

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2024.01.016

李仁英, 胡宗荟, 刘煜椿, 等. 外源镉和温度变化对不同品种水稻抽穗期光合特性的影响. 土壤, 2024, 56(1): 120–127.

外源镉和温度变化对不同品种水稻抽穗期光合特性的影响^①

李仁英^{1,2}, 胡宗荟¹, 刘煜椿¹, 卢炳浩¹, 吴思佳¹, 翟伊然¹, 徐向华¹

(1 南京信息工程大学生态与应用气象学院农业资源与环境系, 南京 210044; 2 江苏省农业气象重点实验室, 南京 210044)

摘要: 探讨外源镉(Cd)和温度变化对水稻抽穗期光合特性的影响, 为水稻生长过程中应对稻田土壤重金属污染和气候变暖的复合作用提供理论依据。通过添加外源 Cd (0 和 2 mg/kg 土) 和模拟温度(白天/夜晚分别为 30 °C/25 °C(CK)、33 °C/28 °C(T1)、36 °C/31 °C(T2)), 研究外源 Cd 和温度变化对不同品种水稻(武运粳 30 号和新两优 6 号)抽穗期光合参数、荧光参数及其生物量的影响。结果表明, 单一 Cd 处理显著降低了新两优 6 号的 SPAD 值, 而单一增温处理则显著降低了武运粳 30 号的 SPAD 值($P < 0.05$)。虽然外源 Cd 和温度的复合作用未显著影响武运粳 30 号和新两优 6 号的净光合速率(P_n), 但 Cd 处理显著降低了两品种的 P_n , 而增温处理则显著影响了新两优 6 号的 P_n ; 大部分 Cd 和温度处理下, 新两优 6 号的 SPAD 值和 P_n 大于武运粳 30 号。Cd 处理和增温处理均影响了水稻叶绿素诱导动力学曲线的形状, O、K、J 和 I 点的荧光因处理的不同而具有一定差异。Cd 处理和增温处理对水稻 F_v/F_m 和比活度参数的影响与水稻品种有关, Cd 处理未显著影响运粳 30 号和新两优 6 号的 F_v/F_m 值, 而增温处理则显著减少了武运粳 30 号的 F_v/F_m 值; 新两优 6 号的比活度参数 ABS/RC、DIO/RC、TRo/RC、ET0/RC 在 Cd 处理下显著降低, 而武运粳 30 号的比活度参数在增温处理下则显著增加($P < 0.05$)。Cd 处理显著降低了新两优 6 号的茎叶生物量, 而增温处理则显著降低了武运粳 30 号茎叶生物量, 然而两者的复合作用对水稻茎叶和根生物量的影响因品种不用而具有差异, 新两优 6 号的茎叶和根干物质质量在大部分处理下大于武运粳 30 号。综上可知, Cd 和增温处理通过影响水稻的光合参数和荧光参数, 从而影响水稻的生物量, 但影响程度因品种不同而具有差异, 其中, 武运粳 30 号对 Cd 具有较强的抗性而新两优 6 号对增温有较强的抗性。因此, 在实际的田间管理中, 应选择合适的水稻品种, 以应对土壤 Cd 污染和温度升高对水稻生长的影响。

关键词: 温度; 镉; 水稻; 光合参数; 荧光参数

中图分类号: S511 文献标志码: A

Effects of Exogenous Cadmium and Temperature Change on Photosynthetic Characteristics of Different Varieties of Rice at Heading Stage

LI Renying^{1,2*}, HU Zonghui¹, LIU Yuchun¹, LU Binghao¹, WU Sijia¹, ZHAI Yiran¹, XU Xianghua¹

(1 Department of Agricultural Resources and Environment, School of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; 2 Jiangsu Key Laboratory of Agricultural Meteorology, Nanjing 210044, China)

Abstract: The effects of exogenous cadmium (Cd) and temperature change on photosynthetic characteristics of rice plants were studied in order to provide a theoretical basis for the coping with the combination of soil Cd pollution in rice field and the climate warming during rice growth. Photosynthetic parameters, fluorescence parameters and biomass of different rice cultivars (Wuyungeng 30 and Xinliangyou 6) at heading stage were determined and the fluorescence kinetic curves of rice were analyzed under the condition of adding exogenous Cd (0 and 2 mg/kg soil) and artificially simulating temperature (daytime/nighttime 30 °C/25 °C, CK; 33 °C/28 °C, T1; 36 °C/31 °C, T2). The results showed single Cd treatment had significant effect on SPAD values of Xinliangyou 6, while single warming treatment significantly reduced SPAD value of Wuyungeng 30. Although the combined effects of Cd and temperature didn't significantly affect the net photosynthetic rate (P_n) of Wuyungeng 30 and Xinliangyou 6, single Cd treatment significantly reduced P_n of the two rice cultivars and single warming treatment significantly affected P_n of Xinliangyou 6. The shape of chlorophyll fluorescence induction kinetics (O-J-I-P) was affected by Cd and warming treatment. Fluorescence in O, K, J and I were different with different treatments. Effects of Cd and warming treatment on F_v/F_m

①基金项目: 江苏省农业气象重点实验室开放课题项目(KYQ1402)资助。

作者简介: 李仁英(1975—), 女, 山东泰安人, 博士, 教授, 主要从事土壤污染及其环境效应研究。E-mail: ryli75@163.com

and specific activity parameters were related to rice cultivars. Cd treatment did not significantly affect the F_v/F_m of Wuyungeng 30 and Xinliangyou 6, while single warming treatment significantly reduced F_v/F_m of Wuyungeng 30. Cd treatment significantly reduced specific activity parameters ABS/RC, DIO/RC, TRo/RC and ET0/RC of Xinliangyou 6 ($P < 0.05$), while warming treatment significantly increased specific activity parameters of Wuyungeng 30. Single Cd treatment significantly reduced the aboveground weight of Xinliangyou 6, while single warming treatment significantly reduced the aboveground weight of Wuyungeng 30. However, the combined effects of Cd and warming on the biomass of rice varied with rice varieties. In conclusion, Cd and warming affect the biomass of rice by affecting the photosynthetic parameters and fluorescence parameters of rice, but the degree of influence varies with different cultivars. Among them, Wuyungeng 30 has strong resistance to Cd, while Xinliangyou 6 has strong resistance to warming. Therefore, suitable rice varieties should be selected in actual field management to cope with the effects of soil Cd pollution and temperature rise on rice growth.

Key words: Temperature; Cadmium; Rice; Photosynthetic indexes; Fluorescence parameters

随着农药、垃圾及工业废弃物等不断进入土壤, 土壤重金属污染日益加剧^[1-2]。《全国土壤污染状况调查公报》^[3]显示, 我国土壤总的点位超标率为 16.1%, 其中镉(Cd)的点位超标率高达 7%。土壤 Cd 污染已给我国水稻生产带来巨大压力^[4-5]。据研究, 土壤 Cd 污染影响水稻的光合特性进而抑制水稻的生长发育^[6]。土壤 Cd 污染降低了水稻叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)等光合参数, 并使水稻叶片的光系统 II (PS II) 反应中心受到伤害, 从而导致水稻的根长、苗高及生物量降低^[7]。Cd 对水稻光合特性的影响与 Cd 浓度密切相关。李陈贞等^[6]研究表明, 随着 Cd 浓度的增加, 水稻光合作用 PS II 的初始荧光参数 (F_0) 逐渐增加, 而潜在最大光化学效率(F_v/F_m)、实际量子产量(Φ_{PSII})和表观电子传递速率 (ETR)逐渐降低。

近年来, 全球气候变暖一直是人们首要关注的气候问题之一。IPCC 第六次评估报告显示, 2011—2020 年全球地表温度比 1850—1900 年高 1.09 °C^[8]。全球气候变暖已经严重影响了水稻生长发育乃至产量。余欣等^[9]研究表明, 高温处理显著降低了水稻叶绿素、 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 等光合参数。在水稻不同的生长期中, 抽穗期的光合特性对高温更加敏感, 高温抑制了抽穗期水稻的光合作用, 导致水稻干物质积累和产量下降^[10-11]。高温也会影响水稻的光合系统, 水稻遭受高温胁迫后, 剑叶的 PS II、 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 均下降, 使叶片的光能剩余^[12]。杜尧东等^[13]研究指出, 高温处理后水稻的 ETR、 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、光化学猝灭系数 (qP) 和 PS II 光化学反应下降, 且高温对叶绿素荧光的影响与水稻的生长期密切相关。

通过以上研究可知, 土壤 Cd 污染和温度变化影响了水稻光合特性及其生长发育。随着气候变暖, Cd 污染稻田的水稻生长发育往往受 Cd 污染和温度

双重因素的影响, 但目前的研究大多集中于单一因素, 因此迫切需要了解两者的复合作用对水稻生长发育的影响及其机理。基于此, 本研究通过添加外源 Cd, 分析不同温度处理下抽穗期水稻光合参数、荧光参数的差异, 并结合快速叶绿素荧光动力学曲线分析探究外源 Cd 和温度变化复合作用对水稻抽穗期光合特性及其生长的影响和机理, 以期气候变化下 Cd 污染稻田水稻的高产稳产栽培及安全生产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验在南京信息工程大学农业气象试验站进行。前期试验比较了不同浓度 Cd 处理对不同品种水稻生长的影响, 发现武运粳 30 号和新两优 6 号的耐 Cd 能力差异较大, 为便于比较不同品种水稻的差异, 本研究选择这两个品种作为研究对象。采集南京信息工程大学农业气象试验站表层土(0~20 cm)作为供试土壤, 土壤风干, 挑拣出杂质, 砸碎, 然后过 5 mm 塑料筛后混匀备用。供试土壤 pH 7.6, 有机质 10.12 g/kg, 全氮 1.26 g/kg, 有效磷 18.92 mg/kg, 速效钾 112 mg/kg, 总 Cd 0.8 mg/kg。

1.2 试验设计

试验设置 3 个变温处理(夜晚温度比白天低 5 °C), 分别为: 30 °C/25 °C(CK)、33 °C/28 °C(T1) 和 36 °C/31 °C(T2); 2 个 Cd 处理: 不添加外源 Cd(Cd0) 和添加 2 mg/kg 的外源 Cd(Cd2)。每个处理 3 个重复。

称取 2 kg 土壤, 按照设置的 Cd 处理添加 CdCl₂ 溶液, 混匀后, 于聚氯乙烯(PVC)盆中(盆高 15.5 cm, 上直径 16.2 cm, 下直径 13.4 cm)放置一个月。然后向每盆中加入尿素、磷酸二氢钾和氯化钾作为基肥。供试种子用质量比为 30% 的双氧水浸泡消毒

15 min, 然后用去离子水冲洗干净, 并放在 30 °C 的培养箱中过夜, 次日移至吸水纸上, 并不断补充水分使其保持湿润。当种子发芽 5 d 后, 在每盆土壤中移栽 7 棵生长状况较好、长势大致相同的幼苗, 成活后保留长势一致的 5 棵苗, 然后分别放入不同温度设置的人工气候箱(RXZ-1000C-CO₂, 宁波江南仪器厂; 光照 12 h/黑暗 12 h, 光照强度为 6 000 lx, 相对湿度 70%)中进行培养。

1.3 抽穗期水稻光合参数的测定

在水稻的抽穗期, 使用光合仪(Li-6400XT, 美国 LI-COR 公司)测定水稻叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)4 个光合参数。使用手持便携式 SPAD 仪(SPAD-502PLUS, 日本)测定水稻主茎倒数第二功能叶的叶绿素相对含量(SPAD 值), 每盆选取 3 片稻叶, 且每片稻叶测定 3 次, 取平均值作为该处理的 SPAD 值。

在水稻抽穗期, 每盆选取长势大致相同的 3 株主茎剑叶, 暗适应 20 min 后, 使用植物效率分析仪(Pocket PEA, 英国 Hansatech 公司)测定水稻的荧光动力学曲线(OJIP 曲线)和初始荧光(F_0)、可变荧光(F_v)和最大荧光(F_m)等叶绿素荧光参数, 记录时间为 1 s, 每盆测定 3 次。对 OJIP 曲线进行 JIP-test 分析, 得到 4 个比活度参数, 即单位反应中心吸收的光能(ABS/RC)、单位反应中心热耗散的能量(DI₀/RC)、单位反应中心捕获的用于还原 Q_A 的能量(TR₀/RC)和单位反应中心用于电子传递的能量(ET₀/RC), 具体计算参照李岩宸等^[14]的研究。

1.4 数据处理

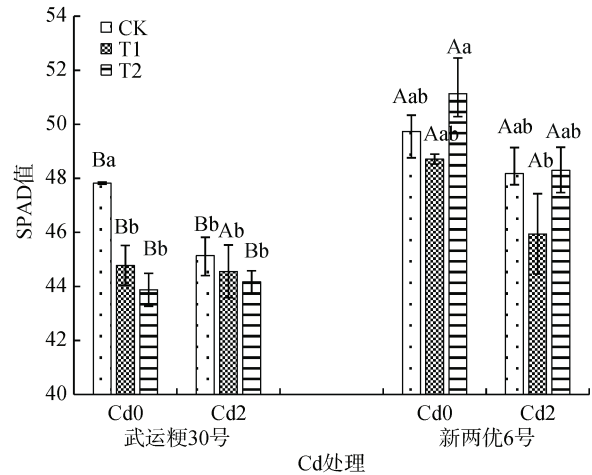
试验数据用 Excel 2010 进行基本处理, 计算各处理的平均值和标准差。使用 SPSS 19.0 软件进行不同 Cd 浓度、不同温度及不同品种间的单因素方差分析(one-way ANOVA)和双因素方差分析(two-way ANOVA), 并进行多重(Duncan)比较($P < 0.05$); 使用 Excel 2010 绘制光合指标和荧光参数有关的图表。

2 结果与分析

2.1 温度和 Cd 处理对水稻 SPAD 值的影响

温度和 Cd 的复合作用未显著影响武运梗 30 号和新两优 6 号的 SPAD 值(图 1 和表 1)。外源 Cd 显著降低了新两优 6 号的 SPAD 值($P < 0.05$)。除 T2 外, 外源 Cd 也降低了武运梗 30 号的 SPAD 值。在 CK、T1 和 T2 温度处理下, Cd2 处理分别使新两优 6 号的 SPAD 值降低了 4.74%、5.02% 和 6.46%。增温处理

显著降低了武运梗 30 的 SPAD 值, 但未显著影响新两优 6 号的 SPAD 值。在 Cd0 处理下, 与 CK 相比, T1 和 T2 处理分别使武运梗 30 号的 SPAD 值显著降低 6.37% 和 8.25%。比较武运梗 30 号和新两优 6 号可知, 除 T1-Cd2 处理外, 新两优 6 号的 SPAD 值都显著大于武运梗 30 号。



(图中小写字母不同表示同一水稻品种不同 Cd 和温度处理间差异显著($P < 0.05$), 大写字母不同表示同一 Cd 和温度处理不同水稻品种间差异显著($P < 0.05$, 下同)

图 1 不同温度和 Cd 处理对不同品种水稻 SPAD 值的影响

Fig. 1 SPADs of different rice varieties under different temperatures and Cd concentrations

表 1 Cd 和温度影响下水稻光合参数的方差分析
Table 1 Two-way ANOVA of rice photosynthetic indexes under different Cd concentrations and temperatures

水稻品种	处理	SPAD 值	P_n	C_i	G_s	T_r
武运梗 30 号	T	0.007	0.116	0.593	0.032	0.026
	Cd	0.124	0.049	0.032	0.861	0.487
	T×Cd	0.087	0.995	0.669	0.095	0.079
新两优 6 号	T	0.210	0.043	0.002	0.000	0.000
	Cd	0.027	0.003	0.000	0.000	0.000
	T×Cd	0.920	0.334	0.104	0.027	0.000

注: 数据为方差分析中的 P 值。

2.2 温度和 Cd 处理对水稻光合参数的影响

温度和 Cd 的复合作用未显著影响武运梗 30 号和新两优 6 号的 P_n , 但显著影响了新两优 6 号的 G_s 和 T_r (图 2 和表 1)。与 CK-Cd0 处理相比, T2-Cd2 复合处理使新两优 6 号的 G_s 和 T_r 分别显著降低了 15.73% 和 20.18% ($P < 0.05$)。外源 Cd 显著降低了武运梗 30 号和新两优 6 号的 P_n (图 2 和表 1), 同时外源 Cd 也显著影响了新两优 6 号的 C_i 、 G_s 和 T_r 。增温处理显著影响新两优 6 号的 P_n , 但未显著影响武运梗 30 号的 P_n 。同时增温处理也显著影响武运梗 30

号和新两优 6 号的 G_s 和 T_r (表 1)。在相同的 Cd 处理下, 升温增加了武运梗 30 号和新两优 6 号的 T_r , 并增加了武运梗 30 号的 G_s (图 2)。比较武运梗 30 号和新

两优 6 号发现, 新两优 6 号的 P_n 大于武运梗 30 号, 在 CK-Cd0 和 T1-Cd0 处理下达到显著水平。新两优 6 号的其他光合参数在大部分处理下都大于武运梗 30 号。

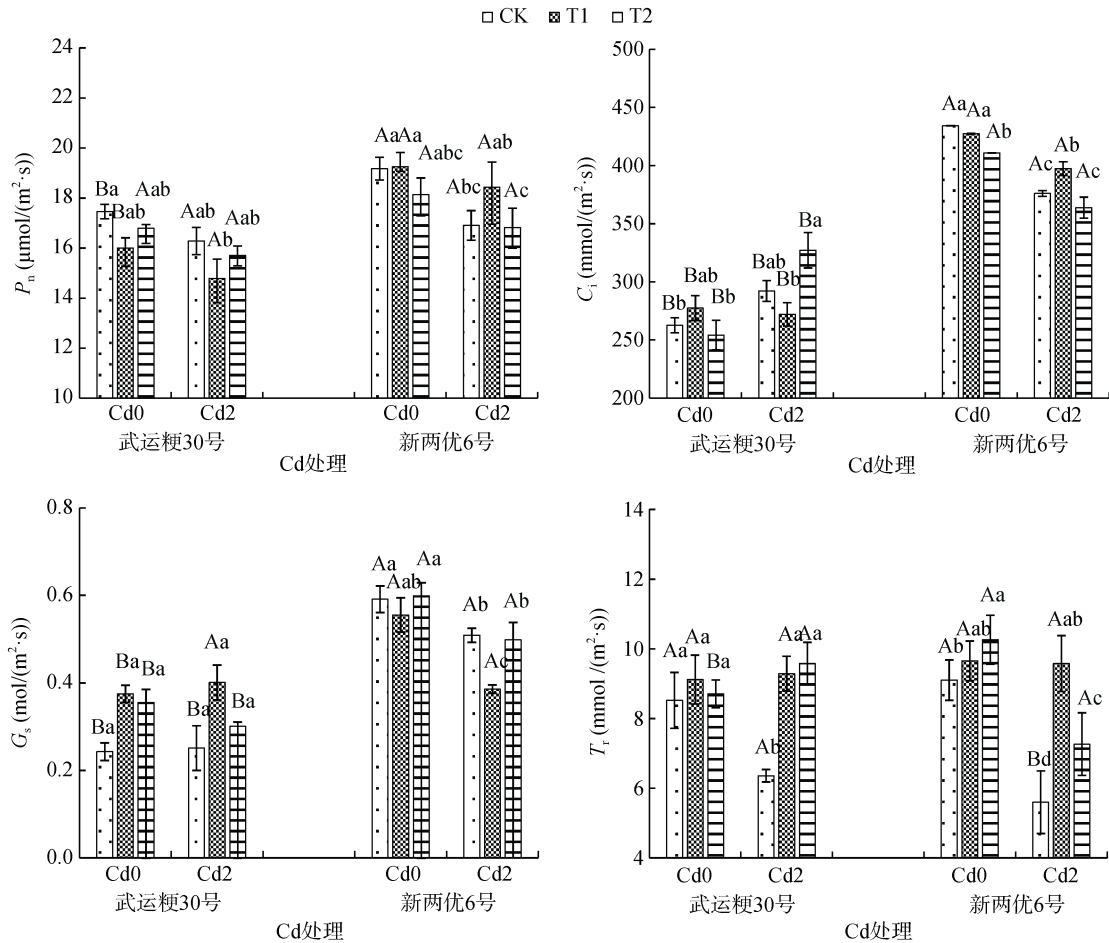


图 2 不同温度和 Cd 处理对不同品种水稻光合指标的影响

Fig. 2 Rice photosynthetic indexes under different temperatures and Cd concentrations

2.3 温度和 Cd 处理对水稻荧光动力学曲线的影响

叶绿素荧光分析广泛应用于研究各种非生物胁迫, 当植物遇到不同的逆境胁迫后, 荧光动力学标准曲线(OJIP)会表现出不同的变化, 其中 O、L、K、J、I 相分别对应 0.05、0.1、0.3、2、30 ms 时的荧光, P 相是最大荧光。

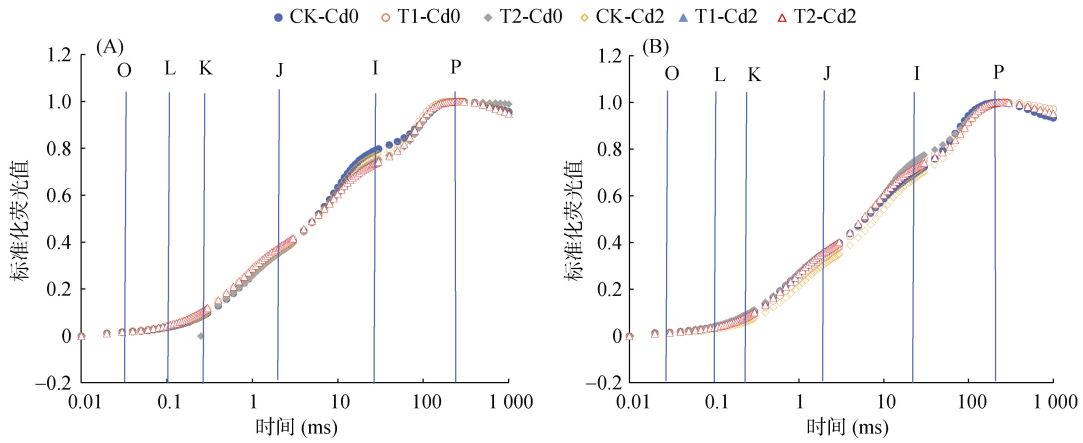
图 3 为水稻叶绿素标准化荧光动力学曲线图, 为更清晰地比较不同处理间的荧光差异, 以 CK-Cd0 为对照, 用其他处理的标准化荧光与对照的差值重新作图, 结果见图 4。由图 3 和图 4 可知, 在温度和 Cd 的复合作用下, 武运梗 30 号和新两优 6 号的 OJIP 曲线的变化趋势与规律大致相同。外源 Cd 的添加使武运梗 30 号出现了 K 点。除 CK-Cd2 外, 新两优 6 号也出现了 K 点。

外源 Cd 和升温单一处理对水稻的 OJIP 形状产生影响。对于武运梗 30 号, 外源 Cd 使 T1 温度下 O 点到 J 点的荧光下降, 而使 T2 温度下 O 点到 J 点的荧光

升高; 并且外源 Cd 使 T2 温度下 K 点的荧光上升, I 点的荧光降低。而对于新两优 6 号, 外源 Cd 使 O 点到 J 点的荧光降低, K 点和 I 点的荧光也降低。对于武运梗 30 号, 除 T2-Cd0 外, 升温处理使 O 点到 J 点的荧光增加, I 点荧光减少, 并且升温使 $\Delta K > 0$ 。而对于新两优 6 号, 除 T2-Cd2 外, 升温使 O 点到 J 点的荧光减少, $\Delta K < 0$; 除 T1-Cd2 外, 升温处理下, I 点荧光增加。

2.4 温度和 Cd 处理对水稻荧光参数和反应中心比活性参数的影响

F_v/F_m 值的大小通常可以表示植物受外界胁迫的程度。由表 2 可知, 外源 Cd 和温度的复合作用未显著影响武运梗 30 号和新两优 6 号的 F_v/F_m 。升温处理显著减小了武运梗 30 号的 F_v/F_m 值, 但未显著影响新两优 6 号的 F_v/F_m 值。外源 Cd 处理未显著影响武运梗 30 号和新两优 6 号的 F_v/F_m 值。除 CK-Cd0 和 T1-Cd0 处理外, 新两优 6 号的 F_v/F_m 值大于武运梗 30 号。



(A 为武运梗 30 号, B 为新两优 6 号; O、L、K、J、I 相分别对应 0.05、0.1、0.3、2、30 ms 时的荧光, P 相是最大荧光; 下图同)

图 3 水稻叶绿素标准化荧光动力学曲线

Fig. 3 Kinetics curves of Chlorophyll fluorescence of rice after standardization

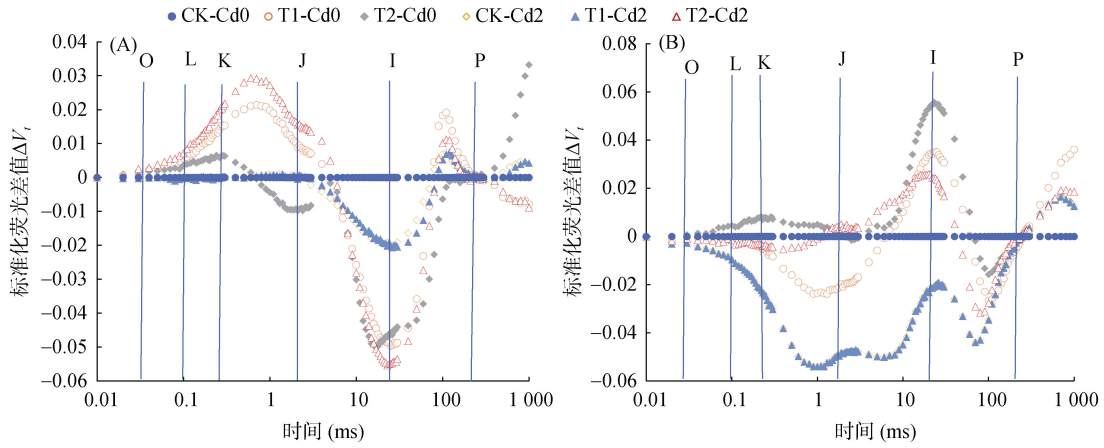


图 4 水稻叶绿素标准化荧光差值

Fig. 4 Differences of standardized chlorophyll fluorescence in rice

表 2 不同温度和 Cd 处理对不同品种水稻荧光参数和反应中心比活性参数的影响

Table 2 Fluorescence parameters of different rice varieties under different temperatures and Cd concentrations

水稻品种	项目	Cd 处理	温度处理	F_v/F_m	ABS/RC	DIo/RC	TRo/RC	ETo/RC
武运梗 30 号	参数值	Cd0	CK	$0.788 \pm 0.002 a^*$	$1.108 \pm 0.017 b^*$	$0.236 \pm 0.006 b^*$	$0.872 \pm 0.012 b$	$0.563 \pm 0.019 c^*$
			T1	$0.782 \pm 0.009 ab$	$1.261 \pm 0.061 b$	$0.277 \pm 0.024 ab$	$0.983 \pm 0.037 ab$	$0.619 \pm 0.009 b$
			T2	$0.760 \pm 0.017 ab$	$1.260 \pm 0.094 b$	$0.284 \pm 0.044 ab$	$0.987 \pm 0.065 ab$	$0.620 \pm 0.016 b$
		Cd2	CK	$0.790 \pm 0.004 a$	$1.052 \pm 0.013 b$	$0.221 \pm 0.006 b$	$0.864 \pm 0.040 b$	$0.551 \pm 0.008 c$
			T1	$0.775 \pm 0.008 ab$	$1.297 \pm 0.140 b$	$0.286 \pm 0.033 ab$	$0.956 \pm 0.052 ab$	$0.614 \pm 0.010 b$
			T2	$0.748 \pm 0.016 b$	$1.616 \pm 0.176 a^*$	$0.377 \pm 0.043 a^*$	$1.116 \pm 0.074 a^*$	$0.676 \pm 0.025 a^*$
	方差分析	T		0.021	0.015	0.018	0.012	0.000
		Cd		0.527	0.208	0.274	0.462	0.339
		T×Cd		0.808	0.153	0.218	0.280	0.101
新两优 6 号	参数值	Cd0	CK	$0.779 \pm 0.005 ab$	$1.220 \pm 0.027 ab$	$0.287 \pm 0.013 bc$	$0.933 \pm 0.015 a$	$0.599 \pm 0.011 ab$
			T1	$0.778 \pm 0.006 ab$	$1.186 \pm 0.029 ab$	$0.296 \pm 0.014 a$	$0.919 \pm 0.015 a$	$0.615 \pm 0.012 a$
			T2	$0.772 \pm 0.010 b$	$1.289 \pm 0.111 a$	$0.293 \pm 0.036 a$	$0.958 \pm 0.082 a$	$0.614 \pm 0.029 a$
		Cd2	CK	$0.793 \pm 0.001 a$	$0.970 \pm 0.031 c$	$0.201 \pm 0.007 c$	$0.768 \pm 0.024 b$	$0.534 \pm 0.009 c$
			T1	$0.785 \pm 0.003 ab$	$1.128 \pm 0.025 abc$	$0.245 \pm 0.005 abc$	$0.899 \pm 0.016 a$	$0.581 \pm 0.007 bc$
			T2	$0.783 \pm 0.002 ab$	$1.085 \pm 0.036 bc$	$0.235 \pm 0.009 bc$	$0.849 \pm 0.027 ab$	$0.581 \pm 0.012 bc$
	方差分析	T		0.290	0.247	0.339	0.274	0.054
		Cd		0.052	0.002	0.000	0.008	0.000
		T×Cd		0.827	0.207	0.621	0.203	0.686

注: 数据为平均值 ± 标准差; 方差分析中的数据为 P 值。同列数据后小写字母不同表示同一水稻品种不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。*表示同一温度和 Cd 处理下不同品种间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

温度和 Cd 的复合作用未显著影响武运粳 30 号和新两优 6 号的比活性参数 ABS/RC、TRo/RC、ETo/RC 和 DIo/RC。Cd 处理显著降低了新两优 6 号的比活度参数($P<0.05$), 但未显著影响武运粳 30 号的比活度参数。增温处理显著增加了武运粳 30 号的比活度参数, 并未显著影响新两优 6 号的比活度参数。比较不同品种间比活性参数得知, 武运粳 30 号在 Cd2-T2 处理下的 ABS/RC、DIo/RC、TRo/RC 和 ETo/RC 均显著大于新两优 6 号。

2.5 温度和 Cd 处理对水稻生物量的影响

温度和 Cd 的复合作用显著降低了新两优 6 号根

生物量 ($P<0.05$), 但未显著影响武运粳 30 号的根生物量和两品种的茎叶生物量。与 CK-Cd0 相比, T1-Cd2 和 T2-Cd2 处理使新两优 6 号的根生物量分别显著减少了 54.38% 和 51.25%(表 3)。在相同温度下, Cd2 处理显著降低了新两优 6 号的茎叶和根生物量。在相同 Cd 处理下, 增温显著减少了武运粳 30 号茎叶生物量和新两优 6 号的根生物量。比较武运粳 30 号和新两优 6 号得知, 大部分处理的新两优 6 号的茎叶和根生物量大于武运粳 30 号, 其中, CK-Cd0、T1-Cd0、T2-Cd0 处理下的茎叶生物量及 T2-Cd0 处理下的根生物量都达到显著水平($P<0.05$)。

表 3 不同温度和 Cd 处理对武运粳 30 号和新两优 6 号各部位生物量的影响
Table 3 Biomass of Wuyungeng 30 and Xinliangyou 6 under different temperatures and Cd concentrations

水稻品种	项目	Cd 处理	温度处理	各部位干物质量(g/pot)	
				茎叶	根
武运粳 30 号	参数值	Cd0	CK	16.00 ± 0.60 a*	1.49 ± 0.06 a
			T1	11.93 ± 0.30 c*	1.27 ± 0.28 a
			T2	11.99 ± 0.01 c*	1.20 ± 0.07 a*
		Cd2	CK	14.08 ± 0.77 ab	1.48 ± 0.17 a
			T1	12.65 ± 1.66 bc	1.10 ± 0.21 a
			T2	10.99 ± 1.12 c	1.05 ± 0.10 a*
	方差分析	Cd		0.179	0.403
		T		0.000	0.085
		Cd×T		0.145	0.872
新两优 6 号	参数值	Cd0	CK	19.17 ± 0.36 a	1.60 ± 0.13 a
			T1	18.71 ± 1.14 ab	1.53 ± 0.01 a
			T2	17.80 ± 0.46 ab	1.51 ± 0.03 a
		Cd2	CK	15.55 ± 1.81 bc	1.20 ± 0.07 b
			T1	13.35 ± 0.13 c	0.73 ± 0.01 c
			T2	13.78 ± 0.93 c	0.78 ± 0.06 c
	方差分析	Cd		0.000	0.000
		T		0.263	0.030
		Cd×T		0.657	0.026

3 讨论

光合作用是植物生长发育的重要生理过程, 受高温、重金属胁迫等环境因子的影响。本研究结果表明, 外源 Cd 显著降低了武运粳 30 号和新两优 6 号的 P_n , 这主要与外源 Cd 对两个品种 SPAD、 C_i 、 G_s 和 T_i 的影响有关。据研究, SPAD 是影响水稻 P_n 的重要因素, P_n 与 SPAD 值呈正相关关系^[15]。Cd 处理降低武运粳 30 号和新两优 6 号的 SPAD 值是两品种 P_n 降低的原因之一(图 1)。胁迫条件对光合作用的限制因素主要分为气孔限制和非气孔限制^[13, 16]。气孔限制因素认为, 在胁迫条件下, 若植物叶片 G_s 和 C_i 降低引起

P_n 的下降, 则说明了植物的光合作用受到气孔限制; 当 C_i 和 G_s 升高, 而 P_n 下降, 则说明植物的光合作用受到非气孔限制^[17]。本研究中, 外源 Cd 增加了除 T1 外的武运粳 30 号的 C_i 及除 T2 外的 G_s , 而降低了新两优 6 号的 C_i 和 G_s (图 2)。外源 Cd 可能使武运粳 30 号的光合器官受到损伤, 叶绿素合成酶活性降低, 光合作用受到抑制, 从而降低净光合速率而 Cd 处理可能抑制新两优 6 号水稻叶片气孔的打开, 光合作用所需的 CO_2 供应不足, 从而抑制了水稻的光合作用^[6, 18]。这表明 Cd 胁迫主要通过非气孔因素限制武运粳 30 号的光合作用, 而通过气孔因素限制新两优 6 号的光合作用。

OJIP 曲线对光、热、寒冷、干旱、重金属或盐胁迫等各种环境的改变非常敏感,受到的环境胁迫不同,植物的 OJIP 曲线的变化趋势也不同。通过 OJIP 的变化轨迹,可以更好地了解 PS II 的原始光化学反应及光合机构电子传递状态等过程^[19]。在本研究中,增温均影响了两种水稻叶片的荧光动力学曲线的走向,这与前人研究^[20]结论一致。增温条件下,除 T2-Cd0 处理外,武运粳 30 号的 OJIP 荧光诱导曲线的 O 点至 J 点荧光强度增加,这与部分反应中心因为 Q_A 的减少而关闭有关^[19]。而新两优 6 号的 OJIP 曲线 O 点至 J 点荧光强度减少,这则说明水稻 PS II 反应中心的闭合需要更多的时间,其次是次级电子的捕获和缓慢还原^[21],那么荧光强度到达 F_m 所需的时间也就更长。Cd 胁迫也对光合过程的光化学效率有负面影响。Cd 能同时影响 PS II 的供体侧和受体侧。在供体侧,它抑制放氧复合体 OEC,而在受体侧,抑制了质体醌 Q_A 和泛醌 Q_B 之间的电子传递^[22]。有研究表明,如果 OJIP 曲线中的 J 相荧光上升,并且出现拐点 K(300 μ s),则说明 PS II 受体侧的 Q_A 到 Q_B 的电子传递受阻,PS II 供体侧的 OEC 发生了解离^[14]。本研究表明, Cd 处理使 T2 温度下武运粳 30 号叶片的 ΔK 和 ΔJ 略大于 0,这说明 Cd 既损伤了 PS II 供体侧 OEC,也影响了受体侧的电子传递,但 ΔI 小于 0,说明了 PS II 受损后逐渐恢复;而新两优 6 号的 ΔK 和 ΔJ 小于 0,说明水稻叶片的 PS II 供体侧的放氧复合体未受影响,而 Q_A 与 Q_B 之间的电子传递受到轻度抑制^[23]。本研究中,不同品种的水稻受到的损伤程度不同,所对应的适应机制也不同。武运粳 30 号的 PS II 反应中心受损程度大,其主要通过耗散剩下的激发能减轻伤害,而新两优 6 号受到的胁迫较小,叶片的 PS II 反应中心部分发生可逆性失活,启动了自我保护机制,形成能量陷阱,PS II 反应中心吸收了光能但不传递电子,当环境胁迫减缓或解除后,已失活的反应中心又能恢复活性^[23-24]。

当受到胁迫时, F_v/F_m 显著下降,PS II 反应中心失活,所以常用 F_v/F_m 值的变化来判断植物是否受到抑制^[25-26]。本研究中,增温显著降低了武运粳 30 号的 F_v/F_m ,但未显著影响新两优 6 号的 F_v/F_m 。这个结果表明,武运粳 30 号和新两优 6 号对温度具有不同的耐受能力,新两优 6 号对增温具有较强的耐受能力,但武运粳 30 号对增温的耐受能力较差。Cd 处理下武运粳 30 号的 SPAD 值下降幅度比新两优 6 号小,而温度处理下武运粳 30 号的 SPAD 值下降幅度比新两优 6 号大,可以进一步解释武运粳 30 号和新

两优 6 号对温度和 Cd 耐受能力的差异。通过分析比活性参数,能够更清楚地了解植物对光能的吸收、转化和耗散等情况^[14]。本研究中,增温显著提高武运粳 30 号的 ABS/RC、DIO/RC、TRo/RC、ETo/RC。在增温条件下,水稻通过增加热耗散能够防止电子传递链的过分还原,从而避免光合机构的过度破坏^[27-28]。这说明增温使水稻吸收的光能增加,但用于电子传递的光能的增加有限,剩下的光能则通过热耗散进行消耗,以此减缓由 PS II 反应中心活性降低造成的伤害^[29]。Cd 处理则显著降低了新两优 6 号大部分的比活性参数,说明了 Cd 胁迫抑制了水稻叶片的自我保护机制,通过热耗散消耗的光能减少,多余的光能所激发的电子转化成活性氧的比重提高,部分反应中心发生了不可逆性失活,进而影响水稻叶片对光能的吸收、传递与利用^[30]。遭受温度和 Cd 的双重作用后,两种水稻均启动了自我保护机制,减轻了 Cd 胁迫造成的负面影响,从而使水稻的比活性参数变化不明显。

增温或 Cd 处理影响作物光合作用进程,抑制作物光合产物的形成和运输。本研究中,增温或 Cd 的单一处理显著降低了武运粳 30 号的茎叶生物量。这可能是增温或 Cd 处理通过影响了类囊体结构,直接损伤了叶绿体和线粒体结构,造成细胞膜解体从而改变光合特性,本研究中增温或 Cd 处理降低武运粳 30 号的叶绿素含量及净光合速率证实了这一猜测^[31-32]。另外,增温或 Cd 处理破坏了水稻叶片 PS II 反应中心活性,降低了最大光化学效率,增加了热耗散的能量,从而导致水稻物质积累减少^[33]。温度或 Cd 处理虽然也显著降低了新两优 6 号茎叶生物量,但与武运粳 30 号相比,增温处理使新两优 6 号的茎叶生物量降低幅度较小。这主要与新两优 6 号对增温具有较高的耐受能力,增温处理对新两优 6 号的 SPAD、 P_n 、 F_v/F_m 及比活动参数的影响较小有关。

4 结论

Cd 和增温处理对水稻光合参数的影响与水稻品种有关。添加外源 Cd 显著降低了新两优 6 号的 SPAD 值和两品种的 P_n ;大部分 Cd 和温度处理下,新两优 6 号的 SPAD 值和 P_n 大于武运粳 30 号。Cd 和温度的复合作用未显著影响两品种的 F_v/F_m 和比活性参数。外源 Cd 处理未显著影响新两优 6 号的 F_v/F_m 值,但降低了新两优 6 号的比活度参数 ABS/RC、TRo/RC、ETo/RC 和 DIO/RC($P < 0.05$);增温处理显著降低了武运粳 30 号的 F_v/F_m ,而增加了比活性参数。Cd 和增温处理都减少了武运粳 30 号和新两优 6

号的茎叶和根生物量,但两者的复合作用对生物量的影响与水稻品种有关。根据温度和 Cd 处理对武运粳 30 号和新两优 6 号光合参数、荧光参数及生物量的影响结果可以得出武运粳 30 号对 Cd 具有较强的抗性而新两优 6 号对温度有较强的抗性。通过本研究可知,土壤 Cd 污染和增温对水稻光合作用及其生长具有一定的影响,且影响程度与水稻品种有关。本研究的结果将为气候变化下中低 Cd 污染稻田水稻的高产稳产及其管理提供理论依据。

参考文献:

- [1] 刘娟, 张乃明, 于泓, 等. 重金属污染对水稻土微生物及酶活性影响研究进展[J]. 土壤, 2021, 53(6): 1152-1159.
- [2] 张雨, 汪家家, 夏冰, 等. 外源秸秆对污染土壤氧化还原过程水分散性胶体态重金属的影响[J]. 土壤学报, 2024, 61(1): 163-173.
- [3] 环境保护部, 国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报[R]. 2014. <https://www.mee.gov.cn/gkml/sthjbgw/qt/201404/W020140417558995804588.pdf>
- [4] 罗秋红, 吴俊, 柏斌, 等. 水稻镉吸收与转运机理的研究进展[J]. 土壤, 2021, 53(6): 1142-1151.
- [5] 涂峰, 胡鹏杰, 李振炫, 等. 苏南地区 Cd 低积累水稻品种筛选及土壤 Cd 安全阈值推导[J]. 土壤学报, 2023, 60(2): 1-11.
- [6] 李陈贞, 孙亚莉, 刘红梅, 等. 镉胁迫下不同水稻品种幼苗生长及光合性能的差异[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2021, 47(2): 147-152.
- [7] 孙亚莉, 刘红梅, 徐庆国. 镉胁迫对不同水稻品种苗期光合特性与生理生化特性的影响[J]. 华北农学报, 2017, 32(4): 176-181.
- [8] Change Intergovernmental Panel on Climate. Climate change 2021 – The physical science basis[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2023.
- [9] 余欣, 童飞, 詹妮, 等. 干旱-高温交叉胁迫对水稻幼苗光合特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(3): 72-78.
- [10] 尤翠翠, 贺一哲, 徐鹏, 等. 高温胁迫对水稻生长发育的伤害效应及其防御对策[J]. 浙江农业学报, 2023, 35(1): 10-22.
- [11] 李兴华, 张盛, 周强, 等. 抽穗期高温对不同品种水稻产量的影响及差异[J]. 中国农学通报, 2019, 35(9): 1-6.
- [12] 张文怡, 白涛, 何东, 等. 抽穗期高温胁迫对水稻花粉和光合特性的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2022, 48(4): 379-385.
- [13] 杜尧东, 李键陵, 王华, 等. 高温胁迫对水稻剑叶光合和叶绿素荧光特征的影响[J]. 生态学杂志, 2012, 31(10): 2541-2548.
- [14] 李岩宸, 杨再强, 杨立, 等. 苗期高温高湿条件对黄瓜叶片光系统 II 中心叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业气象, 2022, 43(11): 912-922.
- [15] 王弼琨, 于德彬, 赵洪颜, 等. 超高产大豆发育期不同节位叶片净光合速率与 SPAD 值变化分析[J]. 大豆科学, 2022, 41(2): 172-178.
- [16] 杨泽粟, 张强, 郝小翠. 自然条件下半干旱雨养春小麦生育后期旗叶光合的气孔和非气孔限制[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(2): 174-182.
- [17] 高冠龙, 冯起, 张小由, 等. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述[J]. 干旱区研究, 2018, 35(4): 929-937.
- [18] 张洪, 赵丽娟, 王创云. 土壤中镉离子对红芸豆幼苗叶绿素荧光的影响[J]. 山西农业科学, 2019, 47(11): 1999-2002.
- [19] 胡雪华, 闫霄枫, 胡文海. 短时强光对绿萝快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响[J]. 井冈山大学学报(自然科学版), 2022, 43(6): 33-39.
- [20] Mathur S, Jajoo A, Mehta P, et al. Analysis of elevated temperature-induced inhibition of photosystem II using chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat leaves (*Triticum aestivum*)[J]. Plant Biology, 2011, 13(1): 1-6.
- [21] Mathur S, Jajoo A. Arbuscular mycorrhizal fungi protects maize plants from high temperature stress by regulating photosystem II heterogeneity[J]. Industrial Crops and Products, 2020, 143: 111934.
- [22] Sigfridsson K G V, Bernát G, Mamedov F, et al. Molecular interference of Cd²⁺ with photosystem II [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 2004, 1659(1): 19-31.
- [23] 刘英, 雷少刚, 宫传刚, 等. 采煤沉陷裂缝区土壤含水量变化对柠条叶片叶绿素荧光的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(9): 3267-3276.
- [24] Y Lee H, -N Hong Y, Chow W S. Photoinactivation of photosystem II complexes and photoprotection by non-functional neighbours in *Capsicum annuum* L. leaves[J]. Planta, 2001, 212(3): 332-342.
- [25] 苗婷婷, 曹志华, 刘俊龙, 等. 淹水胁迫对 2 个薄壳山核桃品种苗期生长及叶绿素荧光特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(16): 138-146.
- [26] Kalaji H M, Jajoo A, Oukarroum A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(4): 102.
- [27] Janeczko A, Koscielniak J, Pilipowicz M, et al. Protection of winter rape photosystem 2 by 24-epibrassinolide under cadmium stress[J]. Photosynthetica, 2005, 43(2): 293-298.
- [28] 铁得祥, 胡红玲, 喻秀艳, 等. 桢楠幼树光合特性对镉胁迫的响应[J]. 生态学报, 2020, 40(11): 3738-3746.
- [29] 赵霞, 杨华伟, 刘然方, 等. 水稻热耗散对逆境的响应[J]. 中国水稻科学, 2016, 30(4): 431-440.
- [30] 孟力力, 闻婧, 张俊, 等. Cd²⁺胁迫对鸡爪槭 PS II 叶绿素荧光动力学特性的影响[J]. 江苏农业学报, 2014, 30(2): 398-404.
- [31] 刘春溪, 孙备, 王国骄, 等. 开放式增温对梗稻光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态环境学报, 2018, 27(9): 1665-1672.
- [32] 刘尚佳, 吕尧, 曹逼力, 等. 高温渍涝胁迫对姜叶片光合作用和氮代谢的影响[J]. 园艺学报, 2022, 49(5): 1073-1080.
- [33] 吴思佳, 李仁英, 谢晓金, 等. 抽穗期高温对水稻叶片光合特性、叶绿素荧光特性和产量构成因素的影响[J]. 南方农业学报, 2021, 52(1): 20-27.