

Mn 胁迫对龙葵和小飞蓬生长及叶绿素荧光特性的影响

吴惠芳, 刘 鹏, 龚春风, 郑小平, 黄芝婷

(浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004)

摘要:采用对 Mn 有明显耐受能力的植物龙葵(*Solanum nigrum L.*)和小飞蓬(*Conyza Canadensis (L.)Cronq*)为材料,用水培方法(Mn 离子浓度分别为 0.005(CK)、2、4、8、16 mmol·L⁻¹),研究植物生长、叶绿素含量及叶绿素荧光主要参数。结果表明,Mn 胁迫下,随着 Mn 浓度的升高,龙葵和小飞蓬的叶面积、根长、存活率都有不同程度的下降,株高先略高于对照,而后逐渐下降。叶绿素含量随着培养液中 Mn 含量的增加显著降低。两种植物的最大光化学量子产量(*Fv/Fm*)、最大荧光(*Fm*)、同期光合量子产量(*Yield*)和表观光合电子传递速率(*ETR*)均随着 Mn 离子浓度的增加明显降低;两种植物的初始荧光(*Fo*)均呈先下降再上升趋势,而非光化学淬灭系数(*NPQ*)有上升趋势,但处理之间 *NPQ* 变化差异不明显。试验表明在 Mn 胁迫下两种植物的光合作用电子传递过程和电子传递速率被抑制。随 Mn 处理浓度增大,龙葵受 Mn 胁迫的影响比小飞蓬小,说明其耐 Mn 水平较小飞蓬高,更适合用于 Mn 污染地区的植物修复。

关键词:龙葵;小飞蓬;Mn;生长;叶绿素;荧光参数

中图分类号:Q945.78 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2010)04-0653-06

Effects of Manganese Stress on Growth, Chlorophyll Fluorescence Parameters of *Solanum nigrum L.* and *Conyza Canadensis L.*

WU Hui-fang, LIU Peng, GONG Chun-feng, ZHENG Xiao-ping, HUANG Zhi-ting

(College of Chemistry & Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China)

Abstract: Manganese(Mn) toxicity is a serious agricultural problem in acid-soil area. To make further study on the mechanism of manganese tolerance and accumulation of *Solanum nigrum L.* and *Conyza Canadensis L.*, the effects of manganese on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll contents and growth of these two plant species were investigated after 30 days exposure of Mn²⁺(0.005, 1, 5, 10, and 15 mmol·L⁻¹) in hydroponic culture. The results were as follows: Leaf area, root length and survival rate of the two plants were significantly decreased in various degree with the increase of Mn concentration, and plant height was first increased compared with control(0.005 mmol·L⁻¹) and then decreased gradually. However, the chlorophyll contents remarkably decreased with increasing Mn content. The responses of chlorophyll fluorescence parameters in leaves of these two species indicated that maximum quantum yield(*Fv/Fm*), maximum fluorescence(*Fm*), effective quantum yield of photosystem II (*Yield*), electron transfer rate(*ETR*) were also obviously decreased with an increase of Mn. On one hand, their minimal fluorescence(*Fo*) were first decreased and then increased with the increment of Mn concentration at the medium level, and on the other hand, there was an upward trend in non-photochemical quenching(*NPQ*) of these two species, but it did not show significant difference among various Mn concentrations. The results above indicated that electronic transmission process was inhibited and electronic transmission rate was decreased in Photosynthesis of these two species. Growth and development of *Solanum nigrum L.* and *Conyza Canadensis L.* were influenced to different degrees by Mn toxicity, and *Solanum nigrum L.* showed stronger tolerance to Mn toxicity than *Conyza Canadensis L.*, so it was more suitable for phytoremediation of Mn polluted areas.

Keywords: *Solanum nigrum L.*; *Conyza Canadensis L.*; Mn; growth; chlorophyll; fluorescence

重金属作为最常见的不可降解的污染物中的一种,对生物的危害日益受到全世界的关注^[1]。一些能够

收稿日期:2009-10-19

基金项目:浙江省自然科学基金项目(Y306391)

作者简介:吴惠芳(1985—),女,硕士研究生,从事植物生理生态学研究。E-mail:04640113@zjnu.net

通讯作者:刘 鹏 E-mail:sky79@zjnu.cn

在地上部大量富集污染物的特殊植物——超积累植物(Hyperaccumulator)已成为学术界研究的热点^[2]。重金属对植物生长发育的各方面都有影响,尤其是抑制植物的光合作用而导致植物生物量的下降^[3-4]。通过降低植物叶片中叶绿素含量,破坏类囊体上的色素蛋白复合体的结构,影响植物的原初光化学反应和 PS II。叶绿素荧光动力学技术在探测逆境对光合作用影响方

面具有独特的作用,能够反映光合系统内在特点^[5-6]。重金属胁迫不仅会引起油菜叶绿素的破坏与降解,而且会直接导致光合作用效率的降低^[7]。

叶绿素荧光参数是作物对逆境胁迫较灵敏的指标,在反映光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、分配、耗散和转换方面具有独特的作用^[8]。通过对各种荧光参数的分析,可以得到有关光能利用途径的信息^[9]。目前,国际上对植物体内叶绿素荧光动力学的研究已形成热点,并在强光、高温、低温、干旱等逆境生理研究中得到广泛应用^[10-11]。

Mn 虽是植物生长所必需的微量元素,但过量的 Mn 造成植株严重的黄化,抑制植物生长并抑制 Ca、Mg、Zn 的吸收^[12]。目前,国内外对铝毒的研究较为深入,而对锰毒的研究还相当薄弱。目前,Mn 对植物生理生化过程的影响报道很多,但很少涉及 Mn 胁迫下植物叶片光合作用和叶绿素荧光的响应。

本试验以 Mn 富集植物龙葵^[13]和小飞蓬^[14]为材料,研究了不同浓度 Mn 胁迫下其生长、叶绿素含量和叶绿素荧光参数对锰毒的响应,以期为修复 Mn 污染地区锰毒害提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料和处理

龙葵与小飞蓬均用清水将其洗净,浸泡于垫有湿滤纸的培养皿中,25 ℃条件下萌发,再转到装有湿沙的托盘中培养。待两种植物植株长到 5~6 cm 高时,用改良的 Hoagland 完全营养液于 10 L 黑漆漆过的塑料盆上预培养 7 d。

1.2 试验设计

锰源采用 $MnCl_2 \cdot 4H_2O$,所用试剂均为分析纯。以正常 Hoagland 营养液作为对照(Mn^{2+} 为 0.005 mmol·L⁻¹),其他锰离子浓度处理分别为 2、4、8、16 mmol·L⁻¹。每日用 0.1 mol·L⁻¹ 的 NaOH 和 HCl 调节 pH,使 pH 值维持在 4.5~5.5。置于恒温培养箱中(20~24 ℃,湿度 50%~75%),每 12 h 昼夜循环光照,每日定时用小型

泵通气,每 5 d 更换一次营养液。栽种 30 d 后取样测试,每处理重复 3 次。

1.3 测定方法

1.3.1 植物外伤症状及存活率分析

参照秦天才^[15]的方法,用目测估计,将植株的外伤症状分为 4 级:正常生长无伤害,目测不到伤害症状;轻度伤害,仅中心部位失绿;中度伤害,中心部位及叶外围不同程度失绿;重度伤害,植株矮小,叶片失绿。计算植株存活率,存活率=存活植株数/种植总数。

1.3.2 叶面积分析

采用叶面积分析仪,对不同品种、不同浓度的叶片进行扫描,用图象分析软件分析面积,叶长、叶宽。

1.3.3 叶绿素含量、叶绿素荧光的测定

采用丙酮乙醇浸提法^[16]测叶绿素含量,取叶片精密称取 0.5 g,剪碎,加入少量石英砂在冰浴下研磨成糊状,用 80% 丙酮分批提取叶绿素,直到残渣无色为止;提取的叶绿素转移到 25 mL 容量瓶中,用 80% 丙酮定容至刻度线,放在黑暗处;取液体适当稀释后,在 663、645 nm 波长下比色,测定吸光度。

采用叶绿素荧光仪(型号:PAM-210),对不同处理间的两种植物的初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、原初光能转换效率(F_v/F_m)等荧光值进行测定^[17]。

1.4 用数据处理系统对数据进行统计分析

Origin7.0 及 Excel 作图,SPSS15.0 分析显著性及相关性。

2 结果和分析

2.1 锰胁迫对龙葵和小飞蓬生长的影响

观察发现(表 1),龙葵在 8、16 mmol·L⁻¹ 植株表现为明显矮于前 3 个处理。叶子细小薄弱。叶片普遍失绿,4 d 后幼苗出现中毒症状,植株萎蔫。叶片周围枯黄,之后几乎停止生长,植株瘦弱,根系不发达,花期推迟或不开花;而小飞蓬的症状比龙葵更明显,在 4 mmol·L⁻¹ 就有明显中毒症状。表 2 显示,低浓度下(小于 4 mmol·L⁻¹),龙葵株高、根长比对照显著增加,

表 1 Mn 处理下小飞蓬及龙葵成活率和外伤症状

Table 1 Effects of different concentrations of Mn on survival rate and trauma symptom of *Solanum nigrum* L. and *Conyza Canadensis* L.

植物	测定项目	Mn 浓度/mmol·L ⁻¹				
		CK	2	4	8	16
龙葵	成活率(30 d)	99%	95%	90%	55%	30%
	外伤症状	正常生长	正常生长	正常生长	中度伤害	中度伤害
小飞蓬	成活率(30 d)	98%	91%	78%	42%	16%
	外伤症状	正常生长	正常生长	中度伤害	中度伤害	深度伤害

表2 不同Mn浓度对龙葵和小飞蓬幼苗生长的影响

Table 2 Effects of different concentrations of Mn on growth of *Solanum nigrum* L. and *Conyza Canadensis* L.

植物	处理/mm ⁻¹	株高 Height	根长 Root length/cm	叶长 Leaf length/cm	叶宽 Leaf width/cm	叶面积 Leaf area/cm ²
龙葵	CK	42.41±5.32b	15.65±1.25b	9.83±1.25a	7.25±0.65ab	44.08±5.22a
	2	44.53±5.33a	21.95±3.11a	8.75±1.14a	7.69±0.21a	45.98±4.97a
	4	38.61±2.31c	16.22±2.56b	8.76±1.10a	7.98±0.85a	44.86±3.50a
	8	25.12±2.14d	11.45±1.02b	5.65±0.87b	6.22±0.52b	23.00±3.62b
	16	7.56±1.21e	3.35±0.32c	3.04±0.25c	2.67±0.36c	6.23±3.90c
小飞蓬	CK	32.40±2.32a	33.75±6.54a	7.47±0.65a	1.80±0.12a	5.92±1.15ab
	2	34.51±2.12a	29.10±3.56ab	7.24±0.48ab	2.05±0.34a	6.01±0.75a
	4	18.64±1.35b	18.10±2.12bc	7.04±0.75b	1.74±0.13ab	5.73±0.49b
	8	4.12±0.96c	7.35±0.85c	2.45±0.11c	1.01±0.07b	1.34±0.35c
	16	2.56±0.21c	6.52±0.86c	2.33±0.13c	0.89±0.05b	1.39±0.14c

注: 表中不同小写字母表示 $P<0.05$ 的显著差异, 下同。

叶长、叶宽和叶面积增加趋势不明显;而小飞蓬各项指标没有显著性差异。随着 Mn 浓度的增加, 小飞蓬各指标与对照显著下降;而龙葵在更高浓度时变化才较明显。小飞蓬在 8 mmol·L⁻¹ 时生长受抑制较明显, 叶面积显著降低, 16 mmol·L⁻¹ 时, 生长因被过分抑制, 叶片完全褐变, 光合面积太小, 影响了整个植株的生命活动, 生长几乎停止且存活率很低。

2.2 Mn 对植物叶片色素含量的影响

由表 3 可以看出, 随着培养基质中 Mn 含量的增加, 叶绿素的含量都相应显著降低, 通过相关性分析, 两者的叶绿素含量均与 Mn 浓度呈显著负相关 ($P<0.01$)。Mn 浓度与小飞蓬相关系数为: 叶绿素总含量为 -0.984**, 叶绿素 b 为 -0.974**, 叶绿素 a 为 -0.959**; 而龙葵分别为 -0.854**, -0.829**, -0.875**。植物叶片叶绿素 a 含量降低幅度大于叶绿素 b, 小飞蓬的敏感程度大于龙葵。叶绿素 a 可能不及叶绿素 b 稳定, 活性氧下更易分解。浓度增加时, 叶绿素含量有所增

加, 可能是叶片含水量下降导致的假象。

2.3 叶绿素荧光参数

由图 1 可看出, 龙葵和小飞蓬的 F_0 均随 Mn 处理浓度的增长呈显著下降趋势, 较高浓度时有所上升, 可能是产生了不可逆失活。两者相比, 小飞蓬的差异比龙葵显著。 F_m 是 PS II 反应中心处于完全的最大荧光产量, 反映的电子传递情况。可以看出, 随着 Mn 浓度的增加, F_m 下降, 龙葵的下降趋势较一致, 小飞蓬先增加后降低, 初始值也较低。 F_m 的下降, 反映环境胁迫条件下的电子传递量减少, 从而产生光抑制^[18]。

F_v/F_m 代表原初光能转化效率, 是反映植物胁迫程度的常用指标。从图 1 看出, F_v/F_m 变化趋势与 F_m 相似, 在低浓度时两者下降幅度差不多, 随后 F_v/F_m 下降加快, 小飞蓬的下降幅度较龙葵大。PS II 表观电子传递速率(ETR)随着 Mn 浓度增加迅速下降。两者的 $Yield$ 值均比对照的低, 并有显著差异, 说明 Mn 胁迫过程中的光合电子传递具有极显著的抑制作用。两

表3 Mn 处理对小飞蓬和龙葵色素含量的影响(mg·g⁻¹ FW)Table 3 Effects of Mn treatment on pigment content(mg·g⁻¹ FW) in *Solanum nigrum* L. and *Conyza Canadensis* L. leaves

植物	处理浓度/mm ⁻¹	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a	叶绿素 b 含量 Chlorophyll b	叶绿素(a+b)含量 Chlorophyll(a+b)	叶绿素 a/叶绿素 b Chlorophyll a/Chlorophyll b
龙葵	CK	2.81±0.12a	1.53±0.01a	4.34±0.07a	1.84±0.07c
	2	1.63±0.09b	0.57±0.02b	2.20±0.12b	2.87±0.03a
	4	0.57±0.01c	0.31±0.01c	0.89±0.03c	1.84±0.08c
	8	0.65±0.02c	0.29±0.02c	0.94±0.05c	2.26±0.12b
	16	0.61±0.03c	0.28±0.04c	0.90±0.06c	2.20±0.07b
小飞蓬	CK	2.11±0.04a	0.99±0.03a	3.10±0.11a	2.13±0.09a
	2	1.50±0.03b	0.97±0.05a	2.47±0.10b	1.55±0.04c
	4	1.31±0.01c	0.72±0.02b	2.03±0.08c	1.82±0.10b
	8	0.89±0.05d	0.55±0.01c	1.44±0.09d	1.64±0.03bc
	16	0.78±0.02d	0.46±0.03d	1.23±0.03e	1.870±0.04bc

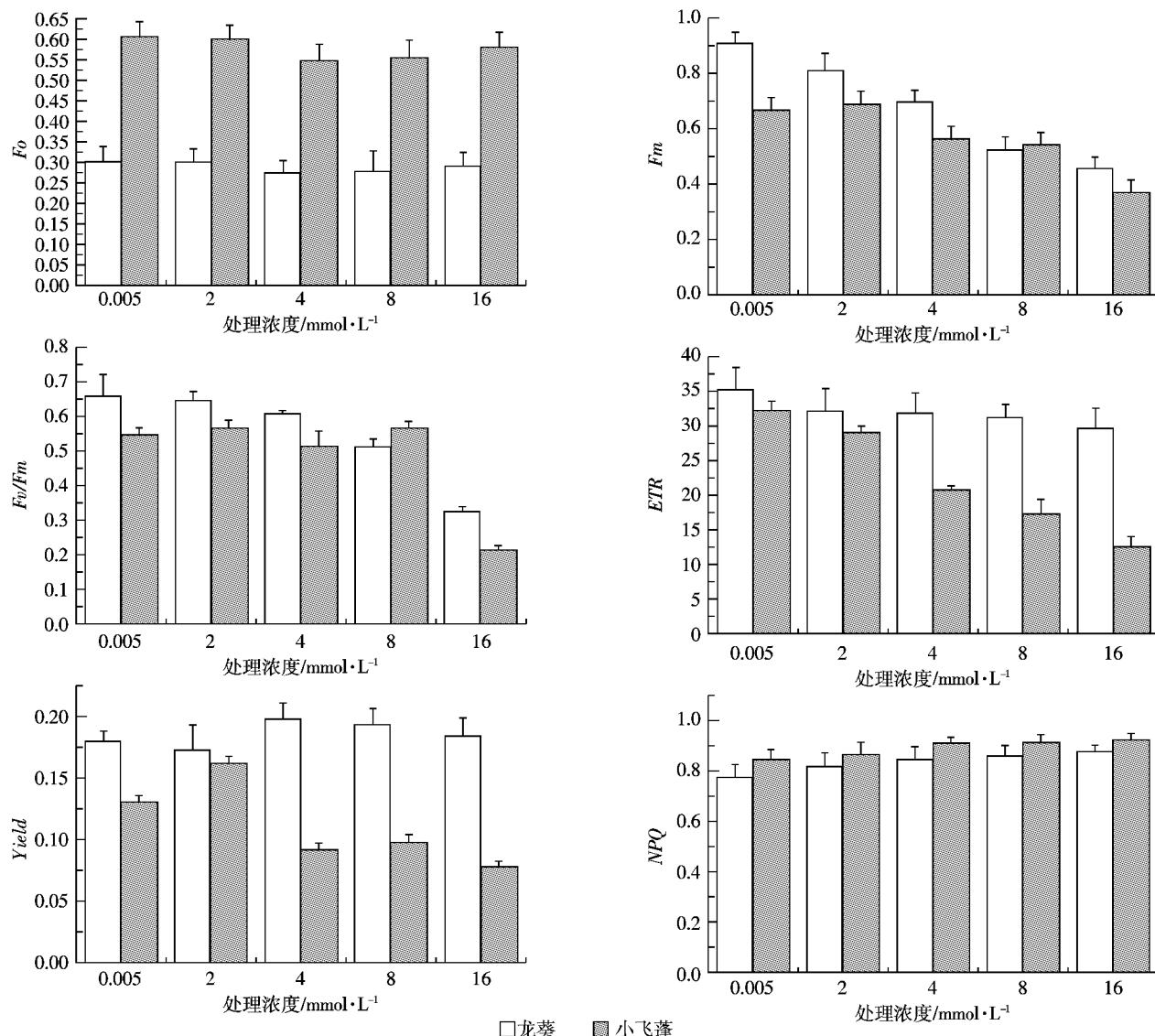


图 1 龙葵和小飞蓬叶片 Mn 胁迫下叶绿素荧光参数

Figure 1 Effects of Mn treatment on Chlorophyll Fluorescence Parameters in *Solanum nigrum* L. and *Conyza Canadensis* L. leaves

者的 NPQ 都有上升趋势,龙葵在中等浓度时 NPQ 有所上升,而小飞蓬在较高浓度时才有明显上升。

表 4 小飞蓬荧光参数之间的相关性

Table 4 Correlation analyses between Chlorophyll Fluorescence

Parameters of *Conyza Canadensis* L.

	ETR	Yield	NPQ	F_0	F_m	F_v/F_m
ETR	1	0.902(**)	-0.906(**)	0.658(**)	0.937(**)	0.683(**)
Yield		1	-0.815(**)	0.731(**)	0.891(**)	0.617(*)
NPQ			1	-0.360	-0.791(**)	-0.521(*)
F_0				1	0.429	0.003
F_m					1	0.874(**)
F_v/F_m						1

Note: **Correlation is significant at the 0.01 level(2-tailed). *Correlation is significant at the 0.05 level(2-tailed).

从相关性分析看出(表 4、表 5), ETR 、 $Yield$ 、 F_0 、 F_m 都呈显著甚至是极显著关系。说明它们对胁迫具有相似的适应性,在反应光合作用水平中功能的相关性。而 NPQ 呈负相关,表明其在预防光合作用

表 5 龙葵荧光参数之间的相关性

Table 5 Correlation analyses between Chlorophyll Fluorescence

Parameters of *Solanum nigrum* L.

	ETR	Yield	NPQ	F_0	F_m	F_v/F_m
ETR	1					
Yield	-0.465	1				
NPQ	-0.669(*)	-0.595	1			
F_0	0.288	-0.632(*)	0.445	1		
F_m	0.523(*)	-0.479	-0.872(**)	0.274	1	
F_v/F_m	0.376	-0.191	-0.741(**)	-0.163	0.903(**)	1

伤害过程中具有一定的作用。

3 讨论

叶绿素是植物进行光合作用的色素,叶绿素含量高低在一定程度上反映了光合作用水平。试验中叶绿素含量在 Mn 胁迫下显著降低,说明 Mn 导致了叶绿体膜系统的紊乱或叶绿体结构整体性的破坏进而导致光系统活性的下降。处理过程中,龙葵叶绿素含量高于小飞蓬,低 Mn 浓度下下降幅度较大,但随着 Mn 浓度的增加下降幅度较小,而小飞蓬持续较大下降幅度,与 Mn 的浓度相关性较大,说明其在耐受金属胁迫上的差异。高 Mn 条件下诱导的 Ca、Mg、Fe 等元素缺乏导致营养不平衡是锰毒发生的机理之一^[19]。而这些元素的缺乏导致植物皱叶、叶片失绿。因此,高 Mn 胁迫下活性氧的大量积累必然对叶绿素造成破坏,高浓度的 Mn 还会改变叶绿体的结构,叶绿体酶活性比例失调,致使叶绿素分解加快,使其功能不能正常发挥^[20]。并且有研究表明,高 Mn 胁迫还可以改变植物叶片气孔的密度^[21]。高 Mn 对以上这些因素的改变都会在很大程度上影响植物的光合作用。还有研究表明,高 Mn 导致植物的电子传递速率下降,净光合速率降低^[22]。同时,由于 Mn 局部积累过多,与叶绿体中蛋白质上-SH 结合或取代其中 Fe、Zn、Mg 致使叶绿素蛋白中心离子组成发生变化而失活。

Mn 胁迫使叶片叶绿素含量降低,从而使捕获和传递给 PS 反应中心的光能减少,影响到原初反应,导致电子传递受阻,这与 Mn 胁迫使叶片 Fv/Fm 、 $Yield$ 下降, ETR 降低相一致。植物体内的抗氧化酶系统可以在一定程度上清除活性氧,但是如果产生的活性氧过多来不及清除,就会对光合机构造成伤害,包括对作用中心 D1 蛋白的破坏^[23]和叶绿素的降解(表 3),从而引起光合作用效率的降低。

Fo 反映 PS II 开放时的荧光产量,它与叶片叶绿素浓度有关(表 3)。在处理后期 Fo 上升,说明植物随着胁迫加剧其自身的光保护机制不能保护和修复系统的运转,PS II 反应中心遭受迫害,最终发生了光破坏而导致 PS II 反应中心的不可逆失活。 Fv/Fm 是 PS II 的最大光化学量子产量,可以表征 PS II 的活性^[24]。在没有环境胁迫条件下变化极少,一般在 0.80~0.85 之间,而受到胁迫时这一参数值明显降低。由图 1 可知,随着 Mn 浓度的增加,两种植物的 Fv/Fm 值均逐渐下降,反映了天线叶绿体中热耗散的提高和 PS II 反映中心内的最大光能转换效率的下降,植物体内产生过

剩光能对细胞造成了损伤,其中小飞蓬的下降明显多于龙葵,下降幅度有明显的区别。表明 PS II 开放的反应中心比例和参与 CO_2 固定的电子减少,必然会使光合电子传递能力减弱,叶片暗反应受阻,光合速率下降,这与 ETR 的变化一致。故 Fo 、 Fv/Fm 下降幅度可以作为一个参考指标来评价不同种类植物的抗逆性。

NPQ 反映了天线色素所吸收的光能中用于热耗散的比例,高的 NPQ 有利于过剩光能的及时耗散,从而避免光系统的损害,是植物对逆境所产生的一种自我调节和自我保护机制。本试验中龙葵在中等浓度时 NPQ 有所上升,而小飞蓬在高浓度时才有所上升。较高的 $Yield$ 值有利于提高植物的光能转化效率,促进碳同化的高效运转和有机物的积累^[25]。而正常光温条件下,高电子流有利于 RuBP 的再生,并可提高 NADP-MDH 和 FBPase 的活性,从而提高光合速率^[26-27]。

两种植物在胁迫过程中 Fv/Fm 和 ETR 、 $Yield$ 、 Fm 值下降,说明两种植物的 PS II 原初光能转化率和 PS II 潜在活性降低,光合电子传递受阻,并导致光合作用受抑制,胁迫程度加剧,受抑制程度增强。两种植物比较表明,龙葵具有更高的光保护能力,而小飞蓬保护能力较低。

参考文献:

- [1] Mallick N, Strzalka K. Physiology and biochemistry of metal toxicity and tolerance in plants[J]. Dordrecht:Kluwer Academic Publishers, 2001, 12(2):111-147.
- [2] 薛生国,陈英旭,林琦,等.中国首次发现的锰超积累植物——商陆[J].生态学报,2003,23(5):935-937.
- [3] XUE Sheng-guo, CHEN Ying-xu, LIN Qi, et al. *Phytolacca acinosa* Roxb.(Phytolaccaceae):A new manganese hyperaccumulator plant from Southern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(5):935-937.
- [4] Foy C D, Chaney R L, White M C. The physiology of metal toxicity in plants[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1978, 29 :511-566.
- [5] Kastori R, Petrovic M, Petrovic N. Effects of excess lead, cadmium, copper and zinc on water relations in sunflower[J]. *Plant Nutr*, 1992, 15:2427-2439.
- [6] Dusan L. Chlorophylla fluorescence induction[J]. *Biochim Biophysiol Acta*, 1999, 14(12):1-28.
- [7] 张守仁.叶绿素荧光诱导动力学参数的意义及讨论[J].植物学通报,1999, 164:444-448.
- ZHAGN Shou-ren. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 164:444-448.
- [8] 柯裕州,周金星,卢楠.盐胁迫对桑树幼苗光合生理及叶绿素荧光特性的影响[J].林业科学研究,2009, 22(2):200-206.
- KE Yu-zhou, ZHOU Jin-xing, LU Nan. Effects of salinity on photosynthetic physiology and chlorophyll fluorescence characteristics of mul-

- berry (*Morus alba* L.) seedlings[J]. *Forest Research*, 2009, 22(2):200-206.
- [8] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002, 20(4):14-18.
- FENG Jian-can, HU Xiu-li, MAO Xun-jia. Application of chlorophyll fluorescence dynamics to plant physiology in adverse circumstance [J]. *Economic Forest Researches*, 2002, 20(4):14-18.
- [9] 许耀照, 曾秀存, 郁继华, 等. 水杨酸对高温胁迫下黄瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2007, 27(2):267-271.
- XU Yao-zhao, ZENG Xiu-cun, YU Ji-hua, et al. The variation of chlorophyll fluorescence parameters of cucumber seedlings leaves with salicylic acid treatment under high temperature stress[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2007, 27(2):267-271.
- [10] Massaccia, Lannellima. The effect of growth at low temperature on photosynthetic characteristics and mechanisms of photoprotection of maize leaves[J]. *J Exp Bot*, 995, 46:119-127.
- [11] 韩张雄, 李利, 徐新文, 等. NaCl 胁迫对 3 种荒漠植物幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2008, 28(9):1843-1849.
- HAN Zhang-xiong, LI Li, XU Xin-wen, et al. Characteristics of chlorophyll fluorescence parameters in three desert plants under NaCl stress[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2008, 28(9):1843-1849.
- [12] Shi Qing-hua, Zhu Zhu-jun. Effects of exogenous salicylic acid on manganese toxicity, element contents and antioxidative system in cucumber[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 63:317-326.
- [13] 张慧智, 刘云国, 黄宝荣, 等. 锰矿尾渣污染土壤上植物受重金属污染状况调查[J]. 生态学杂志, 2004, 23(1):111-113.
- ZHANG Hui-zhi, LIU Yun-guo, HUANG Bao-rong, et al. A survey of heavy-metal content in plants growing on the soil polluted by Manganese mine tailings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(1):111-113.
- [14] 郭水良, 黄朝表, 边媛, 等. 金华市郊杂草对土壤重金属元素的吸收与富集作用——6 种重金属元素在杂草和土壤中的含量分析[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2002, 3(1):22-29.
- GUO Shui-liang, HUANG Chao-biao, BIAN Yuan, et al. On absorption and accumulation of six heavy metal elements of weeds in Jinhua suburb—Survey on content of six heavy metal elements in weeds and soil[J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University(Agricultural Science)*, 2002, 3(1):22-29.
- [15] 秦天才, 黄巧云. 镉铅单一和复合污染对小白菜抗坏血酸含量的影响[J]. 生态学杂志, 1997, 16(3):31-34.
- QIN Tian-cai, HUANG Qiao-yun. Effects of cadmium, lead single and combination pollution on the contents of ascorbic acid in *Brassica chinensis* L.[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1997, 16(3):31-34.
- [16] 朱光廉, 钟海文, 张爱勤. 植物生理实验[M]. 北京:北京大学出版社, 1990:51-54.
- ZHU Guang-lian, ZHONG Hai-wen, ZHANG Ai-qin. *Experimental plant physiology*[M]. Beijing: Peking University Press, 1990:51-54.
- [17] 姚广, 高辉远, 王未未, 等. 铅胁迫对玉米幼苗叶片光系统功能及光合作用的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(3):1162-1169.
- YAO Guang, GAO Hui-yuan, WANG Wei-wei, et al. The effects of Pb-stress on functions of photosystems and photosynthetic rate in maize seedling leaves[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3):1162-1169.
- [18] Demmig B, Winter K, Kruger A, et al. Photo inhibition information in intact leaves[J]. *Plant Physical*, 1997, 84(2):218-224.
- [19] 徐向华. 超积累植物商陆吸收累积锰机理研究[D]. 杭州:浙江大学, 2006.
- XU Xiang-hua. Study on absorption and accumulation mechanisms of manganese in hyperaccumulator *Phytolacca Acinosa Roxb* (Phytolaccaceae)[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2006.
- [20] Issa A A, Abdek-Basset R, Adam M S. Abolition of heavy metal toxicity on *Kirchneriella lunaris*(Chlorophyta) by calcium[J]. *Annals of Botany*, 1995, 75:189-192.
- [21] Lidon F C, Teixeira M G. Oxyradicals production and control in the chloroplast of Mn-treated rice[J]. *Plant Sci*, 2000, 152:7-15.
- [22] Ferroni L, Baldissarotto C, Fasulo M P. Adaptive modifications of the photosynthetic apparatus in euglena gracilis klebs exposed to excess manganese[J]. *Protoplasma*, 2004, 224:167-177.
- [23] Schnettger B, Critchley C, Santore U J, et al. Relationship between Photo inhibition of photo-synthesis, D1 protein turnover and chloroplast structure:Effects of protein synthesis [J]. *Plant Cell Environ*, 1994, 17:55-64.
- [24] 宋维民, 周海燕, 贾荣亮, 等. 土壤逐渐干旱对 4 种荒漠植物光合作用和海藻糖含量的影响[J]. 中国沙漠, 2008, 28(31):449-454.
- SONG Wei-min, ZHOU Hai-yan, JIA Rong-liang, et al. Response of photosynthesis function and trehalose content of four desert plants to gradual drought stress[J]. *Journal of Desert Research*, 2008, 28(31):449-454.
- [25] 吕芳德, 徐德聪, 侯红波, 等. 5 种红山茶叶绿素荧光特性的比较研究[J]. 经济林研究, 2003, 21(4):4-7.
- LV Fang-de, XU De-cong, HOU Hong-bo, et al. Comparative study on chlorophyll fluorescence character of five kinds of Camellia[J]. *Economic Forest Researches*, 2003, 21(4):4-7.
- [26] Harbinson J, Genty B, Barker N R. The relationship between CO₂ assimilation and electron transport in leaves[J]. *Photosynthesis*, 1990, 25:213-224.
- [27] 徐红霞, 翁晓燕, 毛伟华. 锌胁迫对水稻光合、叶绿素荧光特性和能量分配的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(4):338-342.
- XU Hong-xia, WENG Xiao-yan, MAO Wei-hua. Effects of cadmium stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence characteristics and excitation energy distribution in leaves of rice[J]. *Chinese J Rice Sci*, 2005, 19(4):338-342.