

H₂O₂胁迫下菱角叶片的叶绿素荧光特性研究

纪莹雪^{1,2}, 王凤贺², 张帆^{1,2}, 段伦超², 王国祥², 顾中铸¹

(1. 南京师范大学能源与机械工程学院, 江苏 南京 210042)
(2. 南京师范大学环境科学与工程系, 江苏 南京 210023)

[摘要] 采用叶绿素荧光动力学技术,研究了H₂O₂胁迫对菱角叶片光合作用的影响. 通过对48 h内菱角叶片最大光化学量子产量(F_v/F_m)、表观光合电子传递速率(ETR)、光合有效辐射强度(PAR)以及光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(NPQ)等参数的研究,结果表明,H₂O₂的胁迫抑制了菱角的光合作用,并且抑制的程度与H₂O₂的浓度及胁迫时间有关. 随着H₂O₂浓度的增加, F_v/F_m 总体呈下降趋势, F_m 、qP下降, F_0 上升,表明植物光系统II反应中心被破坏,且浓度越高,破坏作用越明显. 经高浓度H₂O₂(≥6 mg/L)处理的菱角叶片24 h内即出现死亡. 低浓度H₂O₂(≤4 mg/L)处理的叶片则在48 h后出现死亡. 部分数据异常变化则与H₂O₂在水体中的分解特性有关.

[关键词] H₂O₂, 菱角叶片, 叶绿素荧光特性参数, 光合作用

[中图分类号] S601; X524 **[文献标志码]** A **[文章编号]** 1672-1292(2013)03-0067-06

Research on Chlorophyll Fluorescence Characteristics of *Trapa Bicornis* Leaves Under the Stress of H₂O₂

Ji Yingxue^{1,2}, Wang Fenghe², Zhang Fan^{1,2}, Duan Lunchao², Wang Guoxiang², Gu Zhongzhu¹

(1. School of Energy and Mechanical Engineering, Nanjing Normal University, Nanjing 210042, China)
(2. Department of Environmental Science and Engineering, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)

Abstract: Using the technology of chlorophyll fluorescence kinetics, the paper studies the negative effect of H₂O₂ on the photosynthesis of *trapa bicornis* leaves. According to the measurements and analyses of the maximum photochemical quantum yield (F_v/F_m), the apparent photosynthetic electron transfer rate (ETR), the photosynthetic active radiation intensity (PAR), the quenching photochemical coefficient (qP) and the non-quenching photochemical coefficient (NPQ) of *trapa bicornis* leaves under the action of H₂O₂ with different concentrations for 48 h, the results indicates that H₂O₂ can influence the photosynthesis of *trapa bicornis* leaves, and that the degree of inhibition is related to the concentration of H₂O₂ and the contact time between them. With the increase in the concentration of H₂O₂, F_v/F_m overall shows a descending trend, F_m , qP drops while F_0 rises, which indicate that the reaction center of light system II in the plant has been destroyed, and that the higher the concentration is, the more serious it will be. The *trapa bicornis* leaves treated by H₂O₂ with high concentration (≥6 mg/L) appear dead within 24 h while those treated by H₂O₂ with low concentration (≤4 mg/L) appear dead within 48 h. The abnormal changes of some data are related to the decomposition properties of H₂O₂ in the water.

Key words: H₂O₂, *trapa bicornis* leaves, Chlorophyll fluorescence characteristic parameters, photosynthesis

过氧化氢(H₂O₂)又称双氧水,是一种强氧化剂,在工程应用中可用于蓝藻水华和湖泛的应急治理. 王桂荣等^[1]通过对2~8 mg/L H₂O₂预氧化除藻效能的研究,确定了4 mg/L为藻类去除的最适浓度,且认为其可显著提高水中藻类、浊度、有机物的去除率,在含藻水处理中将具有很大的应用前景. 赵春禄等^[2]则通过H₂O₂预氧化颤藻及复合高岭土除藻性能的研究,得出水体经浓度为2.5 mg/L H₂O₂预氧化处理基本可满足给水处理要求,且H₂O₂浓度越高,拟藻效果越好. Kay等^[3]的研究表明,H₂O₂可通过抑制光能自养型生物的生长,来实现水体中藻类尤其是蓝藻的有效去除. 黄廷林等^[4]则通过将臭氧与过氧化氢的联用,

实现了藻类的高效去除,去除率高达 96.8%. 李金等^[5] 也认为 H_2O_2 在去除水中藻体过程中不产生任何残留,是一种很有应用潜力的除藻剂. 但 H_2O_2 在一定的条件下能够产生具有超强氧化能力的羟基自由基,在除藻的同时,可破坏其他水生植物光合作用所需色素,进而抑制水生植物光系统 II(PSII)的活性,影响 CO_2 的正常同化和卡尔文循环的酶活性,从而可使水生植物光合作用效率明显降低,影响水生植物的正常生长. 因此在将 H_2O_2 作为除藻剂大面积应用前,需充分考虑其潜在的生态毒性.

叶绿素荧光动力学技术是一种以光合作用理论为基础,利用植物体内的叶绿素作为天然探针,研究和探测其光合生理状况及各种外界因子对其细微影响的新型植物活体测定和诊断技术^[6-8]. 在对叶片进行测定的过程中,该技术具有快速、灵敏、无损伤的优点,且能较全面地反映逆境因素对植物的影响,以及植物生理功能在不同水平上的变化^[9,10]. 因此,该项技术被认为是测定叶片光合作用的理想方法而被广泛应用. 目前已有多项研究涉及利用叶绿素荧光动力学技术探究不同胁迫因素对植物叶绿素荧光特性的影响,如高温对花椰菜叶片生长过程叶绿素荧光参数的影响^[11]、水分的降低对玉米和冬小麦生长过程叶绿素荧光参数的影响^[12,13] 以及重金属 Pb^{2+} 对狭叶扭口藓和地钱叶绿素荧光特性的影响^[14] 等,无论何种胁迫因素,荧光参数的变化均呈现出一定的规律.

本文选取菱角叶片作为研究对象,根据前人在 H_2O_2 除藻应用方面的研究^[1-5],设定了 H_2O_2 的浓度梯度,研究了不同浓度的 H_2O_2 对菱角叶片叶绿素荧光参数变化的影响规律,旨在探究以菱角为代表的水生植物对 H_2O_2 胁迫作用的耐受性,以及其光合作用与 H_2O_2 浓度的关系,为进一步深入了解除藻剂 H_2O_2 对水体环境的生态毒性效应提供理论依据.

1 实验材料和方法

1.1 实验材料

本实验选用菱角叶片作为研究对象. 菱角(又名菱)为一年生草本水生植物,实验阶段正值菱角生长期,鉴于其为水体中具有代表性的一类水生植物,且其叶片面积宽大适宜进行叶绿素荧光参数的测量,故以此为代表研究了 H_2O_2 的胁迫作用对其叶绿素荧光参数的影响. 本实验所用菱角植株在南京师范大学水环境生态修复平台水池中进行培育,待其生长进入旺盛期后采取其叶片备用;实验所用 H_2O_2 为分析纯,购自国药集团化学试剂有限公司.

1.2 实验方法

选取多株长势正常均匀的菱角植株,取其顶端叶片(最上端约 6 cm 长)共 20 片,吸干表面水分,置于 500 mL 烧杯中备用.

1.2.1 除藻剂 H_2O_2 浓度的配置

分别配置质量浓度为 2、4、6、8、10 mg/L 的 H_2O_2 溶液,并设置空白对照组. 随机选取 18 片上述备用的菱角叶片均分至 6 个盛有上述溶液的烧杯中,置于适宜的条件下进行培养测定. 此菱角叶片均为离体植株,故所有实验测定需在较短时间(48 h)内完成.

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定

叶绿素荧光参数采用便携式调制叶绿素荧光仪(DIVING-PAM,德国)测定. DIVING-PAM 配备了一个发射峰为 650 nm 的红外二极管,所发射的红外光为测量光;一个内置的卤素灯提供光化光照明和饱和脉冲光.

测量过程首先对所有待测样品进行充分暗适应,测定初始时一定激发光强下菱角叶片的最大光化学量子产量(F_v/F_m),然后对经不同浓度除藻剂 H_2O_2 处理后的菱角叶片进行叶绿素荧光参数的测定,测定的主要参数包括表观光合电子传递速率(ETR)、光合有效辐射强度(PAR)、光化学量子产量(F_v/F_m)以及光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(NPQ). 为减小偶然因素对实验结果的影响,每个浓度梯度处理样品均先后取 3 片菱角叶片进行测量,用连接叶夹将叶片与仪器相连,然后进行测定. 实验处理叶片分别自初始培养开始每隔一定时间间隔测量一次,直至各处理浓度下的菱角叶片叶绿素荧光特性参数趋于稳定或叶片无法表现出叶绿素荧光性能,即趋于死亡. 测定 ETR-PAR 响应曲线时,由低到高分别设置 17、49、104、176、248、342、506 和 684 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 8 个光强梯度,每个光强照射持续时间为 12 s,得到不同光强下的 ETR 值.

1.2.3 数据分析

采用 Origin 软件进行数据统计分析,每个测量数据均取 3 次测量数值的平均值.

2 结果与讨论

2.1 H₂O₂ 对菱角叶片 F_v/F_m 的影响

叶绿素荧光参数 F_v/F_m ,即光系统Ⅱ最大光化学量子产量,表征了 PS Ⅱ 反应中心(RC)最大光能转换效率,其大小反映了 PS Ⅱ 原初电子受体-初级醌受体的还原情况^[15].在非胁迫条件下其变化很小,且不受物种和生长环境影响;胁迫条件下该参数则明显下降,常被作为判断发生光合作用光抑制的标准^[16].生理状态处于最佳状态且经过充分暗适应的高等植物样品,其 F_v/F_m 一般在 0.8~0.85^[17].本参数是将采取的菱角叶片置于适宜条件下,经不同浓度 H₂O₂ 处理,对于较高浓度(8 mg/L 和 10 mg/L)处理样品,前 24 h 内间隔数小时即测量一次,后间隔 24h 再测量;较低浓度处理样品则由于变化幅度不大,均间隔 24 h 测量一次.每次测量前均进行了充分暗反应,图 1 所示为 H₂O₂ 浓度对菱角叶片 F_v/F_m 的影响.

由图 1 可知,空白对照样品中的菱角叶片生理状态最佳,48 h 内其 F_v/F_m 均在 0.8~0.82 范围内,说明菱角叶片在此培养条件下存活状况良好,光合作用过程基本正常,初步排除其他培养条件对菱角叶片生长的影响. H₂O₂ 浓度对菱角叶片的胁迫作用明显,导致菱角叶片 F_v/F_m 呈显著下降趋势,且下降幅度与 H₂O₂ 的浓度有关.低浓度的 H₂O₂ 对菱角叶片的胁迫作用 24 h 内仅出现小幅下降,4 mg/L、2 mg/L 分别对应降低约 15.8% 和 15.9%.48 h 内两浓度对应处理样品 F_v/F_m 均出现大幅下降,菱角叶片基本处于死亡态,光合作用基本停止.两浓度变化曲线基本重合,说明低浓度作用差异不明显.高浓度的 H₂O₂ 对菱角叶片的胁迫作用在 24 h 内即十分明显,菱角叶片在 10 mg/L H₂O₂ 作用下, F_v/F_m 降幅高达 99.6%,基本处于死亡状态.且浓度为 6 mg/L、8 mg/L 的 H₂O₂ 对菱角叶片胁迫作用和 10 mg/L 处理的叶片变化趋势相似,24 h 均有大幅下降,但 10 mg/L H₂O₂ 对应的处理样 24h 内降幅明显大于 8 mg/L 对应的处理样,且在 6 mg/L H₂O₂ 作用下, F_v/F_m 值经 48 h 作用后才趋于零.此变化说明 H₂O₂ 浓度影响菱角叶片的 F_v/F_m ,低浓度时(本实验浓度低于 4 mg/L),在 H₂O₂ 胁迫作用下菱角叶片约在作用 48 h 后死亡;而高浓度时(本实验浓度高于 6 mg/L),则作用效果更快、更明显.相对于空白对照组, H₂O₂ 对菱角叶片的生长有明显的胁迫作用.所有处理叶片在 48 h 内基本全无叶绿素荧光特性.

2.2 H₂O₂ 对菱角叶片叶绿素荧光参数的影响

F_0 和 F_m 分别为暗适应样品的最小和最大荧光,当光系统Ⅱ的所有反应中心均处于开放态时得到 F_0 ,均处于关闭态时得到 F_m .植株经过充分暗适应后,所有电子门均处于开放态,打开测量光得到 F_0 ,此时给出一个饱和脉冲,所有的电子门就都将原本用于光合作用的能量转化为荧光和热,对应得到的叶绿素荧光为 F_m ,该值反应了植物潜在的最大光合能力^[15].由计算公式 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 可知,当 F_v/F_m 下降时可能伴随着 F_0 的上升或 F_m 的下降.有学者研究认为, F_0 的升高表明植物光系统Ⅱ受到了胁迫因素的伤害或发生了不可逆的失活^[18].图 2 所示为 H₂O₂ 浓度对菱角叶片 F_0 和 F_m 的影响.

由图 2 可知,随着 H₂O₂ 胁迫时间的延长,菱角叶片的 F_0 呈上升趋势, F_m 基本表现为下降,这与 2.1 中 F_v/F_m 的变化相一致,说明了菱角叶片在 H₂O₂ 的胁迫作用下已经受到了明显的损伤,其原初化学活性受到抑制.图 2(b)中部分 F_m 在后阶段出现小幅上升,初步推测可能由于实验过程中,6 个实验烧杯所放位置接受光照条件略有区别,其具体原因还有待进一步探究.

qP 被定义为光化学荧光淬灭系数,其变化范围在 0~1 之间,反映的是 PS Ⅱ 吸收光能用于光化学电子传递的份额,在一定程度上反映了 PS Ⅱ RC 的开放程度.NPQ 是“过量光能”的有效探针,反映 PS Ⅱ 吸收光能中不能用于光合电子传递而以热能形式耗散的部分^[19].图 3 为 H₂O₂ 浓度对菱角叶片 NPQ 和 qP 的影响.

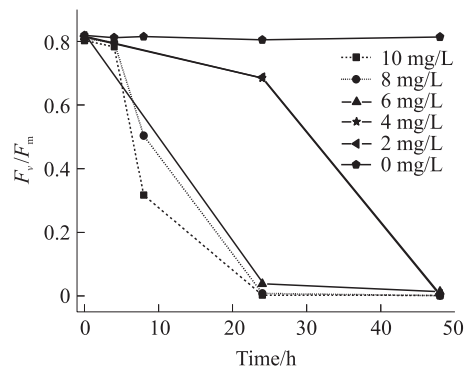


图 1 H₂O₂ 浓度对菱角叶片 F_v/F_m 的影响

Fig. 1 Effects of H₂O₂ concentration on F_v/F_m of *trapa bicornis* leaves

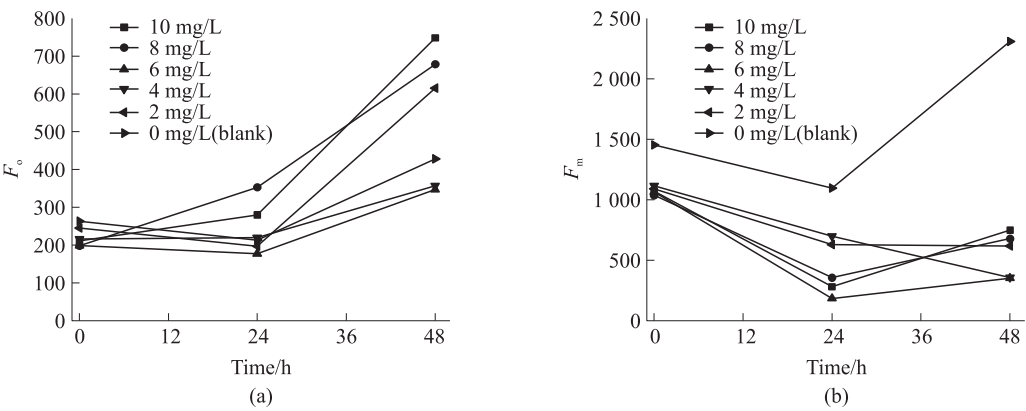


图 2 H_2O_2 浓度对菱角叶片 F_0 和 F_m 的影响

Fig. 2 Effects of H_2O_2 concentration on F_0 and F_m of *trapa bicornis* leaves

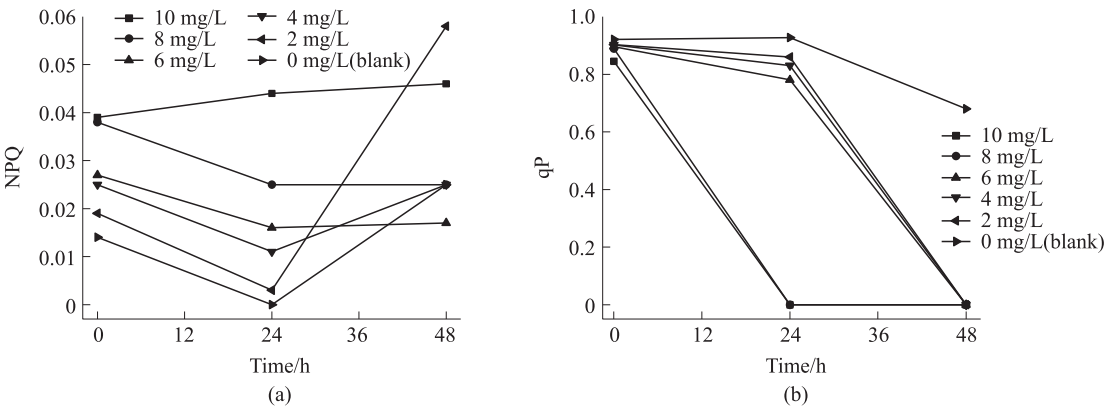


图 3 H_2O_2 浓度对菱角叶片 NPQ、 q_p 的影响

Fig. 3 Effects of H_2O_2 concentration on NPQ and q_p of *trapa bicornis* leaves

由图 3 可知,随着 H_2O_2 浓度的升高, q_p 逐渐下降,观察 q_p 数值变化亦可得出 48 h 后,经 H_2O_2 胁迫的菱角叶片已死亡,这一变化值也和 2.1 中所得结果相一致. NPQ 在 24 h 内随着 H_2O_2 浓度的升高依次上升,随着胁迫时间的延长而整体呈现下降趋势,表明菱角叶片在 H_2O_2 胁迫作用下,PS II RC 的开放比例明显减小,光合作用中用于 CO_2 固定的能量也减少^[20],卡尔文循环的活性受抑制的程度不断增大,光系统 II 的潜在热耗散能力随之增强. 但 24 h 后,低浓度 H_2O_2 胁迫的叶片出现明显回升,尤其是 2 mg/L H_2O_2 处理的植株叶片. 分析认为由于植物光合作用受到抑制,从而以热能形式耗散的能量增多,而高浓度处理下植物已基本死亡,基本不会表现出此变化趋势.

2.3 不同 H_2O_2 胁迫时菱角叶片的 ETR-PAR 响应曲线

ETR 代表相对光合电子传递速率,PAR 代表入射到样品的光合有效辐射强度. 当入射 PAR 较小时,ETR 随着光强增强而增大;当吸收的光能达到过饱和时,ETR 与入射 PAR 呈非线性关系,ETR 达到饱和状态,这代表了光合电子传递的能力,这种能力取决于植物自身的生理状况和环境因素^[21]. 图 4 为不同胁迫时间时, H_2O_2 对菱角叶片的 ETR-PAR 响应曲线.

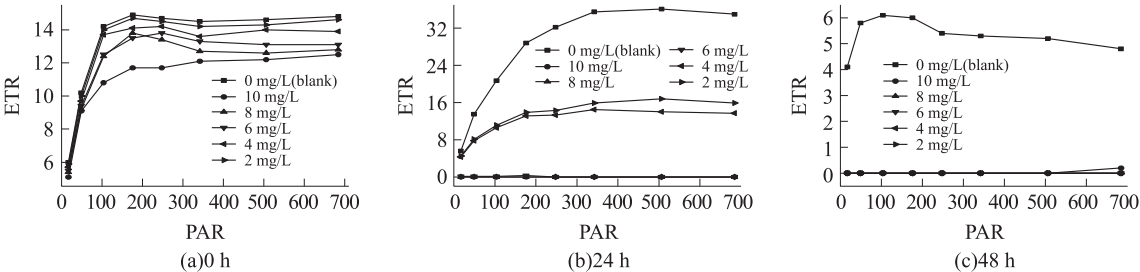


图 4 不同胁迫时间时 H_2O_2 对菱角叶片的 ETR-PAR 响应曲线

Fig. 4 Effects of action duration on ETR-PAR responding curve of *trapa bicornis* leaves

由图4可知,将菱角叶片置于各浓度 H₂O₂ 处理液的瞬间,已受到明显的胁迫作用,各浓度对其影响随浓度的增加而依次增加,表现为在同一有效辐射强度下其电子传递速率较低.初始阶段在 PAR 小于 180 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,各种浓度处理下的菱角叶片 ETR 均迅速上升,且区分度不大;当 PAR 达到约 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,ETR 达到饱和值,5 条响应曲线几乎平行排布,且各浓度对应效果区分明显但整体差异不大.这表明初始阶段 ETR 达到饱和状态时对应的饱和光强 PAR 值与 H₂O₂ 浓度关系不明显,但达到饱和状态后的相对光合电子传递速率会随其浓度增大而减小,说明浓度越大,胁迫作用越明显,对光合电子传递能力影响越大,光合作用效果随 H₂O₂ 浓度增大而降低.随着处理时间的延长,各浓度对其胁迫影响趋于明显.24 h 后,高浓度 H₂O₂ 基本已无法完成光照射下的正常电子传递,说明浓度大于 6 mg/L 的 H₂O₂ 超过了菱角叶片的耐受能力使其基本处于死亡状态.而 ETR 达到饱和状态时对应的饱和光强 PAR 值与 H₂O₂ 浓度关系明显,空白组对应饱和光强 PAR 值约为 350 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,而低浓度 H₂O₂ 处理的菱角叶片此值约为 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$.当处理时间超过 48 h 时,由图 4(c)可知,所有经 H₂O₂ 处理的菱角叶片均无法表现出光合作用性能,任何光照强度下相对光合电子传递速率均接近 0.这表明此时的菱角叶片已全部死亡,H₂O₂ 对菱角的胁迫作用得到明显体现.图 4(a)和图 4(b)相比较,在经 24 h 处理后,低浓度 H₂O₂ 处理的菱角叶片在达到饱和时的相对光合电子传递速率反而相较于初始值略有升高,这与 H₂O₂ 在水体中的性质有关.Michaela 等^[22]的研究结果表明,H₂O₂ 在实际白天光照数小时,即可被降至较低水平,同时其他水生植物的存在也可能对 H₂O₂ 产生降解作用,使得 H₂O₂ 实现逐级分解,以至于出现实验中的略微提高.

3 结论

本实验探究表明,H₂O₂ 的胁迫作用抑制了菱角叶片的光合作用,且抑制程度与其浓度及作用时间密切相关.随着 H₂O₂ 浓度的增加, F_v/F_m 总体呈下降趋势, F_m 、qP 下降, F_0 上升.表明植物光系统 II 反应中心被破坏,且浓度越高,破坏作用越明显.这可能与植物吸收 H₂O₂ 后影响了其正常的光合作用酶的合成有关,也可能与其光合作用色素被破坏有关.目前已有众多实验探究均取得了类似的结论.张光飞等^[14]通过研究狭叶扭口藓和地钱在不同 Pb²⁺ 浓度下的叶绿素荧光特性的变化,得出了 F_v/F_m 、 F_m 、qP 等呈下降趋势,而 F_0 呈上升趋势,且 ETR-PAR 响应曲线也是呈现一定规律的结论.对于 H₂O₂ 对其他水生植物的影响及其本质原因还有待进一步探究.

[参考文献](References)

- [1] 王桂荣,唐友尧,张杰,等.过氧化氢预氧化除藻效能研究[J].武汉城市建设学院学报,2001,18(2):21-24.
Wang Guirong, Tang Youyao, Zhang Jie, et al. Study on algae removal efficiency by pre-oxidation with hydrogen peroxide[J]. Journal of Wuhan Urban Construction Institute, 2001, 18(2): 21-24. (in Chinese)
- [2] 赵春禄,侯孝来,孙鹏程. H₂O₂ 预氧化颤藻及其复合高岭土除藻性能研究[J]. 环境工程学报, 2011, 2(5): 357-360.
Zhao Chunlu, Hou Xiaolai, Sun Pengcheng. Study on *O. scillatoria*'s pre-oxidation by hydrogen peroxide and algae removal capability compounded with kaolin[J]. Chinese Journal of Environmental Engineering, 2011, 2(5): 357-360. (in Chinese)
- [3] Kay S H, Quimby P C, Ouzts J D. H₂O₂: A potential algicide for aquaculture[C]//Proceedings of the 35th annual meeting of the southern weed science society. Atlanta, GA, 1982: 275-289.
- [4] 黄廷林,张红亮.微污染水源水预氧化除藻试验研究[J].给水排水,2004,30(8):1-5.
Huang Tinglin, Zhang Hongliang. Research on raw water preoxidation for algae removal [J]. Water and Wastewater Engineering, 2004, 30(8): 1-5. (in Chinese)
- [5] 李金,华江环.几种除藻剂对铜绿微囊藻生长的毒性效应[J].沈阳师范大学学报:自然科学版,2011,29(3):444-448.
Li Jin, Hua Jianghuan. Toxic effect of Cu²⁺, H₂O₂ and 3-1,1-dimethylurea (DCMU) to microcystis aeruginosa[J]. Journal of Shenyang Normal University: Natural Science Edition, 2011, 29(3): 444-448. (in Chinese)
- [6] 林世表,许春辉,张其德,等.叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的应用[J].植物学通报,1992,9(1):1-16.
Lin Shibiao, Xu Chunhui, Zhang Qide, et al. Some application of chlorophyll fluorescence kinetics to plant stress physiology phytoecology and agricultural modernization[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1992, 9(1): 1-16. (in Chinese)
- [7] 陈贻竹,李晓萍,夏丽,等.叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用[J].热带亚热带植物学报,1995,3(4):79-86.
Chen Yizhu, Li Xiaoping, Xia Li, et al. The application of chlorophyll fluorescence technique in the study of responses of plants to environmental stresses[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 1995, 3(4): 79-86. (in Chinese)

- [8] 王正贵,周立云,郭文善,等. 除草剂对小麦光合特性及叶绿素荧光参数的影响[J]. 农业环境科学学报,2011,30(6): 1 037-1 043.
Wang Zhenggui,Zhou Liyun,Guo Wenshan,et al. Effects of herbicides on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters in wheat leaves[J]. Journal of Agro-Environment Science,2011,30(6): 1 037-1 043. (in Chinese)
- [9] 王帅,梁英. 不同浓度的 Cd^{2+} 、氮及其交互作用对小球藻和微绿球藻生长及叶绿素荧光特性的影响[J]. 水产科学, 2011,30(4):210-214.
Wang Shuai,Liang Ying. The interaction effects of Cd^{2+} and N concentrations on growth and chlorophyll fluorescence characteristics in Algae *Chlorella* sp. and *Nannochloris oculata*[J]. Fisher Science,2011,30(4):210-214. (in Chinese)
- [10] 李强,王国祥,马婷,等. 水网藻附着对亚洲苦草光合特性的影响[J]. 湖泊科学,2007,19(3):315-320.
Li Qiang,Wang Guoxiang, Ma Ting, et al. Changes of photosynthetic characters of *Vallisneria spiralis* adhered by *Hydrodictyon reticulatum*[J]. J Lake Sci,2007,19(3):315-320. (in Chinese)
- [11] 汪炳良,徐敏,史庆华,等. 高温胁迫对早熟花椰菜叶片抗氧化系统和叶绿素及其荧光参数的影响[J]. 中国农业科学, 2004,37(8):1 245-1 250.
Wang Bingliang,Xu Min, Shi Qinghua, et al. Effects of high temperature stress on antioxidant systems, chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in early cauliflower leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica,2004,37(8):1 245-1 250. (in Chinese)
- [12] 王建程,严昌荣,卜玉山,等. 不同水分与养分水平对玉米叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业气象,2005,26(2): 95-98.
Wang Jiancheng,Yan Changrong,Bo Yushan,et al. Effects of vary soil moisture and fertility levels on chlorophyll fluorescence characteristics in maize[J]. Agricultural Meteorology,2005,26(2):95-98. (in Chinese)
- [13] 杨晓青,张岁歧,梁宗锁,等. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报,2004, 24(5):812-816.
Yang Xiaoqing,Zhang Suiqi,Liang Zongsuo,et al. Effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameters of different drought resistance winter wheat cultivars seedlings[J]. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica,2004,24(5):812-816. (in Chinese)
- [14] 张光飞,段仲昭,罗晓娟,等. 2 种苔藓的叶绿素荧光特性及耐受性对 Pb^{2+} 浓度的响应[J]. 环境污染与防治,2011, 33(1):36-40.
Zhang Guangfei,Duan Zhongzhao,Luo Xiaojuan,et al. Response of tolerance and chlorophyll fluorescence characteristics of two bryophyte species to Pb^{2+} concentration[J]. Environment Pollution and Control,2011,33(1):36-40. (in Chinese)
- [15] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报,1999,16(4):444-448.
Zhang Shouren. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. Chinese Bulletin of Botany,1999,16(4):444-448. (in Chinese)
- [16] 陈建明,俞晓平,程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报,2006,18(1):51-55.
Chen Jianming,Yu Xiaoping,Cheng Jiaan. The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis,2006,18(1):51-55. (in Chinese)
- [17] 张雪洁,谭晓风,袁军,等. 低磷胁迫对油茶叶绿素荧光参数的影响[J]. 经济林研究,2012,30(2):48-51.
Zhang Xuejie,Tan Xiaofeng,Yuan Jun,et al. Effects of low phosphorus stress on chlorophyll fluorescence parameters in *Camellia oleifera*[J]. Nonwood Forest Research,2012,30(2):48-51. (in Chinese)
- [18] 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 Yaoshao,Zeng Xiucun,Yu Jihua,et al. The variation of chlorophyll fluorescence parameters of cucumber seedlings leaves with salicylic acid treatment under high temperature stress[J]. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica,2007,27(2):267-271. (in Chinese)
- [19] Bjorkman O, Demmig-Adams B. Regulation of photosynthetic light energy capture conversion and dissipation in leaves of higher plants[J]. Ecophysiol Photosynthesis,1994,100(2):17-47.
- [20] Demmig-Adams B, Adams W W III. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol,1992,43(2):599-626.
- [21] 贺立红,贺立静,梁红. 银杏不同品种叶绿素荧光参数的比较[J]. 华南农业大学学报,2006,27(4):43-46.
He Lihong,He Lijing,Liang Hong,et al. Comparisons of the chlorophyll fluorescence parameters in different *Ginkgo biloba* varieties[J]. Journal of South China Agricultural University,2006,27(4):43-46. (in Chinese)
- [22] Michaela D A,Wim A,Blahoslav M. Combined exposure to hydrogen peroxide and lights selective effects on Cyanobacteria, green algae, and diatoms[J]. Environ Sci Technol,2007,41(1):309-314.

[责任编辑:严海琳]