

网络出版时间:2021-08-27 17:06 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2022.03.005
网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20210827.1442.008.html

巨桉幼树对镉胁迫的光合生理响应

文 静¹,胡红玲¹,陈 洪²,刘喜建¹,代大川¹,张如义³
(1 四川农业大学 林学院,四川 成都 611130;2 西昌学院 农业科学学院,四川 西昌 615000;
3 内江市农业科学院,四川 内江 641000)

【摘 要】 【目的】研究巨桉幼树对镉胁迫的光合生理响应,为巨桉适宜立地条件的选择提供参考。【方法】以 1 年生巨桉幼树为试验材料,采用盆栽控制试验,设置 CK(0 mg/kg)、T1(12.5 mg/kg)、T2(25 mg/kg)、T3(50 mg/kg)、T4(100 mg/kg)5 个镉(Cd)处理水平,每个处理重复 3 次,将每个处理 Cd 用量等分为 5 份,分别于 2018 年 5—9 月施入,10 月底测定各处理植株的光合色素含量及光合特性、光合-光响应曲线和叶绿素荧光参数。【结果】随着 Cd 施入水平的升高,巨桉幼树叶片叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)、总叶绿素 Chl(a+b)和类胡萝卜素(Car)含量均呈下降趋势,Chl a/b 呈先升后降趋势;净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)逐渐减小,胞间二氧化碳浓度(C_i)逐渐增大;表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)、最大净光合速率(P_{max})和暗呼吸速率(R_d)均逐渐降低,光补偿点(LCP)则逐渐上升;初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、实际光化学量子产量(Φ_{PSII})和 PSII 最大光化学量子产量(F_v/F_m)均逐渐降低,电子传递效率(ETR)先降低后升高,PSII 潜在活性(F_v/F_0)先升高后降低,而光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(NPQ)无显著变化;天线热耗散能量(D)和光化学反应耗散能量(P)降低,而非光化学反应耗散能量(E_x)增加。【结论】土壤中较高的镉含量对巨桉幼树的光合生理具有明显抑制作用,应尽量避免在镉污染严重地区发展巨桉人工林,也不宜选择巨桉作为镉富集植物用于污染区的生态修复。但在镉污染程度较轻的地区,如土壤中 Cd 含量在 12.5 mg/kg 以下时,种植巨桉还是可行的。

【关键词】 巨桉;镉胁迫;光合生理;光响应;叶绿素荧光
【中图分类号】 S792.390.1 【文献标志码】 A 【文章编号】 1671-9387(2022)03-0030-10

Response of photosynthetic physiology of *Eucalyptus grandis* saplings to cadmium stress

WEN Jing¹, HU Hongling¹, CHEN Hong², LIU Xijian¹, DAI Dachuan¹, ZHANG Ruyi³
(1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China;
2 School of Agricultural Science, Xichang University, Xichang, Sichuan 615000, China;
3 Neijiang Academy of Agricultural Sciences, Neijiang, Sichuan 641000, China)

Abstract: 【Objective】 This study analyzed the photosynthetic and physiological responses of *Eucalyptus grandis* saplings to cadmium stress to provide reference for the selection of suitable site conditions for *E. grandis*. 【Method】 One year old *E. grandis* saplings were selected for potted control experiments with 5 cadmium levels of CK (0 mg/kg), T1 (12.5 mg/kg), T2 (25 mg/kg), T3 (50 mg/kg) and T4 (100 mg/kg). Each treatment had 3 replicates, and cadmium amount was applied equally in each month from May to September 2018. The photosynthetic pigment content, photosynthetic characteristics, photosynthetic light response and chlorophyll fluorescence parameters of treated plants were measured by the end of Oc-

〔收稿日期〕 2021-03-15
〔基金项目〕 四川省“十三五”农作物育种攻关项目(2016NZ0098-10)
〔作者简介〕 文 静(1993—),女,四川自贡人,在读硕士,主要从事林木栽培生理研究。E-mail:949467914@qq.com
〔通信作者〕 胡红玲(1983—),女,四川成都人,副教授,博士,硕士生导师,主要从事林木栽培生理研究。E-mail:15039081@qq.com

tober.【Result】 With the increase of cadmium level, the contents of chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (chl b), Chl (a+b) and carotenoid (car) all decreased, and Chl a/b increased first and then decreased. Net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) decreased gradually, while intercellular carbon dioxide concentration (C_i) increased gradually. The apparent quantum efficiency (AQY), light saturation point (LSP), maximum net photosynthetic rate (P_{max}) and dark respiration rate (R_d) decreased, while light compensation point (LCP) increased gradually. The initial fluorescence (F_0), maximum fluorescence (F_m), actual photochemical quantum yield (Φ_{PSII}) and maximum photochemical quantum yield (F_v/F_m) of PS II decreased. The electron transfer efficiency (ETR) first decreased and then increased, while the potential activity (F_v/F_0) of PS II first increased and then decreased. The photochemical quenching coefficient (qP) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) did not change significantly. The thermal dissipation energy (D) and photochemical reaction energy (P) decreased, while the dissipated energy of non-photochemical reaction (E_x) increased.【Conclusion】 High cadmium contents in soil had significant inhibitory effects on the photosynthetic physiology of *E. grandis* saplings. Therefore, it is necessary to avoid the development of *E. grandis* plantation in areas with severe cadmium pollution, and it is not suitable to choose *E. grandis* as cadmium-enriched plant for ecological restoration in cadmium contaminated areas. However, it is feasible to plant *E. grandis* in areas with less cadmium pollution of below 12.5 mg/kg.

Key words: *Eucalyptus grandis*; cadmium stress; photosynthetic physiology; photosynthetic light response; chlorophyll fluorescence

由于工农业的快速发展,土壤重金属污染速度加快,同时土壤中重金属的有效性进一步提高^[1]。对植物而言,镉(Cd)虽然不是其生长所需的营养元素,但Cd的移动性较强,易被植物根系吸收,土壤中镉过量会严重影响植物的生长发育^[2],导致植物及其产品品质下降^[3],并通过食物链直接威胁人类的健康^[4]。镉进入植物体后通常会改变其细胞膜透性,使植物的光合作用、呼吸作用及氮同化能力等受到抑制,引起植物体内的生理生化过程紊乱,植物生长发育受阻,严重时会导致植株死亡^[5]。四川省矿产丰富,重金属污染形势也较为严峻,如李志涛等^[6]研究发现,江安县某硫铁矿区周边农田土壤镉超标率达99%。

巨桉(*Eucalyptus grandis*)为桃金娘科(Myrtaceae)桉属(*Eucalyptus*)的一个种,具有适应性强、速生、高产等特点,是联合国粮食及农业组织推荐的三大速生造林树种之一^[7],为当今世界栽培面积最大的一种桉树^[8]。巨桉在我国南方地区已成为营造短周期工业原料林的重要树种,也是四川栽培的主要树种之一,广泛分布在川中、川南、川东南、川西南边缘地带。因其特殊的材质、纹理特征和药用成分,被广泛应用于造纸、人造板、农药和医药等行业,为解决我国木材供需矛盾、农林业产业结构调整以及地方经济的提升具有重要作用^[9-11]。目前对于巨桉

的研究多集中在栽培经营技术、耗水特性、干旱胁迫响应等方面^[12-14],而有关巨桉对重金属胁迫耐受机制的相关研究并不多见,特别是从光合生理特性方面进行的探索更少。植物的光合作用对重金属较为敏感,而叶绿素荧光是研究植物光合性能的理想探针,其参数的变化不仅可以直观反映胁迫对植株的影响,还可用于评价植株的抗逆性能^[15]。

本研究以巨桉幼树为材料,通过盆栽试验探讨了其光合速率、光响应、叶绿素荧光等对不同水平镉胁迫的响应,以期对巨桉适宜立地条件的选择以及镉污染生境修复的可行性提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于四川农业大学(成都校区)教学科研试验基地,地处东经103°51'29",北纬30°42'18",属亚热带湿润季风气候区,四季分明,气候温和湿润,夏季高温多雨。年均总日照时数840.2 h,年均降水量759.1~1 155.0 mm;年均气温16.8℃,月平均最高温为25.9℃(7月),月平均最低温为6.9℃(12月),极端高温38℃(7月),极端低温-2℃(1月);年均相对湿度84%。

1.2 试验材料

1.2.1 栽植土壤与容器 土壤取自雅安坡积土,使

用前除去土壤中过大的植物残体和石砾。土壤理化性质为:pH 6.5,全氮 15.06 g/kg,全磷 1.69 g/kg,全钾 12.10 g/kg,镉 0.72 mg/kg。栽植容器采用规格一致的塑料盆(盆口直径 30 cm、高 26 cm、底径 25 cm),每盆等量装土 8 kg(干土质量)。

1.2.2 供试植株及其栽培管理 2017 年 12 月,选取长势良好、健康无病虫害的巨桉幼苗(组培苗,苗龄近 4 个月,平均高 15 cm),每盆栽植 1 株,移栽后常规水肥管理,进行 5 个月的适应性培养。在此期间采用 HH2 土壤水分测定仪(ML2x,GBR)定期监测土壤水分状况,使土壤体积含水量保持在 18%左右(即该试验用土田间持水量的 70%~80%)。试验开始前 15 d,将所有待处理植株移入通风透气的大棚内并停止施肥,以避免肥料对镉效应的干扰。施镉时苗龄约 9 个月(2018 年 5 月),平均株高(86.3±4.2) cm,平均地径(7.98±0.96) mm,植株健康整齐。

1.3 试验设计

本试验采用单因素完全随机试验设计。参照国家环境质量标准(GB 15618—2018)^[16]以及四川省农村土壤铅、镉含量调查^[17]结果,试验共设置 5 个镉处理水平,分别为 CK(0 mg/kg)、T1(12.5 mg/kg)、T2(25 mg/kg)、T3(50 mg/kg)和 T4(100 mg/kg),每个处理重复 3 次,添加镉的形态为 CdCl₂·2.5H₂O,对应于 5 个处理的添加量依次为 0.00,25.39,50.78,101.56 和 203.11 mg/kg,均以溶液的形式添加到土壤中。为方便分析阐述,本研究将处理 T1、T2 称为低水平, T3、T4 称为高水平。

试验于 2018 年 5 月 8 日开始,为符合镉在自然条件下逐渐排放的实际,将各处理镉施入量等分为 5 份,于 2018 年 5—9 月分 5 次施入。每盆用 500 mL 去离子水与 CdCl₂·2.5H₂O 配制成溶液,以植株根颈处为中心逐步向外围均匀施入,避免溶液溅到植物表面。CK 浇等量的去离子水,试验期间的水分管理亦使用去离子水。2018 年 10 月底,每处理选取 3~4 个植株上相同叶位(树冠上 2/3 处)的成熟功能叶,采用 Li-6800 便携式光合测定仪(Li-Cor Inc., USA)分别测定气体交换参数、光合-光响应特征曲线以及叶绿素荧光参数;随后采集功能叶,装入密封袋(不封口),标记好后置于冰盒中,即刻带回实验室测定叶绿素含量。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 光合色素含量 叶绿素含量参照熊庆娥^[18]的方法,采用直接浸提法测定。采集叶片后,将其擦

净、剪碎,置于 V(丙酮):V(无水乙醇):V(水)=4:5:1 的提取液中提取光合色素,再用分光光度计分别在波长 665,649 和 470 nm 下测定吸光度,然后计算叶绿素 a、b 和类胡萝卜素的含量。

1.4.2 光合特性 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)使用 Li-6800 便携式光合测定仪测定。参照李辛等^[19]的测定方法并进行适当调整。于 2018 年 10 月选取晴天上午 9:00—11:30 时段,选取完全展开的成熟功能叶,每个处理重复测定 3 株,每株测定 3 个叶片。测定时设定参比室 CO₂ 含量为 400 $\mu\text{mol/mol}$,叶室温度为 30 $^{\circ}\text{C}$,叶室相对湿度为 50%,光照强度设定为环境光强(1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。

1.4.3 光合-光响应曲线 通过预试验测得巨桉幼树的光饱和点在 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右,故首先将巨桉幼树叶片在 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光强下进行光诱导直至 P_n 稳定(约需 30 min),然后使用 Li-6800 便携式光合测定仪的光响应曲线自动测定程序进行测定,测定时间和各参数设置同上,光强梯度设定为 1 800,1 500,1 200,1 000,800,600,400,200,150,100,75,50,25 和 0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

1.4.4 叶绿素荧光参数 选择与光合特性测定相同的巨桉叶片,使用 Li-6800 便携式光合测定仪进行测定,测定时间和各参数设置同上。参照 Ali 等^[20]的方法并进行适当调整。测定前首先对叶片进行暗适应(用锡箔纸包裹待测叶片),待暗适应一整夜后,第 2 天测定初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m),然后根据各遮阴处理的环境光强设定活化光,光活化 50 min 以上后,再测定任意时间实际荧光产量(F)、光下最小荧光 F_0' 和光下最大荧光 F_m' ,每处理测定 3 片叶子。根据测定数据,计算可变荧光 $F_v(F_m - F_0)$ 、PS II 潜在活性(F_v/F_0)、PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PS II 实际光化学量子产量 $\Phi_{\text{PSII}}((F_m' - F)/F_m')$ 、电子传递速率 ETR($\Phi_{\text{PSII}} \times 0.5 \times \text{PPFD}$)(其中 PPFD 表征吸收光的光量子通量,单位为 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、光化学淬灭系数 $qP((F_m' - F)/(F_m' - F_0'))$ 和非光化学淬灭系数 NPQ($F_m/F_m' - 1$)^[21]。参照 Demmig-Adams 等^[22]提出的方法计算 PS II 吸收光能的分配比例,光化学反应耗散的能量可用公式 $P = qP \times F_v'/F_m$ (其中 F_v' 指光下可变荧光产量, $F_v' = F_m' - F_0'$)求得,根据 $D = 1 - F_v'/F_m'$ 可求出用于天线热耗散的能量;通过 $E_x = (1 - qP) \times F_v'/F_m'$ 可求得反应中心非光化学反应耗散的能量。

1.5 数据处理与分析

使用 Microsoft Excel 2010 软件对试验数据进行整理,采用 SPSS 22.0(SPSS Inc., USA)统计分析软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA),显著水平 α 设定为 0.05,用 Duncan’s 新复极差法进行多重比较,用 Origin 2018 软件(Origin Lab., USA)绘图。

2 结果与分析

2.1 镉胁迫对巨桉幼树叶片光合色素含量的影响

由表 1 可以看出,随着镉处理水平的提高,巨桉

幼树叶片叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)、总叶绿素(Chl(a+b))和类胡萝卜素(Car)含量均呈下降趋势,但 Chl a、Chl b 和 Chl(a+b)含量仅以 T4 处理较 CK 下降显著($P<0.05$),降幅分别达 34.2%,31.0%和 33.2%;而 Car 含量从 T2 处理开始显著下降($P<0.05$)。此外,各处理叶绿素 a 与 b 的比值(Chl a/b)与对照间均无显著差异。上述结果表明,巨桉幼树叶片类胡萝卜素含量对镉处理的反应较叶绿素更加敏感,而叶绿素 a 对镉处理的敏感程度与叶绿素 b 相似。

表 1 不同水平镉处理下巨桉幼树叶片的光合色素含量

Table 1 Changes of photosynthetic pigment contents in *E. grandis* saplings under different cadmium treatments

处理 Treatment	叶绿素 a 含量/ (mg · kg ⁻¹) Content of Chl a	叶绿素 b 含量/ (mg · kg ⁻¹) Content of Chl b	类胡萝卜素含量/ (mg · kg ⁻¹) Content of carotenoids	叶绿素总量/ (mg · kg ⁻¹) Total content of chlorophyll	叶绿素 a/b Chl a/b
CK	0.935±0.145 a	0.412±0.064 a	0.258±0.023 a	1.347±0.209 a	2.269±0.065 ab
T1	0.877±0.046 a	0.370±0.010 ab	0.224±0.011 ab	1.247±0.055 ab	2.370±0.115 a
T2	0.822±0.031 ab	0.368±0.006 ab	0.220±0.006 b	1.190±0.035 ab	2.234±0.140 b
T3	0.706±0.046 ab	0.332±0.025 ab	0.198±0.003 bc	1.039±0.072 ab	2.127±0.078 b
T4	0.615±0.025 b	0.283±0.014 b	0.181±0.005 c	0.897±0.039 b	2.173±0.009 b

注:同列数据后标不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$),下同。

Note:Different lowercase letters indicate significant differences among cadmium treatments ($P<0.05$). The same below.

2.2 镉胁迫对巨桉幼树光合特性的影响

由表 2 可知,随着镉处理水平的提高,巨桉幼树叶片的 P_n 和 G_s 均呈下降趋势,到高水平处理(T3、T4)时与 CK 差异均达显著水平($P<0.05$); T_r 表现出相同的变化趋势,但从 T2 处理开始较 CK 显著

降低;而 C_i 随镉处理水平的提高呈上升趋势,且从 T2 处理开始显著高于 CK($P<0.05$)。这说明巨桉幼树叶片光合作用能力下降的主要原因是非气孔限制因素所致。

表 2 镉胁迫对巨桉幼树光合特性的影响

Table 2 Effects of cadmium stress on photosynthetic characteristics of *E. grandis* saplings

处理 Treatment	净光合速率(P_n)/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Net photosynthetic rate	气孔导度(G_s)/ ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Stomatal conductance	胞间二氧化碳浓度(C_i)/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) Intercellular CO ₂ concentration	蒸腾速率(T_r)/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Transpiration rate
CK	5.284±0.055 a	0.085±0.008 a	285.260±2.851 c	0.906±0.029 a
T1	5.103±0.332 a	0.076±0.005 a	293.350±5.221 c	0.883±0.032 a
T2	4.598±0.384 ab	0.065±0.006 ab	312.536±3.624 b	0.764±0.034 b
T3	4.103±0.396 bc	0.053±0.008 b	317.308±1.652 ab	0.688±0.032 bc
T4	3.457±0.045 c	0.047±0.004 b	326.162±5.768 a	0.606±0.020 c

2.3 镉胁迫对巨桉幼树叶片光合-光响应特征的影响

由图 1 可以看出,不同水平镉处理巨桉幼树光合-光响应曲线的变化趋势基本相似,即在低 PAR ($\leq 150 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)条件下,巨桉 P_n 随 PAR 的增强而迅速增加;之后随着 PAR 的持续增强,各处理植株 P_n 增长变缓,逐渐接近最大净光合速率 P_{max} ;而当 $\text{PAR} \geq 1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, P_n 则缓慢下降。在同一 PAR 下,随着镉水平的提高, P_n 呈下降趋势,且始终表现为 $\text{CK} > \text{T1} > \text{T2} > \text{T3} > \text{T4}$ 。

由表 3 可见,随着镉处理水平的提高,巨桉幼树叶片的 P_{max} 呈下降趋势,各处理均显著低于 CK ($P<0.05$),T3 与 T4 处理之间差异不显著($P>0.05$)。AQY、LSP 和 R_d 也随着镉胁迫加重而逐渐降低,并从 T2 开始显著低于 CK($P<0.05$)。LCP 则随着镉胁迫加重逐渐升高,并从 T3 处理开始显著高于 CK($P<0.05$)。该结果表明,在镉胁迫下,巨桉幼树光合机构遭受到一定程度的破坏,使得有机物合成、光转化效率、弱光利用能力均有不同程度的下降。

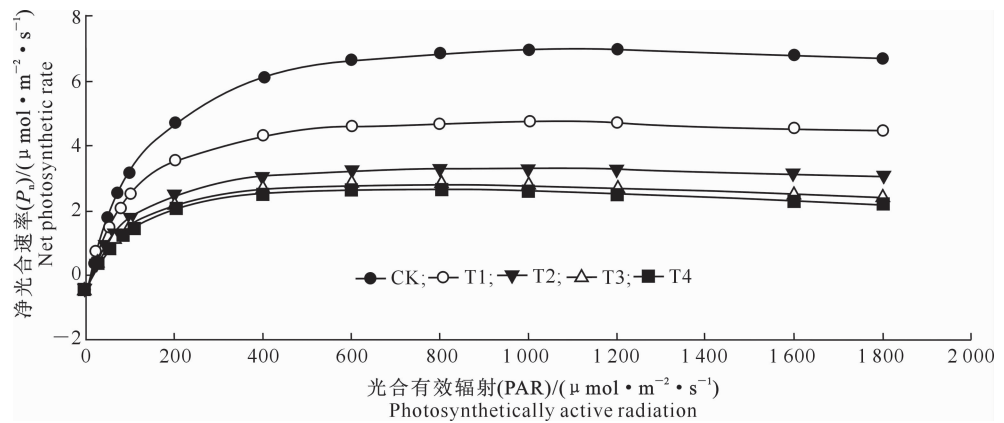


图 1 镉胁迫对巨桉幼树光合-光响应曲线的影响

Fig. 1 Effect of cadmium stress on photosynthetic-light response of *E. grandis* sapling

表 3 镉胁迫对巨桉幼树光响应曲线特征参数的影响

Table 3 Effects of cadmium stress on characteristic parameters of photosynthetic light response of <i>E. grandis</i> saplings					
处理 Treatment	表观量子效率 (AQY) Apparent quantum efficiency	最大净光合速率($P_{\max}$)/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Maximum net synthetic rate	光饱和点(LSP)/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Light saturation point	光补偿点(LCP)/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Light compensation point	暗呼吸速率(R_d)/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Dark breathing rate
CK	0.057±0.002 a	6.461±0.481 a	1 032.41±52.41 a	9.47±0.47 c	0.481±0.018 a
T1	0.055±0.001 a	4.785±0.105 b	936.53±26.53 ab	9.74±0.26 c	0.460±0.012 ab
T2	0.042±0.001 b	3.575±0.125 c	872.48±32.48 bc	10.45±0.45 bc	0.425±0.006 b
T3	0.036±0.001 c	2.805±0.015 cd	774.12±40.88 cd	11.05±0.05 ab	0.378±0.004 c
T4	0.034±0.002 c	2.665±0.015 d	657.68±37.68 d	11.98±0.22 a	0.343±0.001 c

2.4 镉胁迫对巨桉幼树叶绿素荧光参数的影响

由表 4 可知,巨桉幼树叶片 F_0 、 F_m 和 F_v/F_m 均随着镉处理水平提高而逐渐降低, F_v/F_0 随着镉处理水平提高先升高后降低,但均仅在 T4 处理下与 CK 达到差异显著水平($P<0.05$),分别较 CK 下降 23.7%,33.0%,10.2%和 6.7%; Φ_{PSII} 在 T2~T4 处

理下显著低于 CK($P<0.05$),ETR 则表现为所有镉处理均显著低于 CK($P<0.05$),而 qP 和 NPQ 在各处理间无显著变化($P>0.05$)。这表明,过量的镉导致巨桉幼树叶片 PSⅡ 受损,并出现明显的光抑制现象。

表 4 镉胁迫对巨桉幼树荧光参数的影响

Table 4 Effects of cadmium stress on fluorescence parameters of <i>E. grandis</i> saplings				
处理 Treatment	荧光参数 Fluorescence parameter			
	F_0	F_m	F_v/F_0	F_v/F_m
CK	908.910±37.557 a	3 638.193±88.471 a	3.008±0.045 a	0.759±0.001 a
T1	797.167±57.698 ab	3 363.487±167.760 a	3.040±0.025 a	0.748±0.011 a
T2	774.297±50.497 ab	3 321.630±191.048 a	3.054±0.120 a	0.746±0.008 a
T3	747.595±61.849 ab	3 060.277±378.778 ab	3.107±0.148 a	0.739±0.006 a
T4	693.441±72.393 b	2 436.390±98.010 b	2.700±0.007 b	0.708±0.005 b

处理 Treatment	荧光参数 Fluorescence parameter			
	Φ_{PSII}	ETR	qP	NPQ
CK	0.107±0.001 a	25.533±1.197 a	0.105±0.009 a	3.285±0.079 a
T1	0.088±0.006 ab	14.348±0.559 b	0.098±0.005 a	3.196±0.145 a
T2	0.070±0.002 b	13.982±1.230 b	0.101±0.019 a	3.085±0.080 a
T3	0.069±0.012 b	14.009±3.686 b	0.102±0.031 a	2.926±0.289 a
T4	0.067±0.008 b	15.449±0.449 b	0.119±0.007 a	3.249±0.029 a

注: F_0 . 初始荧光; F_m . 最大荧光; F_v/F_0 . PSⅡ 潜在活性; F_v/F_m . PSⅡ 最大光化学量子产量; Φ_{PSII} . PSⅡ 实际光化学量子产量;ETR. 电子传递效率; qP . 光化学淬灭系数;NPQ. 非光化学淬灭系数。
Note: F_0 . Initial fluorescence; F_m . Maximum fluorescence; F_v/F_0 . Potential activity of PSⅡ; F_v/F_m . Maximum photochemical quantum yield of PSⅡ; Φ_{PSII} . Actual photochemical quantum yield of PSⅡ;ETR. Electron transfer efficiency; qP . Photochemical quenching coefficient;NPQ. Non-photochemical quenching coefficient.

2.5 镉胁迫对巨桉幼树吸收光能分配的影响

巨桉幼树叶片对吸收光能分配的耗散情况如表 5 所示。由表 5 可知,对照(CK)巨桉幼树将吸收光能的 66.2%用于天线热耗散(D),6.1%用于光化学反应耗散(P),29.8%用于非光化学反应耗散(E_x)。随着镉处理水平的提高,用于天线热耗散的光能比例逐渐减小,在 T4 处理时与 CK 差异达到显著水平

($P<0.05$),降幅为 3.9%;用于光化学反应耗散的比例也逐渐下降,且其对镉胁迫的反应更敏感,从 T2 处理时就有显著下降($P<0.05$);而用于非光化学反应耗散的比例逐渐增加,在 T4 处理时与 CK 差异达到显著水平($P<0.05$),增幅为 12.1%。该结果表明,随着镉胁迫的加重,巨桉叶片光合保护和清除功能逐渐减弱,过剩光能增加。

表 5 镉胁迫对巨桉幼树叶片吸收光能分配的影响

处理 Treatment	光能分配 Energy distribution			%
	天线热耗散(D) Fraction of absorbed light that is dissipated thermally	光化学反应耗散(P) Fraction of excitation energy that is utilized for photochemistry	非光化学反应耗散(E_x) Fraction of excitation energy not dissipated in the antennae that cannot be utilized for photochemistry	
CK	66.2±1.0 a	6.1±2.1 a	29.8±1.0 b	
T1	65.3±0.6 ab	3.2±0.2 ab	31.3±0.7 ab	
T2	65.2±0.6 ab	2.8±0.6 b	32.0±1.0 ab	
T3	64.8±0.8 ab	2.5±1.0 b	33.0±0.8 ab	
T4	63.6±0.3 b	2.5±0.5 b	33.4±0.1 a	

3 讨 论

3.1 镉胁迫对巨桉幼树光合色素含量的影响

叶绿素含量是衡量植物光合作用的重要指标,在光合作用中发挥着吸收、传递及转化光能的作用,可在一定程度上反映植物的光合作用水平^[23]。本研究中,巨桉叶片 Chl a、Chl b 含量随镉水平升高呈下降趋势,这与赖秋羽等^[24]的研究结果相似。镉胁迫造成巨桉幼树叶绿素含量减少,可能是因为镉与叶绿体蛋白上的巯基结合破坏了叶绿体结构^[25],也有可能是镉与叶绿素的某些酶,如胆色素原脱氨酶结合,造成酶失活,导致叶绿素合成受阻^[26],还有可能是镉胁迫造成内囊体数量减少所致^[27]。Car 是叶绿体光合天线的辅助色素,能吸收过剩光能,以保护叶绿素和光合机能^[28]。本研究中,巨桉幼树叶片 Car 含量随镉水平升高显著降低,佐证了叶绿素和光合机能受损的推断,因而其光合效率降低。Chl a/b 值反映了叶绿体中类囊体的垛叠程度^[29],逆境胁迫下植物 Chl a/b 值变化越小,表明其对逆境的适应性越强^[30]。本研究中,巨桉幼树叶片 Chl a/b 在镉处理水平≥25 mg/kg 时较对照明显降低,可能是镉水平过高时诱发的活性氧引起了叶绿素的破坏,致使叶绿素含量下降,同时 Chl a/b 也有所降低,但与对照差异不显著,表明巨桉对镉有一定的耐受能力,这与张明生等^[31]的研究结果相似。

3.2 镉胁迫对巨桉幼树光合特性和光合-光响应特征的影响

植物受到胁迫时,其 P_n 降低的主要原因有气

孔限制因素和非气孔限制因素^[32],而判断依据是 C_i 和 G_s 2 个指标值的变化方向。本研究中,随着镉胁迫程度的加重, P_n 逐渐降低, C_i 增加,表明镉胁迫环境中,限制巨桉幼树光合速率的主要原因是非气孔限制因素,这与 107 杨(*Populus×euramericana* cv ‘74/76’)在镉胁迫条件下的响应特征相似^[33]。 C_i 增加的原因可能是在镉胁迫下,巨桉幼树叶片光合器官受损,色素合成受到抑制,进而影响碳固定,从而造成 C_i 积累。高会玲等^[34]的研究也得到了类似的结果。

植物对光的利用效率是其生长发育的重要指标。光补偿点 LCP 和光饱和点 LSP 分别反映植物对弱光和强光的适应能力,表观量子效率 AQY 则体现植物对光的利用能力^[35]。本研究显示,镉胁迫下巨桉幼树叶片的 AQY 和 LSP 降低,LCP 升高,这与张仁和等^[36]的研究结果相似,表明镉胁迫抑制了巨桉幼树对光能的转换效率,导致光合速率下降。LSP 降低和 LCP 升高也说明,在高水平镉胁迫下巨桉幼树叶片固定 CO₂ 的能力有所降低。

从 4 个光合特性参数的变化趋势可以看出,在 T1 处理时,巨桉幼树的 P_n 、 G_s 、 T_r 和 C_i 均与 CK 差异不显著。从光合-光响应特征参数的变化趋势也可以看出,除 P_{max} 外,其他特征参数(AQY、LSP、LCP、 R_d)在 T1 处理时均与 CK 差异不显著,说明低水平镉胁迫对巨桉幼树光合生理特性影响不显著,巨桉的生长也未受到明显抑制。而在重度镉胁迫(T3、T4)时,各参数均与 CK 差异显著,表明受胁迫巨桉的生长受到明显抑制,这与万晋麟等^[32]对辣椒

(*Capsicum annuum* L.) 的研究结果相似。

3.3 镉胁迫对巨桉幼树叶绿素荧光参数的影响

由于常温下叶绿素荧光主要来源于光系统 II 的叶绿素 a, 而光系统 II 处于整个光合作用的最上游, 因此包括光反应和暗反应在内的多数光合过程的变化, 都会反馈给光系统 II, 进而引起叶绿素 a 荧光的变化, 几乎所有光合作用过程的变化都可以通过叶绿素荧光反映出来^[37]。因此叶绿素荧光参数的变化可以反映出植物光合机构在重金属胁迫下所表现的适应性^[38]。本研究中, 在镉胁迫程度最重(T4)时, 巨桉幼树叶片光系统 II (PS II) 最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_0)值减小, 说明镉胁迫导致巨桉幼树叶片 PS II 潜在活性中心受损, 从而使原初光能捕获效率降低, 这可能是由于叶绿体超微结构的改变所致^[39]; PS II 实际光化学量子产量(Φ_{PSII})的下降则表明植物的光合磷酸化受阻, 也可能与镉引起的叶绿体膜系统紊乱有关^[40]; 电子传递效率 ETR 反映了实际光强条件下的表观电子传递效率, 其数值降低表明光合电子传递受到抑制, 而导致 Φ_{PSII} 的下降。光化学淬灭系数 qP 反映 PS II 反应中心的开放程度, 非光化学淬灭系数 NPQ 是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分, 反映了光系统对过剩光能的耗散能力^[41]。本研究表明, 镉胁迫处理巨桉幼树叶片的 qP 和 NPQ 与对照均无显著差异, NPQ 无显著变化可能与此时镉胁迫使巨桉幼树热耗散机制受到损坏、PS II 原初光化学反应也受到了镉的伤害有关, 这与前人研究的镉胁迫对黄瓜 (*Cucumis sativus*)^[42]、龙葵 (*Solanum nigrum*)^[43] 和滇苦菜 (*Picris divaricata*)^[44] 的影响结果类似。

3.4 镉胁迫对巨桉幼树吸收光能分配的影响

在逆境条件下, 植株为减轻过剩光能对叶片光合机构造成的损伤, 会主动降低对光能的吸收, 通过多种光能耗散机制调节光能的转换和分配^[45]。植物叶片吸收的光能分为 3 部分, 即天线热耗散的能量(D)、光化学反应的能量(P)、反应中心由非光化学反应耗散的能量(E_x)^[46]。本研究发现, 镉胁迫会使巨桉幼树 PS II 叶绿素荧光能量分配发生改变, 导致 E_x 比例增加而引起 P 和 D 比例降低, 造成植物光合机构的可逆失活甚至破坏。 D 的变化与天线色素变化有关^[47], 而天线色素主要由 Chl a、Chl b 和 Car 组成, Chl a、Chl b 含量的减少导致 D 降低; E_x 是吸收光能中通过光呼吸、Mehler 反应等非光化学反应进行耗散或将电子传递给氧而使其形成单线态

氧的部分, E_x 的上升反映过剩光能对光合结构的破坏程度加重。

4 结 论

镉胁迫导致巨桉幼树光合色素含量及光合特性和光合-光响应特征中的大多数指标或参数明显下降, 光合电子传递活性减弱, 造成两个光系统之间激发能分配不平衡、光化学效率降低、 CO_2 同化能力下降; 同时在光能分配受到影响后, 引起 PS II 反应中心的光能转化效率降低, 导致巨桉幼树叶片光合效率下降, 因此应当尽量避免在镉污染严重地区发展巨桉人工林, 也不宜选择巨桉作为镉富集植物用于镉污染区的生态修复。但在镉污染程度较轻的地区, 如土壤中镉含量在 12.5 mg/kg 以下时, 种植巨桉还是可行的。

[参考文献]

- [1] 陈能场, 郑煜基, 何晓峰, 等.《全国土壤污染状况调查公报》解析 [J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(9): 1689-1692.
Chen N C, Zheng Y J, He X F, et al. Analysis of the Report on the National General Survey of Soil Contamination [J]. Journal of Agro-Environmental Science, 2017, 36(9): 1689-1692.
- [2] 李兆君, 马国瑞, 徐建民, 等. 植物适应重金属 Cd 胁迫的生理及分子生物学机理 [J]. 土壤通报, 2004(2): 234-238.
Li Z J, Ma G R, Xu J M, et al. Physiological and molecular mechanism of plant adaptation to heavy metal Cd stress [J]. Chinese Journal of Soil Science, 2004(2): 234-238.
- [3] 张永平, 沈若刚, 姚雪琴, 等. 镉胁迫对甜瓜幼苗抗氧化酶活性和光合作用的影响 [J]. 中国农学通报, 2015, 31(34): 82-88.
Zhang Y P, Shen R G, Yao X Q, et al. Effects of cadmium stress on antioxidant enzyme activities and photosynthesis in melon seedlings [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(34): 82-88.
- [4] 邓 新, 温璐璐, 迟鑫妹. 镉对人体健康危害及防治研究进展 [J]. 中国医疗前沿, 2010, 5(10): 4-5.
Deng X, Wen L L, Chi X S. Advances in research on the health harm and prevention of cadmium [J]. National Medical Frontiers of China, 2010, 5(10): 4-5.
- [5] 尹 娟, 李 宁. 重金属胁迫对草地早熟禾萌发、生长及光合特性的影响 [J]. 北方园艺, 2016(18): 61-64.
Yin J, Li N. Effects of heavy metal stress on germination, growth and photosynthetic characteristics of *Poa pratensis* L. [J]. North Horticulture, 2016(18): 61-64.
- [6] 李志涛, 王夏晖, 何 俊, 等. 四川省江安县某硫铁矿周边农田土壤重金属来源解析及污染评价 [J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(6): 1272-1279.
Li Z T, Wang X H, He J, et al. Analysis and pollution evaluation of heavy metals sources in farmland surrounding a sulfur iron mining area in Jiang'an County, Sichuan Province [J].

- Journal of Agro-Environmental Science, 2019, 38 (6): 1272-1279.
- [7] 陈勇平,吕建雄,陈志林.我国桉树人工林发展概况及其利用现状[J].中国人造板,2019,26(12):11-14.
- Chen Y P, Lü J X, Chen Z L. Development and utilization of *Eucalyptus* plantation in China [J]. China Wood-Based Panels, 2019, 26(12): 11-14.
- [8] 王 东,龚 伟,胡庭兴,等.施肥对巨桉幼树生长及生物固碳量的影响[J].浙江农林大学学报,2011,28(2):207-213.
- Wang D, Gong W, Hu T X, et al. Effects of fertilization on growth and carbon sequestration of *Eucalyptus grandis* young trees [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2011, 28(2): 207-213.
- [9] 姚陈霞,刘亚飞,阮永明.茶、桉树油杀虫机理的研究进展[J].广东化工,2017,44(15):130-131.
- Yao C X, Liu Y F, Ruan Y M. Progress in the research of insecticidal mechanism of the tea tree oil and *Eucalyptus* oil [J]. Guangdong Chemical Industry, 2017, 44(15): 130-131.
- [10] 叶增发,赵俊杰,吴盼盼,等.羟基桉树脑及其衍生物的合成和生物活性的研究进展[J].轻工科技,2017,33(1):38-40,95.
- Ye Z F, Zhao J J, Wu P P, et al. Research progress in synthesis and bioactivity of *Eucalyptus* brain and its derivatives [J]. Light Industry Science and Technology, 2017, 33(1): 38-40, 95.
- [11] 陈桂丹,郑佳琪,蒙芳慧,等.6种桉树人工林木材纤维特性及变异规律[J].中南林业科技大学学报,2020,40(10):137-142,168.
- Chen G D, Zheng J Q, Meng F H, et al. Study on the characteristics and variation of wood fiber in six *Eucalyptus* plantations [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2020, 40(10): 137-142, 168.
- [12] 周光良,罗 杰,胡红玲,等.干旱胁迫对巨桉幼树生长及光合特性的影响[J].生态与农村环境学报,2015,31(6):888-894.
- Zhou G L, Luo J, Hu H L, et al. Effects of drought stress on growth and photosynthetic characteristics of characteristics of *Eucalyptus grandis* [J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2015, 31(6): 888-894.
- [13] 张华林,罗 萍,贺军军,等.不同氮素施肥方法对尾巨桉苗期生长和光合生理特性的影响[J].桉树科技,2015,32(3):45-50.
- Zhang H L, Luo P, He J J, et al. Effects on growth and photosynthetic physiological characteristics of different nitrogen fertilization methods of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* seedlings [J]. Eucalypt Science & Technology, 2015, 32(3): 45-50.
- [14] 刘国花,兰建彬,刘奕清,等.外源钙对低温胁迫下尾巨桉幼苗生理特性及内源激素的影响[J].西北林学院学报,2017,32(6):101-106.
- Liu G H, Lan J B, Liu Y Q, et al. Effects of exogenous calcium on physiological characteristics and endogenous hormones of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* under low temperature stress [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32(6): 101-106.
- [15] 李孟洋,巢建国,谷 巍,等.高温胁迫对不同产地茅苍术开花前叶片叶绿素荧光特征的影响[J].植物生理学报,2015,51(11):1861-1866.
- Li M Y, Chao J G, Gu W, et al. Effects of high temperature stress on chlorophyll fluorescence characteristics of *Atractylodes lancea* from different habitats [J]. Plant Physiology Journal, 2015, 51(11): 1861-1866.
- [16] 国家环境保护局,国家技术监督局.土壤环境质量标准:GB 15618—2018[S].北京:中国标准出版社,2018.
- State Environmental Protection Bureau, State Bureau of Technical Supervision. Soil environmental quality standards: GB 15618—2018 [S]. Beijing: China Standard Press, 2018.
- [17] 金立坚,李向龙,印 悦,等.2011年四川省农村土壤中铅和镉含量调查[J].环境与健康杂志,2012,29(12):1112-1115.
- Jin L J, Li X L, Yin Y, et al. Investigation of soil lead and cadmium in rural areas of Sichuan in 2011 [J]. Journal of Environment and Health, 2012, 29(12): 1112-1115.
- [18] 熊庆娥.植物生理学实验教程[M].成都:四川科学技术出版社,2003.
- Xiong Q E. Experimental course in plant physiology [M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 2003.
- [19] 李 辛,赵文智.荒漠区植物雾冰藜光合特性对混合盐碱胁迫的响应[J].生态学报,2018,38(4):1183-1193.
- Li X, Zhao W Z. Response of various salt-alkaline mixed stresses on the photosynthetic characteristics of *Bassia dasyphylla* in a desert region [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(4): 1183-1193.
- [20] Ali S, Xu Y Y, Jia Q M, et al. Interactive effects of plastic film mulching with supplemental irrigation on winter wheat photosynthesis, chlorophyll fluorescence and yield under simulated precipitation conditions [J]. Agricultural Water Management, 2018, 207: 1-14.
- [21] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J].植物学通报,1999(4):444-448.
- Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetic parameters and their significance [J]. Chinese Bulletin of Botany, 1999(4): 444-448.
- [22] Demmig-Adams B, Iii W W A, Barker D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation [J]. Physiologia Plantarum, 1996, 98(2): 253-264.
- [23] 黄 轩,李琬婷,黄晓霞,等.铅胁迫对中华常春藤叶绿素含量及荧光特性的影响[J].分子植物育种,2019,17(16):5469-5475.
- Huang X, Li W T, Huang X X, et al. Effects of lead stress on chlorophyll content and fluorescence characteristics of Chinese Ivy (*Hedera nepalensis* var. *Sinensis*) [J]. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(16): 5469-5475.
- [24] 赖秋羽,魏树和,代惠萍,等.番茄光合荧光特性及其镉吸收对土壤镉污染的响应[J].中国环境科学,2019,39(11):4737-4742.

- Lai Q Y, Wei S H, Dai H P, et al. Response of photosynthetic characteristics and fluorescence parameters of tomato to Cd in soil [J]. *China Environmental Science*, 2019, 39 (11): 4737-4742.
- [25] Klobus G, Buczek J. Chlorophyll content, cells and chloroplast number and cadmium distribution in Cd-treated cucumber plants [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 1985, 7 (3): 139-147.
- [26] 姜晓君, 蒋英. 镉胁迫对黄瓜种子萌发及幼苗生理指标的影响 [J]. *天津农业科学*, 2019, 25(10): 27-30.
- Jiang X J, Jiang Y. Effects of cadmium stress on seed germination and seedlings physiological indicators of cucumber [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2019, 25(10): 27-30.
- [27] Pagliano C, Raviolo M, Vecchia F D, et al. Evidence for PS II donor-side damage and photoinhibition induced by cadmium treatment on rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Photochemistry & Photobiology B: Biology*, 2006, 84(1): 70-78.
- [28] 李符, 史艳艳, 米国全, 等. 不同光源对 4 种蔬菜幼苗叶绿素荧光及生理指标的影响 [J]. *蔬菜*, 2020(8): 13-19.
- Li F, Shi Y Y, Mi G Q, et al. Effects of different light sources on chlorophyll fluorescence and physiological indexes of four vegetable seedlings [J]. *Vegetables*, 2020(8): 13-19.
- [29] 刘志华, 时冉冉, 白丽荣, 等. 盐胁迫对獐毛叶绿素和有机溶质含量的影响 [J]. *植物生理与分子生物学报*, 2007(2): 165-172.
- Liu Z H, Shi L R, Bai L R, et al. Effects of salt stress on the contents of chlorophyll and organic solutes in *Aeluropus litoralis* var. *sinensis* Debeaux [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2007(2): 165-172.
- [30] 张晓晓, 殷小琳, 李红丽, 等. NaCl 胁迫对不同白榆品系生物量及光合作用的影响 [J]. *生态学报*, 2017, 37 (21): 7258-7265.
- Zhang X X, Yin X L, Li H L, et al. Effects of salt stress on biomass and photosynthetic characteristics of *Ulmus pumila* L. strains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(21): 7258-7265.
- [31] 张明生, 谈锋. 水分胁迫下甘薯叶绿素 a/b 比值的变化及其与抗旱性的关系 [J]. *种子*, 2001(4): 23-25.
- Zhang M S, Tan F. Relationship between ratio of chlorophyll a and b under water stress and drought resistance of different sweet potato varieties [J]. *Seed*, 2001(4): 23-25.
- [32] 万晋麟, 侯永侠, 杨晶, 等. 镉胁迫下连作辣椒的生长与光合特性 [J]. *新农业*, 2016(11): 34-36.
- Wan J L, Hou Y X, Yang J, et al. Changes of chlorophyll a/b ratio of sweet potato under water stress and its relationship with drought resistance [J]. *New Agriculture*, 2016(11): 34-36.
- [33] 赵串串, 侯文涛, 温怀峰, 等. 外源脯氨酸对 Cd 胁迫下 107 杨光合与叶绿素荧光特性的影响 [J]. *环境科学研究*, 2020, 33 (1): 192-199.
- Zhao C C, Hou W T, Wen H F, et al. Effects of exogenous proline on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of 107 poplar under Cd stress [J]. *Research of Environmental Sciences*, 2020, 33(1): 192-199.
- [34] 高会玲, 刘金隆, 郑青松, 等. 外源油菜素内酯对镉胁迫下菊芋幼苗光合作用及镉富集的调控效应 [J]. *生态学报*, 2013, 33 (6): 1935-1943.
- Gao H L, Liu J L, Zheng Q S, et al. Effects of exogenous brassinolide on photosynthesis and cadmium enrichment of *Jerusalem artichoke* seedlings under cadmium stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(6): 1935-1943.
- [35] 惠俊爱, 党志, 叶庆生. 镉胁迫对玉米光合特性的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2010, 29(2): 205-210.
- Hui J A, Dang Z, Ye Q S. Effects of cadmium stress on photosynthetic characteristics of maize [J]. *Journal of Agricultural Environmental Sciences*, 2010, 29(2): 205-210.
- [36] 张仁和, 薛吉全, 浦军, 等. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响 [J]. *作物学报*, 2011, 37(3): 521-528.
- Zhang R H, Xue J Q, Pu J, et al. Effects of drought stress on plant growth and photosynthetic characteristics in maize seedling stage [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37(3): 521-528.
- [37] 李晓, 冯伟, 曾晓春. 叶绿素荧光分析技术及应用进展 [J]. *西北植物学报*, 2006(10): 2186-2196.
- Li X, Feng W, Zeng X C. Advances chlorophyll fluorescence analysis and its uses [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006(10): 2186-2196.
- [38] 简敏菲, 汪斯琛, 余厚平, 等. Cd²⁺、Cu²⁺ 胁迫对黑藻 (*Hydrilla verticillata*) 的生长及光合荧光特性的影响 [J]. *生态学报*, 2016, 36(6): 1719-1727.
- Jian M F, Wang S C, Yu H P, et al. The effects of Cd²⁺, Cu²⁺ stress on growth and photofluorescence characteristics of black algae (*Hydrilla verticillata*) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(6): 1719-1727.
- [39] 吴坤, 吴中红, 郇付菊, 等. 镉胁迫对烟草叶激素水平、光合特性、荧光特性的影响 [J]. *生态学报*, 2011, 31(16): 4517-4524.
- Wu K, Wu Z H, Tai F J, et al. Effects of cadmium stress on hormone levels, photosynthetic characteristics and fluorescence characteristics of tobacco leaves [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(16): 4517-4524.
- [40] Vassilev A, Lidon F, Scotti P, et al. Cadmium-induced changes in chloroplast lipids and photosystem activities in barley plants [J]. *Biologia Plantarum*, 2004, 48(1): 153-156.
- [41] 闫芳, 王勤礼, 郭有燕, 等. NaCl 胁迫对祁连山野生黄瑞香叶片光合叶绿素荧光特性的影响 [J]. *西北植物学报*, 2016, 36(6): 1182-1189.
- Yan F, Wang Q L, Guo Y Y, et al. Effect of NaCl stress on the leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Daphne giraldii* nitsche [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(6): 1182-1189.
- [42] 刘劲松, 石辉, 李秧秧. 镉胁迫对黄瓜幼苗光合和叶绿素荧光特性的影响 [J]. *水土保持研究*, 2011, 18(5): 187-190, 196.
- Liu J S, Shi H, Li Y Y. Effects of cadmium stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of cucumber seedlings [J]. *Research of Soil and Water Conserva-*

tion,2011,18(5):187-190,196.

[43] 唐星林,金洪平,周 晨,等. 镉胁迫对龙葵叶绿素荧光和光合生化特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报,2019,39(9):102-108.

Tang X L,Jin H P,Zhou C,et al. Effects of cadmium stress on chlorophyll fluorescence and photosynthetic biochemical characteristics of sunflower [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2019,39(9):102-108.

[44] Tang L,Ying R R,Jiang D,et al. Impaired leaf CO₂ diffusion mediates Cd-induced inhibition of photosynthesis in the Zn/Cd hyperaccumulator *Picris divaricata* [J]. Plant Physiology & Biochemistry,2013,73:70-76.

[45] 高方胜,王 磊,徐 坤. 土壤相对含水量对不同茬口番茄叶片 PSⅡ 光化学活性和光能分配影响 [J]. 核农学报,2017,31(5):1005-1013.

Gao F S,Wang L,Xu K. Effects of soil relative water content on PSⅡ photochemical activity and light energy distribution in tomato leaves with different stubble [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences,2017,31(5):1005-1013.

[46] 胡文海,肖宜安,喻景权,等. 低夜温后不同光强对榕树叶片 PSⅡ 功能和光能分配的影响 [J]. 植物研究,2005(2):159-162.

Hu W H,Xiao Y A,Yu J Q,et al. Effects of different light intensity on leaf PSⅡ function and light distribution of banyan tree after low night temperature [J]. Bulletin of Botanical Research,2005(2):159-162.

[47] 刘俊娟. 高温干旱胁迫对牡丹叶 PSⅡ 功能及光能分配的影响 [J]. 北方园艺,2019(11):72-79.

Liu J J. Effects of high temperature and drought stress on PSⅡ function and light energy distribution of peony leaves [J]. Northern Horticulture,2019(11):72-79.

(上接第 29 页)

[24] Berry B A,Confer A W,Krehbiel C R,et al. Effects of dietary energy and starch concentrations for newly received feedlot calves: II. acute-phase protein response [J]. Journal of Animal Science,2004,82(3):845-850.

[25] 李茜梅,汤 昱,徐沙沙. 麻杏石甘汤联合纤支镜治疗儿童支原体肺炎的疗效及对免疫球蛋白、凝血酶调节蛋白水平的影响 [J]. 中华中医药学刊,2019(1):233-236.

Li Q M,Tang Y,Xu S S. Effect of Mxing Shigan Decoction combined with bronchoscopy in treatment of *Mycoplasma pneumonia* in children and its influence on immune globulin protein and thrombin regulation [J]. Chinese Journal of Traditional Chinese Medicine,2019(1):233-236.

[26] 程凤霞,孙丽玲,顾镇京. 麻杏石甘汤方结合盐酸西替利嗪对慢性荨麻疹抗氧化指标和血流变学的影响 [J]. 世界中医药,2019,14(3):670-678.

Cheng F X,Sun L L,Gu Z J. Effects of Mxing Shigan Decoction combined with cetirizine hydrochloride on antioxidant indexes and hemorheology for patients with Chronic Urticaria [J]. World Traditional Chinese Medicine,2019,14(3):670-678.

[27] 杨 春,梁文旺,李日东. 麻杏石甘汤治疗小儿支原体肺炎的优势及机制探析 [J]. 世界中医药,2019,14(3):691-695.

Yang C,Liang W W,Li R D. Advantages and mechanism of Mxing Shigan Decoction in the treatment of *Mycoplasma pneumonia* in children [J]. World Traditional Chinese Medicine,2019,14(3):691-695.