **48**(1): 36-41.

SHAO J F, CHEN R F, DONG X Y, *et al.* Effects of different phosphorus rates on variations of Mn, Al, Mg and Ca concentrations in soil solution and wheat growth in acid red soil [J]. *Soils*, 2016, **48**(1): 36-41.

[6] 罗红艳, 石零珊, 汪凤林, 等. 低磷和铝毒耦合胁迫对杉木叶片抗坏血酸—谷胱甘肽循环的影响[J]. *热带作物学报*, 2018, **39**(5): 873-880.

LUO H Y, SHI L S, WANG F L, *et al.* Effects of low phosphorus and aluminum toxicity coupled stress on ascorbate-gluthathione cycle in leaves of *Cunninghamia lanceolata*[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2018, **39**(5): 873-880.

[7] KOCHIAN L V, PINEROS M A, LIU J, *et al.* Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2015, **66**: 571-598.

[8] 于姣姣, 李莹, 殷丹阳, 等. 杉木对低磷胁迫的响应和生理适应机制[J]. *林业科学研究*, 2017, **30**(4): 566-575.

YU J D, LI Y, YIN D Y, *et al.* Response and physiological mechanism of Chinese fir to low phosphorus stress [J]. *Forest Research*, 2017, **30**(4): 566-575.

[9] 罗红艳, 陈潇潇, 石零珊, 等. 不同耐铝型杉木幼苗叶片抗氧化系统对铝胁迫的响应特征[J]. *西北植物学报*, 2018, **38**(7): 1 306-1 314.

LUO H Y, CHEN X X, SHI L S, *et al.* Response of anti-oxidative system in leaves of different Al-tolerant *Cunninghamia lanceolata* to aluminum stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(7): 1 306-1 314.

[10] 伍丽华, 代林利, 胡永颜, 等. 供铁水平对杉木幼苗叶片叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的影响[J]. *江西农业大学学报*, 2021, **43**(5): 1 087-1 097.

WU L H, DAI L L, HU Y Y, *et al.* Effect of Fe supply on chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activities in leaves of *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2021, **43**(5): 1 087-1 097.

[11] 张家君, 许珊珊, 曹光球, 等. 不同氮形态对杉木叶绿素荧光参数和叶绿体超微结构的影响[J]. *西北林学院学报*, 2020, **35**(2): 24-31.

ZHANG J J, XU S S, CAO G Q, *et al.* Effects of nitrogen forms on the chlorophyll fluorescence parameters and chloroplast ultra-structure of *Cunninghamia lanceolata* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2020, **35**(2): 24-31.

[12] 李玲燕, 唐银, 钟明慧, 等. 缓释肥对杉木容器苗生长、光合生理和养分积累的影响[J/OL]. *广西植物*, 2022: 1-14. (2022-06-22). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20220620.1336.004.html>.

LI L Y, TANG Y, ZHONG M H, *et al.* Effects of slow-release fertilizer on growth, photosynthetic physiology and nutrient accumulation of container seedlings of *Cunninghamia lanceolata* [J/OL]. *Guihaia*, 2022: 1-14. (2022-06-22). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20220620.1336.004.html>.

[13] 许珊珊, 唐银, 钟明慧, 等. 遮阴对粗肋草生长、光合特性和养分含量的影响[J]. *草业科学*, 2022, **39**(10): 2 083-2 094.

XU S S, TANG Y, ZHONG M H, *et al.* Effects of shading on the growth, photosynthetic characteristics and nutrient content of *Aglaonema commutatum* [J]. *Pratacultural Science*, 2022, **39**(10): 2 083-2 094.

[14] 罗红艳, 费裕舫, 曹光球, 等. 低磷和铝胁迫对杉木光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. *亚热带农业研究*, 2018, **14**(4): 229-235.

LUO H Y, FEI Y C, CAO G Q, *et al.* Effect of low phosphorus and aluminum stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) [J]. *Subtropical Agriculture Research*, 2018, **14**(4): 229-235.

[15] 李合生. *现代植物生理学*[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002.

[16] NAKANO Y, ASADA K, *et al.* Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, **22**(5): 867-880.

[17] 王如月, 袁世力, 文武武, 等. 磷对铝胁迫紫花苜蓿幼苗根系生长和生理特征的影响[J]. *草业学报*, 2021, **30**(10): 53-62.

WANG R Y, YUAN S L, WEN W W, *et al.* Effects of phosphorus on root growth and photosynthetic physiology of *Alfalfa* seedlings under aluminum stress[J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2021, **30**(10): 53-62.

[18] 谭晓风, 袁军, 李泽, 等. 铝磷对普通油茶根系形态和活力及物质分配的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2011, **31**(12): 108-110.

TAN X F, YUAN J, LI Z, *et al.* Effects of aluminum and phosphate on material distribution and roots characteristics and activity of *Camellia oleifera* seedlings[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2011, **31**(12): 108-110.

[19] 渠心静, 王慧, 邓小丽, 等. 铝磷耦合处理对越南油茶幼苗生长及磷铝含量的影响[J]. *南方农业学报*, 2018, **49**(3):

508-515.

QU X J, WANG H, DENG X L, *et al.* Effects of phosphorus and aluminum interaction on seedling growth of *Camellia vietnamensis* Huang. and phosphorus and aluminum contents in it[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2018, **49**(3): 508-515.

[20] 刘建新, 欧晓彬, 王金成. 镧胁迫下外源 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 对裸燕麦幼苗叶绿素荧光参数和光合碳同化酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2019, **39**(8): 2 833-2 841.

LIU J X, OU X B, WANG J C. Effects of exogenous hydrogen peroxide on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic carbon assimilation enzymes activities in naked oat seedlings under lanthanum stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(8): 2 833-2 841.

[21] 刘 领, 李 冬, 马宜林, 等. 外源褪黑素对于干旱胁迫下烤烟幼苗生长的缓解效应与生理机制研究[J]. *草业学报*, 2019, **28**(8): 95-105.

LIU L, LI D, MA Y L, *et al.* Alleviation of drought stress and the physiological mechanisms in tobacco seedlings treated with exogenous melatonin[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2019, **28**(8): 95-105.

[22] 叶叶全, 洪 凯, 张家君, 等. 铝胁迫对杉木幼苗生长、叶片光合特性和叶绿体超微结构的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2020, **48**(2): 7-11, 16.

YE Y Q, HONG K, ZHANG J J, *et al.* Effects of aluminum stress on growth, photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure in leaves of *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2020, **48**(2): 7-11, 16.

[23] 胡德玉, 刘雪峰, 王克健, 等. 郁闭柑橘园改造对植株光化学反应参数及果实品质的影响[J]. *果树学报*, 2017, **34**(5): 552-566.

HU D Y, LIU X F, WANG K J, *et al.* Effects of tree pruning in a closed citrus orchard on some parameters of photochemical reactions and fruit quality[J]. *Journal of Fruit Science*, 2017, **34**(5): 552-566.

[24] 洪 凯, 李 茂, 许珊珊, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高对杉木幼苗生长及其光合特性和养分含量的影响[J]. *西北植物学报*, 2020, **40**(6): 1 011-1 021.

HONG K, LI M, XU S S, *et al.* Effect of elevated CO<sub>2</sub> on growth, photosynthetic characteristics and nutrient concentration of *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(6): 1 011-1 021.

[25] 李 茂, 任正标, 郑鸣鸣, 等. 指数施肥对杉木优良无性系生长和光合特性的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2020, **26**(2): 400-409.

LI M, REN Z B, ZHENG M M, *et al.* Effects of exponential fertilization on the growth and photosynthetic characteristics of the superior clone of *Cunninghamia lanceolata* [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2020, **26**(2): 400-409.

[26] 韦如萍, 胡德活, 晏 姝, 等. 不同供磷浓度对杉木苗根系和盆栽土壤的影响[J]. *华南农业大学学报*, 2016, **37**(6): 77-83.

WEI R P, HU D H, YAN S, *et al.* Effect of phosphorus concentration on *Cunninghamia lanceolata* seedling roots and potting soil[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2016, **37**(6): 77-83.

[27] OZDEMIR G, TANGOLAR S, DASGAN H Y. Physiological and biochemical responses to iron stress conditions depend on grapevine genotype[J]. *Fresenius Environmental Bulletin*, 2017, **26**(8): 5 103-5 110.

[28] GHANATI F, MORITA A, YOKOTA H. Effects of aluminum on the growth of tea plant and activation of antioxidant system[J]. *Plant and Soil*, 2005, **276**(1): 133-141.

[29] WU L B, UEDA Y, LAI S K, *et al.* Shoot tolerance mechanisms to iron toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Cell & Environment*, 2017, **40**(4): 570-584.

[30] TURHADI T, HAMIM H, GHULAMAHDI M, *et al.* Iron toxicity-induced physiological and metabolite profile variations among tolerant and sensitive rice varieties[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2019, **14**(12): 1 682 829.

[31] XU S S, WU L H, LI L Y, *et al.* Aluminum-induced alterations to the cell wall and antioxidant enzymes involved in the regulation of the aluminum tolerance of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 891 117.

[32] LI B H, SUN L, HUANG J Y, *et al.* GSNOR provides plant tolerance to iron toxicity via preventing iron-dependent nitrosative and oxidative cytotoxicity[J]. *Nature Communications*, 2019, **10**: 3 896.

[33] ZHENG L Q, HUANG F L, NARSAI R, *et al.* Physiological and transcriptome analysis of iron and phosphorus interaction in rice seedlings[J]. *Plant Physiology*, 2009, **151**(1): 262-274.

[34] HIRSCH J, MARIN E, FLORIANI M, *et al.* Phosphate deficiency promotes modification of iron distribution in Arabidopsis plants[J]. *Biochimie*, 2006, **88**(11): 1 767-1 771.

(编辑:裴阿卫)