

不同浓度 Ni、Cu 处理对骆驼蓬光合作用和叶绿素荧光特性的影响*

鲁艳^{1,2**} 李新荣³ 何明珠³ 苏延桂¹ 曾凡江^{1,2}

(¹中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; ²新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 新疆策勒 848300; ³中国科学院寒区旱区环境与工程研究所沙坡头沙漠研究试验站, 兰州 730000)

摘要 以骆驼蓬幼苗为材料, 采用盆栽试验研究不同浓度 (0、50、100、200、400 mg · kg⁻¹) Ni、Cu 处理对骆驼蓬叶片光合作用、叶绿素荧光特性及生长状况的影响。结果表明: 随着 Ni 浓度的增加, 骆驼蓬幼苗叶片的光合色素含量、净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)、PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 电子传递量子产率 (Φ_{PSII})、光化学猝灭系数 (q_p) 及各项生长指标均呈显著下降趋势, 而细胞间隙 CO₂ 浓度 (C_i) 和非光化学猝灭系数 (q_N) 呈显著增加趋势, 其中 P_n 的下降主要是由非气孔限制所致; 骆驼蓬幼苗叶片的光合色素含量、 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 、 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_p 及各项生长指标均在 50 mg · kg⁻¹ Cu 处理时达到峰值, 叶绿素 a 和 b、 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 、 F_v/F_m 及各项生长指标值在 100 mg · kg⁻¹ Cu 处理时仍微高于对照, 而后随 Cu 浓度的增加, 光合色素含量、 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 、 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_p 及各项生长指标均呈下降趋势, q_N 呈增加趋势, 其中 P_n 的下降主要是由气孔限制所致。

关键词 光合作用 叶绿素荧光 骆驼蓬 镍 铜

文章编号 1001-9332(2011)04-0936-07 中图分类号 Q948.3 文献标识码 A

Influence of different concentration Ni and Cu on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Peganum harmala*. LU Yan^{1,2}, LI Xin-rong³, HE Ming-zhu³, SU Yan-gui¹, ZENG Fan-jiang^{1,2} (¹Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; ²Cele National Station of Observation & Research for Desert-Grassland Ecosystem in Xinjiang, Cele 848300, Xinjiang, China; ³Shapotou Desert Research and Experiment Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2011, 22(4): 936-942.

Abstract: A pot experiment was conducted to study the influence of different concentration (0, 50, 100, 200, and 400 mg · kg⁻¹) Ni and Cu on the growth, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence characteristics of *Peganum harmala* seedlings. With increasing concentration Ni in the medium, the seedlings growth parameters, photosynthetic pigment content, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), maximal photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), quantum efficiency of electric transport of PS II (Φ_{PSII}), and coefficient of photochemical quenching (q_p) of *P. harmala* decreased significantly, while the intercellular CO₂ concentration (C_i) and the coefficient of non-photochemical quenching (q_N) were in adverse. The decrease of P_n under Ni stress was mainly caused by non-stomatal limitation. At 50 mg · kg⁻¹ Cu, the growth parameters, photosynthetic pigment content, P_n , G_s , T_r , C_i , F_v/F_m , Φ_{PSII} , and q_p reached their peak values; at 100 mg · kg⁻¹ Cu, the growth parameters, chlorophyll a and b contents, P_n , G_s , T_r , C_i , and F_v/F_m were still slightly higher than the control; while with the further increasing Cu concentration in the medium, all the test indices except q_N tended to decrease. The decrease of P_n under Cu stress was mainly caused by stomatal limitation.

Key words: photosynthesis; chlorophyll fluorescence; *Peganum harmala*; nickel; copper.

* 新疆维吾尔自治区科技重大专项(200733144-2)、国家杰出青年科学基金项目(40825001)和国家科技支撑计划项目(2009BAC54B01)资助。

** 通讯作者。E-mail: luyanu@126.com

2010-08-27 收稿, 2011-01-29 接受。

矿业开采可为社会提供丰富的工业原材料,带来一定的经济效益,但同时也会引起一系列生态环境问题。老工业区出现的重金属明显积累现象与工业“三废”排放有关。据廖晓勇等^[1]报道,金昌市主要矿产品 Ni 和 Cu 两种重金属的土壤污染最严重,土壤中 Ni 和 Cu 的最大浓度分别超过《土壤环境质量标注》(GB 15618—1995)Ⅲ级标准的 30 倍和 20 倍,土壤样品中 Ni 和 Cu 的超标率分别为 70% 和 57%,污染比较严重的区域主要集中在工业区、老尾矿库及采矿区附近。可以推测,对其老尾矿库区及矿业废弃地进行植物修复的过程中, Ni 和 Cu 污染可能成为植物正常生长的限制性因素。

目前,工业生产中“三废”的不合理排放及城市污水和垃圾处理不当等,导致土壤金属含量急剧增加,土壤-植物系统金属污染问题日趋严重^[2-3]。有关 Ni 和 Cu 对植物的伤害已有很多研究,例如, Ni 和 Cu 能破坏植物的叶绿体结构^[4],抑制叶绿素的生物合成^[5-6]、PS II 反应中心和电子传递^[7-8],导致一系列生理代谢紊乱,从而减少生物量积累。但是目前的研究主要集中于农作物及水生植物^[8-11],对于 Ni 和 Cu 如何影响荒漠植物的光合作用和叶绿素荧光特性的研究未见报道。骆驼蓬(*Peganum harmala*)为蒺藜科骆驼蓬属的多年生草本植物,是干旱和半干旱区广范分布的荒漠植物种^[12-13]。骆驼蓬具有发达的根系和很强的耐旱、耐盐碱、抗寒的生物学特性,在改善西北地区生态环境中发挥着抗风固沙、防止沙漠化和水土流失及环境绿化等重要作用^[14]。骆驼蓬为甘肃省金昌 Ni/Cu 尾矿库上广布的优势种^[1]。本文以骆驼蓬幼苗为试验材料,研究不同浓度土壤 Ni 和 Cu 处理下,骆驼蓬叶片的光合作用和叶绿素荧光参数的变化,分析 Ni 和 Cu 对骆驼蓬光合作用影响的内在机制,为耐 Ni 和 Cu 污染植物种的引种和应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

骆驼蓬种子于 2008 年采自甘肃省金昌 Ni/Cu 尾矿库。试验用土采自中国科学院寒区旱区环境与工程研究所沙坡头沙漠研究试验站的水分平衡场区 0~20 cm 土壤表层,风干过 2 mm 筛。Ni 和 Cu 试剂为分析纯 NiSO₄·6H₂O 和 CuSO₄·5H₂O (纯度为 99%,上海程欣实业有限公司)。

1.2 试验设计

试验于 2009 年 5—7 月在沙坡头沙漠研究试验

站温室进行。试验采用温室盆栽法,将土装入直径 20 cm、深 15 cm 的塑料盆中,每盆装土 2 kg,施基肥:尿素 0.3 mg·kg⁻¹、过磷酸钙 0.2 mg·kg⁻¹、硫酸钾 0.3 mg·kg⁻¹。经测试,基质土壤 pH 值 7.8,全 Ni 含量 8.66 mg·kg⁻¹,全 Cu 含量 7.36 mg·kg⁻¹。挑选健康、大小均匀的种子,栽入盆中,让其自然生长。待幼苗长出真叶,间苗,每盆保留 10 株大小一致幼苗。30 d 后,向土壤中分别一次性施入 NiSO₄·5H₂O 和 CuSO₄·6H₂O 溶液 500 ml,每个处理设置 4 个浓度:50、100、200、400 mg·kg⁻¹(以干土计算纯 Ni、Cu 含量),6 次重复;以清水(0 mg·kg⁻¹)为对照(CK)。随后,每隔 3 d 浇清水 500 ml,30 d 后,于 7 月中旬晴朗天气的 9:00—10:00,每个处理随机选 3~4 株,测定叶片的光合特性参数、叶绿素荧光参数及各生长指标。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 光合色素含量测定 取叶片 0.2 g,加入 10 ml 80% 丙酮研磨,静置 30 min,480×g 离心 3 min,取上清于 470、646 和 663 nm 处测吸光值。叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (Car) 含量参照 Lichtenthaler^[15]方法计算。

1.3.2 光合参数测定 采用 Li-6400 便携式光合仪 (LI 6400, Li-Cor Inc., USA) 测定幼苗叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)及细胞间隙 CO₂ 浓度(C_i),叶面积参数用便携式叶面积仪 (Li-3000A, Li-Cor., Linclon, NE) 测定。此时光合有效辐射 (PAR) 为 (1263±136) μmol·m⁻²·s⁻¹,大气 CO₂ 浓度(C_a)为 (389.6±7.1) μmol·mol⁻¹,大气温度(T)为 (24.3±2.3) °C,相对湿度 (RH) 为 (37.7±4.7)%。

1.3.3 叶绿素荧光参数测定 采用 PAM 2000 调制式荧光仪 (Heinz Walz, Effeltrich, Germany) 测定叶片的 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 电子传递量子产率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(q_p)和非光化学猝灭系数(q_N)荧光参数,测量前功能成熟叶片暗适应 20 min。

1.3.4 生长指标测定 每个处理选 3 盆,每盆随机选 5~6 株幼苗,用直尺测量植株高度,用分析天平测定单株植物地上部鲜质量、干质量。

1.4 数据处理

采用 SPSS 13.0 软件进行数据分析, LSD 法进行差异显著性检验,采用 Excel 软件制图。

2 结果与分析

2.1 Ni、Cu 对叶片光合色素含量的影响

由图 1 可以看出,骆驼蓬叶片 Chl a、Chl b 和

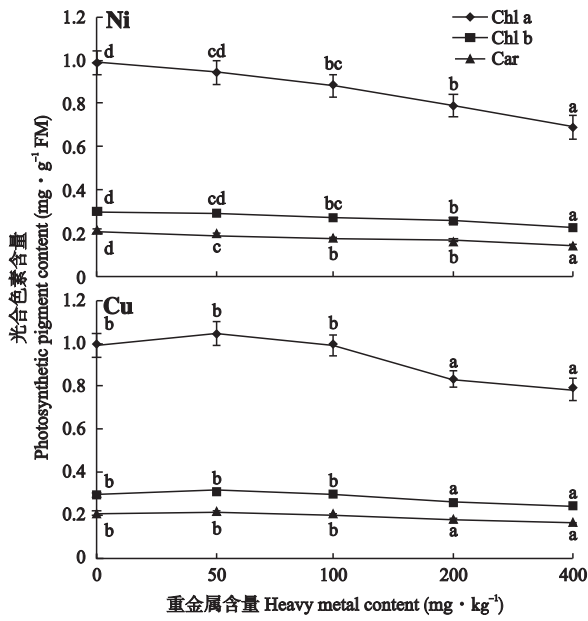


图 1 Ni、Cu 对骆驼蓬叶片光合色素含量的影响

Fig. 1 Effects of Ni and Cu on photosynthetic pigment content in leaves of *Peganum harmala*.

不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different letters meant significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

Car 含量随着 Ni 浓度的增加呈下降趋势,与 Ni 浓度均呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 相关系数 (R^2) 分别为 -0.984 、 -0.988 和 -0.960 , 当 Ni 浓度增大到 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 分别比对照减少 30.3% 、 23.9% 和 32.8% . $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理促进骆驼蓬叶片 Chl a 和 Chl b 生物合成, 分别比对照增加 5.7% 和 7.1% , 但差异均不显著. $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理下, Chl a 和 Chl b 含量仍略大于对照, 而后随 Cu 浓度增加而下降, 当 Cu 浓度增大到 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 分别比对照减少 20.7% 和 16.9% . $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理的 Car 比对照增加 2.7% , 而后随 Cu 浓度增加呈减少趋势, 当 Cu 浓度增大到 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 比对照减少 21.6% .

2.2 Ni、Cu 对叶片光合参数的影响

由图 2 可以看出, 骆驼蓬叶片净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 随 Ni 浓度的增加而降低, 与 Ni 浓度均呈极显著负相关 ($P < 0.01$), R^2 分别为 -0.962 、 -0.988 和 -0.967 , 且 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Ni 处理与对照相比分别减少了 55.7% 、 62.4% 和 29.5% ; 细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i) 随 Ni 浓度增加呈极显著增加趋势 ($R^2 = 0.967$, $P < 0.01$). 骆驼蓬叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 在 Cu 浓度为 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时比对照显著增加, 并达峰值, 当 Cu 浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时仍比对照略有

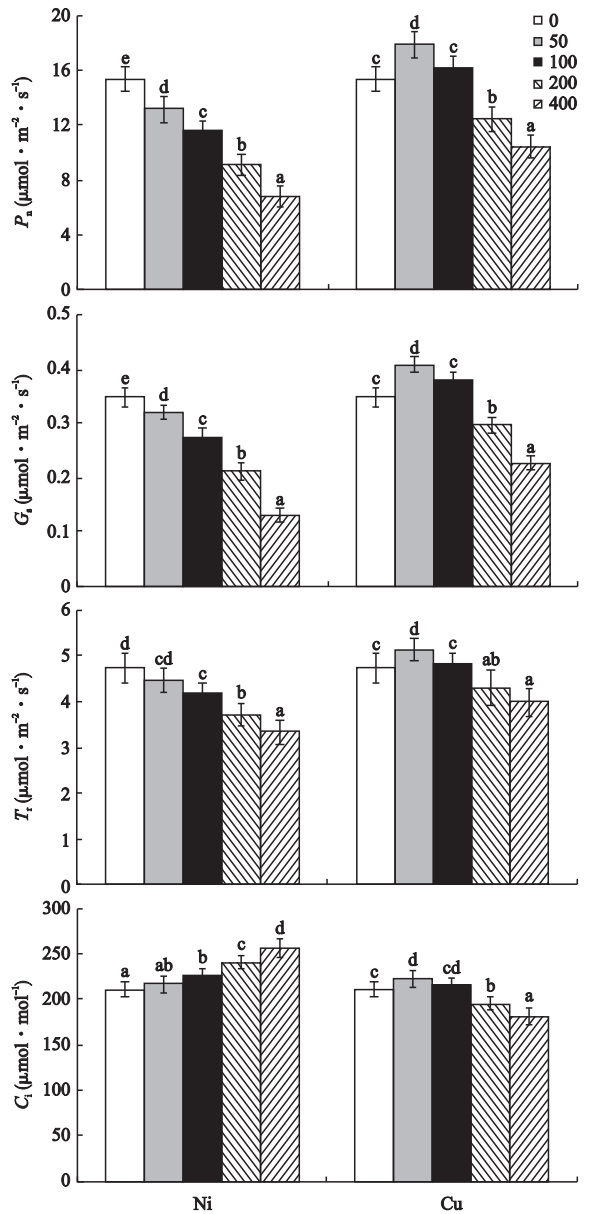


图 2 Ni、Cu 对骆驼蓬 P_n 、 G_s 、 T_r 和 C_i 的影响

Fig. 2 Effects of Ni and Cu on P_n , G_s , T_r and C_i of leaves of *Peganum harmala*.

升高, 而后随 Cu 浓度增加而降低, 当 Cu 浓度为 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时分别比对照降低 32.2% 、 34.5% 和 15.7% . 骆驼蓬叶片 C_i 在 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理下比对照高, 而后随 Cu 浓度增加逐渐降低, $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理下 C_i 比对照降低 14.3% .

2.3 Ni、Cu 对叶片叶绿素荧光参数的影响

由图 3 可以看出, 骆驼蓬叶片 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 电子传递量子产率 (Φ_{PSII})、光化学猝灭系数 (q_p) 随 Ni 浓度增加而减少, 与 Ni 浓度均呈极显著负相关 ($P < 0.01$), R^2 分别为 -0.996 、

-0.987、-0.975, 非光化学猝灭系数 (q_N) 则随 Ni 浓度增加呈极显著增加趋势 ($R^2 = 0.992, P < 0.01$). 当 Ni 浓度增大到 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, F_v/F_m 值为 0.783, 比对照减少 5.1%, Φ_{PSII} 、 q_P 分别比对照降低 11.9% 和 8.3%, q_N 比对照增加 18.1%. $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理下骆驼蓬叶片的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_P 值均略高于对照, $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理下 F_v/F_m 值仍略高于对照, Φ_{PSII} 和 q_P 值比对照略有减少, 而后随 Cu 浓度的增加, F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_P 逐渐减少. 当 Cu 浓度增大到 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, F_v/F_m 值为 0.792, 比对照减少 3.9%, Φ_{PSII} 、 q_P 分别比对照降低 10.6% 和

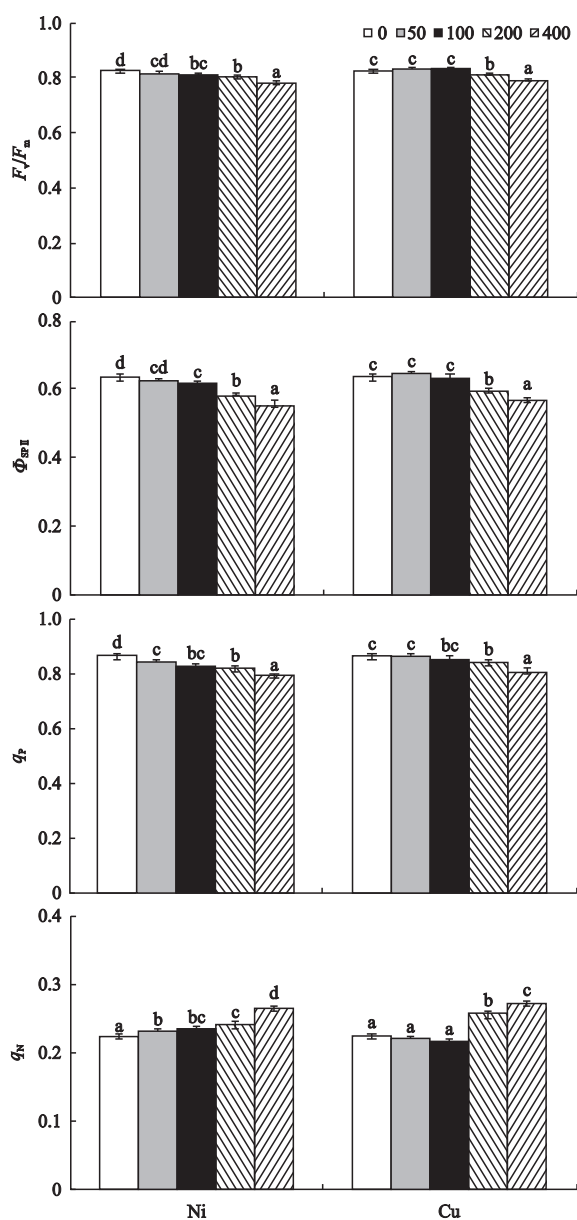


图 3 Ni、Cu 对骆驼蓬叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of Ni and Cu on chlorophyll fluorescence parameters of leaves of *Peganum harmala*.

6.1%. q_N 值在 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理下分别比对照减少 1.6% 和 3.1%, 而后随 Cu 浓度增加呈上升趋势, 当 Cu 浓度为 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时比对照增加 22.1%.

2.4 Ni、Cu 对骆驼蓬幼苗生长的影响

骆驼蓬幼苗的生长情况可以用株高、地上部鲜质量和干质量反映. 由图 4 可以看出, 骆驼蓬幼苗的株高、地上部鲜质量和干质量均随 Ni 浓度的升高而下降, 与 Ni 浓度均呈显著负相关, R^2 分别为 -0.961 ($P < 0.01$)、-0.931 ($P < 0.05$)、-0.916 ($P < 0.05$), 当 Ni 浓度达到 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 分别比对照降低 50.8%、56.5% 和 62.9%. 骆驼蓬幼苗的株高、地上部鲜质量和干质量均在 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理时达到峰值, 分别比对照显著升高 9.9%、16.1% 和 20.1%, 且在 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 处理时, 仍比对照略有升高, 但不显著, 然后随 Cu 浓度增加而逐渐减少, 当 Cu 浓度为 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 分别比对照降低

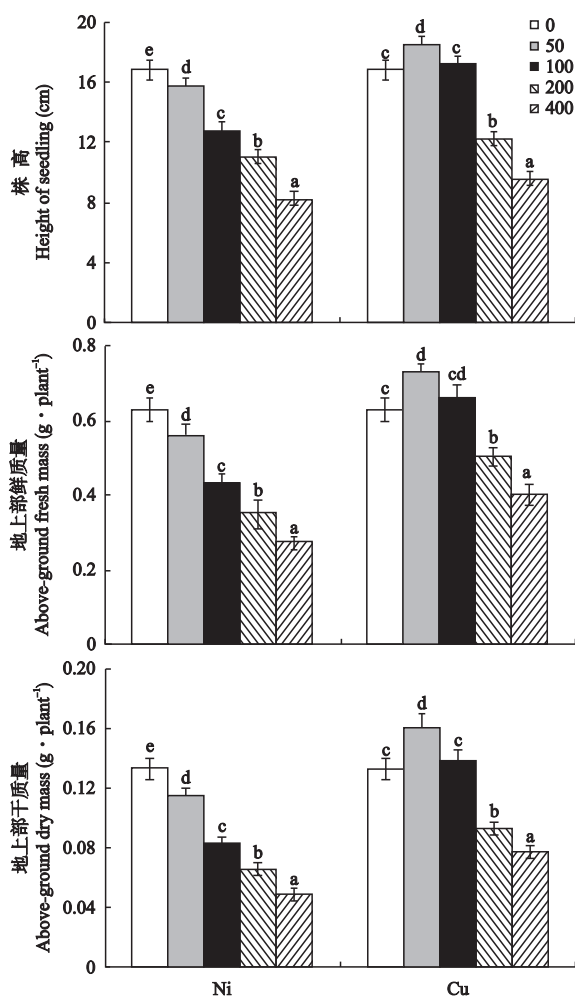


图 4 Ni、Cu 对骆驼蓬幼苗生长的影响

Fig. 4 Effects of Ni, Cu on seedling growth of *Peganum harmala*.

43.1%、35.7%和49.7%。

3 讨论

3.1 Ni 和 Cu 对骆驼蓬幼苗叶片光合色素含量的影响

本研究中,各浓度的 Ni 处理对骆驼蓬幼苗叶片的光合色素合成均具有显著抑制作用。50 mg · kg⁻¹ 和 100 mg · kg⁻¹ Cu 处理促进 Chl a 和 Chl b 合成,其原因可能是 Cu 为植物叶绿体中质体蓝素的组成成分,参与光合电子传递过程,而且 Cu 是叶绿素形成过程中某些酶的活化剂^[16],因此适量的 Cu 可以满足质体蓝素所需,激发酶活性,促进植物的光合作用。≥200 mg · kg⁻¹ Cu 处理抑制骆驼蓬光合色素合成。叶绿素含量降低是重金属对植物毒害的普遍现象^[17-19]。叶绿素含量减少的主要原因:一是重金属与叶绿体中蛋白质的-SH 结合或取代其中的 Fe²⁺ 和 Mg²⁺ 等,破坏叶绿体结构和功能,使叶绿素分解^[20];二是重金属胁迫条件下植株体内 ROS 增多,从而引起叶绿素含量的减少^[21-22]。叶绿素是植物进行光合作用所必需的,叶绿素的减少,必然导致植物的光合作用降低,生长受阻,发育延迟,生物量减少。

3.2 Ni 和 Cu 对骆驼蓬幼苗光合特性的影响

本研究中,骆驼蓬叶片 P_n 随 Ni 浓度增加呈显著下降趋势。骆驼蓬叶片的 P_n 在 50 mg · kg⁻¹ Cu 处理时达到最大,比对照显著升高,100 mg · kg⁻¹ Cu 处理对 P_n 仍具有促进作用,而后随 Cu 浓度增加, P_n 逐步降低。Mediavilla 等^[23] 发现, P_n 降低主要原因为气孔限制和非气孔限制。Farquhar 和 Sharkey^[24] 认为, C_i 值的大小是评判气孔限制和非气孔限制的依据。当 P_n 下降时,如果 C_i 和 G_s 同时下降,说明光合作用能力下降的限制因子是气孔限制,相反,当 P_n 下降的同时 C_i 上升,说明光合作用能力下降的限制因子是非气孔限制。本研究中, Ni 处理下,骆驼蓬的 P_n 、 G_s 和 T_r 随土壤中 Ni 处理浓度的增加而降低的同时伴随着 C_i 的升高,这表明在 Ni 胁迫下,骆驼蓬 P_n 随着胁迫浓度的升高而下降的主要原因是非气孔限制,反映出 Ni 胁迫下骆驼蓬叶片光合作用的降低不仅是由 G_s 下降所导致的 CO₂ 供应减少,更主要的原因是非气孔因素阻碍了 CO₂ 的利用,从而造成细胞间 CO₂ 积累。骆驼蓬的 P_n 、 G_s 和 T_r 随土壤中 Cu 处理浓度的升高而下降的同时伴随着 C_i 下降,表明 Cu 胁迫下骆驼蓬光合作用能力下降的原因是气孔限制, Cu 胁迫下,骆驼蓬 G_s 下降导致 CO₂ 进入叶片受阻,致使 C_i 下降。一般来说, G_s

的下降与叶片水势降低、气孔保卫细胞失水有关,这两项指标又与植物组织的水分状况有关^[25]。骆驼蓬叶片的 T_r 与 G_s 变化趋势相似,随着 Ni 和 Cu 浓度的增加, T_r 均下降,说明水分因子可能是影响骆驼蓬 G_s 下降的主要原因。

3.3 Ni 和 Cu 对骆驼蓬幼苗叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光变化反映了植物光合机构的运转状况,荧光参数值 F_v/F_m 的变化表明了 PS II 原初光能转换效率能力的大小。 F_v/F_m 在正常情况下比较稳定,但在逆境胁迫下变化明显, F_v/F_m 降低表明植物受到了光抑制^[26-27]。本研究表明,随 Ni 浓度增加骆驼蓬 F_v/F_m 值呈下降趋势;低浓度 Cu 处理促进 F_v/F_m 增大,随 Cu 处理浓度增加 F_v/F_m 值呈下降趋势,可以看出骆驼蓬叶片 PS II 的原初光化学效率和从天线色素到 PS II 反应中心的传能效率明显受到 Ni 和 Cu 胁迫的影响。 Φ_{psII} 为 PS II 反应中心在环境胁迫时部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率,可以反映 PS II 反应中心实际的光化学反应效率^[28]。本试验中, Ni 和 Cu 处理下,骆驼蓬的光合电子传递量效率 Φ_{psII} 显著下降,说明 Ni 和 Cu 降低了 PS II 反应中心进行光化学反应的效率。光化学猝灭系数 q_p 值的大小反映了 PS II 原初电子受体 QA 的氧化还原状态和 PS II 开放中心的数目,值越大,说明 PS II 的电子传递活性越高^[29-30]。 q_p 的下降表明 PS II 反应中心的开放比例和参与 CO₂ 固定的能量减少^[31]。 q_N 值为非光化学荧光猝灭系数,代表光能被天线色素吸收,不用于电子传递,而以热耗散形式扩散的那部分能量^[32]。 q_p 和 q_N 变化反映了叶片对激发能利用的情况。随着 Ni 和 Cu 浓度增加,骆驼蓬叶片 q_p 值总体呈下降趋势, q_N 值总体呈上升趋势,表明 Ni 和 Cu 胁迫降低了骆驼蓬叶片光合电子传递能力,增加用于非光化学反映如热耗散等的比例^[31]。

3.4 Ni 和 Cu 对骆驼蓬幼苗生长的影响

植物在重金属浓度较高的土壤中生长时,当重金属浓度没有达到抑制植物生长的临界条件,植物地上部生物量通常不会下降,一旦超过临界浓度,植物生长就会发生不同程度的变化,主要反映在生物量的减少。本试验中,骆驼蓬的各项生长指标随 Ni 浓度的升高显著下降,原因可能是 Ni 影响骆驼蓬正常生理代谢,造成叶绿素含量降低,光合速率下降,产生光抑制现象,从而导致生物量下降,植株矮化。本试验中,骆驼蓬各项生长指标均在 Cu 浓度为 50

mg · kg⁻¹时达峰值,当 Cu 浓度为 100 mg · kg⁻¹时仍比对照略有增加,说明 Cu 对植物生长具有促进作用,这与野艾蒿 (*Artemisia lavandulaefolia*)、天蓝苜蓿 (*Medicago lupulina*)、三叶草 (*Trifolium repens*) 的研究结果相一致^[33-35]. 大于或等于 200 mg · kg⁻¹ Cu 导致骆驼蓬各生长指标减小. Cu 是细胞色素氧化酶、多酚氧化酶、抗坏血酸氧化酶、多胺氧化酶、Cu/Zn-SOD 酶等的重要辅因子,参与呼吸代谢中的氧化还原反应,而且叶绿体质体中 Cu 参与光合作用的电子传递过程^[16],因此,Cu 对维持植物正常的新陈代谢及生长发育具有极其重要的意义. 然而,植物生长所需的 Cu 含量具有一定的阈值. 当土壤中 Cu 含量超过阈值,便会干扰细胞正常代谢和离子平衡,影响酶的生理活动,对光合作用产生不良影响,导致植株生长受阻^[36].

参考文献

- [1] Liao X-Y (廖晓勇), Chen T-B (陈同斌), Wu B (武斌), et al. Mining urban soil pollution: Concentrations and patterns of heavy metals in the soils of Jinchang, China. *Geographical Research* (地理研究), 2006, **25** (5): 843-852 (in Chinese)
- [2] Zhou Q-X (周启星). *Ecology of Combined Pollution*. Beijing: China Environmental Science Press, 1995 (in Chinese)
- [3] Sun T-H (孙铁珩), Zhou Q-X (周启星), Li P-J (李培军). *Pollution Ecology*. Beijing: Science Press, 2001 (in Chinese)
- [4] Kukkola E, Rautio P, Huttunen S. Stress indicators in copper- and nickel-exposed Scots pine seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, **43**: 197-210
- [5] Gajewska E, Skłodowska M, Słaba M, et al. Effect of nickel on antioxidative enzyme activities, proline and chlorophyll contents in wheat shoots. *Biologia Plantarum*, 2006, **50**: 653-659
- [6] Ji W-D (计汪栋), Shi G-X (施国新), Yang H-Y (杨海燕). Effects of Cu²⁺ stress on leaf physiological indices and ultrastructure of *Potamogeton malaianus*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(12): 2727-2732 (in Chinese)
- [7] Prasad SM, Dwivedi R, Zeeshan M. Growth, photosynthetic electron transport, and antioxidant responses of young soybean seedlings to simultaneous exposure of nickel and UV-B stress. *Photosynthetica*, 2005, **43**: 177-185
- [8] Perales-Vela HV, González-Moreno S, Montes-Horcasitas C, et al. Growth, photosynthetic and respiratory responses to sub-lethal copper concentrations in *Scenedesmus incrassatulus* (Chlorophyceae). *Chemosphere*, 2007, **67**: 2274-2281
- [9] Vinit-Dunand F, Epron D, Alaoui-Sossé B, et al. Effects of copper on growth and on photosynthesis of mature and expanding leaves of cucumber plants. *Plant Science*, 2002, **163**: 53-58
- [10] Drazkiewica M, Baszński T. Interference of nickel with the photosynthetic apparatus of *Zea mays*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2010, **73**: 982-986
- [11] Zhu X-F (朱喜锋), Zou D-H (邹定辉), Jian J-B (简建波). Physiological responses of *Gracilaria lemaneiformis* to copper stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(6): 1438-1444 (in Chinese)
- [12] Kartal M, Altun ML, Kurucu S. HPLC method for the analysis of harmol, harmalol, harmine and harmaline in the seeds of *Peganum harmala* L. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis*, 2003, **31**: 263-269
- [13] Liu J-X (刘建新), Zhao G-L (赵国林). Responses of activity of antioxidant enzymes and accumulation of osmolyte in *Peganum multisetum* Bobr leaves to soil drought stress. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2005, **23**(5): 127-131 (in Chinese)
- [14] Ma J (马 骥), Wang X-L (王勋陵). The species and distribution of genus *Peganum* L. in the desert area of China. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 1998, **18**(2): 131-136 (in Chinese)
- [15] Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids-pigments of photosynthetic biomembranes// Colowick SP, Kaplan NO, eds. *Methods in Enzymology*. San Diego: Academic Press, 1987, **148**: 350-382
- [16] Pan R-Z (潘瑞焯). *Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2004 (in Chinese)
- [17] Ewais EA. Effect of cadmium, nickel and lead on growth, chlorophyll content and proteins of weeds. *Biologia Plantarum*, 1997, **39**: 403-410
- [18] Molas J. Changes in morphological and anatomical structure of cabbage (*Brassica oleracea* L.) outer leaves and in ultrastructure of their chloroplasts caused by an in vitro excess of nickel. *Photosynthetica*, 1997, **34**: 513-522
- [19] Burzyński M, Kłobus G. Changes of photosynthetic parameters in cucumber leaves under Cu, Cd, and Pb stress. *Photosynthetica*, 2004, **42**: 505-510
- [20] Sun S-C (孙赛初), Wang H-X (王焕校), Li Q-R (李启任). Preliminary studies on physiological changes and injury mechanism in aquatic vascular plants treated with cadmium. *Acta Photophysiological Sinica* (植物生理学报), 1985, **11**(2): 113-121 (in Chinese)
- [21] Kumar P, Tewari RK, Sharma PN. Excess nickel-induced changes in antioxidative processes in maize leaves. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2007, **170**: 796-802
- [22] Khatun S, Ali MB, Hahn E, et al. Copper toxicity in *Withania somnifera*: Growth and antioxidant enzymes responses of in vitro grown plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, **64**: 279-285
- [23] Mediavilla S, Santiago H, Escudero A. Stomatal and mesophyll limitations to photosynthesis in one evergreen

- and one deciduous mediterranean oak species. *Photosynthetic*, 2002, **40**: 553–559
- [24] Farquhar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1982, **33**: 317–345
- [25] Sun G-W (孙光闻), Zhu Z-J (朱祝军), Fang X-Z (方学智), et al. Effect of cadmium on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of pakchoi. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2005, **11**(5): 700–703 (in Chinese)
- [26] Razinger J, Dermastia M, Drinovec L, et al. Antioxidative responses of duckweed (*Lemna minor* L.) to short-term copper exposure. *Environmental Science and Pollution Research*, 2007, **14**: 194–201
- [27] Xing W, Huang WM, Liu GH. Effect of excess iron and copper on physiology of aquatic plant *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. *Environmental Toxicology*, 2010, **25**: 103–112
- [28] Zhang L-M (张雷明), Shanguan Z-P (上官周平), Mao M-C (毛民策), et al. Effect of long-term application of nitrogen fertilizer on leaf chlorophyll fluorescence of upland winter wheat. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(5): 695–698 (in Chinese)
- [29] Van Kooten O, Snel JFH. The use of chlorophyll nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthetic Research*, 1990, **25**: 147–150
- [30] Zhang S-R (张守仁). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1999, **16**(4): 444–448 (in Chinese)
- [31] Cao L (曹玲), Wang Q-C (王庆成), Cui D-H (崔东海). Impact of soil cadmium contamination on chlorophyll fluorescence characters and biomass accumulation of four broad-leaved tree species seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(5): 769–772 (in Chinese)
- [32] Wang R-F (王荣富), Zhang Y-H (张云华), Qian L-S (钱立生), et al. Photooxidation characteristics of super hybrid rice “Liangyoupeijiu” and its parents. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(8): 1309–1312 (in Chinese)
- [33] Chu L (储玲), Wang Y-B (王友保), Li Y (李影), et al. Effect of copper pollution on seedling growth and activate oxygen metabolism of *Trifolium pratense*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(1): 119–122 (in Chinese)
- [34] Chu L (储玲), Jin S (晋松), Wu X-F (吴雪峰), et al. Effects of Cu pollution on *Medicago lupulina* L. seedlings growth and active oxygen metabolism. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2006, **25**(12): 1481–1485 (in Chinese)
- [35] Zhen Q (甄泉), Yan M (严密), Yang H-F (杨红飞), et al. Coercion and damage of Cu pollution on *Artemisia lavandulaefolia* growth. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(8): 1505–1510 (in Chinese)
- [36] Ke S-S (柯世省). Effects of different copper levels on photosynthetic parameters and active oxygen metabolism of *Amaranthus tricolor* seedlings. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2008, **41**(5): 1317–1325 (in Chinese)

作者简介 鲁艳,女,1983年生,助理研究员.主要从事植物生态学研究. E-mail: luyanu@126.com

责任编辑 孙菊
