

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201806043

引文格式: 高桂青, 王香莲, 卢龙, 等. 水体铜污染对苦草生长及叶绿素荧光特性的影响 [J]. 广西植物, 2019, 39(2): 209–217.
GAO GQ, WANG XL, LU L, et al. Effects of water Cu pollution on growth and chlorophyll fluorescence characteristics of *Vallisneria natans* [J]. *Guihaia*, 2019, 39(2): 209–217.

水体铜污染对苦草生长及叶绿素荧光特性的影响

高桂青^{1,2}, 王香莲², 卢龙^{1*}, 计勇², 李威², 肖丽英², 王岩², 夏桢妍²

(1. 南昌大学 资源环境与化工学院, 南昌 330031; 2. 南昌工程学院 土木与建筑工程学院, 南昌 330099)

摘要: 该文以苦草 (*Vallisneria natans*) 为材料, 研究了不同浓度铜污染水体对其叶/根长、生物量、光合色素含量、体内重金属含量及叶绿素荧光参数的影响。结果表明: 随着水体铜浓度的增加, 苦草的叶长、根长、生物量均显著下降; 光合色素含量逐渐下降, 其中叶绿素 a 比叶绿素 b 下降明显, 类胡萝卜素下降幅度最小; 叶片铜含量随铜浓度的增加显著上升 ($P < 0.05$), 各处理组根铜含量没有显著性差异, 在水中铜低于 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的环境中苦草具有正常的光合活性。除 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组外, 最大荧光 (F_m)、最大光化学效率 (F_v/F_m)、潜在光化学效率 (F_v/F_o)、光化学淬灭系数 (qP) 与有效量子产量 [$Y(II)$] 均比对照组显著降低 ($P < 0.05$), 而非光化学淬灭效率 (qN)、调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NPQ)$]、非调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NO)$] 均呈上升趋势, 其中 F_v/F_o 对铜污染反应最为灵敏。综合各参数变化情况, 随着水体铜浓度的增加, 苦草生长受到抑制, 叶片利用光能的效率下降, PS II 反应中心的电子传递受到明显的抑制; 苦草通过自身调节以热的形式将过剩光能耗散, 以减轻 PS II 反应中心受伤害的程度; 苦草是铜超富集植物, 其可作为低浓度铜污染水体生态修复的备选物种。

关键词: 苦草, 铜污染, 生物量, 光合色素, 荧光特性

中图分类号: X824 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2019)02-0209-09

Effects of water Cu pollution on growth and chlorophyll fluorescence characteristics of *Vallisneria natans*

GAO Guiqing^{1,2}, WANG Xianglian², LU Long^{1*}, JI Yong²,
LI Wei², XIAO Liying², WANG Yan², XIA Zhenyan²

(1. School of Resource Environment and Chemical Engineering, Nanchang University, Nanchang 330031, China; 2. School of Civil and Architecture Engineering, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, China)

Abstract: *Vallisneria natans* was selected as test materials and cultured in different concentrations of Cu polluted water. The lengths of leaves and roots, biomass, photosynthetic pigment, heavy metal content and chlorophyll fluorescence parameters of *V. natans* were observed. The results showed that the lengths of leaves and roots, biomass of *V. na-*

收稿日期: 2018-09-10

基金项目: 国家自然科学基金 (51579127, 51469017); 江西省教育厅科研技术研究项目 (GJJ170978); 江西省科技厅自然科学基金 (20161BAB216109); 江西省 2017 年度研究生创新专项资金项目 (YC2017-S430) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (51579127, 51469017); Science and Technology Research Program of Jiangxi Education Department (GJJ170978); Jiangxi Provincial Technology Department (20161BAB216109); Graduate Innovation Special Fund Program of Jiangxi Province (YC2017-S430)]。

作者简介: 高桂青 (1979-), 女, 山东德州人, 博士研究生, 副教授, 主要研究方向为水环境生态修复, (E-mail) 342823307@qq.com。

*通信作者: 卢龙, 博士, 教授, 主要研究方向为污染控制及资源化技术, (E-mail) lulong@ncu.edu.cn。

tans were significantly decreased with the increase of Cu concentration. The leaves gradually lost chlorosis, the chlorophyll a decreased more than the chlorophyll b, and carotenoids had the smallest decline. Cu content in the leaves of *V. natans* increased significantly ($P < 0.05$) with the increase of Cu concentration, and there was no significant difference in Cu content of roots between treatment groups. *V. natans* has normal photosynthetic activity when Cu was less than $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ in water. Except for the $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ treatment group, F_m , F_v/F_m , F_v/F_o , qP and $Y(\text{II})$ were significantly lower than the control group ($P < 0.05$), while qN , $Y(\text{NPQ})$ and $Y(\text{NO})$ showed an upward trend, in which F_v/F_o was the most sensitive to Cu pollution. In summary, the growth of *V. natans* was inhibited with the increase of Cu concentration, the efficiency of utilizing light energy of leaves was decreased, and the electron transfer of PS II reaction center was obviously inhibited. *V. natans* consumed excess light energy in the form of heat through self-regulation, to reduce the extent of damage to PS II reaction center. *V. natans* was a Cu hyperaccumulator which can be used an alternative species for ecological restoration of low-Cu-polluted water.

Key words: *Vallisneria natans*, Cu pollution, biomass, photosynthetic pigment, fluorescence characteristics

近年来,由于矿产开发及工业废水的滥排乱放,水体中的重金属污染问题日益突出(Ji et al., 2018)。重金属不能自然降解或被微生物所分解,而是通过食物链的生物放大作用富集生物体并损害动物和人类健康(徐勤松等,2003)。铜(Cu)是植物生长的必需微量元素(Fernandes & Henriques, 1991),在许多和细胞代谢相关的酶和光合作用中起着不可替代的作用(Nagajyotik et al., 2010)。但过量Cu会对植物造成极大的毒性(Shahid et al., 2016),抑制光合作用的进行,降低酶的活性等。沉水植物作为水生态系统中的重要初级生产力,对于维持水生态系统的生物多样性、生物地球化学循环和清水稳态具有重要作用(宋玉芝等,2011)。许多沉水植物能够富集水体和底泥中的Cu(潘义宏等, 2010; Xue et al., 2010; 谢佩君等, 2016),且不同类型的沉水植物对Cu具有不同的耐受性和富集能力(Upadhyay et al., 2014; Wang et al., 2014; 简敏菲等, 2016)。目前国内外学者一直关注重金属胁迫下沉水植物体内重金属的积累(梁珊等, 2016; Ahmad et al., 2016)、生理生化的影响(徐勤松等, 2006; Wang et al., 2012)、亚显微结构变化(计汪栋等, 2007; 赵秀侠等, 2017)等,对于重金属胁迫下苦草等沉水植物的光合荧光特性较缺乏研究。

1980年Schreiber教授发明脉冲振幅调制叶绿素荧光仪,在探测逆境对植物光合作用的影响等方面具有快速、简便、灵敏、可靠等特性。基于光合作用理论,叶绿素荧光技术不会破坏细胞,不会

对植物造成伤害,被认为是研究植物光合作用与环境胁迫之间关系的有效探针(李伶等, 2010; 晋利和李晓亮, 2015)。水下调制荧光仪(Diving-pam)可以原位测定沉水植物的光合作用(Yu et al., 2010; Hussner et al., 2011)。

苦草(*Vallisneria natans*)为水鳖科苦草属多年生沉水草本植物,具有较高的经济利用价值(王艳丽等, 2006),再生能力强,广泛应用于水体生态修复工程(顾燕飞等, 2017; Wang et al., 2009),对重金属具有较强的吸收积累能力(Wang et al., 2012; Xing et al., 2013)。本研究通过不同浓度铜污染水体对苦草叶长、根长、生物量、光合色素含量及叶绿素荧光参数的影响,探讨苦草受胁迫后的生长状态和光合系统响应的内在机制,以期铜污染水体的生态修复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究以苦草为材料,于2017年6月初采自鄱阳湖南矶山自然保护区。将采集到的苦草去除死叶和死根,选择长势一致的植株,修剪为叶片长度为15 cm,根长为3 cm,轻轻洗去叶表面附着物和根部泥土。

1.2 试验设计

试验在南昌工程学院生态园内完成。将从鄱阳湖采集到的底泥铺于塑料方盒(长34.0 cm、宽

22.5 cm、高 10 cm), 底泥厚 8 cm, 每盒均匀种植苦草 12 株, 然后将塑料方盒放入玻璃缸(长 40 cm、宽 40 cm、高 50 cm)内, 向缸中加入经过晾晒的自来水至 40 cm 高度。预培养 1 周后, 加入不同浓度的 CuSO_4 溶液进行处理, 结合前期预处理, 5 种处理分别设置为 $0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 对照组, $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组, $1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组, $1.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组和 $2.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组, 每个处理设置 3 个重复。在胁迫处理 1 周后, 测定各参数。

1.3 测定指标及方法

采用水下调制荧光仪(Diving-pam)和数据采集软件 Wincontrol 原位测定苦草叶片的叶绿素荧光参数。每一处理组随机取 3 株, 用暗叶夹夹住叶片(离顶端 3 cm 左右), 经暗适应 20 min 后, 打开叶夹, 开启检测光, 得到最小荧光(F_o), 最大荧光(F_m)。PS II 反应中心的最大光化学效率(F_v/F_m)、潜在光化学效率(F_v/F_o)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(qN)、有效量子产量[$Y(II)$]、调节性能量耗散的量子产量[$Y(NPQ)$]和非调节性能量耗散的量子产量[$Y(NO)$]由系统选定模式自动生成。

将采集的苦草用自来水将表面附着物和泥清洗干净, 用直尺测量其叶片和根的最大长度, 用天平称量鲜重, 于空气中自然风干后称其干重; 采用丙酮萃取法测定光合色素含量(李合生, 2010); 将叶片和根于烘箱中烘至恒重, 用粉碎机研磨后过 100 目筛, 采用三酸消化法(HNO_3 -HF- HClO_4), 定容后用 ICP-AES 测定铜含量。

1.4 数据处理与分析

试验结果为 3 次试验的平均值 \pm 标准差, 试验原始数据的处理和制图采用 Excel 2017 软件; 用 SPSS19.0 软件对不同浓度铜污染下反应数据进行单因素方差分析, 用 Duncan 法进行多重比较分析, $P < 0.05$ 表示差异显著; 并进行铜浓度与荧光参数的 Pearson 相关性分析。

2 结果与分析

2.1 铜污染对苦草生长的影响

根据试验所设置的 5 个不同浓度梯度, 测定苦

草的叶长、根长和生物量, 分别统计其变化特征及相关显著性, 结果如图 1 所示。铜明显抑制了苦草的生长, 叶长、根长、鲜重和干重均显著低于对照组。2.0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组苦草叶和根的长度最低, 分别为对照组的 82.47% 和 61.10%。0.5 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 1.0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组根的鲜重无显著性差异。2.0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组苦草叶和根的鲜重最低, 分别为对照组的 67.73% 和 53.37%; 干重分别为对照组的 71.31% 和 53.37%。

2.2 铜污染对苦草叶片光合色素的影响

随着水体铜浓度的升高, 苦草叶片的叶绿素总量(Ct)、叶绿素 a(Ca)、叶绿素 b(Cb)、类胡萝卜素(Cc)和叶绿素 a/叶绿素 b(Ca/Cb)变化趋势一致, 整体均成下降趋势, 叶片逐渐褪绿。Ct 和 Ca 下降显著($P < 0.05$), 对照组和 0.5 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组的 Cb 差异不显著($P > 0.05$)。叶绿素 a 比叶绿素 b 下降幅度大, 其对铜胁迫更为敏感。Cc 下降幅度较小, 类胡萝卜素/叶绿素总量(Cc/Ct)先降低后增加, 说明 Cc 对胁迫不敏感。Ct、Ca、Cb、Cc、Ca/Cb 与铜浓度的相关系数 r 分别为 -0.970^{**} , -0.969^{**} , -0.952^{**} , -0.864^{**} , -0.870^{**} , 均呈极显著负相关。

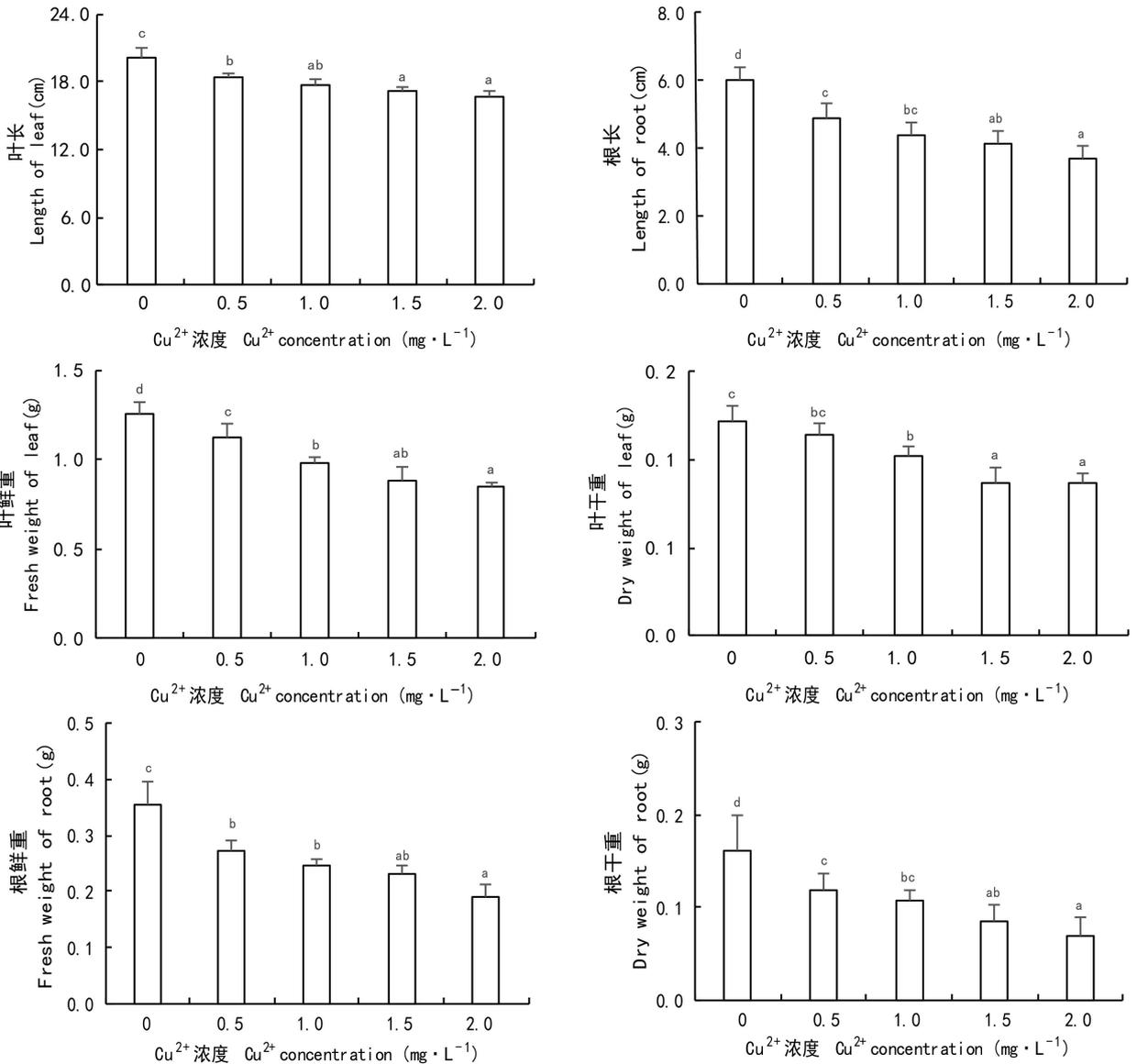
2.3 铜在苦草体内的富集

苦草叶片中铜的富集量随着水体铜浓度的增加而增加, 处理组与对照组之间存在显著性差异($P < 0.05$)。2.0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组叶片铜含量达到 $(5.74 \pm 1.07) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 约为 0.5 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组的 3.037 倍; 根中铜含量在各处理组间无显著性差异($P > 0.05$)。

2.4 铜对苦草叶片叶绿素荧光参数的影响

根据实验所设置的 5 个不同浓度梯度, 测定苦草叶片的 F_o 、 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 、 qN 、 $Y(II)$ 、 $Y(NO)$ 和 $Y(NPQ)$, 分别统计其变化特征及相关显著性, 结果如图 4、图 5、图 6 所示。

最小荧光 F_o 指叶片经过充分暗适应后, 光系统 II 的反应中心全部开放时的叶绿素荧光产量。处理组的 F_o 分别为对照组的 1.003、1.024、1.042、1.175 倍, 但差异不显著。 F_o 与铜浓度呈显著正相关, 相关系数 r 为 0.555^* 。处理组的 F_m 均小于对照组, 且随铜浓度的增加下降显著($P < 0.05$)。除 0.5 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组与对照组差异不显著, 其它处理



注：不同小写字母表示不同处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among different treatments. The same below.

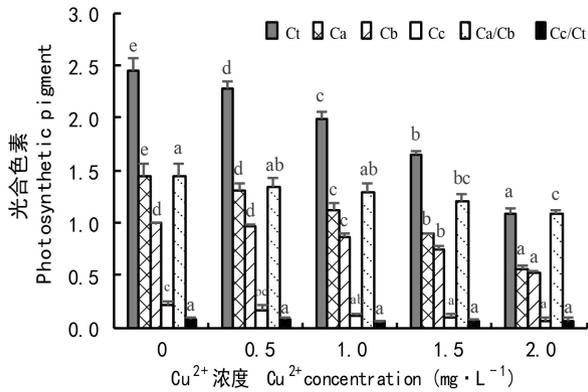
图 1 不同浓度铜对苦草叶长、根长和生物量的影响

Fig. 1 Effects of different Cu concentrations on leaf, root length and biomass of *Vallisneria natans*

组的 F_v/F_m 均下降显著, 2.0 mg·L⁻¹ 处理组仅为对照组的 46.68%。 F_v/F_o 变化趋势与 F_v/F_m 相似。当铜浓度低于 0.5 mg·L⁻¹ 时, 对叶片 PS II 反应中心捕获光能的效率影响不显著。 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 与铜浓度呈极显著负相关, 相关系数 r 分别为 -0.914**、-0.964**、-0.958**。

随着铜浓度的增加, qP 与 qN 呈相反的变化趋势。 qP 下降显著 ($P < 0.05$), 2.0 mg·L⁻¹ 处理组仅

为对照组的 54.90%; qN 呈上升趋势, 2.0 mg·L⁻¹ 处理组达到最大值 0.608, 高出对照 141.3%, 说明当苦草受到铜胁迫时, 为维护自身生长需要, 会将越来越多天线色素吸收的光能以热能形式耗散掉用于进行自我保护 (刘涛等, 2017; 钱永强等, 2011; 吴昊等, 2016)。 qP 与铜浓度呈极显著负相关, 相关系数 r 为 -0.982**; qN 与铜浓度呈极显著正相关, 相关系数 r 为 0.894**。



注: Ct. 叶绿素总量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$); Ca. 叶绿素 a 含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$); Cb. 叶绿素 b 含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$); Cc. 类胡萝卜素含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$); Ca/Cb. 叶绿素 a 含量/叶绿素 b 含量。Cc/Ct. 类胡萝卜素含量/叶绿素总量。

Note: Ct. Chlorophyll content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$); Ca. Chlorophyll a content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$); Cb. Chlorophyll b content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$); Cc. Carotenoid content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$); Ca/Cb. Chlorophyll a content/Chlorophyll b content. Cc/Ct. Carotenoid content/Total chlorophyll content.

图 2 不同浓度铜对苦草光合色素的影响

Fig. 2 Effects of different Cu concentrations on photosynthetic pigment of *Vallisneria natans*

有效量子产量 $Y(\text{II})$ 随着铜浓度的增加, 下降显著 ($P < 0.05$)。 $Y(\text{II})$ 与铜浓度呈极显著负相关, 相关系数 r 为 -0.927^{**} 。这表明苦草叶片的实际光合效率随着铜浓度的增加而降低。随着胁迫强度的增大, $Y(\text{NO})$ 缓慢上升, $Y(\text{NPQ})$ 也整体成上升趋势。 $2.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组 $Y(\text{NO})$ 和 $Y(\text{NPQ})$ 分别是对照组的 1.66 倍、4.02 倍, $Y(\text{NO})$ 和 $Y(\text{NPQ})$ 与铜浓度呈极显著正相关, 相关系数 r 分别为 0.896^{**} 、 0.858^{**} 。

3 讨论

重金属胁迫对植物生长具有强烈的抑制作用, 严重时甚至会完全停止生长, 出现不开花, 不结果等现象 (简敏菲等, 2017)。本研究表明, 水体铜污染对苦草生长有显著的抑制作用, $2.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组部分叶片脱落, 生物量明显减小, 但仍能生存。而陈萍萍等 (2013) 认为 $1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的铜对苦草生长有促进作用, 这是因为其种植苦草株数比本研

究大很多所致。苦草对铜的富集量较大, 叶片铜含量可达到 $(5.74 \pm 1.07) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 属于 Cu 超富集植物 (Xing et al., 2013), 其可以作为低浓度铜污染水体生态修复的备选物种。

重金属对植物光合作用的影响主要是通过破坏叶绿体膜和类囊体膜的超微结构, 抑制叶绿素的合成, 阻断 PS II 的电子传递, 以及破坏卡尔文循环的关键酶等方式来降低光合效率 (Seregin & Ivanov, 2001)。本研究中随着铜浓度的增加, 光合色素含量显著下降, 叶片逐渐褪绿, 且老叶最先褪绿, 这与竹叶眼子菜遭受 Cu 胁迫的变化规律相一致 (计汪栋等, 2007)。其中 Ca 比 Cb 下降更快, Ca 对 Cu 更敏感。Ca/Cb 缓慢降低, 说明类囊体的垛叠程度逐渐降低, 叶片的光抑制增加 (郭书奎和赵可夫, 2001)。随着铜浓度增加, 叶绿素含量降低, 主要原因可能是铜进入植物细胞内, 与叶绿体蛋白上的巯基结合 (Assche & Clijsters, 1990) 或取代其中的 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Mg^{2+} (张金彪和黄维南, 2007), 破坏叶绿体结构; 同时, 随着铜在植物体内的累积, 它与细胞中合成叶绿素的某些酶 (原叶绿素酸酯还原酶和胆色素原脱氨酶) 结合 (Asgharipour et al., 2011), 使酶活性受阻, 叶绿素合成受到抑制。

叶绿素荧光动力学参数已被公认为植物抗逆研究的良好指标之一, 在正常条件下生长的植物各荧光参数比较稳定, 不会出现较大的波动 (Roháček, 2002)。重金属对沉水植物光合作用的影响程度可以通过测定荧光值的变化来反映 (李磊和黄小平, 2009)。 F_0 的大小与 PS II 原始激发色素密度以及反应所处类囊体结构状态及叶绿素含量有关, 而与光化学反应无关 (陈正勇等, 2011)。在本研究中 F_0 略有增加, 可能是铜会激发色素密度升高和内囊体膜的改变, 以适应环境变化。 F_v/F_m 表示当所有光系统 II 反应中心处于开放态时的最大量子产量, 该指标可以从量子水平反映理论上植物光合能力可以达到的最大程度, 胁迫条件下该参数显著下降 (许大全等, 2013)。水体 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 铜对苦草叶片的潜在最大光合能力影响微弱, 造成的胁迫较轻。 F_v/F_0 常用于度量光系统 II 的潜在活性, 其对光合效率的变化很敏感。研究表明, 铜、镉、铬和锌可以在水

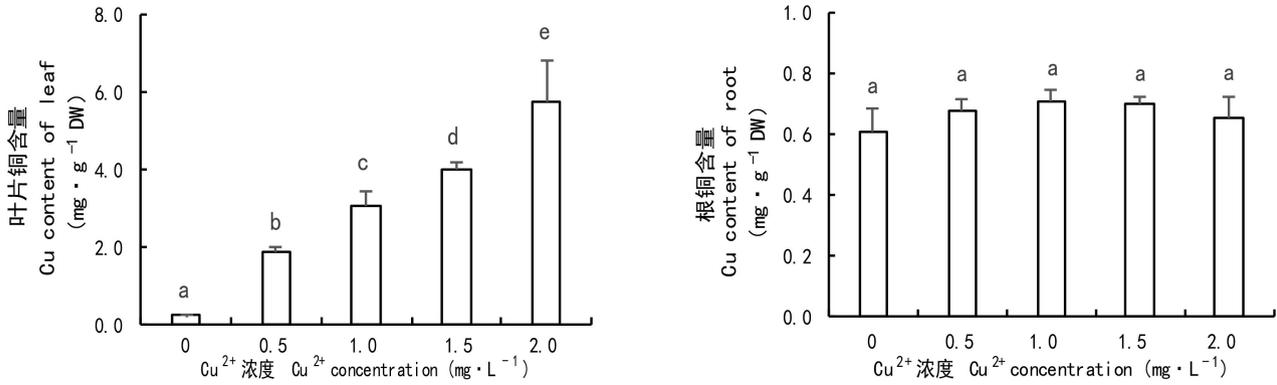
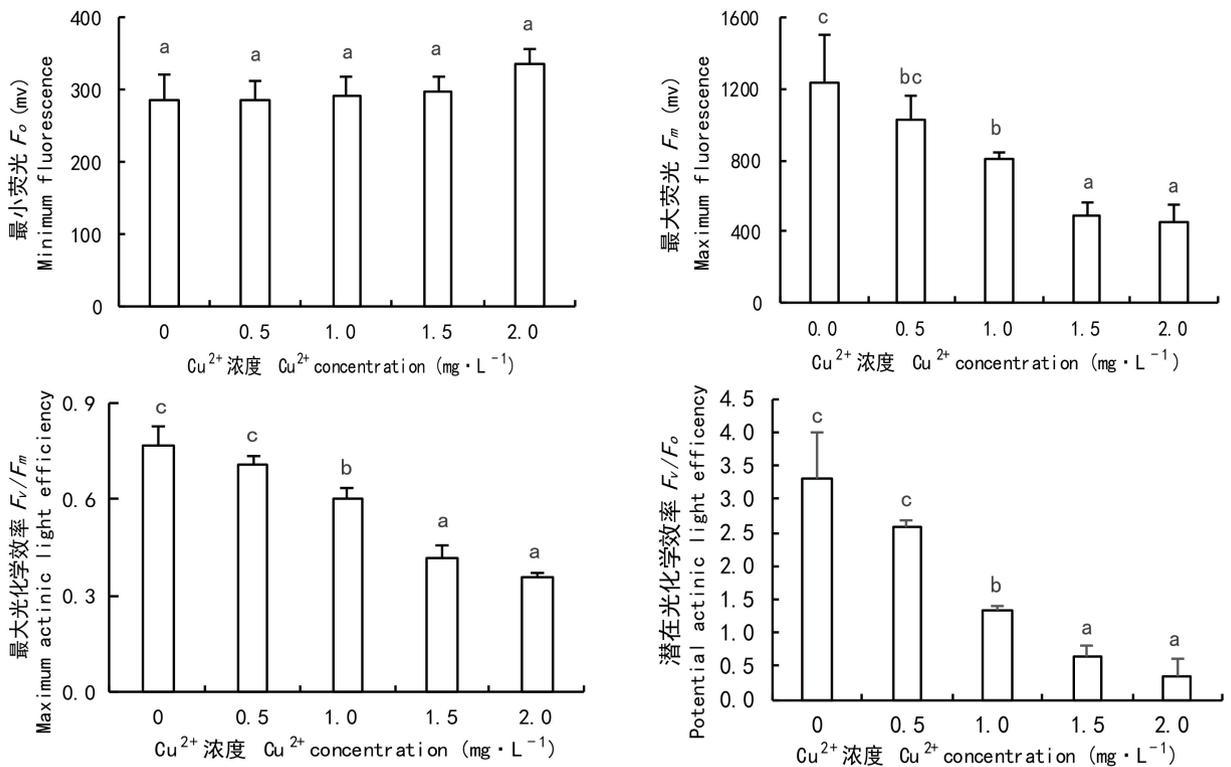


图3 苦草叶和根对铜的富集

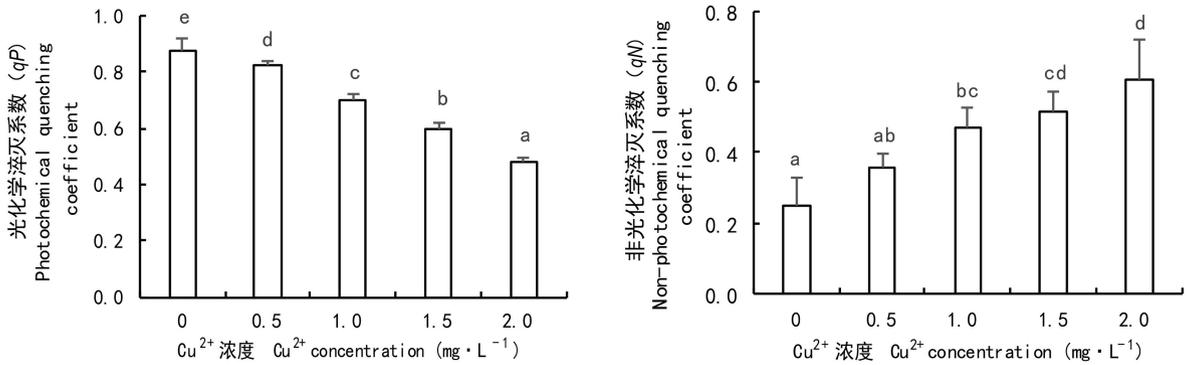
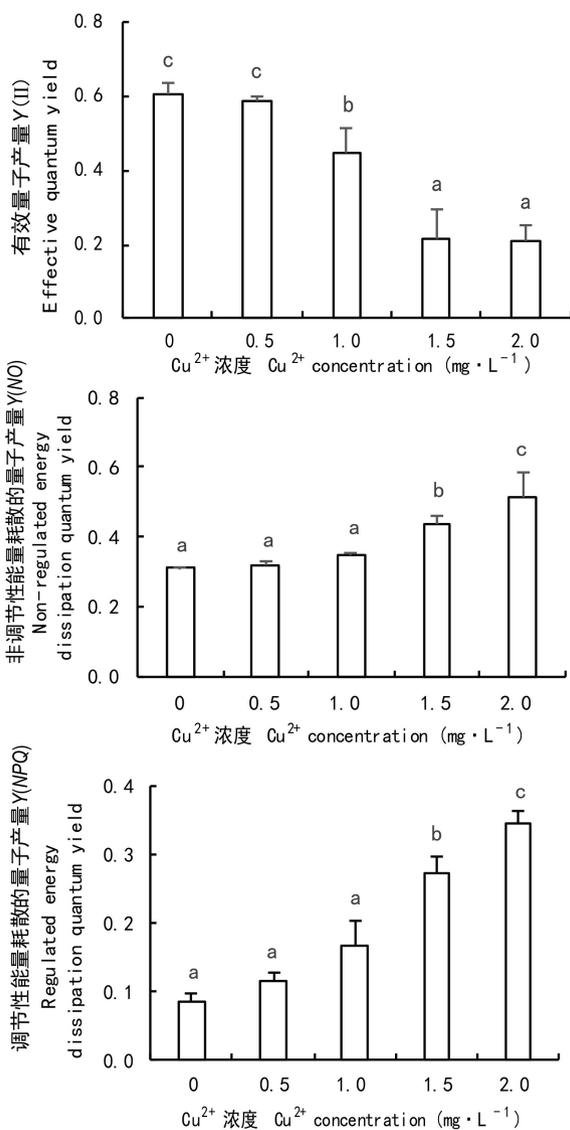
Fig. 3 Cu enrichment in leaves and roots of *Vallisneria natans*图4 不同浓度铜对苦草 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 和 F_v/F_0 的影响Fig. 4 Effects of different Cu concentrations on F_0 , F_m , F_v/F_m and F_v/F_0 of *Vallisneria natans*

裂解端位点捕捉电子流,铜很有可能通过影响水裂解端的电子流而影响PS II的活性(Mallick & Mohn, 2003)。

在本研究中 F_v/F_0 的变化大于其他指标,说明铜对水裂解端的影响远大于其他指标,这与李伶等(2010)对浮萍的研究结果相类似。

光化学淬灭系数(qP)是将捕获的光子能量用于光化学反应的能力指标,本研究中处理组的 qP

均低于对照组,说明铜抑制了苦草叶片光系统氧化侧向PS II反应中心的电子流动,PS II的电子传递活性变小,导致光合速率下降(邱岚等, 2018),以热或其他形式耗散的光能增加。非光化学淬灭系数(qN)的升高意味着重金属限制了PS II的电子传递,导致还原型辅酶II和ATP合成的下降(Janssen et al., 1992),PS II吸收的光能以潜在热形式耗散的能力增强,对苦草本身有保护作用。

图 5 不同浓度铜对苦草 qP 和 qN 的影响Fig. 5 Effects of different Cu concentrations on qP and qN of *Vallisneria natans*图 6 不同浓度铜对苦草 $Y(II)$ 、 $Y(NO)$ 和 $Y(NPQ)$ 的影响Fig. 6 Effects of different Cu concentrations on $Y(II)$ 、 $Y(NO)$ and $Y(NPQ)$ of *Vallisneria natans*

PS II 反应中心吸收的光量子主要通过光合电子传递、叶绿素荧光及热散失三个途径进行转化与耗散(甘龙等,2017),在胁迫环境下三者的比例会发生变化。本研究中随着铜浓度的增加, $Y(II)$ 所占比例最小,这与过量的 Cd 会直接抑制光合电子传递的速率,从而降低光化学途径转化能量的比例相类似(秦天才等,1994)。 $Y(II)$ 的下降必然会造成 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 的升高,且 $Y(NPQ)$ 的上升幅度高于 $Y(NO)$,说明叶片中铜的积累对苦草造成了伤害,迫使其通过调节自身来抵御外界环境所带来的伤害,且胁迫强度越大,苦草的响应越大。这与重度胁迫下植物对光能的利用减弱,并以增加调节性能量耗散的量子产量的方式来消耗过多的热量来保护自身(吴昊等,2016)相稳合。

4 结论

(1) 水体铜污染对苦草的生长、光合素含量有明显的抑制作用,且铜对叶绿素 a 的破坏作用强于叶绿素 b。(2) 铜会抑制苦草 PS II 反应中心的光合活性,限制电子传递;其可通过自身调节以热的形式将过剩光能耗散,减轻 PS II 中心受伤害的程度。(3) 苦草对铜有较强的富集能力,在铜浓度低于 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的水环境中苦草具有正常的光合活性, $2.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 超出了苦草的忍受范围,可推测将苦草用于低浓度铜污染水体的生态修复,浓度阈值尚需更多研究来进一步论证。

参考文献:

- AHMAD SS, RESHI ZA, SHAH MA, et al., 2016. Heavy metal accumulation in the leaves of *Potamogeton natans*, and *Ceratophyllum demersum*, in a Himalayan RAMSAR site: management implications [J]. *Wetl Ecol Manag*, 24(4): 469-475.
- ASGHARIPOUR MR, KHATAMPOUR M, RAZAVI-OMRANI M, 2011. Phytotoxicity of cadmium on seed germination, early growth, proline and carbohydrate content in two wheat varieties [J]. *J Med Physiol*, 5(4): 559-565.
- ASSCHE FV, CLIJSTERS H, 1990. Effects of metals on enzymes activity in plant [J]. *Plant Cell Environ*, 13(3): 195-206.
- CHEN PP, ZHAO FB, WANG LQ, 2013. Effect of copper ion stress on growth and physiological parameters of *Vallisneria natans* [J]. *J Ecol Rural Environ*, 29(2):230-233. [陈萍萍, 赵风斌, 王丽卿, 等, 2013. 铜离子胁迫对苦草生长特性及生理指标的影响 [J]. *生态与农村环境学报*, 29(2):230-233.]
- CHEN ZY, WANG GX, WU XD, et al., 2011. Ecological adaptability of *Potamogeton crispus* under different water depths [J]. *J Lake Sci*, 23(6): 942-948. [陈正勇, 王国祥, 吴晓东, 等, 2011. 不同水深条件下菹草(*Potamogeton crispus*)的适应对策 [J]. *湖泊科学*, 23(6):942-948.]
- FERNANDES JC, HENRIQUES FS, 1991. Biochemical, physiological, and structural effects of excess copper in plants [J]. *Bot Rev*, 57(3): 246-273.
- GAN L, LUO YH, LI XL, et al., 2017. Responses of *Distylium chinense* to Cd stress in Cd accumulation, growth and chlorophyll fluorescence dynamics [J]. *J Ecol Rural Environ*, 33(7): 665-672. [甘龙, 罗玉红, 李晓玲, 等, 2017. 镉污染环境中华蚊母树的镉积累与生长及叶绿素荧光动力学响应 [J]. *生态与农村环境学报*, 33(7): 665-672.]
- GU YF, WANG J, WANG J, et al., 2017. Morphological response and growth strategy of the submerged macrophyte *Vallisneria natans* under different water depths [J]. *J Lake Sci*, 29(3):654-661. [顾燕飞, 王俊, 王洁, 等, 2017. 不同水深条件下沉水植物苦草(*Vallisneria natans*)的形态响应和生长策略 [J]. *湖泊科学*, 29(3):654-661.]
- GUO SK, ZHAO KF, 2001. The possible mechanisms of NaCl inhibit photosynthesis of maize seedlings [J]. *J Plant Physiol*, 27(6):461-466. [郭书奎, 赵可夫, 2001. NaCl胁迫抑制玉米幼苗光合作用的可能机理 [J]. *植物生理学报*, 27(6):461-466.]
- HUSSNER A, HOFSTRA D, JAHNS P, 2011. Diurnal courses of net photosynthesis and photosystem II quantum efficiency of submerged *Lagarosiphon major* under natural light conditions [J]. *Flora*, 206(10): 904-909.
- JANSSEN LHJ, WAMS HE, VAN HASSELT PRV, 1992. Temperature dependence of chlorophyll fluorescence induction and photosynthesis in tomato as affected by temperature and light conditions during growth [J]. *J Plant Physiol*, 139(5): 549-554.
- JI Y, WU PJ, ZHANG J, et al., 2018. Heavy metal accumulation, risk assessment and integrated biomarker responses of local vegetables: A case study along the Le'an River [J]. *Chemosphere*, 199: 361-371.
- JI WD, SHI GX, YANG HY, et al., 2007. Effects of Cu²⁺ stress on leaf physiological indice and ultrastructure of *Potamogeton malaianus* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 18(12): 2727-2732. [计汪栋, 施国新, 杨海燕, 等, 2007. 铜胁迫对竹叶眼子菜叶片生理指标和超微结构的影响 [J]. *应用生态学报*, 18(12):2727-2732.]
- JIAN MF, WANG SC, YU HP, et al., 2016. Influence of Cd²⁺ or Cu²⁺ stress on the growth and photosynthetic fluorescence characteristics of *Hydrilla verticillata* [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(6): 1719-1727. [简敏菲, 汪斯琛, 余厚平, 等, 2016. Cd²⁺、Cu²⁺胁迫对黑藻的生长及光合荧光特性的影响 [J]. *生态学报*, 36(6):1719-1727.]
- JIAN MF, ZHANG GG, SHI YT, et al., 2017. Effects of single and combined pollution stress of cadmium and lead in soil on the growth and photosynthetic fluorescence characteristics of *Ludwigia prostrata* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 23(5): 837-844. [简敏菲, 张乖乖, 史邪甜, 等, 2017. 土壤镉、铅及其复合污染胁迫对丁香蓼(*Ludwigia prostrate*)的生长及其光合荧光特性的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 23(5):837-844.]
- JIN L, LI XL, 2015. Effects of Cu²⁺ on the growth and chlorophyll fluorescence of *Microcystis aeruginosa* [J]. *J Plant Physiol*, 51(2):178-182. [晋利, 李晓亮, 2015. Cu²⁺对铜锈微囊藻生长及叶绿素荧光特性的影响 [J]. *植物生理学报*, 51(2):178-182.]
- LI HS, 2000. The experimental principle and technique on plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: Higher Education Press: 134-136. [李合生, 2000. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社: 134-136.]
- LI L, YUAN L, SONG LN, et al., 2010. Effects of Cadmium stress on chlorophyll fluorescence parameters of *Lemna minor* L. [J]. *Acta Sci Circum*, 30(5):1062-1068. [李伶, 袁琳, 宋丽娜, 等, 2010. 镉对浮萍叶绿素荧光参数的影响 [J]. *环境科学学报*, 30(5):1062-1068.]
- LI L, HUANG XP, 2009. Research advances in heavy metals accumulation in seagrass and its effects on seagrass growth [J]. *Chin J Ecol*, 28(9):1897-1904. [李磊, 黄小平, 2009. 重金属在海草中累积及其对海草生长的影响 [J]. *生态学杂志*, 28(9):1897-1904.]
- LIANG S, LI ZY, YAN SD, et al., 2016. Accumulation of lead in *Elodea densa* (Planch.) Casp. and its tolerance mechanism to lead [J]. *Chin J Environ Eng*, 10(6):3063-3070. [梁珊, 李子燕, 严书娣, 等, 2016. 水蕴草对Pb的积累及其耐性机制 [J]. *环境工程学报*, 10(6):3063-3070.]
- LIU T, LIU WY, LIU S, et al., 2017. Influence of Pb²⁺, Zn²⁺ stress on the chlorophyll content and photosynthetic fluorescence characteristics of epiphytic moss *Homaliodendron montagneanum* (C. Muell.) Fleisch [J]. *Chin J Ecol*, 36(7): 1885-1893. [刘涛, 刘文耀, 柳帅, 等, 2017. Pb²⁺、Zn²⁺胁迫对附生西南树平藓叶绿素含量和光合荧光特性的影响 [J]. *生态学杂志*, 36(7):1885-1893.]
- MALLICK N, MOHN FH, 2003. Use of chlorophyll fluorescence in metal-stress research: A case study with the green

- microalga Scenedesmus* [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 55(1): 64-69.
- NAGAJYOTI PC, LEE KD, SREEKANTH TVM, 2010. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review [J]. *Environ Chem Lett*, 8(3): 199-216.
- PAN YH, WANG HB, GU ZP, et al., 2010. Accumulation and translocation of heavy metals by macrophytes [J]. *Acta Ecol Sin*, 20(23): 6430-6441. [潘义宏, 王宏镔, 谷兆萍, 等, 2010. 大型水生植物对重金属的富集与转移 [J]. *生态学报*, 20(23): 6430-6441.]
- QIAN YQ, ZHOU XX, HAN L, et al., 2011. Rapid light-response curves of PSII chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Salix leucopithecia* subjected to cadmium stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 31(20): 6134-6142. [钱永强, 周晓星, 韩蕾, 等, 2011. Cd²⁺胁迫对银芽柳 PSII 叶绿素荧光光响应曲线的影响 [J]. *生态学报*, 31(20): 6134-6142.]
- QIN TC, WU YS, WANG HX, 1994. Effect of cadmium, lead and their interactions on the physiological and biochemical characteristics of *Brassica chinensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 14(1): 46-50. [秦天才, 吴玉树, 王焕校, 1994. 镉、铅及其相互作用对小白菜生理生化特性的影响 [J]. *生态学报*, 14(1): 46-50.]
- QIU L, HE Q, HUANG XH, 2018. Response of chlorophyll fluorescence characteristic of *Zelkova schneideriana* sapling to Pb pollution [J]. *J Centr S For Technol Univ*, 38(6): 123-129. [邱岚, 何颀, 黄鑫浩, 等, 2018. 重金属铅对榉树幼树叶绿素荧光参数的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 38(6): 123-129.]
- ROHÁČEK K, 2002. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships [J]. *Photosynthetica*, 40(1): 13-29.
- SEREGIN IV, IVANOV VB, 2001. Physiological aspects of cadmium and lead toxic effects on higher plants [J]. *Russ J Plant Physiol*, 48(4): 523-544.
- SHAHID M, DUMAT C, KHALID S, et al., 2016. Foliar heavy metal uptake, toxicity and detoxification in plants: A comparison of foliar and root metal uptake [J]. *J Hazard Mat*, 325: 36-58.
- SONG YZ, YANG MJ, QIN BQ, 2011. Physiological response of *Vallisneria natans* to nitrogen and phosphorus contents in eutrophic waterbody [J]. *Environ Sci*, 32(9): 2569-2575. [宋玉芝, 杨美玖, 秦伯强, 2011. 苦草对富营养化水体中氮磷营养盐的生理响应 [J]. *环境科学*, 32(9): 2569-2575.]
- UPADHYAY AK, SINGH NK, RAI UN, 2014. Comparative metal accumulation potential of *Potamogeton pectinatus* L. and *Potamogeton crispus* L.: Role of enzymatic and non-enzymatic antioxidants in tolerance and detoxification of metals [J]. *Aquat Bot*, 117(5): 27-32.
- WANG PF, ZHANG SH, WANG C, et al., 2012. Effects of Pb on the oxidative stress and antioxidant response in a Pb bio-accumulator plant *Vallisneria natans* [J]. *Ecotoxicol Environ Safety*, 78: 28-34.
- WANG Z, YAO L, LIU G, et al., 2014. Heavy metals in water, sediments and submerged macrophytes in ponds around the Dianchi lake, China [J]. *Ecotoxicol Environ Safety*, 107: 200-206.
- WANG YL, XIAO Y, PAN HY, et al., 2006. Analysis of nutrient composition and comprehensive utilization of submersed aquatic macrophytes (*Vallisneria natans*) [J]. *J Ecol Rural Environ*, 22(4): 45-47, 70. [王艳丽, 肖瑜, 潘慧云, 等, 2006. 沉水植物苦草的营养成分分析与综合利用 [J]. *生态与农村环境学报*, 22(4): 45-47, 70.]
- WANG GX, ZHANG LM, CHUA H, et al., 2009. A mosaic community of macrophytes for the ecological remediation of eutrophic shallow lakes [J]. *Ecol Eng*, 35(4): 582-590.
- WU H, GAO Y, DU ME, et al., 2016. Characteristics of chlorophyll fluorescence parameters in *Forsythia suspensa* (Thunb.) vahl under NaCl stress [J]. *N Hort*, 7: 55-60. [吴昊, 高永, 杜美娥, 等, 2016. 盐胁迫对连翘叶绿素荧光参数的影响 [J]. *北方园艺*, 7: 55-60.]
- XIE PJ, LI MH, YAN LR, et al., 2016. Remediation of Cu and Pb co-polluted sediments by three submerged plants [J]. *J Agro-Environ Sci*, 35(4): 757-763. [谢佩君, 李铭红, 晏丽蓉, 等, 2016. 三种沉水植物对 Cu、Pb 复合污染底泥的修复效果 [J]. *农业环境科学学报*, 35(4): 757-763.]
- XING W, WU H, HAO B, et al., 2013. Bioaccumulation of heavy metals by submerged macrophytes: looking for hyper-accumulators in eutrophic lakes [J]. *Environ Sci Technol*, 47(9): 4695-4703.
- XU DQ, ZHANG YZ, ZHANG RX, 2013. Photoinhibition of photosynthesis in plants [J]. *J Plant Physiol*, 28(4): 237-243. [许大全, 张玉忠, 张荣铤, 2013. 植物光合作用的光抑制 [J]. *植物生理学报*, 28(4): 237-243.]
- XU QS, SHI GX, ZHOU HW, et al., 2003. Effects of Cd and Zn combined pollution on chlorophyll content and scavenging system of activatedoxygen in leaves of *Ottelia alismoides* (L.) Pers [J]. *Chin J Ecol*, 22(1): 5-8. [徐勤松, 施国新, 周红卫, 等, 2003. Cd、Zn 复合污染对水车前叶绿素含量和活性氧清除系统的影响 [J]. *生态学杂志*, 22(1): 5-8.]
- XU QS, SHI GX, WANG X, et al., 2006. Generation of active oxygen and change of antioxidant enzyme activity in *Hydrilla verticillata* under Cd, Cu and Zn stress [J]. *Acta Hydrobiol Sin*, 30(1): 107-112. [徐勤松, 施国新, 王学, 等, 2006. 镉、铜和锌胁迫下黑藻活性氧的产生及抗氧化酶活性的变化研究 [J]. *水生生物学报*, 30(1): 107-112.]
- XUE PY, LI GX, LIU WJ, et al., 2010. Copper uptake and translocation in a submerged aquatic plant *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle [J]. *Chemosphere*, 81(9): 1098-1103.
- YU H, YE C, SONG X, et al., 2010. Comparative analysis of growth and physio-biochemical responses of *Hydrilla verticillata* to different sediments in freshwater microcosms [J]. *Ecol Eng*, 36(10): 1285-1289.
- ZHANG JB, HUANG WN, 2007. Effects of cadmium stress on photosynthetic functions of strawberry [J]. *Chin J Appl Ecol*, 18(7): 1673-1676. [张金彪, 黄维南, 2007. 铜胁迫对草莓光合的影响 [J]. *应用生态学报*, 18(7): 1673-1676.]
- ZHAO XX, HOU GJ, LI J, et al., 2017. Physiological responses and ultrastructure changes of *Vallisneria natans* (Lour.) Hara under sulfonamides stress [J]. *J Anhui Univ (Nat Sci Ed)*, 41(2): 92-99. [赵秀侠, 侯冠军, 李静, 等, 2017. 磺胺对苦草 [*Vallisneria natans* (Lour.) Hara] 生理生长及细胞超微结构的影响 [J]. *安徽大学学报(自然科学版)*, 41(2): 92-99.]