

铁、镉及其互作对水稻光合原初反应的影响

杨磊 金延迪 刘侯俊

(沈阳农业大学土地与环境学院, 110866, 辽宁沈阳)

摘要 铁(Fe)在植物光合作用中发挥着重要作用,而镉(Cd)则对光合作用产生多方面的干扰。叶绿素荧光能够反映光合系统活性及电子传递效率。研究Fe、Cd及其交互作用对光合速率及叶绿素荧光参数的影响,揭示水稻光合原初反应对Fe、Cd处理的响应及其机制。采用土培盆栽方式,研究0(Fe0)、1.0(Fe1)和2.0g/kg(Fe2)3个Fe浓度以及0(Cd0)和2.0mg/kg(Cd2)2个Cd浓度处理下水稻光合作用参数、叶绿素荧光参数和即时荧光动力学曲线(OJIP)的变化规律。结果表明,水稻生长前期Fe1处理光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)及叶绿素荧光强度提高,而Fe2和Cd2处理均降低。水稻生长后期Fe1和Fe2处理均有利于维持较高的 P_n 、 C_i 、 G_s 及叶绿素荧光强度,但Cd对这些指标表现为抑制作用。水稻生长前期,Fe、Cd均提高最大光化学效率(F_v/F_m),生长后期Fe0Cd2或Fe2Cd2处理 F_v/F_m 却显著降低。Fe1处理不仅对水稻光合作用具有明显促进作用,还能缓解Cd对光合作用的干扰,而Fe2处理显著抑制光合作用,降低水稻干物质累积。Cd2处理导致光合作用下降,同时扰乱Fe在光合作用中的生理功能。因此,稻田土壤中施用适量的铁肥有利于促进水稻光合作用,降低Cd毒害。

关键词 铁; 镉; 水稻; 光合原初反应; 叶绿素荧光

光合作用是绿色植物利用叶绿素等光合色素将 CO_2 和水转化为有机物,并释放出 O_2 的过程。光合作用由原初反应、同化力形成和碳同化3个基本阶段组成。正常情况下,光合系统II(PS II)反应中心裂解水分子产生电子,电子经一系列电子传递体传递,最终形成NADPH和ATP,为 CO_2 的同化提供能量。光合作用是地球上最重要的生化反应,是作物产量和品质形成的决定因素,它对养分变化和外界胁迫高度敏感^[1]。

铁(Fe)是植物的必需营养元素,对光合作用意义重大。植物叶片中80%的Fe存在于叶绿体内,这些Fe结合在类囊体膜蛋白中,有利于维持类囊体膜结构和功能的完整性^[2],在光合电子传递链中Fe以血红素Fe卟啉复合体为辅基的细胞色素和含硫的铁氧还蛋白参与光合电子传递^[3],铁氧还蛋白在光合电子传递链末端将电子传递给分子氧(O_2),形成超氧自由基($O_2^{\cdot-}$),同时Fe又参与清除自由基的酶系统的形成和活化,如FeSOD、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD),以此保持细胞内自由基动态平衡^[4]。

镉(Cd)是毒性极强的重金属元素,Cd对光

合作用的干扰体现在以下几个方面:使植物叶片亚细胞结构发生变化,Cd处理的植物叶绿体的基粒变形,类囊体膜扩大,质体小球和淀粉粒数量和体积增加^[5];Cd处理减少叶绿体中叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素等含量,扰乱气孔运动^[6-7];Cd可以代替锌结合在碳酸酐酶中,干扰光合作用中 CO_2 的固定;Cd诱导活性氧(ROS)产生,进一步诱导细胞膜的脂质过氧化^[8]。

Fe、Cd在光合过程中具有复杂的交互作用。增加植物Fe营养能够降低植物体内Cd含量,缓解Cd对植物光合作用的抑制^[9-11]。Cd供应会减少菜豆叶片叶绿素和类胡萝卜素的含量,降低光合系统I(PS I)和PS II的活性,而中等过量的Fe能够减轻Cd胁迫对这些指标的影响^[12]。在卡尔文循环中,Cd的供应增加了叶片中ATP含量,抑制二磷酸核酮糖羧化酶(RuBisCo)活性,供应Fe时Cd的这些作用减弱^[12]。对印度芥菜幼苗供Fe能够保护叶绿体中类囊体免受Cd毒害^[13],对蚕豆和白杨幼苗同时供应Fe、Cd,叶片叶绿素含量、光合活性以及生物量较单独供应Cd有所增加^[14]。

如上所述,Fe、Cd互作对光合作用影响机制研

作者简介:杨磊,从事植物营养生理研究,E-mail: 1026542765@qq.com

刘侯俊为通信作者,从事植物营养与施肥研究,E-mail: liuhoujun_0@syau.edu.cn

基金项目:国家重点研发计划(2018YFD0200200);辽宁省自然科学基金(2020-MS-200)

收稿日期:2020-08-14;修回日期:2020-11-13;网络出版日期:2021-07-12

究已经取得一定的进展,但是在水稻上研究不多,在叶片叶绿素荧光特性方面鲜见报道。叶绿素荧光与植物光合作用之间存在着密切关系,其强度的变化不仅能反映 PS II 和 PS I 中光能捕获和电子传递,也能反映 CO₂ 固定等过程^[15-16]。近年来作为植物光合作用的探针,叶绿素荧光技术在植物生理学研究中被广泛应用^[17]。本课题组前期研究^[11]结果表明,1.0g/kg Fe 处理能够促进水稻生长,同时减缓 2.0mg/kg Cd 对水稻产生的不利影响。针对稻田土壤有效 Fe 含量高,经常出现水稻 Fe 毒害的情况^[18],本研究进一步揭示 2.0g/kg Fe 是否也可以减轻 Cd 的负面作用,或者 2.0mg/kg Cd 是否可以缓减高 Fe 的毒害,并且利用叶绿素荧光技术,从光合原初反应角度深入剖析其内在原因。研究有助于进一步了解 Fe 抑制植物 Cd 毒害的机制。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2017 年在沈阳农业大学试验基地进行,供试土壤采集于沈阳农业大学水稻研究所稻田。土壤 pH 6.7,有机质 20.8g/kg,全氮 1.98g/kg,有效磷 19.9mg/kg,速效钾 46mg/kg, DTPA-Fe 72.3mg/kg, DTPA-Cd 0.135mg/kg。将自然风干土壤过 3mm 筛,并施 N 0.2g/kg、P₂O₅ 0.15g/kg 和 K₂O 0.2g/kg 作基肥,以分析纯(NH₄)₂SO₄、KH₂PO₄ 和 K₂SO₄ 配制溶液,先与少量土壤充分混合,再将这土壤与其他土壤混匀。将 Cd (3CdSO₄·8H₂O) 和 Fe(FeSO₄·7H₂O)以溶液的形式与一定量已施入基肥的土壤充分混匀。土壤中添加 Fe 浓度分别为 0、1.0 和 2.0g/kg,分别记作 Fe0、Fe1 和 Fe2, Cd 浓度分别为 0 和 2.0mg/kg,分别记作 Cd0 和 Cd2。将准备好的土壤装入 10cm(直径)×20cm(高)的塑料盆,4.5kg/盆。装盆完毕,每盆加等量去离子水保持土壤湿润,平衡 2 周。2017 年 5 月 26 日将预培养三叶期的水稻(沈稻 6 号)幼苗移栽到塑料盆中,每盆 2 株,同时淹水,保持水面深约 2cm。二因素完全随机设计,共 6 个处理,记作 Fe0Cd0、Fe0Cd2、Fe1Cd0、Fe1Cd2、Fe2Cd0 和 Fe2Cd2。每个处理重复 4 次,共 24 盆。

1.2 指标测定

1.2.1 光合参数 水稻移栽后分别在 6 月 22 日(分蘖期)、7 月 11 日(拔节期)、7 月 31 日(孕穗期)、

8 月 21 日(扬花期)和 9 月 11 日(蜡熟期)用 SPAD504 活体叶绿素测定仪测定叶绿素含量(SPAD 值);用便携式光合系统仪(Li-6400XT, Open 6.1, Li-Cor Biosciences, Lincoln, NE, 美国)测定光合速率(P_n)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和气孔导度(G_s),光源为仪器自带红蓝光源,设置光强为 800 μ mol/(m²·s),于上午 9:00-11:00 测定,各参数稳定后保存数据。每盆每株水稻均选择主茎上第 1 片完全展开叶测定,每盆测定 2 次,每个处理测定 8 次,计算平均值。

1.2.2 叶绿素荧光 利用连续激发式多功能植物效率分析仪 M-PEA(Hansatech Instruments, 英国)测定光合指标所用叶片叶绿素荧光诱导动力学参数,每个处理测定 8 次,测定前叶片暗适应 30min,在 5000 μ mol/es/(m²·s)连续记录 0.01~2000.00ms 的荧光强度。叶片经过充分暗适应后,PS II 反应中心处于完全开放状态(即所有电子受体全部处于氧化状态),打开测量光测得的荧光量为初始荧光产量,即最小荧光(F_0),当 PS II 反应中心完全关闭时(即所有电子受体全部处于还原状态)测得的荧光量为最大荧光产量(F_m),根据 F_m 和 F_0 计算 PS II 的最大量子产量 $F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$ 和相对荧光 $V_t=(F_t-F_0)/(F_m-F_0)$,以及表示 PS II 吸收光能向电子受体转移的潜能指数(PI)。

1.2.3 产量和植株干重 水稻成熟后,将整个植株从钵钵中取出,使植株与土壤脱离,用不锈钢刀将根系和地上部分开,地上部称鲜重后直接装入纸袋,105℃杀青 20min,70℃烘干。将烘干地上部取出,取下籽粒并称重,记作籽粒干重,除籽粒之外的干重为茎叶干重。

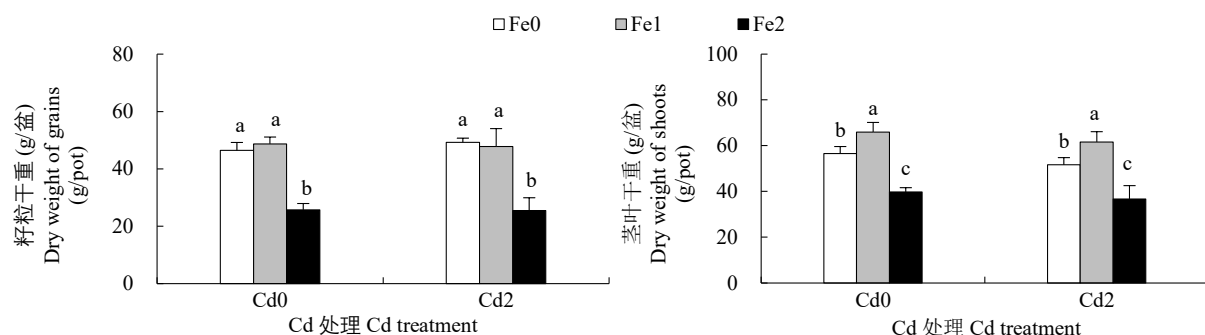
1.3 数据处理与统计分析

采用 SAS 9.1.3 统计软件进行二因素方差分析,运用 LSD 法进行多重比较,用平均值±标准差($n=4$)表示;采用 Excel 2019 作图。

2 结果与分析

2.1 不同 Fe、Cd 处理对水稻籽粒和茎叶干重的影响

从图 1 可以看出,无论土壤中是否添加 Cd, Fe2 处理水稻籽粒和茎叶干重均显著低于 Fe1 和 Fe0 处理,Fe1 处理籽粒干重与 Fe0 无显著性差异,茎叶干重则显著高于 Fe0 处理。在所有 Fe 浓度下,与 Cd0 相比, Cd2 处理对水稻籽粒干重未产生显著



不同小写字母表示同一 Cd 水平下, 不同 Fe 处理之间具有显著性差异 ($P < 0.05$)

Different lowercase letters indicate significant difference among Fe treatments at the same Cd level ($P < 0.05$)

图 1 收获期不同 Fe、Cd 处理水稻籽粒和茎叶干重

Fig.1 Dry weight of grains and shoots of rice at harvest under different Fe, Cd treatments

影响 ($P=0.6573$); 但 Cd2 处理能降低茎叶干重。

2.2 不同 Fe、Cd 处理对水稻各生育期叶片光合作用指标的影响

图 2 表明, 在水稻整个生育期, 无论土壤中是否加 Cd, Fe2 处理 SPAD 值显著高于 Fe0 和 Fe1 处理, 而且随着生育期推进这种趋势越来越明显。分蘖期和拔节期叶片 P_n 、 C_i 以及 G_s 表现为 Fe2 处理

显著低于 Fe0 和 Fe1 处理。孕穗期这三项指标各处理间均无显著性差异。扬花期 Fe2Cd2 处理 P_n 显著高于其他处理, Fe0Cd0 和 Fe2Cd0 处理 C_i 显著高于 Fe1Cd2、Fe2Cd2 和 Fe1Cd0 处理; Fe2 处理 (Fe2Cd0 和 Fe2Cd2) G_s 显著高于 Fe0 和 Fe1 处理。蜡熟期 Fe2Cd0 处理 P_n 显著高于其他处理, 其次是 Fe1Cd0, 加 Cd 处理最低。

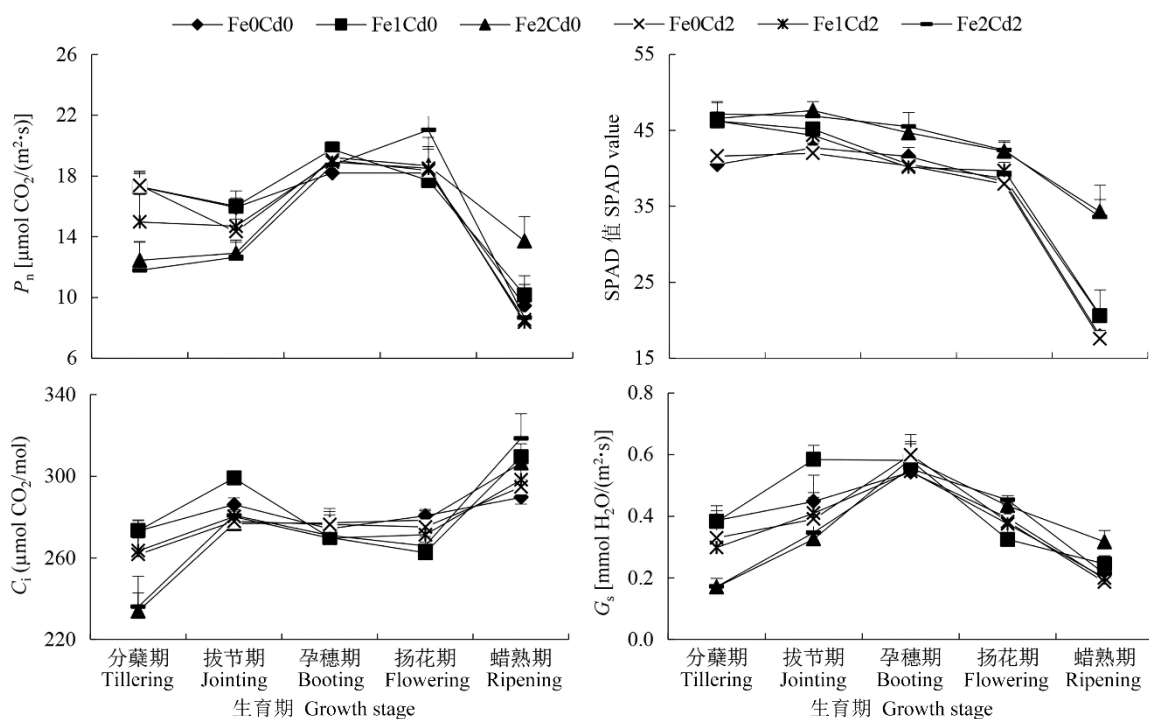


图 2 水稻不同生育期叶片 P_n 、 C_i 、SPAD 值和 G_s

Fig.2 P_n , C_i , SPAD value and G_s in leaves of rice at different growth stages

由表 1 可知, 只有拔节期 Cd 处理 SPAD 值降低, 其他时期 Cd 对 SPAD 值均未产生显著影响。分蘖期和拔节期叶片 P_n 、 C_i 以及 G_s 一般表现为 Cd2 处理低于 Cd0 处理 (除分蘖期光合速率), 孕穗期 Cd 对这 3 项指标均无显著影响, 扬花期 Fe2Cd2 处

理 P_n 显著高于其他处理, 蜡熟期 Fe0Cd2 处理显著降低 P_n 和 G_s (图 2)。

不同处理之间在不同生育时期的部分光合作用指标有明显交互作用 (表 1)。分蘖期, Fe0Cd2 和 Fe1Cd0 处理 P_n 较高, 而 Fe1Cd2 处理 P_n 显著降低。

拔节期, Fe1Cd0 处理显著增加 C_i 和 G_s , Fe1Cd2 处理这两项指标则没有增加。蜡熟期, Fe2Cd0 处理显著增加 P_n , 而 Fe2Cd2 处理 P_n 没有增加, C_i 则出现相反规律。

表 1 水稻不同生育期叶片 P_n 、 C_i 、SPAD 值和 G_s 方差分析
Table 1 Analysis of variance on P_n , C_i , SPAD value and G_s in leave of rice at different growth stages

指标 Index	处理 Treatment	分蘖期 Tillering stage	拔节期 Jointing stage	孕穗期 Booting stage	扬花期 Flowering stage	蜡熟期 Ripening stage
P_n	Cd	*	**	ns	*	**
	Fe	**	**	ns	*	**
	Cd×Fe	ns	ns	*	ns	*
C_i	Cd	ns	**	ns	ns	ns
	Fe	**	**	*	**	**
	Cd×Fe	ns	**	ns	**	**
SPAD 值 SPAD value	Cd	ns	**	ns	ns	ns
	Fe	**	**	**	**	**
	Cd×Fe	ns	ns	ns	ns	ns
G_s	Cd	**	**	ns	ns	**
	Fe	**	**	ns	**	**
	Cd×Fe	ns	**	ns	ns	ns

“*”表示差异显著 ($P<0.05$), “**”表示差异极显著 ($P<0.01$), ns 表示无显著差异, 下同
“*” indicates significant difference ($P<0.05$), “**” indicates extremely significant difference ($P<0.01$), ns means not significant difference, the same below

2.3 不同 Fe、Cd 处理对水稻各生育期叶片荧光动力学参数的影响

F_v/F_m 能够反映 PS II 反应中心最大光能转换效率, 即潜在最大光合能力。如图 3 和表 2 所示, 分蘖期 Fe1Cd0、Fe1Cd2、Fe2Cd0 和 Fe2Cd2 处理的 F_v/F_m 值显著增加。其他时期, Fe 对 F_v/F_m 无显著影响。PI 表示 PS II 吸收光能向电子受体转移的潜

能。除孕穗期, 水稻其他生育期, Fe2Cd0 和 Fe2Cd2 处理显著增加 PI 值, 孕穗期之前单独 Fe 处理效果比 Fe、Cd 共同处理效果更明显。分蘖期和拔节期, Fe2Cd0 和 Fe2Cd2 处理显著降低最小荧光 (F_o), 而蜡熟期则显著增加 F_o 。孕穗期 Fe1Cd0 和 Fe2Cd0 处理, F_m 略有下降; 蜡熟期 Fe2Cd0 处理, F_m 显著上升。

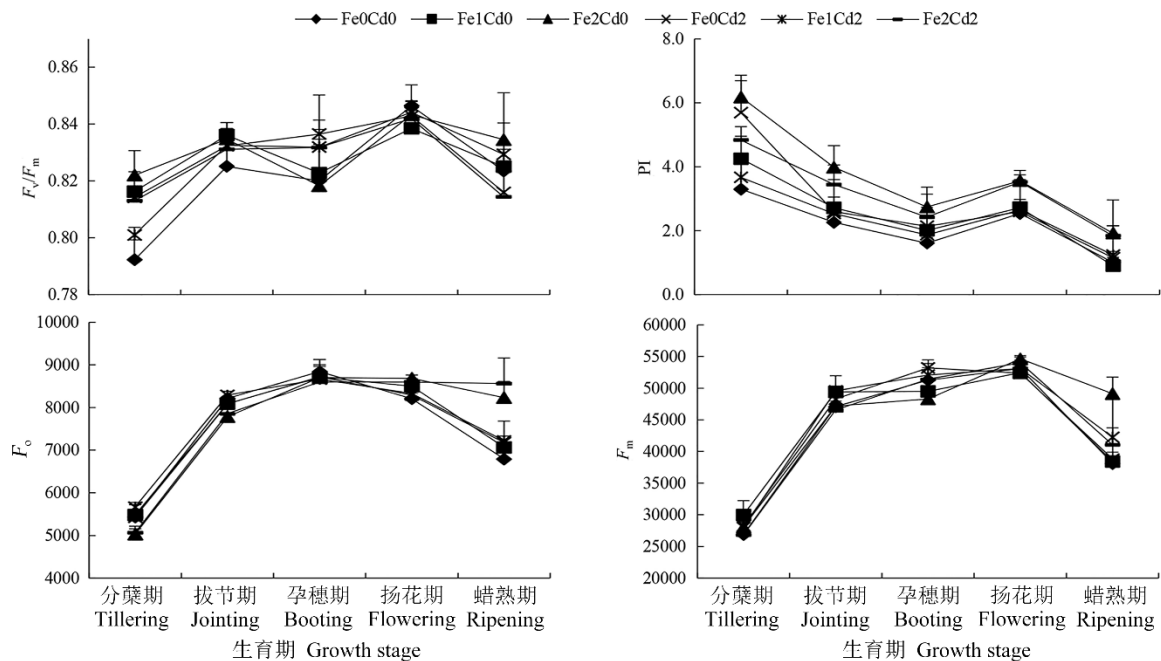


图 3 不同生育期水稻叶片 F_v/F_m 、PI、 F_o 和 F_m
Fig.3 F_v/F_m , PI, F_o and F_m in leaves of rice at different growth stages

孕穗期之前, 与 Fe0Cd0 相比, Fe0Cd2 处理可显著增加 F_v/F_m , 但蜡熟期则出现下降趋势。孕穗期,

表 2 水稻不同生育期叶片 F_v/F_m 、PI、 F_o 和 F_m 方差分析
Table 2 Analysis of variance on F_v/F_m , PI, F_o , and F_m in leaves of rice at different growth stages

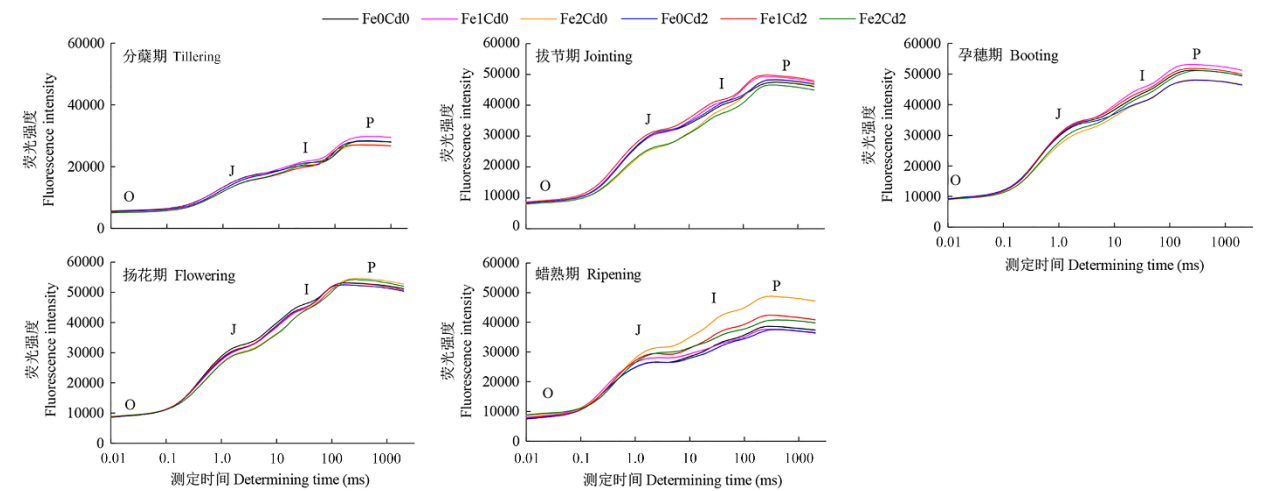
指标 Index	处理 Treatment	分蘖期 Tillering	拔节期 Jointing	孕穗期 Booting	扬花期 Flowering	蜡熟期 Ripening
F_v/F_m	Cd	ns	ns	*	ns	ns
	Fe	*	ns	ns	ns	ns
	Cd×Fe	**	ns	ns	ns	ns
PI	Cd	ns	ns	ns	ns	ns
	Fe	**	**	ns	**	**
	Cd×Fe	**	ns	ns	ns	ns
F_o	Cd	ns	ns	ns	ns	ns
	Fe	**	**	ns	ns	**
	Cd×Fe	ns	ns	ns	**	ns
F_m	Cd	ns	ns	**	ns	ns
	Fe	*	*	*	**	**
	Cd×Fe	*	ns	ns	ns	*

Fe0Cd2 处理 F_m 有所增加。
Fe、Cd 交互作用体现在：分蘖期，Fe1Cd0、Fe2Cd0 处理显著增加 F_v/F_m 和 PI，但同时加 Cd 后，增加的程度有所下降。蜡熟期，Fe2Cd0 处理 F_m 显著上升，Fe2Cd2 上升幅度减小。

2.4 水稻叶片叶绿素即时荧光动力学 (OJIP) 和相对荧光差值曲线

图 4 显示 0.01~2000.00ms 的叶绿素即时荧光。从图 4 可以看出，分蘖期所有处理荧光强度最低，之后逐渐升高，扬花期达到最高，蜡熟期又有所降低。分蘖期和扬花期处理之间差异相对较小，而拔节期，孕穗期和蜡熟期各处理间差异较大。

图 5 为标准化以后的相对荧光差值，即 0.01~2000.00ms 每个记录点，所有处理的可变荧光与对



O、J、I、P 分别表示光照后 10~15 μ s、2ms、30ms 和 0.3~2000ms 时的荧光信号，下同
O, J, I, P indicate fluorescent signal at 10~15 μ s, 2ms, 30ms and 0.3~2000ms after illumination, the same below

图 4 不同生育期水稻叶片叶绿素即时荧光动力学曲线
Fig.4 Kinetic curve of chlorophyll fluorescence intensity of leaves of rice at different growth stages

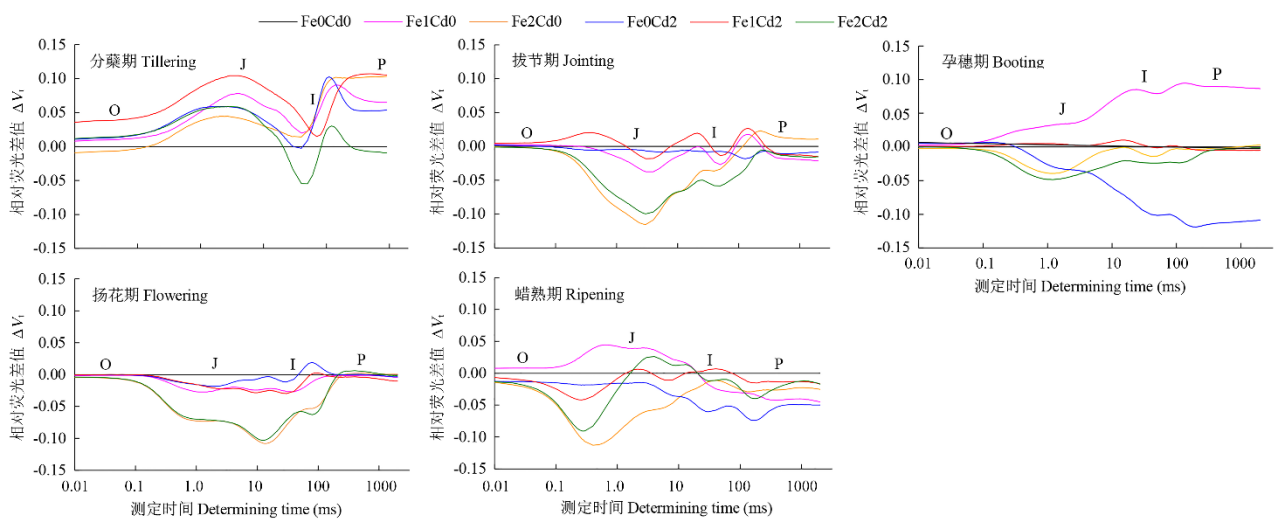


图 5 不同生育期水稻叶片叶绿素相对荧光差值曲线
Fig.5 Kinetic curve of relative chlorophyll fluorescence intensity of leaves of rice at different growth stages

照处理 (Fe0Cd0) 的可变荧光之差, 可更清晰地表达了处理与对照之间的差异, 更能看出处理效果。如图 5 显示, 分蘖期所有处理几乎整个记录时间内, V_i 均高于对照 Fe0Cd0 处理。这与分蘖期最大光化学效率 F_v/F_m 和 PI 变化规律一致, 说明生长初期水稻吸收的少量 Fe 和 Cd 对光合活性具有刺激作用。但随着生育期推进, Fe、Cd 对光合活性和电子传递的影响不同于生长初期, 拔节期和扬花期从 O 点到 P 点, Fe2Cd2 和 Fe2Cd0 处理的 V_i 都显著降低, 孕穗期和蜡熟期从 O 点到 J 点 Fe2Cd2 和 Fe2Cd0 处理的 V_i 降低幅度最大。孕穗期和蜡熟期, 从 O 点到 P 点, 单独 Cd 处理 V_i 也显著降低。孕穗期, 从 O 点到 P 点, Fe1Cd0 处理 V_i 均显著增加, 蜡熟期, 从 O 点到 I 点, Fe1Cd0 处理 V_i 均明显增加, Fe1Cd2 处理 V_i 增加不明显。说明高浓度 Fe 和 Cd 对光合作用活性及原初反应电子传递链各组分均有抑制作用, 低浓度 Fe 却有促进作用, 而 Cd 消除了低浓度 Fe 的这种作用。

3 讨论

3.1 不同 Fe、Cd 处理对水稻各生育期光合作用指标的影响

光合速率下降受气孔和非气孔因素影响^[18-19]。本试验中水稻生长初期 (孕穗期之前) Fe1Cd0 处理 P_n 、 G_s 和 C_i 高于 Fe2Cd2 处理。可见 Fe1Cd0 处理有利于水稻叶片气孔开张, 促进 CO_2 向细胞内部扩散, 利于光合作用进行。但 Fe2Cd2 处理 P_n 下降, 同时 G_s 和 C_i 也下降 (图 2), 说明高浓度 Fe 和 Cd 对叶片气孔运动产生干扰, 限制 CO_2 扩散, 从而阻止光合作用正常进行。这种现象在其他作物上也有报道^[20], 例如番茄叶片喷施 $400\mu mol/L$ Fe 与 $200\mu mol/L$ Fe 处理相比, P_n 、 G_s 和蒸腾速率降低。有关 Cd 扰乱气孔运动的报道很多, 贺国强等^[21]报道, 在低于 $75\mu mol/L$ Cd 胁迫下烤烟叶片 P_n 的降低主要与 G_s 的降低有关, 但当 Cd 浓度增加到 $100\mu mol/L$ 时, 烤烟叶片光合能力的降低为气孔和非气孔因素共同限制的结果。

水稻生长后期 (扬花期到蜡熟期), 光合指标对 Fe、Cd 响应逐渐转化为 Fe 处理有利于维持较高的 P_n 、 C_i 和 G_s , 尤其在蜡熟期, Fe2 维持较高光合效率的作用更为明显 (图 2)。一般作物到成熟期时叶片中 SPAD 值下降, 光合作用逐渐减弱, 而 Fe2 处理的水稻叶片 SPAD 值一直保持较高水平, 因此光

合作用也相对较高。尽管如此, Fe2 处理水稻茎叶和籽粒干重仍然显著下降, 这是因为水稻生物量形成的营养生长期, Fe2 处理明显抑制水稻光合作用。水稻生长后期, 不同 Fe 处理, Cd 对光合作用的抑制更加严重, G_s 和 P_n 降为最低, 随着水稻生长, 叶片中累积 Cd 越多, Cd 的毒性表现越明显。

3.2 不同 Fe、Cd 处理对水稻各生育期叶片荧光动力学参数的影响

叶绿素荧光与植物光合作用之间存在着密切关系, 其强度的变化不仅能反映光能吸收、激发能传递和光化学反应等光合作用的原初反应过程, 而且与电子传递、质子梯度的建立、ATP 合成和 CO_2 固定等过程有关^[15-16]。叶绿素荧光参数 F_v/F_m 反映 PS II 反应中心最大光能转换效率。在逆境条件下, F_v/F_m 显著降低, 因此, F_v/F_m 常作为光抑制或者 PSII 受伤害情况的指标。PI 是光能向电子受体转移的潜能指标, 能够更敏感、更准确地反映光合电子传递效率。而即时荧光动力学曲线, 即 OJIP 曲线, 则能反映光合电子传递链中每个传递体逐步发生还原反应的过程^[17]。

本试验中, 水稻生长前期, Fe1Cd0 和 Fe2Cd0 处理均有利于提高 F_v/F_m 、PI 值和 OJIP 各点叶绿素荧光强度。Fe 在植物体内的重要功能就在于参与光合色素和电子传递物质的合成^[22], 从 SPAD 值可以看出, 无论土壤中是否加 Cd, 分蘖期和拔节期 Fe1 和 Fe2 处理的 SPAD 值显著高于 Fe0 处理, 证明 Fe 供应确实增加了叶绿素等光合色素的含量^[23], 提高光能的吸收效率。Fe 供应也可以增加铁氧环蛋白含量, 从而提高电子传递速率^[2,24]。单独 Cd2 处理对 F_v/F_m 、PI 和荧光强度也表现出短暂刺激作用, Cd 虽然是有毒重金属元素, 但是它可以通过 Fe、Zn、Ca 等元素的吸收运输通道进入植物体, 并取代这些元素结合在细胞关键部位。

水稻生长后期, $2.0g/kg$ Fe 处理仍然保持较高的 F_v/F_m 、PI、 F_o 和 F_m 值, 但是从拔节期开始, 相对荧光 ΔV_i 从 O-J-I-P 各点却显著下降。 F_v/F_m 只反映了吸收的光能被捕获的效率, 无法反映 PSII 的活性, 以及对光能吸收、捕获和电子传递以及 PSII 供体侧和受体侧活性的细致变化。而 OJIP 荧光动力学则可以, 根据 Strasser^[25]的理论, O-J 反映 PSII 受体侧 QA 和 QB 的还原状态, J 点是 PS II 的电子受体 QA 第 1 次被完全还原态时的荧光; J-I 对应 PQ 库的还原反应, I 点反映快还原型 PQ 库和慢还原

型 PQ 库的大小; I-P 对应 PSI 的电子受体还原状态。可见, 2.0g/kg Fe 处理对整个光合电子传递链各环节均有抑制作用, 尤其对 I 点之前即 QA-QB-PQ 的电子传递影响更显著。1.0g/kg Fe 在孕穗期和蜡熟期增加 O-J-I-P 各点 ΔF_t 值, 与 2.0g/kg Fe 处理出现相反效果, 表明适量 Fe 供应不但能够增加光能的吸收效率, 也可以提高电子传递效率。随着水稻生长, 2.0mg/kg Cd 处理对光合作用的破坏效应逐渐突显, 导致蜡熟期 F_v/F_m 和荧光强度显著下降, ΔF_t 在孕穗期和蜡熟期 O-J-I-P 各点都下降, 而且在 J 点之后下降幅度越来越大, Cd 对光合电子传递的阻滞作用主要在 PQ 和 PSI, 进一步证明 PSII 和 PSI 对 Cd 毒性都较敏感^[26]。

3.3 不同 Fe、Cd 处理在水稻光合过程中的交互作用

在水稻生育期的 O-J-I-P 各点 Fe1Cd2 处理 ΔF_t 均高于 Fe1Cd0 处理, 因此适量 Fe 消除了 Cd 对光合电子传递的阻滞作用, 减弱了由于 Cd 处理导致的电子传递速率的下降。这一定程度上解释了 1.0g/kg Fe 消除 2.0mg/kg Cd 引发的水稻茎叶干物质累积降低的现象。类似的研究结果^[27-29]报道, Cd 胁迫降低了水稻光合电子传递速率, 而外源 Fe 能够恢复电子传递速率。这可能是累积在叶绿体中的 Fe 通过竞争作用, 使得 Cd 不能占据反应位点, 因此不能产生破坏作用^[30-31]。

与 Fe1Cd0 和 Fe2Cd0 处理相比, Fe2Cd2 处理显著降低了 P_n 、 C_i 、 G_s 、 F_v/F_m 、PI 和 F_m 值, 可见 Cd 也可以干扰 Fe 在光合过程中的功能发挥。首先 Cd 不但阻止根系对 Fe 的吸收^[32], 而且减少 Fe 向地上部运输^[33], 引起植物体内 Fe 含量下降和缺乏。Solti 等^[30]发现, Fe 缺乏是 Cd 胁迫下灰背杨 (*Populus jacquemontiana* var. *glauca*) 叶片光合活性降低的最主要原因之一, Cd 限制了 Fe 由茎向叶的转运, 导致叶绿体中 Fe 含量降低。Cd 也可以通过竞争作用占据 Fe 的位点, 例如 Cd 替代 Fe 使得叶绿素和铁氧环蛋白合成受阻, 因此吸收光能和电子传递随之减少^[34]。

4 结论

土壤中添加 1.0g/kg Fe 对水稻光合作用具有明显促进作用, 并且能缓解 Cd 对光合作用的干扰, 而土壤中添加 2.0g/kg Fe 显著抑制光合作用, 降低水稻干物质累积。2.0mg/kg Cd 施用导致光合作用效率下降, 同时扰乱 Fe 在光合作用过程中的生理

功能。因此, 稻田土壤中施用适量的 Fe 肥有利于促进水稻光合作用, 降低 Cd 毒害。

参考文献

- [1] Yadavalli V, Neelam S, Rao A, et al. Differential degradation of photosystem I subunits under iron deficiency in rice. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(8): 753-759.
- [2] Adamski J M, Peters J A, Danieloski R, et al. Excess iron-induced changes in the photosynthetic characteristic of sweet potato. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(17): 2056-2062.
- [3] Hänsch R, Mendel R R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(3): 259-266.
- [4] Vigan G, Zocchi G, Bashir K, et al. Signals from chloroplasts and mitochondria for iron homeostasis regulation. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(6): 305-311.
- [5] Daud M K, He Q L, Lei M, et al. Ultrastructural, metabolic and proteomic changes in leaves of upland cotton in response to cadmium stress. *Chemosphere*, 2015, 120: 309-320.
- [6] Zhou Y, Diao M, Cui J X, et al. Exogenous GSH protects tomatoes against salt stress by modulating photosystem II efficiency, absorbed light allocation and H_2O_2 -scavenging system in chloroplasts. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(10): 2257-2272.
- [7] Liu H J, Yang L, Li N, et al. Cadmium toxicity reduction in rice (*Oryza sativa* L.) through iron addition during primary reaction of photosynthesis. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 200: 1-9.
- [8] Srivastava R K, Pandey P, Rajpoot R, et al. Cadmium and lead interactive effects on oxidative stress and antioxidative responses in rice seedlings. *Protoplasma*, 2014, 251: 1047-1065.
- [9] 聂艳秋, 李玉秀, 刘安辉, 等. 铁肥形态及施用方式对印度芥菜镉积累的影响. *环境科学与技术*, 2012, 35(12): 51-55.
- [10] 邵国胜, 陈铭学, 王丹英, 等. 稻米镉积累的铁肥调控. *中国科学*, 2008, 38(2): 180-187.
- [11] Liu H J, Zhang C X, Wang J M, et al. Influence and interaction of iron and cadmium on photosynthesis and antioxidative enzymes in two rice cultivars. *Chemosphere*, 2017, 171: 240-247.
- [12] Siedlecka A, Krupa Z. Interaction between cadmium and iron and its effects on photosynthetic capacity of primary leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1996, 34(6): 833-841.
- [13] Qureshi M I, Amici D' G M, Fagioni M, et al. Iron stabilizes thylakoid protein-pigment complexes in Indian mustard during Cd-phytoremediation as revealed by BN-SDS-PAGE and ESI-MS/MS. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(10): 761-770.
- [14] Sárvári É, Solti Á, Basa B, et al. Impact of moderate Fe excess under Cd stress on the photosynthetic performance of poplar (*Populus jacquemontiana* var. *glauca* cv. *Kopeczkii*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, 49(5): 499-505.
- [15] Strasser R J, Srivastava A, Govindjee. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistry and Photobiology*, 1995, 61(1): 32-42.
- [16] 黄光福, 唐巧玲, 唐云鹏, 等. 叶绿素荧光分析技术在水稻研究中的应用. *作物研究*, 2013, 27(2): 174-179.
- [17] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(6): 559-566.

- [18] Pereira E G, Oliva M A, Rosado-Souza L, et al. Iron excess affects rice photosynthesis through stomatal and non-stomatal limitations. *Plant Science*, 2013, 201-202: 81-92.
- [19] Monteiro M S, Santos C, Soares A, et al. Assessment of biomarkers of cadmium stress in lettuce. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2009, 72(3): 811-818.
- [20] 周坤, 刘俊徐, 卫红, 等. 铁对番茄镉积累及其化学形态的影响. *园艺学报*, 2013, 40(11): 2269-2279.
- [21] 贺国强, 刘茜, 郭振楠, 等. 镉胁迫对烤烟叶片光合和叶绿素荧光特性的影响. *华北农学报*, 2016, 31 (S1): 388-393.
- [22] 赵婧, 邱强, 张鸣浩, 等. 大豆在不同水铁平下生理特性与品种耐性的关系. *核农学报*, 2016, 30(11): 2239-2247.
- [23] Briat J F, Curie C, Gaymard F. Iron utilization and metabolism in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(3): 276-282.
- [24] Nenova V R. Growth and photosynthesis of pea plants under different iron supply. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31(2): 385-91.
- [25] Strasser R J. Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients. *Photosynthesis Research*, 1997, 52(2): 147-155.
- [26] Siedlecka A, Baszyński T. Inhibition of electron flow around photosystem I in chloroplasts of Cd-treated maize plants is due to Cd-induced iron deficiency. *Physiologia Plantarum*, 2010, 87(2): 199-202.
- [27] Sebastian A, Prasad M N V. Iron- and manganese-assisted cadmium tolerance in *Oryza sativa* L.: lowering of rhizotoxicity next to functional photosynthesis. *Planta*, 2015, 241(6): 1519-1528.
- [28] Sebastian A, Prasad M N V. Operative photo assimilation associated proteome modulations are critical for iron-dependent cadmium tolerance in *Oryza sativa* L. *Protoplasma*, 2015, 252(5): 1375-1386.
- [29] Chen Z, Tang Y T, Zhou C, et al. Mechanisms of Fe biofortification and mitigation of Cd accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) grown hydroponically with Fe chelate fertilization. *Chemosphere*, 2017, 175: 275-285.
- [30] Solti Á, Gáspár L, Mészáros I, et al. Impact of iron supply on the kinetics of recovery of photosynthesis in Cd-stressed poplar (*Populus glauca*). *Annals of Botany*, 2008, 102(5): 771-782.
- [31] Solti Á, Sárvári É, Tóth B, et al. Incorporation of iron into chloroplast triggers the restoration of cadmium induced inhibition of photosynthesis. *Journal of Plant Physiology*, 2016, 202: 97-106.
- [32] Sharma S S, Kaul S, Metwally A, et al. Cadmium toxicity to barley (*Hordeum vulgare*) as affected by varying Fe nutritional status. *Plant Science*, 2004, 166(5): 1287-1295.
- [33] Xu S S, Lin S Z, Lai Z X. Cadmium impairs iron homeostasis in *Arabidopsis thaliana* by increasing the polysaccharide contents and the iron-binding capacity of root cell walls. *Plant and Soil*, 2015, 392(1/2): 71-85.
- [34] 戴前莉, 李金花, 胡建军, 等. 增施铁对镉胁迫下柳树生长及光合生理性能的改善. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2017, 41(2): 63-72.

Effects of Iron, Cadmium and Their Interaction on the Primary Reaction of Photosynthesis in Rice

Yang Lei, Jin Yandi, Liu Houjun

(College of Land and Environment, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, Liaoning, China)

Abstract Iron (Fe) plays an important role in plant photosynthesis, while cadmium (Cd) causes various interferences in photosynthesis. Chlorophyll fluorescence reflects photosynthetic efficiency and electron transfer characteristics. This experiment aimed to investigate the effects of Fe, Cd and their interactions on photosynthetic efficiency and chlorophyll fluorescence in rice. The pot experiment was designed to investigate photosynthetic indexes, chlorophyll fluorescence indexes, and OJIP curve under different Fe and Cd supplements in soil. The rate of Fe addition was 0 (Fe0), 1.0 (Fe1) and 2.0g/kg (Fe2), while Cd was 0 (Cd0) and 2.0mg/kg (Cd2). The results showed that Fe1 treatment increased photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), and fluorescence intensity at the early stage, while Fe2 and Cd2 decreased these indexes. At the late stages (after the booting stage), Fe1 and Fe2 were beneficial for rice to keep high P_n , G_s , C_i and chlorophyll fluorescence intensity but Cd2 still decreased these indexes. Fe or Cd increased the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) at the early stages, while at the late stages, Cd alone or Cd and high Fe together significantly decreased F_v/F_m . Fe1 significantly promoted the photosynthesis of rice and alleviated the interference of Cd on photosynthesis, while Fe2 significantly inhibited photosynthesis and reduced dry matter accumulation in rice. Cd2 decreased photosynthesis and disturbed the physiological function of Fe during photosynthesis. Therefore, proper application of Fe fertilizer can promote the photosynthesis of rice and reduce Cd toxicity.

Key words Iron; Cadmium; Rice; Primary reaction of photosynthesis; Chlorophyll fluorescence