## 铜镍单一及复合胁迫对柳叶马鞭草光合和 叶绿素荧光的影响

郭鑫\*

(上海师范大学生命科学学院,上海 200234)

摘要:【目的】揭示柳叶马鞭草幼苗对铜、镍单一及复合胁迫的适应能力。【方法】采用沙培盆栽法, 以柳叶马鞭草为试验材料,测定不同铜浓度(0、300、600、900、1 500 mg/kg)、镍浓度(0、300、600、900、1 500 mg/kg)、铜镍复合浓度(0、300、600、900、1 500 mg/kg)处理下柳叶马鞭草幼苗光合、荧光参数及叶 绿素含量。【结果】随铜、镍单一及复合胁迫程度增加,株高、叶长、叶宽、叶面积、根系活力、叶绿素和类 胡萝卜素均先升后降,并在Cu. 300、Ni. 300、Cu+Ni. 300 时达到最大;蒸腾速率、净光合速率、气孔导 度、水分利用效率、气孔限制值均降低,并在Cu. 1500、Ni. 1500、Cu+Ni. 1500 时降至最小;胞间 CO<sub>2</sub>浓 度持续升高,表明非气孔因素限制了光合作用;除非光化学淬灭系数上升外,其余荧光参数(潜在光化 学活性、最大光化学效率、光合电子传递速率、光化学淬灭系数和光化学量子产量)均降低;根、茎、叶中 Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量显著增加,且根>叶>茎,当Cu. 1500、Ni. 1500、Cu+Ni. 1500 时,根系Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量分 别为2461.27、1506.21、2080.14 mg/kg(Cu<sup>2+</sup>)和1469.45 mg/kg(Ni<sup>2+</sup>)。【结论】柳叶马鞭草对铜、镍 单一及复合胁迫有较强的耐受性,且吸收与积累的Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>多在根部。

关键词:柳叶马鞭草;铜胁迫;镍胁迫;铜镍复合胁迫;荧光参数

中图分类号:S682.1 文献标志码:A 文章编号:1009-5500(2024)06-0119-08 DOI:10.13817/j.cnki.cyycp.2024.06.013



铜(Cu)和镍(Ni)是工农业生产中较为常见的2 种重金属元素,其中Cu是植物生长发育必需的微量元 素,是细胞中多种金属酶和蛋白质的组成部分,其参 与电子传递、氧化还原和其他重要反应<sup>[1]</sup>;Ni是某些低 等生物和植物的必需微量营养元素之一,但也是一种 致癌的毒性元素<sup>[2]</sup>。甘肃省金昌市有色金属矿产资源 丰富,是全国重要的Cu、Ni、Co生产基地,因矿石开采 和冶炼活动已造成严重的环境污染<sup>[3]</sup>,其中Cu、Ni污 染 最 为 严 重<sup>[4]</sup>, Cu、Ni 均 值 分 别 为 397.54、

#### 收稿日期:2023-11-21;修回日期:2024-03-14

基金资助:国家现代农业产业技术体系(CARS-34);甘肃 肃省农业科学院成果转化重点研发项目 (2019GAAS24)

作者简介:郭鑫(2004-),女,甘肃兰州人,本科生。

E-mail:1003073141@qq.com

\*通信作者。E-mail:1003073141@qq.com

340.57 mg/kg,分别是当地土壤背景值的16.50、9.68 倍<sup>[5]</sup>。因此,有效治理土壤重金属铜镍污染已迫在眉睫。植物修复与化学改良及物理隔离修复相比,具有 成本低廉、操作简单、安全清洁、环境友好等优势,成 为重金属污染土壤修复领域研究的热点。

柳叶马鞭草(Verbena bonariensis)属于马鞭草科 (Verbenaceae)马鞭草属(Verbena)多年生草本植物, 其适应性强、生长旺盛、观赏价值高,具有较大的生物 量,是一种理想的土壤修复材料。柳叶马鞭草作为镍 都一金昌花海景观建造的优良香草花卉主栽品种,对 其在该区的适应性研究有重要意义和必要性。目前 有关柳叶马鞭草的研究多集中在种子发芽<sup>[6]</sup>、繁 殖<sup>[7-8]</sup>、形态特征<sup>[9]</sup>、抗性评价<sup>[10-11]</sup>、光照<sup>[12]</sup>等方面,而 有关Cu、Ni胁迫对柳叶马鞭草光合和荧光参数的影 响研究报道较少。光合作用是植物生长发育的基础, 亦是构成植物生产力最主要的因素。光合和叶绿素 荧光参数是描述逆境胁迫下植物光合生理状况及作 用机理的内在指标<sup>[13]</sup>。为此,本研究以柳叶马鞭草为 试验材料,研究Cu、Ni单一及复合胁迫对其幼苗叶片 光合及叶绿素荧光的影响,从光合生理的角度为柳叶 马鞭草修复Cu、Ni污染提供理论依据和技术参考。

#### 1 材料和方法

#### 1.1 试验材料

试验材料为柳叶马鞭草,购买于酒泉市西部博润 生态园林有限责任公司。

#### 1.2 试验设计

试验于2023年5-8月在甘肃省农业科学院植物 生长室进行,植物生长条件为:每天光照14h,光通量 密度400 µmol/(m<sup>2</sup>·s),昼夜温度分别为(25±1)℃和 (20±1)℃,相对湿度60%。选用灭菌的细沙(121℃, 高温灭菌 30 min)1 000 g装入花盆中(外口径、内口 径、高和底径分别为13.2、12、14和9.2 cm),将HgCl<sub>2</sub> 消毒后的种子均匀撒播于花盆中,并覆沙1 cm,出苗 后进行间苗,每盆保留生长一致、分布均匀的幼苗15 株,每2d浇灌150mL Hoagland营养液,待幼苗生长 至第60天进行胁迫处理。设置5个Cu浓度,分别为0 (CK)、300、600、900、1 500 mg/kg;5个 Ni浓度,分别 为0(CK)、300、600、900、1500 mg/kg;Cu+Ni复合胁 迫浓度,其Cu和Ni浓度各自均为0(CK)、300、600、 900、1 500 mg/kg;用 CuCl<sub>2</sub>·2H<sub>2</sub>O 和 NiCl<sub>2</sub>·6H<sub>2</sub>O 转化 成质量,配成1L溶液,每2d浇Cu、Ni单一及复合胁 迫浓度和营养液各50mL,处理7d后测定株高,叶绿 素、胡萝卜素含量,光合和荧光参数,每个处理3次 重复。

#### 1.3 测定指标及方法

1.3.1 光合参数 用卷尺测量10株株高,取均值;用 分光光度法测定叶绿素(Chlorophyll content, Chl)和 类胡萝卜素(Carotenoid content, Car)含量<sup>[14]</sup>、用氯化 三苯基四氮唑(TTC)法测定根系活力<sup>[14]</sup>。光合参数 采用GFS-3000便携式光合仪(Heinz-Walz, Effeltrich, Germany)测定,仪器为开放式气路,空气CO<sub>2</sub>浓度为 400  $\mu$ mol/mol,设定光合有效辐射强度为1200  $\mu$ mol/ (m<sup>2</sup>·s),每个处理选取从顶端数第3片完全展开的复 叶,测量叶片净光合速率(Net photosynthetic rate,  $P_n$ )、 蒸腾速率(Transpiration rate,  $T_r$ )、气孔导度(Stomatal conductance,  $G_s$ )和胞间CO<sub>2</sub>浓度(Intercellular CO<sub>2</sub> concentration,  $C_i$ )等光合气体交换参数,水分利用效率 (Water use efficiency, WUE) =  $P_n/T_r$ , 气孔限制值 (Stomatal limitation value, Ls) =  $1 - C_i/Ca$ ,其中Ca为 空气CO<sub>2</sub>浓度。。

1.3.2 荧光参数 采用便携式叶绿素荧光仪 PAM-2100对测定光合指标的叶片进行荧光参数测定,黑暗 条件适应 20 min, 饱和脉冲为 8 000 μmol/(m<sup>2</sup>·s), 记 录初始荧光(minimal fluorescence, F<sub>o</sub>)、最大暗适应态 荧光产量 (maximal fluorescence yield of the darkadapted state,  $F_{\rm m}$ )、可变荧光 (variable fluorescence,  $F_x$ )、最大光适应态荧光产量(maximal fluorescence yield of the light-adapted state, F<sub>m</sub>')和稳态荧光产量 (Steady state fluorescence yield, F<sub>s</sub>)等参数。采用Sun 等<sup>[15]</sup>方法计算 PS Ⅱ 最大光合效率(Maximum photochemistry efficiency, *F*<sub>v</sub>/*F*<sub>m</sub>)、PS Ⅱ 潜在光化学效率 (PS II potential activity, *F*<sub>v</sub>/*F*<sub>o</sub>)、表观电子传递效率 ETR、光化学淬灭系数 (Photochemical quenching, qP)、非光化学淬灭系数(Non-photochemical quenching coefficient,qN)、PS II 光化学量子产量,每个处理3 次重复。

#### 1.4 数据统计分析

采用 Excel 2019 处理数据,用 SPSS 20.0 软件进行方差分析、相关分析;各处理间用 Duncan's 法进行 多重比较,显著性水平为 P<0.05。

#### 2 结果与分析

# 2.1 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物形态特征、叶 绿素含量变化

由表1、图1可知,与CK相比,Cu、Ni单一及复合 胁迫后供试植物的株高、叶长、叶宽、叶面积、根系活 力、Chla、Chlb、Car、Chl均随胁迫浓度的增加呈先上升 后下降趋势,其变化范围分别为20.6~29.7 cm、 7.42~12.00 cm、2.88~4.14 cm、12.50~25.64 cm<sup>2</sup>、 0.14~0.82 μg/(g·h)、0.41~0.48 、0.18~0.41、 0.05~0.17、0.65~0.88 mg/g,各指标均在胁迫浓度 最大时降至最小,且显著小于CK(P<0.05)。

## 2.2 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物光合参数差 异分析

由表2可知,与CK相比,Cu、Ni单一及复合胁迫 后供试植物T<sub>r</sub>、P<sub>n</sub>、G<sub>s</sub>、L<sub>s</sub>、WUE均随胁迫浓度增加而



图1 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物生长 Fig. 1 The growth of tested plant under single and combined Cu and Ni stress

下降,其变化范围分别为1.06~2.77 µmol/(m<sup>2</sup>·s)、 1. 72 $\sim$ 13. 84  $\mu$ mol/(m<sup>2</sup> $\cdot$ s), 26. 96 $\sim$ 164. 39  $\mu$ mol/(m<sup>2</sup> $\cdot$ s)、20.03%~50.73%、1.22~5.11 µmol/mmol,各指 标均在胁迫浓度最高时降至最小,且显著低于CK (P<0.05);而C;呈增加趋势,胁迫浓度最大时增至最 高,且显著高于CK(P<0.05)。

### 2.3 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物荧光参数差 异分析

由表3可知,与CK相比,Cu、Ni单一及复合胁迫 后供试植物的 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、ETR、qP和光化学量子产 量均呈下降趋势,其变化范围分别为0.60~0.73、  $1.52 \sim 2.56$ ,  $7.53 \sim 35.23$ ,  $0.84 \sim 0.98$ ,  $0.43 \sim 0.59$ , 各指标均在 Cu、Ni单一及复合胁迫最高浓度时降至 最低并显著小于CK(P<0.05),而qN呈上升趋势,其 值变化范围为0.34~0.64,在Cu、Ni单一及复合胁迫 最高浓度时升至最高并显著大于CK(P<0.05)。

### 2.4 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物各器官 $Cu^{2+}$ 、 Ni<sup>2+</sup>含量差异分析

由图2可知,与CK相比,Cu、Ni单一及复合胁迫 后供试植物根、茎、叶Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量均随胁迫浓度增 大而增加,其Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量变化范围分别为171.71~ 2461.27、12.95~1374.85、16.44~269.64 mg/kg, 232.74~1506.21, 56.08~902.43, 73.65~1350.80

	表1 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物形态指标和叶绿素变化						
Table 1	e 1 Changes of morphological indicators and chlorophyll contents of tested plant under single						
combined Cu and Ni stress							

处理/ (mg·kg <sup>-1</sup> )	株高/ cm	叶长/cm	叶宽/cm	叶面积/cm <sup>2</sup>	根系活力/ (µg·g <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	叶绿素 a/ (mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素b/ (mg·g <sup>-1</sup> )	类胡萝卜素/ (mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿体色素/ (mg·g <sup>-1</sup> )
СК	$25.2 \pm 3.19^d$	$9.78 \pm 0.25^{\circ}$	$3.54 \pm 0.05^{b}$	$17.75 \pm 0.23^d$	$0.38 \pm 0.02^{e}$	$0.46 \pm 0.02^{bc}$	$0.25 \pm 0.14^{bc}$	$0.12 \pm 0.01^{b}$	$0.76 \pm 0.02^{b}$
Cu. 300	$29.7\!\pm\!4.06^a$	$12.00 \pm 0.62^{a}$	$4.14 \pm 0.28^{a}$	$25.64 \pm 2.28^a$	$0.52 \pm 0.03^{\circ}$	$0.48 \pm 0.05^{a}$	$0.32 \pm 0.02^{b}$	$0.17 \pm 0.01^{a}$	$0.88 \pm 0.05^{a}$
Cu. 600	$29.2 \pm 2.22^{a}$	$8.18 {\pm} 0.06^d$	$3.28 {\pm} 0.16^{bc}$	$15.71 \!\pm\! 1.62^{ef}$	$0.48 {\pm} 0.03^{cd}$	$0.46 \pm 0.02^{bc}$	$0.27\!\pm\!0.05^{bc}$	$0.09 \pm 0.01^{\circ}$	$0.74 \pm 0.04^{b}$
Cu. 900	$29.0 \pm 3.64^{a}$	$7.88 {\pm} 0.11^{de}$	$2.99 \pm 0.26^{\circ}$	$14.90 \pm 2.22^{g}$	$0.19 \pm 0.01^{g}$	$0.44 \pm 0.03^{bc}$	$0.25 \pm 0.08^{bc}$	$0.07\!\pm\!0.00^d$	$0.71\!\pm\!0.02^{bc}$
Cu. 1500	$23.0 \pm 3.76^{e}$	$7.47 \pm 0.21^{e}$	$2.88 \pm 0.11^{\circ}$	$12.50\!\pm\!0.86^{h}$	$0.16\!\pm\!0.01^{g}$	$0.41 \pm 0.02^{c}$	$0.18 {\pm} 0.12c$	$0.06 \pm 0.00^{de}$	$0.67 \pm 0.09^{c}$
Ni. 300	$29.2 \pm 4.17^{a}$	$10.85 \pm 0.20^{b}$	$3.91 {\pm} 0.21^{ab}$	$22.14\!\pm\!1.26^{b}$	$0.69 \pm 0.03^{b}$	$0.47 \pm 0.05^{a}$	$0.31 \pm 0.01^{b}$	$0.14 \pm 0.02^{b}$	$0.78 \pm 0.01^{b}$
Ni. 600	$28.2 \pm 3.75^{b}$	$10.24 \pm 0.39^{b}$	$3.64 \pm 0.17^{b}$	$19.12 \pm 1.15^{\circ}$	$0.39 \pm 0.01^{e}$	$0.44 \pm 0.00^{bc}$	$0.29 \pm 0.02^{bc}$	$0.10 \pm 0.02^{c}$	$0.76 \pm 0.00^{b}$
Ni. 900	$23.9 \pm 0.97^{e}$	$9.07\!\pm\!0.54^{cd}$	$3.15 \pm 0.36^{bc}$	$18.71 \pm 0.27^{cd}$	$0.26 \pm 0.00^{f}$	$0.43 \pm 0.01^{bc}$	$0.27 \pm 0.08^{bc}$	$0.09 \pm 0.00^{\circ}$	$0.72 \pm 0.04^{bc}$
Ni. 1500	$22.7\!\pm\!2.06^{f}$	$8.49 \pm 0.93^d$	$2.95 \pm 0.38^{\circ}$	$15.41\!\pm\!0.69^{f}$	$0.14 \pm 0.00^{g}$	$0.42 \pm 0.01^{\circ}$	$0.21 \pm 0.09^{c}$	$0.07\!\pm\!0.00^d$	$0.65 \pm 0.04^{c}$
Cu+Ni. 300	$27.0 \pm 2.98^{\circ}$	$10.13 \pm 0.17^{b}$	$3.90 \pm 0.09^{ab}$	$25.19\!\pm\!1.25^a$	$0.82 {\pm} 0.12^{a}$	$0.47\!\pm\!0.05^a$	$0.41 \pm 0.05^{a}$	$0.14 \pm 0.03^{b}$	$0.79 \pm 0.01^{b}$
Cu+Ni. 600	24.7 $\pm$ 1.78d <sup>e</sup>	$9.17\!\pm\!0.44^{cd}$	$3.73 \pm 0.03^{b}$	22.30 $\pm 1.31^{\rm b}$	$0.70 \pm 0.07^{b}$	$0.45 \pm 0.02^{bc}$	$0.34 \pm 0.11^{b}$	$0.09 \pm 0.01^{\circ}$	$0.78 \pm 0.11^{b}$
Cu+Ni. 900	$23.6 \pm 3.40^{e}$	$8.06 \pm 0.39^d$	$3.61 \pm 0.05^{b}$	$19.79 \pm 1.90^{\circ}$	$0.44 \!\pm\! 0.02^d$	$0.44 \!\pm\! 0.04^{bc}$	$0.25 \pm 0.07^{bc}$	$0.06 \pm 0.03^{de}$	$0.74 \pm 0.04^{b}$
Cu+ Ni. 1500	$20.6 \pm 2.83^{g}$	$7.42 \pm 0.48^{e}$	$3.49 \pm 0.06^{bc}$	16.14±1.39 <sup>e</sup>	$0.27 \pm 0.00^{f}$	$0.41 \pm 0.04^{\circ}$	$0.20 \pm 0.04^{c}$	$0.05 \pm 0.00^{e}$	$0.68 \pm 0.09^{\circ}$

注:表中同列不同小写字母表示差异显著(P<0.05)(平均值±标准差)(n=10),下同。

Table 2Changes of photosynthetic parameters of tested plant under single and combined Cu and Ni stress							
处理/(mg•kg <sup>-1</sup> )	蒸腾速率/ (μmol•m <sup>-2</sup> •s <sup>-1</sup> )	净光合速率/ (µmol•m <sup>-2</sup> •s <sup>-1</sup> )	胞间 CO₂浓度/ (μmol•m <sup>-1</sup> )	气孔导度/ (µmol•m <sup>-2</sup> •s• <sup>-1</sup> )	水分利用效率/ (µmol•mmol <sup>1</sup> )	气孔限制值/%	
СК	$2.72 \pm 0.27^{a}$	$13.84 \pm 0.08^{a}$	$213.82 \pm 5.90^{k}$	$164.39 \pm 7.28^{a}$	$5.11 \pm 0.08^{a}$	$50.73 \pm 1.49^{a}$	
Cu. 300	$2.46 \pm 0.02^{a}$	$12.58 \pm 0.11^{\text{b}}$	$220.15\!\pm\!4.94^{j}$	$138.68 \pm 4.40^{\text{b}}$	$5.09 \pm 0.72^{a}$	$49.52 \pm 1.22^{a}$	
Cu. 600	$1.99 \pm 0.16^{ab}$	$10.06 \pm 0.05^{\circ}$	252.45 $\pm$ 1.97 <sup>i</sup>	$95.39 \pm 3.27^{d}$	$5.06 \pm 0.42^{a}$	$42.80 \pm 0.33^{\text{b}}$	
Cu. 900	$1.92 \pm 0.02^{b}$	$9.69 \pm 0.02^{\circ}$	$333.94 \pm 4.01^d$	$90.29 \pm 1.90^{\circ}$	$5.05 \pm 0.07^{a}$	$28.99 \pm 2.33^{d}$	
Cu. 1500	$1.77 \pm 0.05^{bc}$	$8.60 \pm 0.14^{d}$	$490.86 \pm 6.42^{a}$	$82.33 \pm 2.71^{f}$	$4.86 \pm 0.13^{\rm b}$	$20.03 \pm 1.21^{f}$	
Ni. 300	$2.56 \pm 0.31^{a}$	$7.95 \pm 0.19^{\circ}$	$299.86 \!\pm\! 1.71^{\text{h}}$	$117.39 \pm 2.64^{\circ}$	$2.87 \pm 0.32^{\circ}$	$32.65 \pm 0.16^{\circ}$	
Ni. 600	$2.00 \pm 0.05^{ab}$	$5.12 \pm 0.58^{g}$	$305.57 \pm 1.91^{g}$	$63.07 \pm 4.85^{g}$	$2.56 \pm 0.26^{cd}$	$32.03 \pm 0.42^{\circ}$	
Ni. 900	$1.40 \pm 0.05^{\circ}$	$3.37 \pm 0.10^{h}$	$331.97 \pm 3.99^{d}$	$48.71 \pm 1.73^{h}$	$2.41 \pm 0.01^{cd}$	$27.31 \pm 0.85^{d}$	
Ni. 1500	$1.06 \pm 0.22^{d}$	$2.36 \pm 0.08^{i}$	$365.50 \pm 2.57^{\text{b}}$	$40.61 \pm 4.01^{i}$	$2.23 \pm 0.49^{d}$	$20.16 \pm 0.56^{f}$	
Cu+Ni. 300	$2.46 \pm 0.48^{a}$	$7.43 \pm 0.37^{e}$	$298.39 \pm 2.32^{h}$	96.43 $\pm$ 3.39 <sup>d</sup>	$3.02 \pm 0.77^{\circ}$	$32.70 \pm 0.73^{\circ}$	
Cu+Ni. 600	$2.11 \pm 0.43^{ab}$	$6.03 \pm 0.28^{f}$	$311.25 \pm 3.32^{f}$	90.77 $\pm$ 6.18°	$2.86 \pm 0.54^{\circ}$	$30.37 \pm 1.03^{\circ}$	
Cu+Ni. 900	$2.07 \pm 0.56^{ab}$	$5.34 \pm 0.36^{g}$	$326.50 \pm 2.34^{\circ}$	$73.53 \pm 4.39^{g}$	$2.58 \pm 0.68^{cd}$	$28.06 \pm 0.56^{d}$	
Cu+Ni. 1500	$1.41 \pm 0.02^{\circ}$	$1.72 \pm 0.05^{j}$	$342.58 \pm 2.81^{\circ}$	$26.96 \pm 1.89^{j}$	$1.22 \pm 0.03^{\circ}$	$25.34 \pm 0.60^{\circ}$	

表2 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物光合参数变化

表3 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物荧光参数的变化

 Table 3
 Changes of fluorescence parameters of tested plant under single and combined Cu and Ni stress

处理/(mg•kg <sup>-1</sup> )	PSⅡ最大 光合效率F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	PS Ⅱ 潜在光化学 效率 F <sub>v</sub> /F。	表观光合电子传 递速率ETR	光化学淬灭系数 qP	非光化学淬灭系 数 qN	光化学量子产量
СК	$0.73 \pm 0.02^{a}$	$2.56 \pm 0.18^{a}$	$35.23 \pm 0.59^{a}$	$0.98 \pm 0.02^{a}$	$0.34 \pm 0.03^{d}$	$0.59 \pm 0.01^{a}$
Cu. 300	$0.70 \pm 0.00^{a}$	$2.22 \pm 0.26^{a}$	$33.60 \pm 0.70^{ab}$	$0.92 \pm 0.00^{ab}$	$0.41 \pm 0.05^{\circ}$	$0.57 \pm 0.03^{a}$
Cu. 600	$0.69 \pm 0.02^{ab}$	$2.11 \pm 0.32^{ab}$	$26.20 \pm 1.56^{\circ}$	$0.90 \pm 0.01^{ab}$	$0.51 \pm 0.01^{b}$	$0.50 \pm 0.03^{ab}$
Cu. 900	$0.65 \pm 0.01^{b}$	$1.98 \pm 0.15^{\rm b}$	$23.57 \pm 1.09^{d}$	$0.87 \pm 0.01^{b}$	$0.55 \pm 0.01^{b}$	$0.47 \pm 0.02^{b}$
Cu. 1500	$0.64 \pm 0.01^{b}$	$1.76 \pm 0.04^{b}$	$12.37 \pm 0.81^{e}$	$0.84 \pm 0.02^{b}$	$0.62 \pm 0.03^{a}$	$0.45 \pm 0.02^{bc}$
Ni. 300	$0.70 \pm 0.01^{a}$	$2.33 \pm 0.13^{a}$	$32.40 \pm 0.44^{b}$	$0.96 \pm 0.02^{a}$	$0.38 \pm 0.04^d$	$0.58 \pm 0.01^{a}$
Ni. 600	$0.69 \pm 0.05^{ab}$	$2.24 \pm 0.16^{a}$	$31.07 \pm 1.10^{\rm b}$	$0.94 \pm 0.00^{a}$	$0.41 \pm 0.03^{\circ}$	$0.57 \pm 0.05^{a}$
Ni. 900	$0.63 \pm 0.03^{b}$	$1.68 \pm 0.10^{bc}$	$27.40 \pm 1.97^{\circ}$	$0.91 \pm 0.03^{ab}$	$0.52 \pm 0.06^{b}$	$0.49 \pm 0.01^{b}$
Ni. 1500	$0.60 \pm 0.03^{b}$	$1.52 \pm 0.16^{\circ}$	$14.60 \pm 3.70^{\circ}$	$0.87 \pm 0.07^{b}$	$0.64 \pm 0.04^{a}$	$0.43 \pm 0.11^{\circ}$
Cu+Ni. 300	$0.71 \pm 0.01^{a}$	$2.36 \pm 0.50^{a}$	$30.67 \pm 1.11^{\text{b}}$	$0.97 \pm 0.05^{a}$	$0.43 \pm 0.09^{\circ}$	$0.58 \pm 0.02^{a}$
Cu+Ni. 600	$0.70 \pm 0.00^{a}$	$2.14 \pm 0.40^{ab}$	$22.87 \pm 2.20^d$	$0.95 \pm 0.04^{a}$	$0.52 \pm 0.04^{b}$	$0.53 \pm 0.02^{a}$
Cu+Ni. 900	$0.66 \pm 0.03^{b}$	$2.13 \pm 0.53^{ab}$	$15.13 \pm 4.00$	$0.91 \pm 0.02^{ab}$	$0.58 \pm 0.04^{b}$	$0.51 \pm 0.01^{ab}$
Cu+Ni. 1500	$0.63 \pm 0.01^{\text{b}}$	$2.09 \pm 0.28^{ab}$	$7.53 \pm 0.45^{f}$	$0.86 \pm 0.05^{\text{b}}$	$0.62 \pm 0.05^{a}$	$0.46 \pm 0.02^{bc}$

mg/kg,各器官均在胁迫浓度最高时达最大峰值,且 Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量表现为根>叶>茎;同一胁迫浓度下, 根系Cu<sup>2+</sup>含量远高于Ni<sup>2+</sup>含量。

#### 2.6 相关性分析

由图3可知,除C<sub>i</sub>、qN外,株高、叶长宽、叶面积均 与其他指标呈正相关,且光合与荧光参数均呈正 相关。

#### 3 讨论

## 3.1 Cu、Ni单一及复合胁迫对供试植物光合参数的 影响

Cu是植物叶绿体色素的重要组成成分,参与植物 光合电子传递,亦是叶绿素合成过程中部分酶的催化 剂,过量的Cu会抑制叶绿素合成和破坏光合器官,从 而影响光合速率;Ni可以延缓植物叶片衰老,使叶片



123



图 2 Cu、Ni单一及复合胁迫下供试植物根、茎、叶Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量变化

Fig. 2 Changes of Cu<sup>2+</sup> and Ni<sup>2+</sup> contents of tested plant in roots, stems, and leaves under single and combined Cu and Ni stress

保持较高的叶绿素水平<sup>[16-17]</sup>。本研究中,供试植物的 株高,叶片 Chl、Car、T<sub>r</sub>、P<sub>n</sub>、G<sub>s</sub>、Ls 均随胁迫加剧呈降 低趋势,而 C<sub>i</sub>持续上升,说明 Cu、Ni单一及复合胁迫 抑制了 Chl含量,而 Car 作为天然水溶性自由基清除 剂<sup>[18]</sup>,其值下降未能缓解氧化损伤,引起供试植物光 合作用降低原因主要受非气孔因素限制<sup>[19]</sup>,气孔与非 气孔因素对光合作用的限制与胁迫程度、持续时间及 植物的发育阶段和敏感程度有关<sup>[20]</sup>。

第44卷

第6期

# 3.2 Cu、Ni单一及复合胁迫对供试植物叶绿素荧光 参数的影响

PSII反应中心作为光能吸收、转化和利用场所, 是受非生物胁迫的主要发生地<sup>[21]</sup>。叶绿素荧光具有 快速、灵敏和无损伤研究光合生理的特点,其荧光参 数是反应植物光合作用对非生物胁迫的内在探针<sup>[22]</sup>。 *F*<sub>v</sub>/*F*<sub>o</sub>表示植物叶片的潜在活性,*F*<sub>v</sub>/*F*<sub>m</sub>表示植物原初 光化学效率,*ETR*反映实际光照下光合电子传递速 率,*qP*反映了PSII反应中心的开放程度,值越大表示 吸收的光能用于光合电子传递比例越大,光化学量子 产量表示叶片将光能转化为化学能的能力<sup>[23]</sup>。本研 究中,供试植物*F*<sub>v</sub>/*F*<sub>o</sub>、*F*<sub>v</sub>/*F*<sub>m</sub>、*ETR*、*qP*和光化学量子 产量值均随胁迫加剧呈降低趋势,而*qN*呈上升趋势, 表明光合作用反应中心 PSII随胁迫增加出现可逆性 损伤或不可逆伤害,导致光合原初反应过程受阻,进 而降低植物的光合作用<sup>[24]</sup>。此外,本研究中,光合与 荧光参数呈正相关,进一步表明Cu、Ni单一及复合胁





#### Fig. 3 Correlation analysis of each index under single and combined Cu and Ni stress

注:x1株高,x2叶长;x3:叶宽,x4叶面积,x5根系活力,x6叶绿素a,x7叶绿素b,x8类胡萝卜素,x9叶绿素,x10蒸腾速率,x11 净光合速率,x12胞间CO<sub>2</sub>浓度,x13气孔导度,x14水分利用效率,x15气孔限制值,x16PSII最大光化学效率,x17PSII潜在光化学 效率,x18表观光合电子传递速率,x19光化学淬灭系数,x20非光化学淬灭系数,x21光化学量子产量。"在P<0.01水平上显著相 关,"在P<0.05水平上显著相关。

迫下供试植物叶片的 PSII系统结构及其生理状态受 到损伤,且叶绿素大量分解,阻碍了光能的吸收与转 化,抑制了光合电子传递,使光合作用受阻,这与前人 研究结果一致<sup>[25]</sup>。限制光合的另一个因素是光抑制 现象,由于 PSII反应失活,通常会限制同化物的产生, 从而限制光能转化并增加荧光和散热<sup>[26]</sup>。而*F*<sub>v</sub>/*F*<sub>m</sub>的 降低与 *qN*的升高有关<sup>[27]</sup>,Cu、Ni单一及复合胁迫下 *qN*呈上升趋势,说明不能用于传递的过度光能会以热 量形式消散,以保护供试植物免受 Cu、Ni引起的 损害。

#### 3.3 供试植物对Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>的耐受能力

植物重金属元素含量是评价植物富集能力的前 提条件<sup>[28]</sup>。李景峰等<sup>[17]</sup>研究表明,鹰嘴紫云英(Astragalus sinicus)、紫花苜蓿(Medicago sativa)对Cu<sup>2+</sup>、 Ni<sup>2+</sup>的富集能力均表现为叶>茎>根,而黑麦草(Lolium perenne)、早熟禾(Poa pratensis)均表现为茎> 叶>根。本研究中,Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>在供试植物体内均表现 为根>叶>茎,且随胁迫程度加剧,根、茎、叶Cu<sup>2+</sup>、 Ni<sup>2+</sup>含量显著增加,说明土壤中重金属含量越高,植物 体内相应重金属含量也越高,这与李景峰等<sup>[17]</sup>研究结 果一致。Cu、Ni单一及复合胁迫浓度最大时,供试植 物根系 Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量分别为2 461.27、1 506.21、 2 080.14 (Cu<sup>2+</sup>)和1 469.45 mg/kg(Ni<sup>2+</sup>),表明供试 植物对Cu、Ni有较强耐性,且Cu、Ni单一胁迫和同一 胁迫浓度下,叶、茎Ni<sup>2+</sup>含量远大于Cu<sup>2+</sup>含量,而根系 恰好相反;Cu、Ni复合胁迫下,茎和根的Cu<sup>2+</sup>含量远 高于Ni<sup>2+</sup>含量,而叶与此相反,说明重金属胁迫下,植 物各器官对重金属元素的吸收能力不一样。Baker A J M<sup>[29]</sup>根据植物吸取、转移和积累重金属的机制,把植 物划分为积累型、指示型(敏感性)和排斥型,当植物 对重金属有很强耐性时,也并不一定是超富集植物。 陈丽丽等<sup>[30]</sup>发现,棉花(Gossypium herbaceum)吸收的 Cd主要通过根部截留,减少了向地上部的转移,从而 降低Cd毒害,是镉排斥型植物。本研究中,供试植物 Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量主要积累在根部,为不方便收割移走的 部位,不适合作为修复植物,可能为Cu、Ni排斥性植 物,其机理有待于进一步深入。

#### 4 结论

除胞间 CO<sub>2</sub>浓度和非光化学淬灭系数外,Cu、Ni 单一及复合胁迫降低了柳叶马鞭草的叶绿素含量、光 合生理及荧光参数,且叶片光合速率降低主要受非气 孔因素影响;随胁迫程度加剧,Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>含量显著增加,表明柳叶马鞭草对Cu、Ni单一及复合胁迫有较强的耐性,且吸收与积累的Cu<sup>2+</sup>、Ni<sup>2+</sup>多在根部。

#### 参考文献:

- [1] Cai L, Wang Q, Luo J, et al. Heavy metal contamination and health risk assessment for children near a large Cusmelter in central China[J]. Science of the Total Environment, 2019, 650:725-733.
- [2] 扶惠华,王煜,田延亮.镍在植物生命活动中的作用[J]. 植物生理学通讯,1996,32(1):45-49.
- [3] 丁海霞,南忠仁,刘晓文,等.金昌市郊农田土壤重金属的 污染特征[J].农业环境科学学报,2008,27(6):2183-2188
- [4] Guo Q E, Cao S Y, Nan L L, et al. Distribution characteristics and ecological risk assessment of heavy metals in typical farmland soils from Baijiazui Village of Ningyuanbu Town, China[J]. Polish Journal of Environmental Studies, 2022, 31(4): 3551-3560.
- [5] 胡小娜,南忠仁,刘晓文,等.金昌城市居民区土壤重金属 分布特征研究[J].干旱区资源与环境,2011,25(1): 180-184.
- [6] 彭玉辅,陈华玲,彭火辉,等.赤霉素对柳叶马鞭草种子发 芽及幼苗生长的影响[J]. 江西科学,2013,31(4): 465-468.
- [7] 毛艳萍,邹影,唐红梅,等.柳叶马鞭草种子萌发与快速繁殖体系的建立[J]. 绵阳师范学院学报,2018,37(8): 81-86.
- [8] 陈华玲,彭玉辅,赵华,等.柳叶马鞭草繁殖技术研究初报[J]. 江西农业学报,2014,26(12):54-58.
- [9] 张亦默,周杨,刘冬云.60Co-γ射线辐射对柳叶马鞭草
   形态影响研究[J].河北林业科技,2018(2):13-16,29.
- [10] 郭艳超,孙昌禹,王文成,等.柳叶马鞭草耐盐性评价研 究[J].北方园艺,2014(2):79-81.
- [11] 柏振宇.柳叶马鞭草耐镉性鉴定及其重金属镉胁迫下转 录组测序分析[D].成都:四川农业大学,2018.
- Shimizu H, Heins R D. Photoperiod and the difference between day and night temperature influence stem elongation kinetics in Verbena bonariensis [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2000, 125 (5):576-580.
- [13] 金祎婷,刘文辉,刘凯强,等.全生育期干旱胁迫对'青燕 1号'燕麦叶绿素荧光参数的影响[J].草业学报,2022,

31(6):112-126.

- [14] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版 社, 2003:131-133.
- [15] Sun Z R, Zhu N N, Cheng L L, et al. Comparison of photosynthesis and fluorescent parameters between Dendrobium officinale and Dendrobium loddigesii [J]. International Journal of Clinical and Experimental Medicine, 2015,8(8):13163-13170.
- [16] 王子诚,陈梦霞,杨毓贤,等.铜胁迫对植物生长发育影响与植物耐铜机制的研究进展[J].植物营养与肥料学报,2021,27(10):1849-1863.
- [17] 李景峰,郭全恩,梁鹏飞,等.不同草本植物对铜镍复合
   胁迫的生理耐受性[J].干旱地区农业研究,2023,41
   (4):167-177.
- [18] 吴雨涵,刘文辉,刘凯强,等.干旱胁迫对燕麦幼苗叶片 光合特性及活性氧清除系统的影响[J].草业学报, 2022,31(10):75-86.
- [19] 杨军银,李强,纪童,等.Pb<sup>2+</sup>和Zn<sup>2+</sup>胁迫下3种草坪草 光合特征及吸附重金属能力差异性[J].草原与草坪, 2023,43(3):54-61,68.
- [20] Todorova D, Aleksandrov V, Anev S, et al. Photosynthesis alterations in wheat plants induced by herbicide, soil drought or flooding[J]. Agronomy, 2022, 12(2):390.
- [21] Liu S J, Sun B X, Cao B L, et al. Effects of soil waterlogging and high-temperature stress on photosynthesis and photosystem II of ginger (*Zingiber officinale*) [J]. Protoplasma, 2022, 260(2):405-418.
- [22] 孙娅楠,赵杨,赵渊祥,等.棕榈幼苗光合和叶绿素荧光 对干旱胁迫及复水的响应[J].中南林业科技大学学报, 2021,41(9):45-52.
- [23] Baker N R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008,59:89-113.
- [24] 陈雪妮,李建挥,吴毅,等.水分胁迫对2个蓝莓品种叶 绿素荧光特性的影响[J].中南林业科技大学学报, 2019,39(8):109-114.
- [25] 刘群,陈振,张巨松,等.高温胁迫对海岛棉光合生理及 棉铃发育的影响[J].西北植物学报,2020,40(9): 1574-1581.
- [26] Li P M, Cheng L L, Gao H Y, et al. Heterogeneous behavior of PSII in soybean (*Glycine max*) leaves with identical PSII photochemistry efficiency under different high temperature treatments[J]. Journal of Plant Physiol-

ogy,2009,166(15):1607-1615.

- [27] Hamdani S, Khan N, Perveen S, et al. Changes in the photosynthesis properties and photoprotection capacity in rice (Oryza sativa) grown under red, blue, or white light [J]. Photosynthesis Research, 2019, 139:107-121.
- [28] 李景峰,郭全恩,魏少萍,等.铜镍复合胁迫下不同植物 形态和生理响应差异[J].中国草地学报,2022,44(4):

48 - 59.

[29] Baker A J M. Accumulators and excluders-strategies in the response of plants to heavy metals [J]. Journal of Plant Nutrition, 1981, 3(1-4):643-654.

## Effects of photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence in *Verbena bonariensis* under single and combined Cu and Ni stress

## GUO Xin\*

(College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China)

Abstract: [Objective] To reveal the adaptability of Verbena bonariensis under single and combined Cu and Ni stress. [Method] Verbena bonariensis was cultured in river sand with nutrient solution, and leaf photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence indexes were determined by setting different copper (or Cu) stress concentrations of 0, 300, 600, 900, and 1 500 mg/kg, different nickel (or Ni) stress concentrations of 0, 300, 600, 900, and 1 500 mg/kg, and different combined Cu and Ni stress concentrations of 0, 300, 600, 900, and 1 500 mg/kg, respectively. [Result] With increasing single and combined Cu and Ni stress, plant height, leaf length, leaf width, leaf area, root activity, chlorophyll, and carotenoid contents increased first and then decreased and reached the maximum value at Cu. 300, Ni. 300, and Cu+Ni. 300, respectively. Transpiration rate, net photosynthetic rate, stomatal conductance, water use efficiency, and stomatal limitation value were decreased and reached the minimum value at Cu. 1500, Ni. 1500, and Cu+Ni. 1500, respectively, while intercellular carbon dioxide concentration increased and reached the maximum value at Cu. 1500, Ni. 1500, and Cu+Ni. 1500, respectively, which indicated that the non-stomatal factor restricted photosynthesis. Except for the increase of the non-photochemical quenching coefficient, actual photochemical efficiency, maximum photochemical efficiency, electron transport rate, photochemical quenching coefficient, and photochemical quantum yield were decreased. The contents of Cu<sup>2+</sup> and Ni<sup>2+</sup> in roots, stems, and leaves increased significantly and the order was roots > leaves > stems. Cu<sup>2+</sup> content in roots was 2 461.27 mg/kg at Cu. 1500, and  $Ni^{2+}$  content in roots was 1 506. 21 mg/kg at Ni. 1500, and  $Cu^{2+}$  and  $Ni^{2+}$  contents in roots were 2 080. 14 mg/kg and 1 469.45 mg/kg at Cu+Ni. 1500, respectively. [Conclusion] Verbena bonariensis has strong tolerance under single and combined Cu and Ni stress, and the contents of Cu<sup>2+</sup> and Ni<sup>2+</sup> are mostly in the roots.

Key words: Verbena bonariensis; Cu stress; Ni stress; Cu-Ni combined stress; fluorescence parameters

(责任编辑:靳奇峰)

<sup>[30]</sup> 陈丽丽,鲁伟丹,李俊华,等.三种植物生长与富集特性 对镉污染土壤修复的响应[J].石河子大学学报(自然科 学版),2022,40(2):172-179.