

# 接种丛枝菌根真菌对受镉胁迫美洲黑杨雌、雄株光合生理的影响

陈良华 赖娟 胡相伟 杨万勤 张健\* 王小军 谭灵杰

四川农业大学生态林业研究所, 长江上游生态安全协同创新中心, 林业生态工程四川省重点实验室, 成都 611130

**摘要** 美洲黑杨(*Populus deltoides*)是长江中下游及江淮平原重要的造林树种, 目前广泛栽培的美洲黑杨既有雌株品系, 也有雄株品系。为了解镉(Cd)胁迫条件下美洲黑杨雌、雄株的耐受性差异, 采用盆栽实验, 研究Cd污染( $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )条件下美洲黑杨雌、雄株气体交换速率、 $\text{CO}_2$ 响应曲线、叶绿素荧光参数、渗透调节能力、激素含量的响应特征, 以及接种丛枝菌根真菌(*Rhizophagus intraradices*)对受Cd胁迫美洲黑杨雌、雄株的生理效应。结果表明: (1) Cd胁迫下, 美洲黑杨雌、雄株净光合速率、气孔导度、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度、蒸腾速率、光系统II (PSII)最大光化学量子产量、PSII有效光化学量子产量、光化学淬灭系数、最大羧化速率、最大电子传递速率、磷酸丙糖利用速率均不同程度降低, 雌株的下降幅度更大, 接种丛枝菌根真菌的雌株的以上参数有了不同程度的恢复, 但对雄株没有明显影响; (2) Cd胁迫下, 美洲黑杨雌雄株的脯氨酸含量均显著增加, 接种丛枝菌根真菌进一步提高了雌株的脯氨酸含量; (3) Cd胁迫下, 美洲黑杨雌、雄株叶片生长素含量下降, 脱落酸含量增加, 雌株的变化幅度更大, 接种丛枝菌根真菌有利于恢复雌株激素的平衡。由此可见, 与雄株相比, Cd胁迫对美洲黑杨雌株气体交换速率和碳固定能力的负面影响更大, 植株光合机构受损更严重, 激素平衡更易受到影响, 表现出更弱的胁迫耐受性; 接种丛枝菌根真菌有利于增强美洲黑杨雌株的渗透调节能力并在一定程度上恢复雌株的固碳能力和激素平衡, 但菌根对雄株的效应并不显著。

**关键词** 丛枝菌根; 美洲黑杨; 镉污染; 雌雄异株; 光合作用

**引用格式:** 陈良华, 赖娟, 胡相伟, 杨万勤, 张健, 王小军, 谭灵杰 (2017). 接种丛枝菌根真菌对受镉胁迫美洲黑杨雌、雄株光合生理的影响. 植物生态学报, 41, 480–488. doi: 10.17521/cjpe.2016.0210

## Effects of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic physiology in females and males of *Populus deltoides* exposed to cadmium pollution

CHEN Liang-Hua, LAI Juan, HU Xiang-Wei, YANG Wan-Qin, ZHANG Jian\*, WANG Xiao-Jun, and TAN Ling-Jie

Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Collaborative Innovation Center of Ecological Safety in the Upper Reaches of Yangtze River, Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

### Abstract

**Aims** *Populus deltoides* is an important plantation tree species in the middle and lower reaches of the Yangtze River and in Huai River Plain. The extensively cultivated varieties are consisted of both females and males of *P. deltoides*. The objective of this paper was to characterize the difference in cadmium (Cd) tolerance between the sexes and the effects of symbiosis with *Rhizophagus intraradices* on their Cd tolerance.

**Methods** The experiment was carried out under semi-controlled conditions in a natural light greenhouse, protected from rain. *Rhizophagus intraradices* was inoculated on roots of both females and males when transplanting to a sand culture substrate. After one month, half of cuttings were exposed to Cd pollution ( $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ). All cuttings were irrigated with sterile water to avoid infection by other microorganism. About three months later, the gas exchange rate, net photosynthesis rate ( $P_n$ )-intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) curve, chlorophyll fluorescence, osmotic adjustment and phytohormone content of both females and males of *P. deltoides* were measured.

**Important findings** Our main results are as follows: (1) when compared to the controls, decreases in  $P_n$ , stomatal conductance,  $C_i$ , transpiration rate, maximum photochemical efficiency of photosystem II (PSII), effective quantum yield of PSII, photo-chemical quenching coefficient, maximum rate of carboxylation of Rubisco, photosynthetically active radiation-saturated rate of electron transport and rate of triose phosphate utilization to

收稿日期Received: 2016-06-27 接受日期Accepted: 2016-12-25

\* 通信作者Author for correspondence (E-mail: sicauzhangjian@163.com)

a different degree in both sexes of *P. deltoides* under Cd pollution were found, and females exhibited a greater decrease in such parameters than males. *Rhizophagus intraradices* inoculation mitigated the toxic effect of Cd on such parameters to a different degree in females, not in males. (2) Under Cd pollution, there was an increase in proline content in both sexes when compared to the controls. A further increase in proline content occurred in females, not in males, when inoculated with *R. intraradices*. (3) When compared to the controls, there was a decrease in indoleacetic acid, but an increase in abscisic acid in leaves of both sexes when exposed to Cd pollution. The amplitude changed in both phytohormones in females was greater than that in males. *Rhizophagus intraradices* inoculation was helpful for recovery of phytohormone balance in females, which was not observed in males. Therefore, our results indicated that (1) there were a greater negative effect exerted by Cd pollution on gas exchange rate, carbon fixation capacity and phytohormone balance and a more impairment of photosynthetic apparatus in females when compared to males, showing a less tolerance to stress conditions in females; (2) *Rhizophagus intraradices* inoculation could enhance the osmotic adjustment capacity in females, thus mitigate the negative effect of Cd stress on ability of carbon fixation and phytohormone balance in females. However, such positive effects derived from *R. intraradices* symbiosis were not observed in males.

**Key words** vesicular-arbuscular mycorrhiza; *Populus deltoides*; cadmium pollution; dioecy; photosynthesis

**Citation:** Chen LH, Lai J, Hu XW, Yang WQ, Zhang J, Wang XJ, Tan LJ (2017). Effects of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic physiology in females and males of *Populus deltoides* exposed to cadmium pollution. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 480–488. doi: 10.17521/cjpe.2016.0210

伴随着我国工农业和城市化的快速发展, 重金属污染物逐渐成为一类主要的环境污染物。我国环境保护部和国土资源部于2014年4月公布的《全国土壤污染状况调查公报》显示, 全国土壤总的重金属超标率达到16.1%, 耕地污染超标率达19.4%, 镉(Cd)的点位超标率最大, 达到7.0%。Cd作为植物的非必需元素, 过量积累会对植物产生毒害作用, 植物体内积累3–10 mg·kg<sup>-1</sup> Cd就会扰乱植物的基本代谢过程(DalCorso *et al.*, 2008)。光合作用是植物生长和产量形成的关键生物学过程, 对重金属毒害非常敏感, 重金属离子的积累会影响叶绿素的生物合成, 破坏光合膜的结构和功能, 阻断电子传递, 扰乱光合磷酸化, 钝化暗反应的关键酶(Benavides *et al.*, 2005; Küpper *et al.*, 2007), 还会影响叶肉细胞的水势和膨压, 调节气孔行为(Cocozza *et al.*, 2015), 进而抑制气体交换速率。目前, 重金属对光合作用的毒理研究主要集中在草本植物(尤其是超富集植物, hyperaccumulator)和农作物上, 对木本植物的研究相对较少。

丛枝菌根(AM)是自然界中一种普遍存在的共生现象, 与丛枝菌根真菌(AMF)的互利共生有利于提高宿主植物对重金属胁迫的耐受能力。一方面, AMF通过对重金属的固定和隔离, 减少重金属向地上部分的转移, 例如, 黄晶等(2012)发现, 接种*Rhizophagus intraradices*降低了紫花苜蓿(*Medicago sativa*)地上部Cd含量, 却增加了地下部Cd含量, Cd

向地上部的迁移率降低。AMF菌丝扩大了植物根系的范围和吸收面积, 通过其复杂的菌丝网络提高植物对矿质元素(尤其是N和P)和水分的吸收, Loth-Pereda (2011)还发现AM对*Populus trichocarpa*磷转运子基因(*PtPT10*)的诱导和调节表达起着重要作用。另一方面, AMF的侵染也参与了宿主植物的信号转导和抗逆基因的表达调控, 例如, Pallara等(2013)以银白杨(*P. alba*)为材料, 发现接种*Glomus mosseae*有利于诱导叶片中编码植物螯合素合成酶基因的表达以及控制细胞的抗氧化水平, 从而提高宿主植物对重金属的生理耐受性。

美洲黑杨(*P. deltoides*)属于杨柳科杨属, 20世纪50年代引入我国, 因其生长迅速、材质优良被广泛用于长江中下游地区的工业用材林和生态防护林建设。美洲黑杨是典型的雌雄异株植物, 目前广泛栽培的美洲黑杨既有雄株品系, 也有雌株品系。目前很少有研究关注美洲黑杨雌、雄株对重金属的生理耐受性差异, 不利于重金属污染区美洲黑杨品系的选择和推广。因此, 本研究以美洲黑杨雌、雄株为对象, 研究Cd污染条件下两种性别植株光合作用、叶绿素荧光参数、渗透调节、激素含量的变化, 以及接种*R. intraradices*对这些生理指标的影响, 认识美洲黑杨雌、雄株对重金属胁迫的响应差异, 为污染区杨树性别品系的选择及利用AM-速生木本植物修复Cd污染土壤提供理论依据。

## 1 实验方法

### 1.1 实验设计

#### 1.1.1 实验材料

2014年4月, 于江苏省镇江市京口区采集美洲黑杨雌、雄株一年生枝条。实验材料为美洲黑杨‘I-69/55’和美洲黑杨‘I-63/51’的杂交种F<sub>1</sub>代, 母树树龄约30年, 根据开花结实特性辨别雌雄。

#### 1.1.2 实验处理

所有枝条用4% NaClO溶液充分对其表面消毒30 min后, 再用无菌水反复冲洗。将雌雄枝条放置于Hoagland营养液中, 半月后选择长势一致的幼苗(高度约10 cm, 最大根长约10 cm)用于本次实验。将灭菌之后的砂培基质(粗砂:蛭石:珍珠岩的体积比为3:1:1)装入塑料花盆, 每盆12 kg。在移栽时将20 g真菌接种物(约含1 000个孢子)接种于雌雄幼苗的根部, 对照接种经灭菌的同等质量的接种物。菌种接种物购买于中国丛枝菌根真菌种质资源库, 编号为“BGC AH01”, 接种物为孢子、侵染根段、外生菌丝和培养基质的混合物。美洲黑杨幼苗移栽后, 每天对所有供试植株统一浇适量无菌水, 消除水分胁迫的影响, 每周添加100–200 mL Hoagland营养液保证养分供给。接种一个月后, 进行外源Cd添加处理, 将200  $\mu\text{mol CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ 均匀添加到污染处理土壤中, 污染物分10次添加, 每次添加含重金属溶液约500 mL, 间隔2天添加一次, 最终达到10  $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的Cd污染水平。

本研究为三因素二水平的完全随机实验设计, 共8个处理。每个性别包含4个处理, 即: (1)不接种AMF, 且不添加外源Cd作为对照; (2)只接种AMF, 但不添加外源Cd; (3)不接种AMF, 仅添加外源Cd; (4)接种AMF, 同时添加外源Cd作为交互处理。每个处理5次重复, 每重复5株幼苗。苗木的预培养和接种后的处理均在仅遮蔽雨水的大棚中进行, 气温过高时利用75%遮阳网遮蔽降温, 每天对所有供试植株进行统一浇水(蒸馏水)、除草防虫和防病等管理。实验处理期间, 实验地区的月平均气温为21–25  $^{\circ}\text{C}$ , 湿度45%–87%。实验处理从2014年6月15日开始, 至2014年9月30日结束。

#### 1.2 指标测定

于美洲黑杨进入生长季末期时测定光合作用和叶绿素荧光(2014年9月下旬), 测定对象为距植株顶端完全展开的第三片叶片。气体交换速率测定采

用LI-6400便携式光合作用测定系统(LI-COR, Lincoln, USA)。测定时间选择晴朗天气的8:00–11:30进行。为了保证测量在近似于理想光合作用状态下进行, 测定时将叶面温度控制为25  $^{\circ}\text{C}$ , 光照强度控制为1 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 相对湿度控制为60%左右, CO<sub>2</sub>浓度控制为350  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。测定指标包括净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ )。

采用LI-6400测定 $P_n$ - $C_i$ 曲线, CO<sub>2</sub>浓度依次为1 500、1 200、1 000、800、600、400、300、200、100、80、50、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。光强1 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 叶温25  $^{\circ}\text{C}$ , 湿度60%, 气孔饱和蒸汽压亏缺( $1.5 \pm 0.5$ ) kPa。利用Farquhar等(1980)模型拟合 $P_n$ - $C_i$ 曲线, 获得叶片Rubisco最大羧化速率( $V_{\text{cmax}}$ ), RuBP再生的最大电子传递速率( $J_{\text{max}}$ ), 磷酸丙糖利用率(TPU)。将200  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以下的CO<sub>2</sub>浓度与净光合速率进行线性拟合, 计算CO<sub>2</sub>补偿点( $\Gamma$ )。

采用PAM 2100 (Walz, Effeltrich, Germany)测定叶片的叶绿素荧光参数。测定前叶片暗适应至少30 min, 测定指标包括PSII最大光化学量子产量( $F_v/F_m$ )、光合量子产量( $\Phi_{\text{PSII}}$ )、光化学淬灭系数( $q_p$ )和非光化学淬灭系数( $q_n$ )。

游离脯氨酸含量采用茚三酮法测定。可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝法测定。利用高效液相色谱法(Agilent 1260, Agilent Technologies, Wilmington, USA)测定顶端新叶中的生长素(IAA)和脱落酸(ABA)含量(马海燕, 2007)。色谱柱为Hibar RT Lichrospher C<sub>18</sub>柱(250 mm  $\times$  4.0 mm, 5  $\mu\text{m}$ ), 流动相水:甲醇:乙酸体积比为54.2:45:0.8, 流速1  $\text{mL} \cdot \text{min}^{-1}$ , 柱温为35  $^{\circ}\text{C}$ , 检测波长254 nm。

#### 1.3 数据统计和分析

采用SPSS 19.0统计软件进行数据分析, 数据经方差分析后进行多重比较(Tukey法,  $\alpha = 0.05$ ), 采用三因素方差分析检测性别、Cd污染、接种AMF及交互作用对研究结果影响的显著性。

## 2 结果和分析

### 2.1 各种处理下美洲黑杨雌、雄株气体交换速率的变化

多元方差分析表明(表1), 性别作为独立因子对各项气体交换参数的影响均不显著, Cd显著影响了所有的气体交换参数, 菌根仅显著影响了 $P_n$ 和 $G_s$ 。与

表1 丛枝菌根真菌对Cd胁迫下的雌、雄美洲黑杨植株气体交换速率的影响(平均值±标准误差)  
Table 1 Effects of arbuscular mycorrhizae fungi (AMF) inoculation on gas exchange rate in females and males of *Populus deltoides* exposed to Cd pollution (mean ± SE)

处理 Treatment	丛枝菌根 AM	性别 Sex	净光合速率 $P_n$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	气孔导度 $G_s$ ( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	胞间CO <sub>2</sub> 浓度 $C_i$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )	蒸腾速率 $T_r$ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )
对照 Control	-	雄株 Male	11.91 ± 0.26 <sup>b</sup>	0.37 ± 0.04 <sup>bcd</sup>	318.40 ± 10.05 <sup>a</sup>	4.37 ± 0.27 <sup>ab</sup>
		雌株 Female	13.68 ± 0.79 <sup>ab</sup>	0.51 ± 0.02 <sup>ab</sup>	310.85 ± 7.71 <sup>ab</sup>	5.50 ± 0.27 <sup>a</sup>
	+	雄株 Male	12.34 ± 0.34 <sup>b</sup>	0.41 ± 0.03 <sup>abc</sup>	313.96 ± 7.72 <sup>ab</sup>	5.11 ± 0.20 <sup>a</sup>
		雌株 Female	14.43 ± 0.42 <sup>a</sup>	0.52 ± 0.05 <sup>a</sup>	313.68 ± 10.97 <sup>ab</sup>	5.37 ± 0.44 <sup>a</sup>
Cd污染 Cd pollution	-	雄株 Male	9.70 ± 0.46 <sup>c</sup>	0.25 ± 0.02 <sup>de</sup>	270.87 ± 6.51 <sup>bc</sup>	3.48 ± 0.26 <sup>bc</sup>
		雌株 Female	6.58 ± 0.27 <sup>d</sup>	0.13 ± 0.02 <sup>e</sup>	243.14 ± 9.73 <sup>c</sup>	2.10 ± 0.33 <sup>d</sup>
	+	雄株 Male	8.86 ± 0.35 <sup>c</sup>	0.27 ± 0.02 <sup>d</sup>	273.86 ± 9.00 <sup>bc</sup>	2.95 ± 0.26 <sup>cd</sup>
		雌株 Female	9.59 ± 0.28 <sup>c</sup>	0.30 ± 0.01 <sup>cd</sup>	288.10 ± 4.52 <sup>ab</sup>	3.26 ± 0.11 <sup>bcd</sup>
$F_s$			ns	ns	ns	ns
$F_{cd}$			***	***	***	***
$F_{AMF}$			*	**	ns	ns
$F_{s\times cd}$			***	***	ns	**
$F_{s\times AMF}$			**	ns	*	ns
$F_{cd\times AMF}$			ns	ns	ns	ns
$F_{s\times cd\times AMF}$			**	*	ns	**

根据Tukey检验, 同一列中不同字母表示处理间差异显著( $p < 0.05$ )。ns、\*、\*\*、\*\*\*分别表示 $p > 0.05$ ,  $0.01 < p < 0.05$ ,  $0.001 < p < 0.01$ ,  $p \leq 0.001$ 。 $F_s$ , 性别效应;  $F_{cd}$ , Cd效应;  $F_{AMF}$ , 菌根效应;  $F_{s\times cd}$ , 性别与Cd的交互效应;  $F_{s\times AMF}$ , 性别与菌根的交互效应;  $F_{cd\times AMF}$ , Cd与菌根的交互效应;  $F_{s\times cd\times AMF}$ , 性别、Cd和菌根三者的交互效应。  
Different letters in each column indicate significant difference ( $p < 0.05$ ) according to Tukey test.  $P_n$ ,  $G_s$ ,  $C_i$  and  $T_r$  represent net photosynthesis rate, stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, and transpiration rate, respectively. ns, \*, \*\*, \*\*\* represent for  $p > 0.05$ ,  $0.01 < p < 0.05$ ,  $0.001 < p < 0.01$ ,  $p \leq 0.001$ , respectively.  $F_s$ , sex effect;  $F_{cd}$ , Cd effect;  $F_{AMF}$ , AMF effect;  $F_{s\times cd}$ , the interactive effect of sex and Cd;  $F_{s\times AMF}$ , the interactive effect of sex and AMF;  $F_{cd\times AMF}$ , the interactive effect of Cd and AMF;  $F_{s\times cd\times AMF}$ , the interactive effect of sex, Cd and AMF.

雌雄各自对照相比, 单独Cd污染均不同程度地降低了美洲黑杨雌、雄株的气体交换速率, 雄株 $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、 $T_r$ 分别下降19%、34%、14%和20%, 雌株分别下降52%、74%、22%和62%, 可见雌株的下降幅度更大。接种丛枝菌根真菌能显著增加受Cd胁迫雌株的 $P_n$ 、 $G_s$ 和 $C_i$ , 对雄株的这些参数无明显影响。

2.2 各种处理下美洲黑杨雌、雄株 $P_n$ - $C_i$ 曲线及拟合参数的变化

如图1所示, 对照条件下, 雄株 $P_n$ - $C_i$ 曲线的初

始斜率小于雌株, Cd污染条件下却恰好相反。多元方差分析(表2)表明, Cd作为独立因子显著影响了 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 、 $TPU$ 和 $\Gamma$ , 菌根显著影响了 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 和 $TPU$ 。单独Cd污染及交互条件下美洲黑杨雌、雄株的 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 和 $TPU$ 的变化规律与气体交换速率参数变化相似, Cd污染引起雌株以上参数下降幅度更大。Cd胁迫条件下, 与丛枝菌根真菌的共生增加了雌株的 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 和 $TPU$ , 但菌根的这种促进效应并没有表现在雄株中。

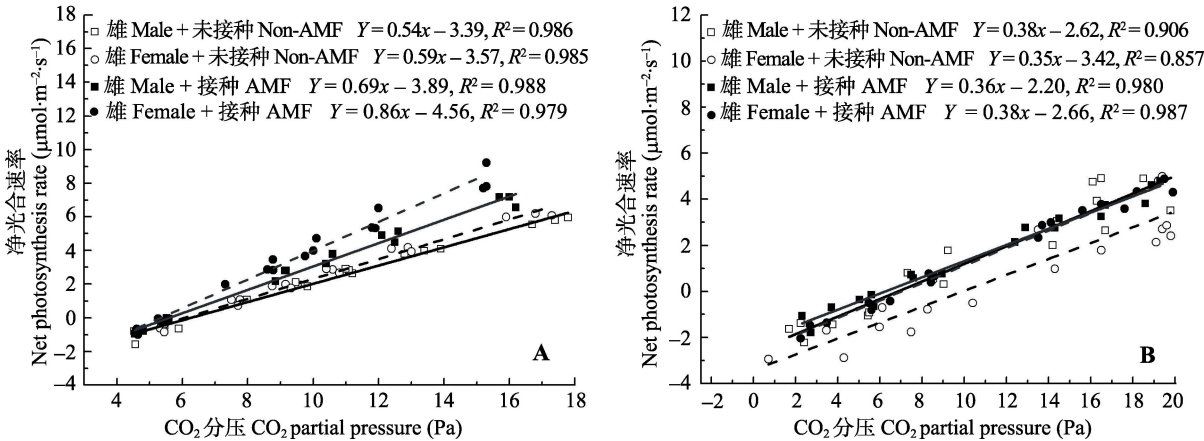


图1 接种丛枝菌根真菌(AMF)对对照(A)和受Cd胁迫(B)美洲黑杨雌、雄株光合CO<sub>2</sub>响应曲线的影响  
Fig. 1 Effects of arbuscular mycorrhizae fungi (AMF) inoculation on  $P_n$ - $C_i$  curves of females and males of *Populus deltoides* under control (A) and Cd-stressed (B) conditions.

表2 接种丛枝菌根真菌(AMF)对受Cd胁迫美洲黑杨雌、雄株 $P_n$ - $C_i$ 曲线拟合参数的影响(平均值±标准误差)  
Table 2 Effects of arbuscular mycorrhizae fungi (AMF) inoculation on parameters derived from the fitted  $P_n$ - $C_i$  curves in females and males of *Populus deltoides* exposed to Cd pollution (mean ± SE)

处理 Treatment	丛枝菌根 AM	性别 Sex	最大羧化速率 $V_{cmax}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	最大电子传递速率 $J_{max}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	磷酸丙糖利用率 $TPU$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$\text{CO}_2$ 补偿点 $\Gamma$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )
对照	–	雄株 Male	$34.17 \pm 1.14^{bc}$	$88.20 \pm 1.80^{bc}$	$6.26 \pm 0.14^{abcd}$	$6.20 \pm 0.36^b$
Control	–	雌株 Female	$37.80 \pm 0.17^b$	$93.60 \pm 3.38^b$	$7.91 \pm 0.64^{abc}$	$6.10 \pm 0.21^b$
	+	雄株 Male	$42.57 \pm 1.34^b$	$117.33 \pm 6.77^a$	$8.88 \pm 0.95^a$	$5.57 \pm 0.08^b$
	+	雌株 Female	$52.30 \pm 3.13^a$	$137.33 \pm 5.78^a$	$8.24 \pm 0.63^{ab}$	$5.34 \pm 0.12^b$
Cd 污染	–	雄株 Male	$25.87 \pm 2.39^{cd}$	$71.20 \pm 2.72^{cd}$	$4.17 \pm 0.27^d$	$6.87 \pm 0.28^b$
Cd pollution	–	雌株 Female	$22.67 \pm 1.36^d$	$59.50 \pm 3.50^d$	$5.19 \pm 0.41^{bcd}$	$9.91 \pm 0.46^a$
	+	雄株 Male	$24.17 \pm 2.81^d$	$68.97 \pm 4.34^{cd}$	$4.68 \pm 0.45^{cd}$	$6.08 \pm 0.20^b$
	+	雌株 Female	$25.30 \pm 1.03^{cd}$	$73.23 \pm 4.52^{bcd}$	$6.54 \pm 1.22^{abcd}$	$7.02 \pm 0.38^b$
$F_s$			ns	ns	ns	ns
$F_{cd}$			***	***	***	***
$F_{AMF}$			***	***	*	ns
$F_{s \times cd}$			**	*	*	ns
$F_{s \times AMF}$			ns	*	ns	**
$F_{cd \times AMF}$			***	***	ns	**
$F_{s \times cd \times AMF}$			ns	ns	ns	**

表注同表1。  
Notes see Table 1.  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ ,  $TPU$  and  $\Gamma$  represent the maximum rate of Rubisco carboxylase activity, maximum rate of photosynthetic electron transport, triose phosphate use, and  $\text{CO}_2$  compensation point, respectively.

2.3 各种处理条件下美洲黑杨雌、雄株叶绿素荧光的影响

如表3所示, 多元方差分析表明, 性别、Cd和菌根作为独立因子显著影响了 $F_v/F_m$ 和 $\Phi_{PSII}$ , Cd还显著影响了 $q_P$ 和 $q_N$ 。与对照相比, 单独Cd污染没有显著

影响雄株的 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $q_P$ 和 $q_N$ , 却显著降低了雌株的 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 和 $q_P$ , 增加了 $q_N$ 。交互条件下, 接种菌根真菌促进了雌株 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 和 $q_P$ 的显著回升, 降低了其 $q_N$ 值, 除 $q_N$ 外雄株的这些参数没有显著变化。

表3 接种丛枝菌根真菌(AMF)对Cd胁迫下美洲黑杨雌、雄株叶绿素荧光参数的影响(平均值±标准误差)  
Table 3 Effects of arbuscular mycorrhizae fungi (AMF) inoculation on chlorophyll a fluorescence parameters in females and males of *Populus deltoides* exposed to Cd pollution (mean ± SE)

处理 Treatment	丛枝菌根 AM	性别 Sex	$F_v/F_m$	$\Phi_{PSII}$	$q_P$	$q_N$
对照	–	雄株 Male	$0.80 \pm 0.01^{ab}$	$0.72 \pm 0.01^a$	$0.94 \pm 0.01^a$	$0.19 \pm 0.01^{cd}$
Control	–	雌株 Female	$0.81 \pm 0.01^{ab}$	$0.73 \pm 0.00^a$	$0.96 \pm 0.00^a$	$0.19 \pm 0.01^{cd}$
	+	雄株 Male	$0.81 \pm 0.00^{ab}$	$0.73 \pm 0.00^a$	$0.94 \pm 0.01^a$	$0.24 \pm 0.01^{bc}$
	+	雌株 Female	$0.81 \pm 0.00^{ab}$	$0.73 \pm 0.00^a$	$0.93 \pm 0.01^a$	$0.17 \pm 0.01^d$
Cd 污染	–	雄株 Male	$0.78 \pm 0.00^{bc}$	$0.70 \pm 0.01^a$	$0.93 \pm 0.01^a$	$0.21 \pm 0.01^{cd}$
Cd pollution	–	雌株 Female	$0.69 \pm 0.01^c$	$0.60 \pm 0.02^b$	$0.83 \pm 0.01^b$	$0.33 \pm 0.01^a$
	+	雄株 Male	$0.76 \pm 0.00^{cd}$	$0.70 \pm 0.01^a$	$0.92 \pm 0.01^a$	$0.26 \pm 0.01^b$
	+	雌株 Female	$0.76 \pm 0.01^d$	$0.70 \pm 0.02^a$	$0.93 \pm 0.02^a$	$0.26 \pm 0.01^b$
$F_s$			***	**	**	ns
$F_{cd}$			***	***	***	***
$F_{AMF}$			***	**	ns	ns
$F_{s \times cd}$			***	***	**	***
$F_{s \times AMF}$			***	*	**	***
$F_{cd \times AMF}$			ns	*	***	ns
$F_{s \times cd \times AMF}$			***	**	***	ns

表注同表1。 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $q_P$ 、 $q_N$ 分别表示光系统II最大光化学量子产量、光系统II有效光化学量子产额、光化学淬灭系数和非光化学淬灭系数。  
Notes see Table 1.  $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PSII}$ ,  $q_P$  and  $q_N$  represent the maximum efficiency of photosystem II, effective quantum yield of photosystem II, photo-chemical quenching coefficient, and non-photochemical quenching coefficient, respectively.

2.4 各种处理条件下美洲黑杨雌、雄株渗透调节物质和激素含量的变化

多元方差分析(表4)表明, Cd和菌根作为独立因子均显著影响了脯氨酸和可溶性蛋白含量, 性别、Cd和菌根均显著影响了美洲黑杨的IAA和ABA含量。与对照相比, Cd污染条件下, 雌雄株的脯氨酸含量分别增加了140%和92.7% (图2A); 交互处理进一步增加了雌株的脯氨酸含量, 而雄株没有明显变化。单独Cd污染和交互处理均未显著影响美洲黑杨雌、雄株的可溶性蛋白含量(图2B)。Cd污染均显著降低了两种性别的IAA含量(图2C), 增加了ABA含量(图2D), 雌株的变化幅度更大。与单独Cd污染处理相比, 交互条件下, 接种菌根真菌的雌株具有更

高的脯氨酸和IAA含量, 更低的ABA含量, 但与菌根真菌的共生并未显著影响雄株的这些指标。

3 讨论

光合作用是植物最重要的生理过程, 与其生产力和产量密切相关。Cd胁迫会引起植物失绿、卷叶、生长减缓, 影响植物的光合速率和碳同化过程。前人研究表明, Cd胁迫通过影响与光合有关的大量(如N和P)和微量元素(Fe和Mg)的吸收、还原和同化, 降低色素含量, 干扰气孔行为和水分平衡, 破坏光合机构, 影响电子传递(Sanità di Toppi & Gabbrielli, 1999), 进而影响植物的光合作用。本研究发现: Cd胁迫下美洲黑杨雌、雄株的气体交换参数均

表4 性别、Cd、菌根及其交互效应对渗透调节物质和激素影响的显著性检验  
Table 4 Statistical significance of the single and interactive effects of sex, Cd and arbuscular mycorrhizae fungi (AMF) on osmotic solutes and phytohormones based on univariate analyses of variance.

参数 Parameter	因子 Factor						
	$F_s$	$F_{cd}$	$F_{AMF}$	$F_{s \times cd}$	$F_{s \times AMF}$	$F_{cd \times AMF}$	$F_{s \times cd \times AMF}$
脯氨酸 Proline	**	***	***	**	*	**	***
可溶性蛋白 Soluble protein	ns	**	***	*	ns	*	ns
生长素 Auxin	***	***	***	***	***	**	***
脱落酸 Absciscic acid	***	***	***	***	***	*	***

表注同表1。  
Notes see Table 1.

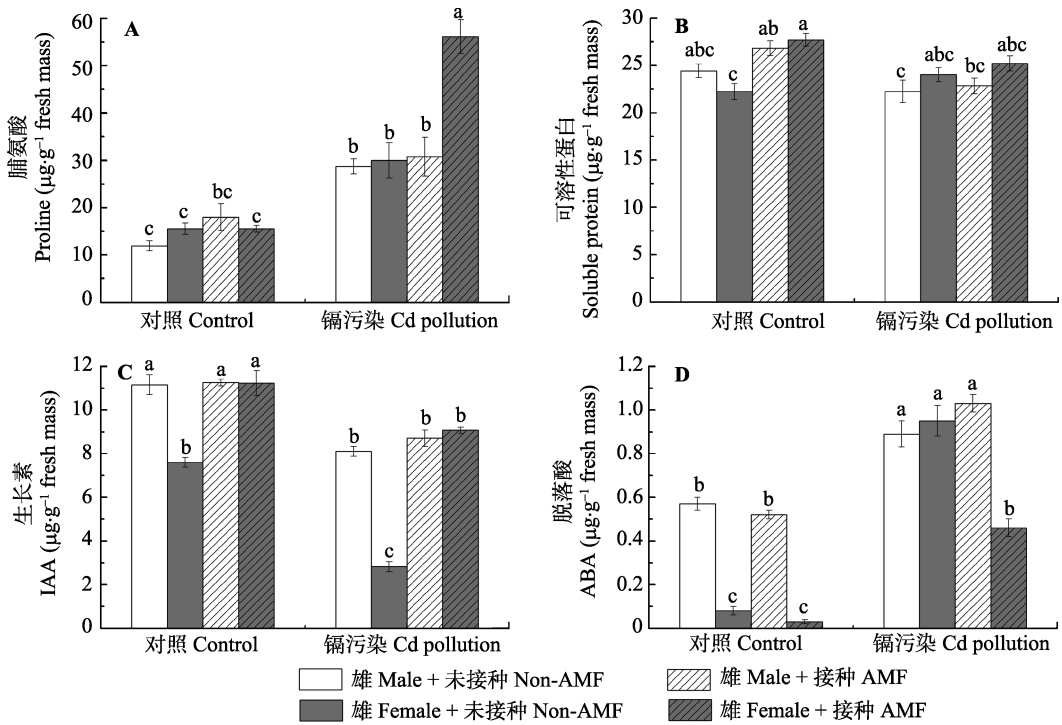


图2 接种丛枝菌根真菌(AMF)对受Cd胁迫美洲黑杨雌、雄株渗透调节物质和激素的影响(平均值±标准误)。根据Tukey检验, 不同字母表示处理间差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 2 Effects of arbuscular mycorrhizae fungi (AMF) inoculation on osmotic solutes and phytohormones in females and males of *Populus deltoides* exposed to Cd pollution (mean ± SE). Different letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ) according to Tukey test.

不同程度下降,雌株的下降更明显,与滇杨(*P. yunnanensis*)和青杨(*P. cathayana*)雌、雄株在重金属胁迫条件下的响应特征相似(Chen *et al.*, 2011, 2014),表明美洲黑杨雌株的光合作用对Cd胁迫更为敏感,光合能力受到更明显的抑制作用。另一方面, Cd胁迫引起美洲黑杨雌株 $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$ 、 $TPU$ 下降更显著,  $\Gamma$ 却显著上升,说明雌株的Rubisco活性、电子传递速率、RuBP再生、无机磷供给受到更大的抑制(Xu *et al.*, 2008; Pereira *et al.*, 2016), 同化 $\text{CO}_2$ 的能力下降。此外,我们发现接种AMF在一定程度上缓解了雌株光合作用受到的负面影响, AM对胁迫条件下宿主植物光合能力下降的缓解效应也被其他学者观察到(李月灵等, 2015; 冉琮和钟章成, 2015), 这与菌根促进宿主植物养分平衡和抗氧化能力(Chen *et al.*, 2015), 以及增加宿主植物光能捕获和光化学效率有关(Rozpądek *et al.*, 2015; 王穗子等, 2015)。值得注意的, 接种AMF并未对雄株的光合能力产生显著影响, 这可能与接种AMF引起雄株地上部分(叶片和茎) Cd含量显著升高有关(Chen *et al.*, 2016), 有毒Cd离子的积累可能掩盖了菌根的效应。但是, 我们之前的报道(Chen *et al.*, 2016)指出, Cd胁迫及菌根处理均未显著影响两种性别美洲黑杨的生物量积累, 受Cd胁迫的雌雄幼苗在处理期间大多数时间生长正常, 未表现出毒理症状, 仅在处理结束时雌株老叶表现出失绿和卷叶, 而雄株的症状较轻。这说明Cd胁迫对两种性别美洲黑杨的光合和生长抑制作用在处理的大多数时间并不明显, 伴随着处理时间的延长及有毒Cd离子积累量的增加, 其光合速率受到的抑制作用开始突显。

叶绿素荧光参数是反映光合机构受环境胁迫程度的有效探针。 $F_v/F_m$ 反映了PSII反应中心的光能转化效率。Björkman和Demmig (1987)认为, 如果 $F_v/F_m$ 低于0.8, 表明PSII的潜在光能转化效率受到胁迫影响。本研究中, Cd污染不同程度降低了美洲黑杨雌、雄株的 $F_v/F_m$ , 雌株的下降幅度更显著, 表明雌株PSII的潜在光化学效率受到了更显著的负面影响。 $\Phi_{\text{PSII}}$ 是衡量光合效率的直接参数, 反映植物PSII反应中心在部分关闭情况下的原初光能捕获效率, 本研究中Cd污染显著降低了雌株的 $\Phi_{\text{PSII}}$ , 可能会引起雌株暗反应中ATP和NADPH的利用率下降(Burzyński & Kłobus, 2004), 进而降低碳固定效率。 $q_p$ 是衡量PSII原初电子受体QA的氧化还原状态和

PSII开放程度的指标, 其值越大, 表明PSII的电子传递活性越高;  $q_N$ 则是反映被天线色素吸收的光能, 不被用于光化学电子传递, 以热耗散形式释放的那部分能量(曹玲等, 2006)。本研究中, Cd污染条件下, 雌株 $q_p$ 下降,  $q_N$ 上升, 表明雌株光合电子传递能力下降, 用于热耗散等非光化学反应的能量增加。与雌株相比, 雄株的 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$ 、 $q_p$ 、 $q_N$ 等参数的变化幅度较小, 表明Cd污染对雄株PSII的光化学转化效率的影响较小。接种AMF显著增加了受Cd胁迫雌株的 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$ 和 $q_p$ , 降低了 $q_N$ , 说明接种AMF有利于恢复雌株PSII的潜在光化学效率。

脯氨酸是细胞重要的渗透调节物质, 同时也是清除胞内羟自由基的重要小分子物质(Smirnoff & Cumbes, 1989), 在维持细胞膨压、防止细胞脱水、保护质膜稳定性等方面起着重要作用。本研究中, Cd污染条件下, 脯氨酸含量的提高有利于提高美洲黑杨雌、雄株叶肉细胞的渗透势和膨压, 减缓叶肉细胞受到的氧化胁迫。接种AMF进一步提高了雌株脯氨酸的含量, 有利于提高雌株叶肉细胞的膨压, 防止细胞脱水, 维持较高的光合速率。可溶性蛋白是衡量植物氮代谢特征和生理状况的重要参数, 许多研究表明, 植物细胞内的可溶性蛋白含量会因Cd胁迫而降低(Farooq *et al.*, 2013; Ali *et al.*, 2014), 本研究中, 美洲黑杨雌、雄株可溶性蛋白并没有因Cd胁迫而显著下降, 一方面表明两种性别杨树叶片可溶性蛋白的代谢过程受到的影响较小, 另一方面可能与本实验的养分供给相关, 处理过程充分的养分供给, 减轻了因养分失衡带来的负面影响。Rubisco酶是植物Calvin循环的关键酶, 也是叶片内主要的蛋白质, 占可溶性蛋白的50%以上(李德军等, 2004), Rubisco酶的含量变化常和可溶性蛋白含量变化相似。本研究中, 可溶性蛋白含量稳定, 我们推断Rubisco酶的含量并没有受到较显著的影响, Cd胁迫对美洲黑杨雌、雄株光合速率的负面影响更可能是因为气孔因素、电子传递以及Rubisco酶活性下降所致。

ABA和IAA是植物体内重要的内源激素, 在调控植物的生长发育、信号转导、植物休眠、菌根形成、逆境耐受性等方面具有重要的生物学功能(Prusty *et al.*, 2004; Gomez-Cadenas *et al.*, 2015)。ABA的增加会降低气孔导度和叶片微管组织的水力导度(Pantin *et al.*, 2013), 影响气孔交换速率。本



研究中, Cd胁迫引起了美洲黑杨雌、雄株ABA的显著上升, 与Hayward等(2013)和Stroiński等(2013)的研究结果相似, ABA的增加被认为与植物抗逆基因的调控和表达有关, 有助于抑制有毒Cd离子的运输和积累。值得注意的是, 与雄株相比, 雌株ABA上升更显著, 引起了雌株气孔导度更大程度的下降, 光合速率下降也更明显。另一方面, 适量的IAA则会促进乙烯的产生, 进而促进植物的营养生长(Zhao *et al.*, 2009)。Cd胁迫条件下, 雌株IAA的下降更为显著, IAA下降与光合速率下降及生长减缓有关。总体来看, 雌株两种激素受Cd胁迫的影响更显著, 表明其激素平衡更容易受到影响, 接种AMF有利于恢复激素的平衡, 进而减轻Cd胁迫引起的负面影响。

## 4 结论

本研究通过接种AMF的方法, 研究了Cd污染条件下, AMF对美洲黑杨雌、雄株气体交换速率、 $P_n-C_i$ 响应曲线、叶绿素荧光、渗透调节、植物激素的影响, 发现美洲黑杨雌、雄株的生理特征对Cd胁迫存在性别差异, 雌株气体交换速率、碳固定能力和激素平衡受到的负面影响更大, PSII受损更严重, 表明雌株对Cd胁迫更敏感。接种AMF一定程度上恢复了受Cd胁迫雌株的光合速率、羧化效率和电子传递效率, 增强了雌株的渗透调节能力, 促进了雌株的ABA和IAA的平衡, 但菌根效应对雄株并不显著。

基金项目 国家自然科学基金(31300513)。

## 参考文献

- Ali B, Qian P, Jin R, Ali S, Khan M, Aziz R, Tian T, Zhou W (2014). Physiological and ultra-structural changes in *Brassica napus* seedlings induced by cadmium stress. *Biologia Plantarum*, 58, 131–138.
- Benavides MP, Gallego SM, Tomaro ML (2005). Cadmium toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17, 21–34.
- Björkman O, Demmig B (1987). Photon yield of  $O_2$  evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489–504.
- Burzyński M, Kłobus G (2004). Changes of photosynthetic parameters in cucumber leaves under Cu, Cd, and Pb stress. *Photosynthetica*, 42, 505–510.
- Cao L, Wang QC, Cui DH (2006). Impact of soil cadmium contamination on chlorophyll fluorescence characters and biomass accumulation of four broad-leaved tree species seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 769–772. (in Chinese with English abstract) [曹玲, 王庆成, 崔东海 (2006). 土壤镉污染对四种阔叶树苗木叶绿素荧光特性和生长的影响. *应用生态学报*, 17, 769–772.]
- Chen LH, Han Y, Jiang H, Korpelainen H, Li CY (2011). Nitrogen nutrient status induces sexual differences in responses to cadmium in *Populus yunnanensis*. *Journal of Experimental Botany*, 62, 5037–5050.
- Chen LH, Hu XW, Yang WQ, Xu ZF, Zhang DJ, Gao S (2015). The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on sex-specific responses to Pb pollution in *Populus cathayana*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 113, 460–468.
- Chen LH, Zhang DJ, Yang WQ, Liu Y, Zhang L, Gao S (2016). Sex-specific responses of *Populus deltoides* to *Glomus intraradices* colonization and Cd pollution. *Chemosphere*, 155, 196–206.
- Chen LH, Zhang L, Tu LH, Xu ZF, Zhang J, Gao S (2014). Sex-related differences in physiological and ultrastructural responses of *Populus cathayana* to Ni toxicity. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36, 1937–1946.
- Cocozza C, Trupiano D, Lustrato G, Alfano G, Vitullo D, Falasca A, Lomaglio T, de Felice V, Lima G, Ranalli G, Scippa S, Tognetti R (2015). Challenging synergistic activity of poplar-bacteria association for the Cd phytostabilization. *Environmental Science and Pollution Research*, 22, 19546–19561.
- DalCorso G, Farinati S, Maistri S, Furini A (2008). How plants cope with cadmium: Staking all on metabolism and gene expression. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50, 1268–1280.
- Farooq MA, Ali S, Hameed A, Ishaque W, Mahmood K, Iqbal Z (2013). Alleviation of cadmium toxicity by silicon is related to elevated photosynthesis, antioxidant enzymes; suppressed cadmium uptake and oxidative stress in cotton. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 96, 242–249.
- Farquhar GD, Von SV, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic  $CO_2$  assimilation in leaves of  $C_3$  species. *Planta*, 149, 78–90.
- Gómez-Cadenas A, Vives V, Zandalinas SI, Manzi M, Sánchez-Pérez AM, Pérez-Clemente RM, Arbona V (2015). Absciscic acid: A versatile phytohormone in plant signaling and beyond. *Current Protein and Peptide Science*, 16, 413–434.
- Hayward AR, Coates KE, Galer AL, Hutchinson TC, Emery RN (2013). Chelator profiling in *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. reveals a Ni reaction, which is distinct from the ABA and cytokinin associated response to Cd. *Plant Physiology and Biochemistry*, 64, 84–91.
- Huang J, Ling WT, Sun YD, Liu J (2012). Impacts of arbuscular



- mycorrhizal fungi inoculation on the uptake of cadmium and zinc by *Alfalfa* in contaminated soil. *Journal of Agro-Environment Science*, 31, 99–105. (in Chinese with English abstract) [黄晶, 凌婉婷, 孙艳娣, 刘娟 (2012). 丛枝菌根真菌对紫花苜蓿吸收土壤中镉和锌的影响. 农业环境科学学报, 31, 99–105.]
- Küpper H, Parameswaran A, Leitenmaier B, Trtílek M, Šetlík I (2007). Cadmium-induced inhibition of photosynthesis and long-term acclimation to cadmium stress in the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *New Phytologist*, 175, 655–674.
- Li DJ, Mo JM, Fang YT, Jiang YQ (2004). Ecophysiological responses of woody plants to elevated nitrogen deposition. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 12, 482–488. (in Chinese with English abstract) [李德军, 莫江明, 方运霆, 江远清 (2004). 木本植物对高氮沉降的生理生态响应. 热带亚热带植物学报, 12, 482–488.]
- Li YL, Jin ZX, Li JM, Guo SM, Guan M (2015). Effects of soil microbe inoculation on the growth and photosynthetic physiology of *Elsholtzia splendens* under copper stress. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3926–3937. (in Chinese with English abstract) [李月灵, 金则新, 李钧敏, 郭素民, 管铭 (2015). 接种土壤微生物对铜胁迫下海州香薷生长及光合生理的影响. 生态学报, 35, 3926–3937.]
- Loth-Pereda V, Orsini E, Courty PE, Lota F, Kohler A, Diss L, Blaudez D, Chalot M, Nehls U, Bucher M, Martin F (2011). Structure and expression profile of the phosphate Pht1 transporter gene family in mycorrhizal *Populus trichocarpa*. *Plant Physiology*, 156, 2141–2154.
- Ma HY (2007). *Changes of Endogenous Hormones in Grapevine During Its Development*. Master degree dissertation, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi. (in Chinese with English abstract) [马海燕 (2007). 葡萄生长过程中内源激素含量变化的研究. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌.]
- Pallara G, Todeschini V, Lingua G, Camussi A, Racchi ML (2013). Transcript analysis of stress defence genes in a white poplar clone inoculated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and grown on a polluted soil. *Plant Physiology and Biochemistry*, 63, 131–139.
- Pantin F, Monnet F, Jannaud D, Costa JM, Renaud J, Muller B, Simonneau T, Genty B (2013). The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist*, 197, 65–72.
- Pereira MP, de Almeida Rodrigues LC, Corrêa FF, de Castro EM, Ribeiro VE, Pereira FJ (2016). Cadmium tolerance in *Schinus molle* trees is modulated by enhanced leaf anatomy and photosynthesis. *Trees*, 30, 807–814.
- Prusty R, Grisafi P, Fink GR (2004). The plant hormone indoleacetic acid induces invasive growth in *Saccharomyces cerevisiae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 4153–4157.
- Ran Q, Zhong ZC (2015). Effect of AMF on the photosynthetic characteristics and growth of maize seedlings under the stress of drought, high calcium and their combination in karst area. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 460–467. (in Chinese with English abstract) [冉琼, 钟章成 (2015). 模拟岩溶旱钙土壤基质中AM真菌对玉米幼苗光合生长的影响. 生态学报, 35, 460–467.]
- Rozpądek P, Węzowicz K, Nosek M, Ważny R, Tokarz K, Lembicz M, Miszański Z, Turnau K (2015). The fungal endophyte *Epichloë typhina* improves photosynthesis efficiency of its host orchard grass (*Dactylis glomerata*). *Planta*, 242, 1025–1035.
- Sanità di Toppi L, Gabbriellini R (1999). Response to cadmium in higher plants. *Environmental and Experimental Botany*, 41, 105–130.
- Smirnoff N, Cumbes QJ (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28, 1057–1060.
- Stroiński A, Giżewska K, Zielezińska M (2013). Abscissic acid is required in transduction of cadmium signal to potato roots. *Biologia Plantarum*, 57, 121–127.
- Wang SZ, Jin ZX, Li YL, Gu YF (2015). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the photosynthetic pigment contents, anti-oxidation capacity and membrane lipid peroxidation of *Elsholtzia splendens* leaves under copper stress. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 7699–7708. (in Chinese with English abstract) [王穗子, 金则新, 李月灵, 谷银芳 (2015). 铜胁迫条件下AMF对海州香薷光合色素含量、抗氧化能力和膜脂过氧化的影响. 生态学报, 35, 7699–7708.]
- Xu X, Peng GQ, Wu CC, Korpelainen H, Li CY (2008). Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology*, 28, 1751–1759.
- Zhao HX, Li Y, Duan BL, Korpelainen H, Li CY (2009). Sex-related adaptive responses of *Populus cathayana* to photoperiod transitions. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1401–1411.

责任编辑: 陈保冬 责任编辑: 李 敏



扫码向作者提问