

宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*) 镉胁迫下的光合作用

邓培雁<sup>1</sup> ,刘 威<sup>2,\*</sup> 韩博平<sup>2</sup>

(1. 华南师范大学环境科学研究所 ,广州 510631 ;2. 暨南大学水生生物研究所 ,广州 510632 )

**摘要** 利用荧光成像技术研究了自然生长状态下宝山堇菜、紫花地丁镉含量与光合作用间的关系。野外调查表明 ,宝山堇菜、紫花地丁镉含量差异显著 ,地上部分镉含量分别为 867mg/kg 和 2mg/kg ,相差近 450 倍 ,镉转运系数、富集系数 ,宝山堇菜均大于 1 ,紫花地丁均小于 1。叶绿素荧光参数 ,宝山堇菜  $F_m$ 、 $I_k$ 、 $P_m$  均显著低于紫花地丁 ( $p=0.05$ ) ;两种植物间  $F_o$ 、 $F_v/F_m$ 、 $\alpha$  均无显著差异。紫花地丁地上部分镉含量与叶绿素荧光参数的相关性较低 ,宝山堇菜地上部分镉含量与  $F_m$ 、 $P_m$ 、 $I_k$  达到极显著负相关。 $F_v/F_m$  宝山堇菜、紫花地丁均在 0.8 左右 ,与镉的相关性较低 ,表明其光合作用没有受到镉胁迫。但是 ,宝山堇菜  $F_m$  显著低于紫花地丁 ,而且与镉呈负相关 ,表明宝山堇菜叶片  $F_m$  会随镉含量的增加而降低 ,预示镉可能会造成宝山堇菜光系统 II 叶绿素结构破坏或者抑制其电子传递。参数  $I_k$  和  $P_m$  在两种植物间差异显著及其与宝山堇菜地上部分镉含量显著负相关反映宝山堇菜光耐受能力和电子传递能力在镉胁迫下逐渐减弱。初始斜率  $\alpha$  始终维持在较高水平 ,说明镉胁迫并未对宝山堇菜捕光系统造成显著伤害。结合  $F_m$  值的变化和快速光曲线中荧光参数的变化推断镉最有可能会造成宝山堇菜电子传递能力的减弱。

**关键词** 宝山堇菜 ,紫花地丁 ,镉 ,光合作用 ,快速光曲线

文章编号 :1000-0933 (2007)05-1858-05 中图分类号 :Q945 ,Q948 ,X171 文献标识码 :A

Photosynthesis of *Viola baoshanensis* under Cd stress

DENG Pei-Yan<sup>1</sup> , LIU Wei<sup>2,\*</sup> , HAN Bo-Ping<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Environmental Science ,South China Normal University ,Guangzhou 510631 ,China

<sup>2</sup> Institute of Hydrobiology ,Jinan University ,Guangzhou 510632 ,China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (5) 1858 ~ 1862.

**Abstract** : Although heavy metals are highly toxic to many plants , a number of plant species growing on metalliferous soils accumulate heavy metals to extraordinary levels in their tissue without showing toxic symptom. These plants are termed as hyperaccumulators , which have important value to study evolutionary , biochemistry and physiological aspects involved in the metal uptake process. Plant photosynthesis is sensitive to heavy metal stress. Nevertheless , there are only few reports of hyperaccumulators Photosynthesis under heavy metal stress. In the present study , the relationship between photosynthetic performance and Cd concentration in *Viola baoshanensis* and *V. yedoensis* was compared in the laboratory by imaging-PAM. Field survey indicated that Cd concentrations in shoots of *V. baoshanensis* and *V. yedoensis* were 867 mg/kg and 2 mg/kg , respectively. Cd accumulation factor and translocation factor in *V. baoshanensis* were larger than 1 , while in *V. yedoensis* were less than 1. The results indicate the former species is a Cd hyperaccumulator , whereas the latter is not. A number of

基金项目 广东省自然科学基金资助项目 (No. 5300407) ,暨南大学博士启动基金资助项目 (No. 51205081 )

收稿日期 2006-07-28 ;修订日期 2007-01-20

作者简介 邓培雁 (1974 ~ ) 女 ,贵州毕节人 ,博士 ,主要从事污染生态学研究. E-mail : dpy213@ 126. com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : Liuweey@ yahoo. com. cn

致谢 感谢韩志国博士提供调制荧光成像系统 MAX-IMAGING-PAM ,感谢香港浸会大学生物系邱建文博士对本文写作的帮助

**Foundation item** The project was financially supported by Guangdong Province Natural Science Foundation (No. 5300407) and Jianan University for Ph. D (No. 51205081 )

**Received date** 2006-07-28 ; **Accepted date** 2007-01-20

**Biography** DENG Pei-Yan , Ph. D. , mainly engaged in pollution ecology. E-mail : dpy213@ 126. com

photosynthetic indexes ( $F_m$ ,  $I_k$ ,  $P_m$ ) of *V. baoshanensis* were significant lower than those of *V. yedoensis*, but other indexes ( $F_o$ ,  $F_v/F_m$  and  $\alpha$ ) did not differ significantly between the two species. For *V. yedoensis*, there was no significant correlation between Cd concentrations in shoots and photosynthetic indexes. For *V. baoshanensis*, there was a significant negative correlation between  $F_m$ ,  $P_m$  and  $I_k$  and Cd concentrations. The  $F_v/F_m$  of the two species was approximately 0.8, indicating there was no Cd damage on photosynthesis. However, the low  $F_m$  in *V. baoshanensis* indicates a negative effect of Cd on the electron transport, and/or the functioning of the chlorophyll pigments; and the low  $P_m$  and  $I_k$  in *V. baoshanensis* indicate Cd decreased the light tolerance and electron transport. The two species both had a high  $\alpha$  level, indicating the normal functioning of the light absorbing system under Cd stress. Overall, the results suggest that the electron transport system of *V. baoshanensis* is less efficient under Cd stress.

**Key Words :** *Viola baoshanensis* ; *V. yedoensis* ; Cd ; photosynthesis ; rapid light curve

宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*) 是我国首次报道的镉超富集植物, 自然状态下, 地上部分镉的平均含量可以超过 1000 mg/kg<sup>[1]</sup>。宝山堇菜的发现为丰富我国镉超富集植物进化、遗传、生理、生化及其污染土壤修复方面的研究提供了重要的研究材料。但是, 镉具有很强的生物毒性, 较低浓度下就会对植物产生毒害作用<sup>[2,3]</sup>。其中, 高等植物光合作用对重金属胁迫的反应比其它生理过程更为敏感<sup>[4]</sup>。如此高的镉含量如何影响宝山堇菜的光合作用还没有研究和报道, 其它有关镉超富集植物光合作用的研究也极少。

叶片是植物进行光合作用的器官, 但不同部位具有光合作用的异质性。传统的调制叶绿素荧光仪受传输路线光纤直径的限制, 只能反应叶片某个特殊位点光合作用的变化, 难以反映整个叶片的光合作用。荧光成像技术的出现, 可以更全面的了解植物的光合作用。而快速光曲线被认为是研究植物光合作用的有力工具<sup>[5]</sup>。利用叶绿素荧光技术得到的相对电子传递速率 (relative Electron Transport Rate, rETR) 随光合有效辐射 (Photosynthetic Active Radiation) 的变化曲线, 即快速光曲线<sup>[6]</sup>, 是一种测量快速且对样品光合状态影响小的光响应曲线<sup>[7]</sup>, 在生理生态学领域得到了广泛应用<sup>[8]</sup>。

本文以紫花地丁 (*V. yedoensis*) 作对照, 利用荧光成像技术研究了自然生长状态下宝山堇菜镉含量与光合作用间的关系, 以期探讨宝山堇菜长期在镉胁迫下的光合适应能力。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料为宝山堇菜和紫花地丁, 宝山堇菜采集于湖南省郴州市桂阳县西南约 3 km 宝山多金属矿废弃坑口 (E112°35', N25°42'), 紫花地丁采自中山大学曾宪梓堂南院东门灌丛边。

鉴于叶绿素调制荧光成像系统 MAX-IMAGING-PAM (WALZ, 德国) 无法进行野外操作, 于 2005 年 7 月进行宝山堇菜和紫花地丁连土移植, 移植深度约 30 cm, 完全大于两种植物根系的自然扎根深度, 以最大限度地保持其自然生长状况。连土移植后的植物于暨南大学温室内培养, 自然光照, 适时浇水。

1.2 叶绿素荧光的测量

随机选取生长较一致的紫花地丁和宝山堇菜各 10 株, 单个植株上选取 2 个叶片利用配置大探头 IMAG-MAX/L 的调制荧光成像系统 MAX-IMAGING-PAM (WALZ, 德国) 测量全叶片叶绿素荧光。IMAG-MAX/L 具有 44 个 Luxeon 蓝光 (450 nm) 二极管 (3 W), 提供调制测量光、光化光和饱和脉冲。测量光频率为 1 Hz, 强度为 0.5 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 光化光强为 186 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 持续时间 10 min, 饱和脉冲强度为 2800 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 持续时间为 0.8 s。IMAG-MAX/L 还有 16 个红光 (660 nm) 和 16 个远红外 (780 nm) 二极管, 根据它们照射到叶片后的重发射 (红光 R, 近红外 NIR) 可求出叶片吸光系数 Abs = 1 - R/NIR<sup>[9]</sup>。信号用 640 × 480 像素的数码相机 CCD 像素记录。作为测定, 测量时用细线辅助使整个叶片展平。

于清晨阳光直射前将整株植物在室温条件下 (温度约为 28℃) 暗适应 20 min 后, 选取整个叶片分别测量最小荧光  $F_o$  和最大荧光  $F_m$  并计算光合作用的最大量子产量  $F_v/F_m$ 。快速光曲线的测量按 Schreiber<sup>[7]</sup>等进

行。相对电子传递速率  $rETR = (F_m' - F)/F_m' \cdot PAR \cdot 0.5 \cdot 0.84$  ,其中 0.5 是假设吸收的光被两个光系统均分得到的参数 0.84 是吸光系数。荧光参数的定义参照 van Kooten & Snel<sup>[9]</sup>。

用 Platt 等<sup>[10]</sup>的公式  $P = P_m (1 - \exp(-\alpha \cdot PAR/P_m)) \cdot \exp(-\beta \cdot PAR/P_m)$  拟合快速光曲线  $P_m$  为无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率  $\alpha$  是快速光曲线的初始斜率  $\beta$  是光抑制参数。半饱和光强  $I_k = P_m/\alpha$ 。曲线拟合采用最小二乘法 ,用 SPSS 软件包 (Version 10 )进行。

### 1.3 植物与土壤分析

测定完植物的叶绿素荧光 ,用力抖动并收集附着在植株根系的土壤。土壤经室内风干、粉碎、过 2 mm 筛后进行化学分析。植物样品先用大量自来水洗净附着在表面的尘土 ,再用去离子水清洗。洗净的植物分成地上部和根部 ,烘箱中 80℃ 干燥 24 h ,磨碎、过 2 mm 筛 , $HNO_3 + HClO_4$  消化 (5:1 ,体积分数) ;土壤总镉  $HCl + HNO_3 + HClO_4$  消化 (1:4:1 ,体积分数) ;有效态镉用 DTPA 提取 (土样:DTPA = 1:2 )<sup>[11]</sup>。土壤及植物镉含量 ICP 测定 ,试剂空白用于质量控制。土壤 pH 值和 EC (采用体积法取样 ,土样:H<sub>2</sub>O = 1:5 ) pH 计及 EC 计测定。

### 1.4 数据处理

重金属转运系数 (Translocation factor )为植物地上部分金属含量与地下部分金属含量的比值 ;富集系数 (Accumulator factor )为植物地上部分金属含量与土壤中总量重金属的比值<sup>[12]</sup> ,植株镉含量与光合作用间的关系使用镉含量与叶绿素荧光参数间的 Pearson 相关系数表示 ,显著水平分别取 0.01 和 0.05 ,SPSS 软件包 (Version 10 )进行计算 ,方差分析应用 DPS 数据处理系统完成 ,多重比较采用 Duncan 新复极差法 ,显著水平取  $P = 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 宝山堇菜、紫花地丁镉含量及根际土壤特征

由表 1 可见 ,宝山堇菜、紫花地丁根际土壤呈弱碱性 ,pH 在 8 左右 ,根际土壤电导率 ,宝山堇菜比紫花地丁高近 2 倍。由于宝山堇菜采自重金属污染区 ,根际土壤中总量镉和有效态镉达到 594 mg/kg 和 89 mg/kg ,分别是紫花地丁的 59 和 44.5 倍。

两种堇菜镉含量差异显著 ,镉的吸收和转运能力不同 (表 1) 。宝山堇菜、紫花地丁地上部分镉含量分别为 867 mg/kg 和 2 mg/kg ,相差近 450 倍 ,其转运系数、富集系数 ,宝山堇菜均大于 1 ,而紫花地丁小于 1。

表 1 宝山堇菜、紫花地丁镉含量及根际土壤特征 (平均值 ± 标准差 ,10 次重复)

Table 1 Cd concentrations and soil characteristics of <i>V. baoshanensis</i> and <i>V. yedoensis</i> , respectively (mean ± SD , n = 10 )			
		宝山堇菜 <i>V. baoshanensis</i>	紫花地丁 <i>V. yedoensis</i>
土壤 Soil	pH	8.1 ± 0.2	8.0 ± 0.3
	EC (μs/m)	1200 ± 210	768 ± 90
	总量镉 Total Cd (mg/kg ,DW)	594 ± 110	10 ± 2
	有效态镉 DTPA-Cd (mg/kg ,DW)	89 ± 26	2 ± 1
植物 Plant	地上部镉含量 Cd concentrations in shoots (mg/kg ,DW)	867 ± 87	2 ± 1
	地下部镉含量 Cd concentrations in roots (mg/kg ,DW)	543 ± 56	5 ± 1
富集系数 Accumulation factor		1.45 ± 0.22	0.22 ± 0.08
转运系数 Translation factor		1.60 ± 0.24	0.45 ± 0.12

### 2.2 宝山堇菜、紫花地丁叶绿素快速光曲线、荧光参数特征与镉含量的相关性

图 1 为宝山堇菜、紫花地丁快速光曲线的变化 ,宝山堇菜最大光合速率  $P_m$  (即最大相对电子传递速率) 和半饱和光强  $I_k$  分别为  $61.51 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  和  $389.49 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  ,分别为紫花地丁的 65.5% 和 87.3%。由表 2 可见 ,宝山堇菜  $F_m$ 、 $I_k$ 、 $P_m$  均显著低于紫花地丁 ( $p = 0.05$ ) ;两种植物间  $F_o$ 、 $F_v/F_m$ 、 $\alpha$  均无显著差异。如表 3 可见 ,紫花地丁地上部分镉含量与叶绿素荧光参数的相关性较低 ,而宝山堇菜镉含量与  $F_m$ 、 $P_m$ 、 $I_k$  达到极显著负相关。

3 讨论

野外调查显示宝山堇菜不仅从土壤中超量吸收镉 , 而且有效从地下部分向地上部分转运 这与以往的实验结论相一致<sup>[1]</sup>。一般植物镉含量为 1.9 mg/kg , 污染区植物镉含量介于 5 ~ 30 mg/kg , 其中根为镉累积的主要部位 , 只有极少部分可以向地上部分转移<sup>[13]</sup>。镉超富集植物的标准要求地上部分镉含量超过 100 mg/kg , 转运系数、富集系数均大于 1<sup>[14]</sup>。宝山堇菜地上部分镉含量达到 867mg/kg , 转运系数、富集系数均大于 1 , 这显示宝山堇菜对镉具有超量吸收和转运能力 , 紫花地丁从土壤中吸收的镉相对较少 , 而且吸收的镉主要累积在根部。

土壤和植物中 3 ~ 8 mg/kg 及 9.5 mg/kg 镉就会对植物产生毒害作用<sup>[13]</sup>。依此标准 , 宝山堇菜处于镉毒害下 , 而紫花地丁能够正常生长。但从  $F_v/F_m$  判断 , 实验用两种植物处于正常生理状态 , 镉含量没有对宝山堇菜光合作用造成影响。光合作用中  $F_v/F_m$  的值常被用来指示环境对植物的胁迫。暗适应后测量的  $F_v/F_m$  反映了当所有光系统 II 反应中心均处于开放态时的量子产量 , 即光系统 II 的潜在最大量子产量<sup>[15]</sup>。正常生理状态下  $F_v/F_m$  是一个比较稳定的值 ,  $F_v/F_m$  的值通常在 0.8 左右<sup>[16]</sup>。在干旱胁迫<sup>[17]</sup>、温度胁迫<sup>[18]</sup>、盐胁迫<sup>[19]</sup>、光胁迫<sup>[20]</sup>中均发现  $F_v/F_m$  的值随胁迫程度的加重而降低。 $F_v/F_m$  低于 0.8 指示的光合抑制有可能来自于光保护或者光系统 II 反应中心受损<sup>[20]</sup> , 本次实验中 , 宝山堇菜、紫花地丁  $F_v/F_m$  均在 0.8 左右 , 而且与镉的相关性较低 , 这显示光合作用没有受到镉胁迫。

由于  $F_v/F_m$  的变化与  $F_m$  和  $F_o$  有关 , 研究发现宝山堇菜  $F_m$  显著低于紫花地丁 , 而且与镉呈负相关 , 这表明宝山堇菜叶片的  $F_m$  会随镉含量的增加而降低。Vaillant 等<sup>[21]</sup>发现茄科曼陀罗属四种植物的  $F_m$  随锌胁迫的加强而降低 , 并认为过量的锌会破坏叶绿素结构或者影响电子传递。本研究中  $F_m$  的数据预示镉可能会造成宝山堇菜光系统 II 叶绿素结构破坏或者抑制其电子传递 , 因为光系统 II 中会结合一定量的锌<sup>[22]</sup> , 过量的镉会替代水在光分解过程中的锌位点 , 从而抑制氧气的合成和电子传递<sup>[23]</sup>。而本研究中宝山堇菜  $F_o$  低于紫花地丁 , 但差异不显著。在曼陀罗属植物 *Datura innoxia* , *D. metel* , *D. tatula* 的研究中也发现  $F_o$  不随锌胁迫而改变的现象<sup>[20]</sup>。Ralph 和 Burchett<sup>[22]</sup>认为在胁迫下若  $F_o$  升高可能与光系统 II 天线系统或者反应中心受到伤害有关。本研究中的  $F_o$  可能预示镉未对宝山堇菜光系统 II 天线系统或者

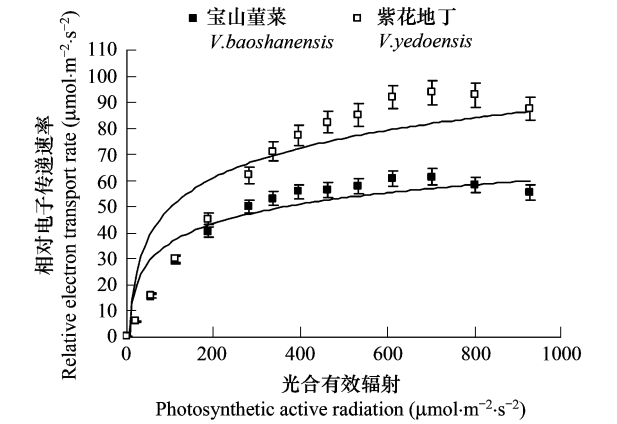


图1 宝山堇菜、紫花地丁快速光曲线的变化  
Fig. 1 Changes of rapid light curves of *V. baoshanensis* and *V. yedoensis*  
宝山堇菜、紫花地丁的拟合曲线  $R$  值分别为 0.9021、0.9263  $R$  of rapid light curve for *V. baoshanensis* and *V. yedoensis* were 0.9021 and 0.9263 , respectively  $n = 20$  , 误差线为标准差 error bar stands for SD

表2 宝山堇菜、紫花地丁叶绿素荧光参数特征  
Table 2 Photosynthetic parameters of *V. baoshanensis* and *V. yedoensis* , respectively (mean  $\pm$  SD ,  $n = 20$  )

项目 Item	宝山堇菜 <i>V. baoshanensis</i>	紫花地丁 <i>V. yedoensis</i>
$F_o$	0.08 $\pm$ 0.01a	0.11 $\pm$ 0.02a
$F_m$	0.44 $\pm$ 0.035a	0.62 $\pm$ 0.06b
$F_v/F_m$	0.81 $\pm$ 0.005a	0.82 $\pm$ 0.02a
$I_k$	389.49 $\pm$ 23.56a	446.03 $\pm$ 55.42b
$\alpha$	0.19 $\pm$ 0.025a	0.21 $\pm$ 0.03 a
$P_m$	61.51 $\pm$ 10.23 a	93.85 $\pm$ 20.31b

同一行相同字母间无差异 Same letter in the same line indicates no significant difference ,  $p = 0.05$

表3 宝山堇菜、紫花地丁地上部分镉含量与叶绿素荧光参数的 Pearson 相关系数表  
Table 3 Pearson Correlative coefficients between metal concentrations in shoots and photosynthetic parameters of *V. baoshanensis* and *V. yedoensis* , respectively

项目 Item	宝山堇菜 <i>V. baoshanensis</i>	紫花地丁 <i>V. yedoensis</i>
$F_o$	0.32	0.15
$F_m$	-0.84 **	0.40
$F_v/F_m$	-0.36	0.08
$I_k$	-0.79 **	0.23
$\alpha$	-0.46	0.32
$P_m$	-0.83 **	0.19

\* 表示相关性达显著水平  $p < 0.05$  ; \*\* 表示相关性达极显著水平  $p < 0.01$  \* and \*\* indicate significant correlation at  $p < 0.05$  and 0.01 , respectively

反应中心造成明显伤害。

快速光曲线中荧光参数的变化被认为可以提供受损植物光合作用更详细的信息<sup>[5]</sup>。而通过快速光曲线不仅能够判断当前状态下植物的光合作用能力,而且能够评估环境中较为广泛的光强度对植物潜在的光合作用能力的影响<sup>[7]</sup>。参数  $I_k$  和  $P_m$  在两种植物间的显著差异及其与宝山堇菜的显著负相关反映了宝山堇菜光耐受能力和电子传递能力在镉胁迫下逐渐减弱。但是值得注意的初始斜率  $\alpha$  在两种植物间无显著差异,而且与镉相关性均不高,说明宝山堇菜捕光能力始终维持在较高水平,镉胁迫并未对宝山堇菜捕光系统造成显著伤害。

结合  $F_m$  值的变化和快速光曲线中荧光参数的变化可以推断镉最有可能造成宝山堇菜电子传递能力的减弱。宝山堇菜光合作用长期受镉胁迫,很大程度上会造成生长缓慢、生物量低。

## References :

- [1] Liu W, Shu W S, Lan C Y. *Viola baoshanensis*, a plant that hyperaccumulates cadmium. Chinese Sci Bull, 2003, 48 (19) : 2046 — 2049.
- [2] Kabata-Pendias A, Pendias H. Trace Elements in Soils and Plants. Florida : CRC Press, 1984. 191 — 192.
- [3] Das P, Samantaray S, Rout G R. Studies on cadmium toxicity in plants : a review. Environ Pollut, 1997, 98 : 29 — 36.
- [4] Clijsters H, Van-Assche F. Inhibition of photosynthesis by heavy metals. Photosynth Res, 1985, 70 : 31 — 40.
- [5] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves : A powerful tool to assess photosynthetic activity. Aquat Bot, 2005, 82 : 222 — 237.
- [6] Ralph P J, Gademann R, Dennison W C. In situ seagrass photosynthesis measured using a submersible, pulse amplitude modulated fluorometer. Mar Biol, 1998, 132 (3) : 367 — 373.
- [7] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J, et al. Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. Plant Cell Physiol, 1997, 38 : 945 — 951.
- [8] Parr L B, Perkins R G, Mason C F. Reduction in photosynthetic efficiency of *Cladophora glomerata*, induced by overlying canopies of *Lemna* spp. Water Res, 2002, 36 : 1735 — 1742.
- [9] Van-Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. Photosynth Res, 1990, 25 : 147 — 150.
- [10] Platt T, Gallegos C L, Harrison W G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. J Mar Res, 1980, 38 : 687 — 701.
- [11] Page A L, Miller R H, Keeney D R. Methods of Soil Analysis Chemical and Microbiological Properties. Wisconsin : Madison, 1982, 241
- [12] Stoltz E, Greger M. Accumulation properties of As, Cd, Cu, Pb and Zn by four wetland plant species growing on submerged mine tailings. Environ Exp Bot, 2002, 47 : 271 — 280.
- [13] Outridge P M, Noller B N. Accumulation of toxic trace elements by freshwater vascular plants. Rev Environ Contam T, 1991, 121 : 1 — 63.
- [14] Brooks R R. Plants that Hyperaccumulate Heavy Metals. Wallingford : CAB international, 1998. 141.
- [15] Da-Matta F M, Maestri M, Mosquim P R, et al. Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. Plant Sci, 1997, 128 : 43 — 50.
- [16] Govindjee. Sixty-three years since Kautsky : Chlorophyll a fluorescence. Plant Physiol, 1995, 22 : 131 — 160.
- [17] Karavatas S, Manetas Y. Seasonal patterns of photosystem II photochemical efficiency in evergreen sclerophylls and drought semi-deciduous shrubs under Mediterranean field conditions. Photosynthetica, 1999, 36 : 41 — 49.
- [18] Wang K Y, Kellomaki S, Zha T. Modifications in photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence in 20-yearold pine trees after a four-year exposure to carbon dioxide and temperature elevation. Photosynthetica, 2003, 41 : 167 — 175.
- [19] Lima J D, Mosquim P R, Damatta F M. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in *Phaseolus vulgaris* as affected by nitrogen and phosphorus deficiency. Photosynthetica, 1999, 37 : 113 — 121.
- [20] Peng C L, Gimmore A M. Contrasting changes of photosystem II efficiency in *Arabidopsis xanthophyll* mutants at room or low temperature under high irradiance stress. Photosynthetica, 2003, 41 : 233 — 239.
- [21] Vaillant N, Monnet F, Hitmi A, et al. Comparative study of responses in four *Datura* species to a zinc stress. Chemosphere, 2005, 59 : 1005 — 1013.
- [22] Van-Assche F V, Clijsters H. Inhibition of photosynthesis by treatment of *Phaseolus vulgaris* with toxic concentration of zinc : effects on electron transport and photophosphorylation. Physiol Plant, 1986, 66 : 717 — 721.
- [23] Ralph P J, Burchett M D. Photosynthesis response of *Halophila ovalis* to heavy metal stress. Environ Pollut, 1998, 103 : 91 — 101.