

铜胁迫对芥菜光合特性及叶绿素荧光参数的影响

李 红^{1,2}, 冯永忠^{2,3}, 杨改河^{2,3}, 任广鑫^{2,3}, 丁瑞霞⁴

(1.西北农林科技大学资源环境学院, 陕西 杨凌 712100 2.陕西省循环农业工程技术研究中心, 陕西 杨凌 712100 3.西北农林科技大学农学院, 陕西 杨凌 712100 4.西北农林科技大学干旱半干旱农业研究中心, 陕西 杨凌 712100)

摘 要 通过水培试验研究了铜胁迫对芥菜叶片光合特性与叶绿素荧光参数的影响。结果表明, 所有铜浓度处理均能降低芥菜胞间CO₂浓度(Ci)和光化学淬灭系数(qP)。低浓度的Cu²⁺(≤1 μmol·L⁻¹)能提高芥菜叶片叶绿素、类胡萝卜素含量以及净光合速率(Pn)、气孔导度(Cs)和蒸腾速率(Tr); 高浓度的Cu²⁺(≥10 μmol·L⁻¹)使得芥菜叶片叶绿素(Chl)、类胡萝卜素(Car)含量以及净光合速率(Pn)、气孔导度(Cs)和蒸腾速率(Tr)下降。叶绿素荧光分析表明, 当铜浓度低于1 μmol·L⁻¹时, PS_{II}的最大光化学效率(Fv/Fm)和子叶产量(Yield)升高, 当铜浓度高于10 μmol·L⁻¹时降低, 而最小荧光(Fo)和非光化学淬灭系数(qN)变化趋势与之相反。叶绿素a/b值在铜浓度低于10 μmol·L⁻¹时升高, 但比值随胁迫继续加剧而下降, 两者间呈显著负相关(P<0.05); Car/Chl值在铜浓度小于50 μmol·L⁻¹时随浓度的增加而增大, 之后则随铜浓度的增加而下降, 两者呈极显著负相关(P<0.01)。铜浓度与叶绿素、类胡萝卜素含量、Fv/Fm、qP和Yield均呈极显著负相关(P<0.01), 与Pn、Cs、Tr呈显著负相关(P<0.05), 而铜浓度与Fo和qN分别呈显著和极显著正相关。

关键词 铜胁迫; 光合特性; 净光合速率; 叶绿素荧光参数; 非光化学淬灭系数

中图分类号: X503.233 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2009)08-1630-06

Effects of Copper Stress on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence Parameters of Chinese Mustard

LI Hong^{1,2}, FENG Yong-zhong^{2,3}, YANG Gai-he^{2,3}, REN Guang-xin^{2,3}, DING Rui-xia⁴

(1.College of Resource and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 2.The Research Center for Recycling Agricultural Engineering Technology of Shaanxi Province, Yangling 712100, China; 3.College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 4.Research Center of Agriculture in the Arid and Semiarid Areas, Northwest A&F University, Yangling 712100, China)

Abstract The hydroponic experiment was carried out to understand the mechanism of the effects of copper stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of Chinese mustard. Compounds of copper sulphate (CuSO₄·5H₂O) were mixed into Hoagland nutrient solution with different concentration of 0, 1, 10, 50, 100, 200 μmol·L⁻¹ to form 6 treatments, each with 3 replicates and arranged randomly in growth chamber. The results indicated that intercellular CO₂ concentration (Ci) and chemical quenching coefficient (qP) of mustard declined with Cu²⁺ concentration increased. When Cu²⁺ concentration was less than 1 μmol·L⁻¹, pigment content, leaf net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance(Cs) and transpiration rate(Tr) of mustard all raised, whereas those all decreased when Cu²⁺ concentration was bigger than 10 μmol·L⁻¹. The maximal PS_{II} light energy transformation efficiency (Fv/Fm) and leaf output (Yield) increased when Cu²⁺ concentration was less than 1 μmol·L⁻¹, but they all decreased when Cu²⁺ concentration was bigger than 10 μmol·L⁻¹. On the contrast, the fixed fluorescence (Fo) and non-photochemical quenching coefficient (qN) appeared opposite trend to Fv/Fm and Yield. The ratio of chlorophyll a to b increased with copper concentration when Cu²⁺ concentration was smaller than 10 μmol·L⁻¹, while it diminished when Cu²⁺ concentration was bigger than 10 μmol·L⁻¹. The ratio of carotenoids to chlorophyll raised with Cu²⁺ concentrations when copper concentration was smaller than 50 μmol·L⁻¹, and it decreased thereafter. There was a significant negative correlation between Cu²⁺ concentration and the ratio of carotenoids to chlorophyll (P<0.01). In addition, pigment content, Fv/Fm, qP, Pn, Cs, Tr and Yield all had a remarkable positive correlation with copper concentration (P<0.01), while Fo and qN of mustard had a negative correlation with Cu²⁺ concentration.

Keywords copper stress; photosynthesis; fluorescent; chlorophyll fluorescent parameters; non-photochemical quenching coefficient

收稿日期 2008-12-06

基金项目: 十一五国家科技支撑项目(2006BAD17B0-01); 西北农林科技大学人才基金

作者简介: 李 红(1980—), 女, 河北唐山人, 在读硕士, 主要从事污染生态研究。E-mail: dihong112@sohu.com

通讯作者: 冯永忠 E-mail: fengyz@nwsuaf.edu.cn

随着环境污染的日益严重,越来越多的重金属被排放到环境之中。现今,重金属在环境,特别是在土壤中的积累,是世界面临的一个主要环境问题。作为重金属之一的铜因其双重的特性而受到关注。铜胁迫下植物的响应机制以及铜离子在植物体内累积规律的研究已经很多^[1-5],并取得了很大成就,既为修复污染土壤提供了依据,也为我们进一步研究铜对作物危害机理和耐性机制奠定了理论基础。但研究内容大都集中在植物抗氧化系统对 Cu^{2+} 的响应机制、体内酶随铜胁迫的变化规律以及铜离子在植物体内的累积情况,主要研究对象集中在作物(玉米、水稻等)、小白菜以及铜蓄积植物(印度芥菜、海州香薷)方面,对其他植物研究较少^[6-11]。铜对植物的影响机理是复杂的,为了进一步弄清植物对铜胁迫的响应机制,研究者开始探讨铜胁迫下植物在分子结构、光合特性和叶绿素荧光参数上的变化。但是在这一方面的研究内容不是很多,特别是铜胁迫对芥菜光合和叶绿素荧光参数的影响研究缺乏。综合考虑上述因素选定此题,以根用芥菜为研究材料,以期通过试验,得出铜胁迫对芥菜叶绿素的影响,以及在铜离子浓度不断增加的过程中,叶片光合特性和叶绿素荧光的变化规律。这对研究铜胁迫下植物叶片光合作用的响应机制有重要作用,同时对于探讨铜的毒害机理具有重要的理论、实际意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验于 2008 年 3—6 月在西北农林科技大学陕西省循环农业工程技术研究中心实验室进行,供试材料芥菜种子购买于杨凌种子分公司,芥菜为根用芥菜型。

1.2 试验设计与处理

将芥菜种子用 2.5% NaClO_4 消毒 20 min 后,用清水冲洗干净,再用蒸馏水冲洗 3 遍。将消毒后的种子播种于石英砂中培养,待长出 2 片子叶时移植,将长势相近的幼苗移植到 2.5 L 的塑料桶中,每桶定株 6 棵。用 Hoagland 全营养液培养,每 5 d 更换 1 次营养液,调整营养液 pH 值为 5.3 左右。待培养 4 周后,换作 Cu^{2+} 浓度不同的 Hoagland 营养液培养。共设置 6 个 Cu^{2+} 浓度梯度: 0.32、1、10、50、100、200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, 其中 0.32 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理为对照。每个浓度梯度设置 3 次重复, Cu^{2+} 以 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 的形式添加。

试验采用单因素随机区组设计。试验于人工气候

箱中进行。气候箱设置为:每日光照 12 h,白天温度为 20 $^{\circ}\text{C}$,移进培养箱 14 d 期间光照 2 级,之后光照 3 级;晚上温度 15 $^{\circ}\text{C}$,光照强度 0 级;全天湿度均为 60%。每日早晨和晚上分别给培养液通气 1 h。铜处理 30 d 时测定芥菜各项指标。

1.3 测试指标与方法

1.3.1 色素含量的测定

叶绿素含量和类胡萝卜素含量的测定参照 Arnon^[12]方法。

1.3.2 光合指标测定

Cu^{2+} 处理第 30 d 时,采用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 型便携式光合作用测量仪测定功能叶(倒 3 叶)的净光合速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度和蒸腾速率。测定时施用开放式气路,光强设置为 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 360 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。测定期间天气晴朗,时间为上午 9:00—10:00。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定

Cu^{2+} 处理第 29 d 时,采用德国 Walz 公司生产的 PAM—2100 测量仪测定叶绿素荧光参数。在测定前 1 d 晚上,选取功能叶(倒 3 叶),每个处理选取长势一致的 3 株,用锡箔纸包住整个测定叶片和茎,于第 2 d 破晓时测定。

1.4 数据分析

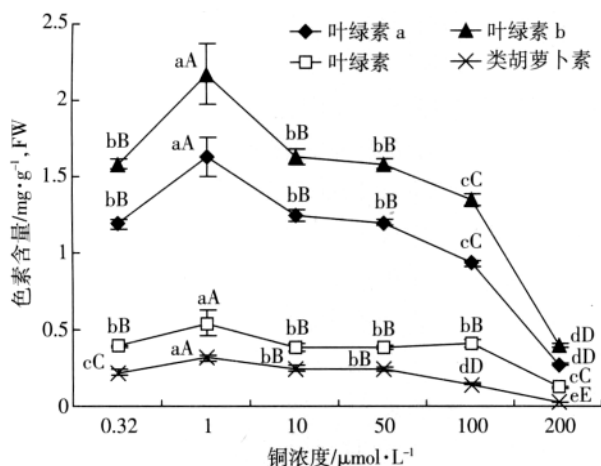
试验数据均是 3 次重复的平均值,采用 Excel 统计标准差,借用 SAS 软件进行数据统计分析,选用 PLSD 法进行平均值间差异显著性比较。

2 结果与讨论

2.1 Cu^{2+} 浓度对芥菜叶片色素含量的影响

图 1 表明, Cu^{2+} 浓度小于 1 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)、总叶绿素(Chl)、类胡萝卜素(Car)含量均随 Cu^{2+} 浓度的升高而升高, 1 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 达到最高,与对照($C_{\text{Cu}^{2+}}=0.32 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)相比有极显著的增加($P<0.01$),之后随着 Cu^{2+} 浓度的增加呈下降趋势。Chl a、Chl 以及 Car 含量与 Cu^{2+} 浓度均呈极显著负相关,相关系数 r 分别为 -0.938 7、-0.926 0 和 -0.939 4;而 Chl b 与铜浓度也达到显著负相关,相关系数 r 为 -0.851 6。

铜是质蓝素的组成成分,质体蓝素作为光反应的电子传递链中的一员不可或缺,存在于其氧化还原中心的适量铜,促进了叶绿素的合成^[13]。但是高浓度的 Cu^{2+} 处理下,叶绿素含量迅速下降,其原因是在逆境条件下,活性氧在细胞中增加,其更多的扩散到叶绿



不同小写与大写字母分别表示铜处理在 0.05 和 0.01 水平下的差异显著性,下同。

图 1 不同 Cu²⁺浓度对芥菜叶片色素含量的影响

Figure 1 Effects of Cu²⁺ concentrations on pigments

体内,从而加速了叶绿素的降解^[14];同时,由于 Cu²⁺局部积累过多,与叶绿体中蛋白质-SH 结合或取代其中的 Fe²⁺、Zn²⁺、Mg²⁺,致使叶绿素蛋白中心离子组成发生变化而失活^[15]。

叶绿素 a/b(Chl a/Chl b)的比值反映了类囊体膜的垛叠程度^[16]。由图 2 可见,在铜浓度低于 10 μmol·L⁻¹ 时,Chl a/Chl b 比值升高;胁迫继续加剧时比值下降,100、200 μmol·L⁻¹ Cu²⁺处理下 Chl a/Chl b 比值分别较对照降低了 24%、29%。该比值的降低,表明类囊体膜的垛叠程度减少,稳定性降低,使叶绿体捕获光能的能力大为降低,从而影响了光合作用。Chl a/Chl b 比值与 Cu²⁺浓度呈显著负相关,相关系数 r 为 -0.893 21。

芥菜类胡萝卜素含量/叶绿素含量(Car/Chl)的比值随着铜胁迫的加剧,先上升后下降。50 μmol·L⁻¹ Cu²⁺处理下 Car/Chl 比值达到最大,之后随着 Cu²⁺浓度的增加,Car/Chl 比值迅速下降。当浓度为 100、200 μmol·L⁻¹ 时,Car/Chl 比值分别较对照下降了 24%、50%。经相关分析可知,Car/Chl 比值与 Cu²⁺浓度的相

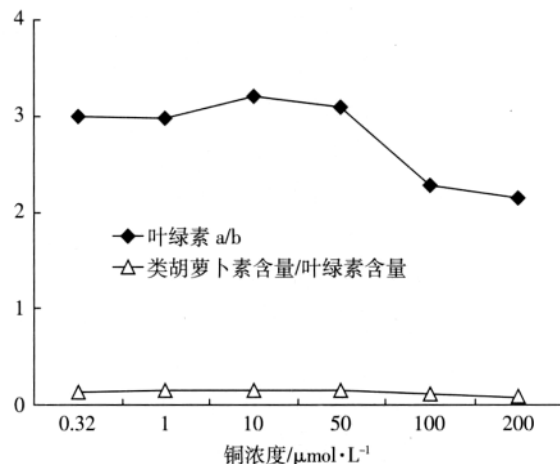


图 2 不同 Cu²⁺处理对叶绿素 a/b、类胡萝卜素含量/叶绿素含量的影响

Figure 2 Effects of Cu²⁺ concentrations on Chl a/Chl b contents in leaves of Chinese mustard and Car/Chl of Chinese mustard

关系数为 -0.924 39,呈极显著负相关。低浓度 Cu²⁺处理下,Car/Chl 比值逐渐增大,这是叶片的一种自我保护机制。因为 Chl 尤其是 Chl b 的减少,能降低光合器对光能的捕获,从而降低光抑制的危害。而 Car 含量的相对增加,反映出芥菜对于胁迫环境的适应,它体内存在色素系统的适应响应机制。但是当 Cu²⁺浓度大于 100 μmol·L⁻¹ 时,Car/Chl 下降,意味着叶片这种自我保护机制被打破。

2.2 Cu²⁺浓度对植物光合特性的影响

见表 1,芥菜净光合速率(Pn)随着铜胁迫的加剧,先增加后降低。Cu²⁺浓度为 1 μmol·L⁻¹ 时,较对照有极显著增加($P < 0.01$)。当 Cu²⁺浓度大于 1 μmol·L⁻¹ 时,Pn 开始减小;10 μmol·L⁻¹ 时,Pn 与对照相比没有明显差异;而 Cu²⁺浓度继续增加时,Pn 迅速下降,在 50、100、200 μmol·L⁻¹ 的铜胁迫下,Pn 仅为对照的 51%、36%、27%,极显著低于对照($P < 0.01$)。由相关分析可知,净光合速率与 Cu²⁺浓度的相关系数为 -0.884 65,达到显著水平。

表 1 铜胁迫对芥菜光合特性的影响

Table 1 Effects of Cu²⁺ concentrations on photosynthetic characteristics of Chinese mustard

Cu²⁺浓度/μmol·L⁻¹	净光合速率/μmol·m⁻²·s⁻¹	气孔导度/mol·m⁻²·s⁻¹	胞间 CO₂ 浓度/μmol·mol⁻¹	蒸腾速率/mmol·m⁻²·s⁻¹
0.32	12.37±0.38 bB	0.53±0.10 aA	322.00±14.42 aA	5.21±0.35 baA
1	14.47±0.15 aA	0.58±0.11 aA	307.33±9.07 aA	5.69±0.41 aA
10	12.03±0.36 bB	0.47±0.12 aA	301.67±12.53 aA	5.07±0.28 ba
50	6.42±0.34 cC	0.08±0.02 bB	241.67±20.55 bB	1.58±0.37 cB
100	4.5±0.15 dD	0.04±0.00 bB	215.33±19.86 cbB	0.96±0.04 dB
200	3.3±0.18 eE	0.04±0.01 bB	208.67±16.77 cB	0.83±0.07 dB

气孔导度(C_s)变化见表1。0.32~10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的铜处理下, C_s 没有显著变化; 当 Cu^{2+} 浓度为 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, C_s 值极显著低于对照($P<0.01$)。铜胁迫的加剧使 C_s 值不断下降, 经相关分析可知, C_s 与 Cu^{2+} 浓度呈显著负相关, 相关系数 r 为-0.884 65。

胞间 CO_2 浓度(C_i)随着 Cu^{2+} 浓度的增加而不断降低, 两者呈显著负相关, 相关系数 r 为-0.882 64。但是 Cu^{2+} 浓度小于 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, C_i 与对照相比没有显著变化。仅当 Cu^{2+} 浓度大于 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, C_i 才较对照有显著的降低($P<0.05$)。

蒸腾速率(Tr)的变化趋势和 Pn 相似, 在 Cu^{2+} 浓度为 1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时最大; 在 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cu^{2+} 处理的条件下, Tr 极显著低于对照($P<0.01$)。随着铜胁迫的加剧, 蒸腾速率迅速下降, 较低的蒸腾速率不利于维持较低的叶温, 进而不能有效地减缓光合作用的光抑制。 Tr 与 Cu^{2+} 浓度相关系数 r 为-0.839 08, 呈显著负相关。

低浓度铜处理下($\leq 1 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$), 净光合速率较对照增加, 这与叶绿素含量的增加有直接关系, 同时较高的气孔导度和蒸腾速率都有利于光合作用的进行。当胁迫加剧时($\leq 100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$), 气孔导度、胞间 CO_2 浓度以及蒸腾速率明显降低, 此时气孔限制是净光合速率降低的主要因素。而 $>100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的铜处理, 虽然胞间 CO_2 浓度以及蒸腾速率仍然降低, 但是气孔导度没有变化。此时净光合速率下降可能是由非气孔因素所引起的, 同时芥菜生长下降, 对光合产物的需求减少也会反过来抑制净光合速率。此外前人的研究结果显示^[13,17-18], 高铜浓度处理下, 叶绿素含量的显著降低也制约了净光合速率。

2.3 铜胁迫对叶片叶绿素荧光影响

逆境对植物光合作用的影响机理是很复杂的, 为了进一步探讨铜胁迫对芥菜光合作用的影响, 对芥菜叶片的叶绿素荧光参数进行了测定。叶绿素荧光技术是快速检测植物光合机构损伤程度的最灵敏探针, 它有效地反映了逆境下植物光合系统所受的伤害, 也是评估 PS 活性的良好指标^[19]。

图3所示, 在 1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cu^{2+} 含量时, 最小荧光(F_0)、光化学荧光淬灭系数(qP)和非光化学荧光淬灭系数(qN)较对照略有下降, 而可变荧光/最大荧光(F_v/F_m)以及全部光合量子产量(Yield)的值较对照增加, 且 F_v/F_m 的值与对照相比有显著的升高。说明此时芥菜细胞的卡尔文循环活跃, PS 捕获光能的能力以及将光能转化为化学能的效率最高, 光合作用最

强。当 $C_{\text{Cu}^{2+}} \geq 10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, F_v/F_m 、 qP 和 Yield 持续下降, qN 和 F_0 不断增加。在 Cu^{2+} 浓度为 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, F_v/F_m 和对照相比极显著降低了 3%($P<0.01$), Yield 与对照相比显著降低了 9%($P<0.05$), qN 与对照相比显著升高($P<0.05$)。当 Cu^{2+} 浓度大于 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, qP 极显著低于对照($P<0.01$)。这些表明芥菜利用光能的效率降低, 电子由 PS 的氧化侧向 PS 反应中心的传递受阻, 用于进行光合作用的电子减少, 以热或其他形式耗散的光能增加, 而 F_0 、 qN 较对照的增加, 表明 PS 反应中心破坏^[20-21], 芥菜细胞卡尔文循环的活性受抑制的程度增大。这些严重地减弱了 PS 的综合活力, 使光合作用受到制约。 F_v/F_m 、 qP 、 Yield 与 Cu^{2+} 浓度呈极显著负相关, 相关系数 r 分别为-0.952 3、-0.990 9 和-0.963 5; 而 F_0 与 qN 和 Cu^{2+} 浓度分别呈显著和极显著正相关, 相关系数 r 分别为 0.838 1、0.929 4。

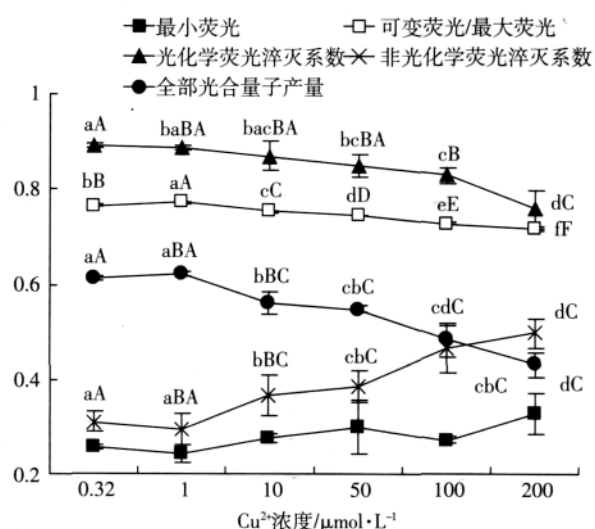


图3 不同铜处理对叶绿素荧光参数的影响
Figure 3 Effects of Cu^{2+} concentrations on chlorophyll fluorescence of Chinese mustard

在某种程度上, qN 越大耗散过剩激发能的能力越强, 光合机构的受损程度越小, 这也在一定程度上提高了它抵御铜胁迫的能力。各个研究中对 qN 的变化趋势并没有统一的定论, 本文中随着外界胁迫的加剧, qN 一直上升, 这与朱英华等研究的硫对烟草叶片叶绿素荧光参数的影响结果一致^[22]。但是其他研究中, qN 随着外界胁迫的加剧持续降低^[23]或者先升高后降低^[24]。有研究表明, qN 的变化与叶黄素有关, 重金属离子胁迫下的 qN 变化趋势差异可能是由于其叶黄素循环过程不同而引起的^[25], 有待于进一

步研究证实。

3 结论

芥菜的光合特性和叶绿素荧光参数随铜胁迫不同而变化,低浓度铜处理($\leq 1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)刺激芥菜叶绿素的合成和 PS 的综合活性,提高了光能转化效率和光合速率,促进了芥菜生长。特别是 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的铜浓度下,芥菜较对照长势旺盛。各项指标的变化趋势与对照相比均处于利于芥菜生长的态势,这一方面的研究在其他文献中鲜有文献。但是高浓度的 Cu^{2+} 处理($\geq 50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)抑制了叶绿素的合成,光能转化效率、净光合速率显著降低,以及其他的不利因素都严重的制约了芥菜的生长。铜处理($10 \sim 100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)下,气孔导度成为净光合速率变化的主导因素,而在较低的铜浓度和较高的铜浓度下,影响净光合速率的因素中,非气孔导度占主导地位。

试验中也发现,叶绿素荧光参数是反应芥菜所受铜污染危害的较好指标。

4 问题与展望

(1)光合系统受铜胁迫的影响是复杂的,作用机理有待于进一步探讨。特别是在本文中,当铜浓度升达 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,气孔限制已经不是制约光合速率的因素,此时导致光合速率下降的原因有待于进一步探讨。

(2)试验研究是在水培条件下进行的,与实际的污染土壤环境有很大的差别。本文只是研究的单一因素的污染,而在现实中土壤污染往往是多种重金属离子共同存在,多种重金属离子的协同与抑制作用,使植物在生理、生态方面往往体现更复杂的变化。试验应该在此基础上研究多种重金属离子对芥菜的影响,同时应借助于分子手段进行研究,以期更好地解释植物体对铜的响应机制,为植物修复污染土壤提供依据。

参考文献:

- [1] Drażkiewicz M, Skrzyńska-Polit E, Krupa Z. The redox state and activity of superoxide dismutase classes in *Arabidopsis thaliana* under cadmium or copper stress[J]. *Chemosphere*, 2007, 67 :188–193.
- [2] Maksymiec W, Wianowska D, Dawidowicz A L, et al. The level of jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana* and *Phaseolus coccineus* plants under heavy metal stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162 :1338–1346.
- [3] Drażkiewicz M, Skrzyńska-Polit E, Krupa Z. Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana*[J]. *BioMetals*, 2004, 17 :379–387.
- [4] Wojcik M, Tukiendorf A. Response of wild type of *Arabidopsis thaliana* to copper stress[J]. *Biologia Plantarum*, 2003, 46(1) :79–84.
- [5] Drażkiewicz M, Skrzyńska-Polit E, Krupa Z. Response of the ascorbate glutathione cycle to excess copper in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Sci*, 2003, 164 :195–202.
- [6] Chongpraditnum P, Mori S, Chino M. Excess copper induces a cytosolic Cu Zn superoxide dismutase in soybean root[J]. *Plant Cell Physiol*, 1992, 33 :239–244.
- [7] 席 磊,王永芬,唐世荣. 二氧化碳对铜污染土壤中印度芥菜生长及其铜积累的影响[J]. 中国农学通报, 2007, 23(5) :381–386.
XI Lei, WANG Yong-fen, TANG Shi-rong. Effects of carbon dioxide on the growth and Cu accumulation of indian mustard growing on copper contaminated soil [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(5) :381–386.
- [8] 康立娟, 谢忠雷. 铜对水稻和玉米污染效应及累积规律的对比研究[J]. 吉林农业大学学报, 2006, 28(6) :656–659.
KANG Li-juan, XIE Zhong-lei. Contrastive study of pollution effect and accumulative rules of copper on corn and rice[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2006, 28(6) :656–659.
- [9] 黎耿碧, 陈二钦, AKAlva. 外界铜离子浓度对柑桔小苗微量元素吸收特性的影响[J]. 广西农业大学学报, 1996, 15(3) :195–201.
LI Geng-bi, CHEN Er-qin, Alva AK. Effects of external copper concentrations on uptake of routine elements by citrus seedling[J]. *Journal of Guangxi Agricultural University*, 1996, 15(3) :195–201.
- [10] 王友保, 刘登义. Cu、As 及其复合污染对小麦生理生态指标的影响[J]. 应用生态学报, 2001, 12(5) :773–776.
WANG You-bao, LIU Deng-yi. Effect of Cu, As and their combination pollution on eco-physiological index of wheat[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(5) :773–776.
- [11] 王 威, 刘宗愉, 蒋悟生, 等. Cu^{2+} 对大蒜生长的影响及大蒜根、叶及蒜瓣对 Cu^{2+} 的积累[J]. 西北植物学报, 2001, 21(2) :306–312.
WANG Wei, LIU Zong-yu, JIANG Wu-sheng, et al. Effects of copper on *Allium sativum* and accumulation of Cu^{2+} by its roots, bulbs and shoots [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2001, 21(2) :306–312.
- [12] Arnon DI. Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiol*, 1949, 24 :1–15.
- [13] 涂俊芳, 王兴明, 刘登义, 等. 不同浓度铜对紫背萍和青萍色素含量及抗氧化酶系统的影响[J]. 应用生态学报, 2006, 17(3) :502–506.
TU Jun-fang, WANG Xing-ming, LIU Deng-yi, et al. Effects of different concentration copper on pigment content and antioxidant system of *Spirodela polyrrhiza* and *Lemna minor*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(3) :502–506.
- [14] 金 进, 叶亚新, 李 丹, 等. 重金属铜对玉米的影响[J]. 玉米科学, 2006, 14(3) :83–86.
JIN Jin, YE Ya-xin, LI Dan, et al. Effect of heavy metal (copper) coercion on maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2006, 14(3) :83–86.
- [15] 张国军, 邱栋梁, 刘星辉. Cu 对植物毒害研究进展 [J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2004, 33(3) :289–294.
ZHANG Guo-jun, QIU Dong-liang, LIU Xing-hui. Advances in copper

- toxicity to plants[J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2004, 33(3) :289–294.
- [16] 计汪栋, 施国新, 杨海燕, 等. 铜胁迫对竹叶眼子菜叶生理指标和超微结构的影响[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(12) :2727–2732.
- JI Wang-dong, SHI Guo-xin, YANG Hai-yan, et al. Effects of Cu^{2+} stress on leaf physiological indice and ultrastructure of *Potamogeton malaia-nus* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(12) :2727–2732.
- [17] 储玲, 刘登义, 王友保, 等. 铜污染对三叶草幼苗生长及活性氧代谢影响的研究[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(1) :119–122.
- CHU Lin, LIU Deng-yi, WANG You-bao, et al. Effect of copper pollution on seedling growth and activate oxygen metabolism of *Trifolium pretense* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(1) :119–122.
- [18] 胡筑兵, 陈亚华, 王桂萍, 等. 铜胁迫对玉米幼苗生长、叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的影响[J]. *植物学通报*, 2006, 23(2) :129–137.
- HU Zhu-bing, CHEN Ya-hua, WANG Gui-ping. Effects of copper stress on growth, chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activities of *zea mays* seedlings [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2006, 23(2) :129–137.
- [19] 匡廷云. 作物光能利用效率与调控[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 2004 :40–52.
- KUANG Ting-yun. Photosynthetic efficiency of crop and its regulations [M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2004 :40–52.
- [20] 许大全. 植物光胁迫研究中的几个问题[J]. *植物生理学通讯*, 2003, 39(5) :493–495.
- XU Da-quan. Several problems in the research of plant light stress[J]. *Plant Physiology Communication*, 2003, 39(5) :493–495.
- [21] 黄俊, 郭世荣, 吴震, 等. 弱光对不结球白菜光合特性与叶绿体超微结构的影响[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(12) :352–358.
- HUANG Jun, GUO Shi-rong, WU Zhen, et al. Effects of weak light on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of non-heading Chinese cabbage [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(12) :352–358.
- [22] 朱英华, 屠乃美, 肖汉乾. 硫对烟草叶片光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. *生态学报*, 2008, 28(3) :1000–1005.
- ZHU Ying-hua, TU Nai-mei, XIAO Han-qian, et al. Effects of sulfur nutrition on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of tobacco leaves[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(3) :1000–1005.
- [23] 高芸, 程智慧, 孟焕文. NaCl 处理对番茄幼苗光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2008, 26(1) :194–199.
- GAO Yun, CHENG Zhi-hui, MENG Huan-wen. Effect of NaCl stresses on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of Tomato seedlings[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2008, 26(1) :194–199.
- [24] 孙光闻, 朱祝军, 方学智, 等. 镉对小白菜光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(5) :700–703.
- SUN Guang-wen, ZHU Zhu-jun, FANG Xue-zhi, et al. Effect of cadmium on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of pakchoi[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2005, 11(5) :700–703.
- [25] 梁英, 王帅, 冯力霞, 等. 重金属胁迫对纤细角毛藻生长及叶绿素荧光特性的影响[J]. *中国海洋大学学报*, 2004, 38(1) :59–67.
- LIANG Ying, WANG Shuai, FENG Li-xia. Effects of heavy metal stress on growth and chlorophyll fluorescence of *chaetoceros gracilis* [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2008, 38(1) :59–67.
- 致谢: 试验中徐春明和慕自新两位老师给予我很大帮助, 特此表示感谢!