

吴敏兰,贾洋洋,李荭荭,等. 铬胁迫对烟草叶片叶绿素荧光特性和活性氧代谢系统的影响[J]. 江苏农业科学,2014,42(8):92-95.

# 铬胁迫对烟草叶片叶绿素荧光特性和活性氧代谢系统的影响

吴敏兰<sup>1,2</sup>, 贾洋洋<sup>2</sup>, 李荭荭<sup>2</sup>, 杨林通<sup>2</sup>, 王 果<sup>2</sup>

(1. 漳州城市职业学院生物与环境工程系, 福建漳州 363000; 产 2. 福建农林大学资源与环境学院, 福建福州 350002)

**摘要:**以福建省主栽烟草品种翠碧 1 号、K326 和云烟 87 为材料,采用土培方法研究了铬(Cr)胁迫对烟草叶绿素荧光特性和活性氧代谢系统的影响。结果表明,以吸收光能为基础的总性能指数  $PI_{ABS}$  呈显著下降趋势,Cr 胁迫首先影响了 PS II 对光能的吸收和电子传递,降低 PS II 反应中心活性,引起了发生在从 PS II 供体侧(即 OEC)到 PSI 末端电子受体还原整个光合电子传递链的光抑制伤害;铬添加量为 30、60、90 mg/kg 时,3 种烟草叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P 曲线)初始值与对照相比差异不大,未出现明显的 K 点;当铬添加量为 90 mg/kg 时,J-I-P 段荧光值显著下降;低 Cr 添加量对烟草叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性有促进作用,高添加量则表现为抑制作用;烟草叶片过氧化物酶(POD)活性和丙二醛(MDA)含量随 Cr 添加量的增加呈明显上升趋势,表明高浓度 Cr 胁迫对烟草叶片膜脂系统造成了氧化损伤,并超出了细胞内部的活性氧清除能力。铬对 3 个烟草品种的影响无显著差异。

**关键词:**Cr 胁迫;烟草;安全生产;叶绿素荧光特性;活性氧代谢系统

**中图分类号:**S572.01;Q945.78 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2014)08-0092-04

高等植物的光合作用常受到各种不利环境因素的影响,重金属污染就是其中因素之一<sup>[1]</sup>。Cr 是土壤中毒性很强的重金属污染物,土壤铬污染、农产品铬超标及其安全性问题已受到国内外广泛关注<sup>[2]</sup>。叶绿素荧光技术是近年来在光合作用机理研究中发展的一种新型、快速、简便、准确、无损伤的检测植物光合作用生理状况的新技术,它包含了十分丰富的光合作用过程变化的信息,被认为植物光合作用与环境关系的内在探针,是研究植物逆境胁迫的可靠而有效的工具<sup>[3-5]</sup>。烟草是我国主要的经济作物之一,其商品价值主要取决于烟

叶的品质。翠碧 1 号、K326 和云烟 87 为福建省烤烟主栽品种<sup>[6]</sup>。虽然已有不少关于土壤 Cr 污染对植物的影响的研究<sup>[7-9]</sup>,但关于土壤 Cr 污染对烟草的影响的研究较少。已有的关于烟草的研究主要涉及 Cr 污染对组培苗、种子的影响<sup>[10-12]</sup>,尚未见关于土壤 Cr 污染对不同生长期烟草生理生化影响的研究。本试验研究了不同浓度 Cr 胁迫下 3 种烟草品种超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、丙二醛(MDA)和叶绿素荧光参数变化,探讨不同浓度 Cr 胁迫对烟草叶绿素荧光参数以及活性氧代谢系统的影响,以期对烟草安全生产提供参考。

收稿日期:2013-10-25

基金项目:中国烟草总公司福建省分公司项目。

作者简介:吴敏兰(1966—),女,福建云霄人,副教授,主要从事植物生理生态学研究。E-mail:214923238@qq.com。

通信作者:王 果,教授,博士生导师,主要从事土壤生态学研究。E-mail:zyyhjwg572003@gmail.com。

## 参考文献:

- [1] 卢庆善. 甜高粱研究进展[J]. 世界农业,1998(5):21-23.
- [2] Gnansounou E, Dauriat A, Wyman C E. Refining sweet sorghum to ethanol and sugar; economic trade-offs in the context of North China [J]. Bioresource Technology, 2005, 96(9):985-1002.
- [3] 朱翠云. 甜高粱——大有发展前途的作物[J]. 国外农学:杂粮作物,1999,19(2):30-33.
- [4] Yu J L, Zhong J, Zhang X, et al. Ethanol production from  $H_2SO_3$ -steam-pretreated fresh sweet sorghum stem by simultaneous saccharification and fermentation[J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2010, 160(2):401-409.
- [5] 辽宁省农业科学院. 中国高粱栽培学[M]. 北京:农业出版社, 1988:71-74.

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试烟草品种为翠碧 1 号、K326、云烟 87。

供试土壤采自闽侯县的农田表层。土壤基本理化性质如下:pH 值 4.84, CEC 值(阳离子交换量)为 12.13 cmol/kg, 有

- [6] 翟进升. 生物能源甜高粱研究概况及发展趋势[J]. 新能源, 1992, 14(6):29-33.
- [7] 黎太爵. 甜高粱与畜牧业的发展[J]. 世界农业, 1995(11):23-24.
- [8] Schaffert R E, Gourley L M. Sorghum as an energy source [J]. Sorghum in the Eighties, 1982, 8:605-623.
- [9] 沈 飞, 刘荣厚. 不同种植时期对甜高粱主要生物性状及成糖的影响[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(12):2681-2683.
- [1] 李经成, 宋炫曼, 榻维言, 等. 能源型甜高粱分期播种试验初报[J]. 热带作物学报, 2012, 33(3):412-416.
- [11] 张志鹏, 朱 凯, 王艳秋, 等. 甜高粱不同播期对主要性状影响的研究[J]. 辽宁农业科学, 2005(3):69-70.
- [12] 李子芳, 裴忠有, 罗 峰, 等. 不同播期对甜高粱产量和锤度的影响[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(10):4474-4475.

机质含量 11.32 g/kg,黏粒 43.35%,粉粒 31.49%,沙粒 25.15%。

## 1.2 方法

**1.2.1 土培试验** 土培试验在福建农林大学资源与环境学院盆栽房内进行。每盆装风干土 9 kg,一次性施入重铬酸钾 ( $K_2Cr_2O_7$ ),各处理 Cr 添加浓度分别为 0 (CK)、30、60、90 mg/kg,每处理重复 3 次。同时每盆施入烟草专用肥 2.94 g,钙镁磷肥 0.70 g。烟草幼苗由福建省烟科所培育,当幼苗生长到 2~3 片真叶时,移栽到已装土的塑料盆中,每盆 1 株。移栽后的管理同一般大田生产。

移栽 85 d 后,于 2012 年 6 月 26 日取样。取中部相同叶位的叶片用面积为 0.608 cm<sup>2</sup> 的打孔器打孔取样,样品装入锡箔袋中,密封,迅速放入液氮中,带回实验室置于 -86 °C 超低温冷冻存储箱,备用。

**1.2.2 叶绿素荧光参数测定** 于 2012 年 6 月 25 日夜间,在各植株中部选取相同部位同一方向且长势相同的无病虫害叶片,用 Handy PEA 植物效率仪(英国 Hansatech 公司)测定叶绿素荧光参数。准确记录叶绿素荧光诱导动力学曲线的快相部分,完整测定叶绿素的 O-J-I-P 荧光诱导曲线。主要测定  $F_0$ (初始荧光)、 $F_m$ (最大荧光)、 $F_v$ 、 $F_v/F_m$ (PS II 原初光能转化效率)、 $PI_{ABS}$  等多个荧光参数。

**1.2.3 超氧化物歧化酶(SOD)活性测定** 采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定。取 3 片小圆叶片,加入 1.6 mL 提取液(0.5 mol/L pH 值 7.8 的磷酸缓冲液、0.1 mol/L EDTA、0.5% Triton),冰浴充分研磨,于 4 °C 下 12 000 r/min 离心 20 min,取上清液备用。SOD 活性按 Giannopolitis 和 Rice (1977 年)的方法略作修改:反应液为 0.05 mol/L 磷酸缓冲液、130 mmol/L Met 溶液、750 μmol/L NBT、100 μmol/L EDTA 液。取(1)上清液 50 μL + 3.85 mL 反应液 + 100 μL 核黄素溶液;(2)提取液 50 μL + 3.85 mL 反应液 + 100 μL 核黄素溶液;(3)上清液 50 μL + 3.85 mL 反应液 + 100 μL 核黄素溶液。(1)、(2)在 12 000 lx 光照强度下反应 25 min,以(3)不照光为对照。用岛津 UV-1750 双光束紫外可见分光光度计测定 560 nm 吸光度,并计算 SOD 活性,以抑制 NBT 光化还原 50% 为 1 个酶活单位(U)。

**1.2.4 过氧化物酶(POD)活性测定** 采用愈创木酚法,酶液提液方法同 SOD 活性测定。反应混合液为 50 mmol/L 磷酸缓冲液(pH 值 6.0)、50 mmol/L 愈创木酚、2% 过氧化氢、H<sub>2</sub>O 混合均匀。取比色皿加入 990 μL 反应混合液 + 10 μL 酶液快速混匀,立即开启秒表,于分光光度计 470 nm 波长下测吸光度,3 min 后再读数 1 次。以 1 min 内  $D_{470\text{ nm}}$  变化 0.01 为 1 个过氧化物酶活性单位(U)。

**1.2.5 丙二醇(MDA)含量测定** 采用双波长硫代巴比妥酸法(TBA)法,按史树德改进的方法<sup>[13]</sup>略作修改:取 3 片小圆叶片加入 1.6 mL 5% 三氯乙酸(TCA)提取液,研磨至匀浆,匀浆在 4 000 r/min 离心 10 min。吸取离心的上清液 0.8 mL,加入 0.8 mL 硫代巴比妥酸法(TBA)溶液,摇匀,放入沸水浴中煮沸 10 min,取出并冷却,4 000 r/min 离心 10 min,取上清液用岛津 UV-1750 双光束紫外可见分光光度计测定 450、532、600 nm 的吸光度,并计算 MDA 含量(μmol/m<sup>2</sup>)。

## 1.3 数据分析

试验数据的处理和分析采用 DPS 和 Sigmaplot 软件。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤 Cr 对叶片叶绿素荧光参数的影响

**2.1.1 Cr 胁迫对叶片叶绿素荧光参数  $PI_{ABS}$  的影响** 高等植物的光合作用是在叶绿体内进行的,大多数光合色素都存在于捕光天线的外围色素蛋白(PS I)之中。色素分子由于吸收光量子转化为激发态,从外围的天线系统传递到更接近反应中心(RC)的光系统 II (PS II)。室温下绝大多数叶绿素荧光都来自 PS II。 $F_v/F_m$  为开放的 PS II 反应中心捕获激发能的效率, $F_v/F_m$  的变化代表 PS II 光化学效率的变化,而以吸收光能为基础的性能指数  $PI_{ABS}$  可以更为准确地反映植物光合机构的状态<sup>[14]</sup>,是光抑制程度的一个重要指标,其比值越高表明光抑制的程度越低,是研究植物胁迫的重要参数。由图 1 可知,随着 Cr 胁迫浓度的升高,烟草  $PI_{ABS}$  呈下降趋势。翠碧 1 号 CK 处理叶片的  $PI_{ABS}$  为 1.199 0,90 mg/kg Cr 处理叶片为 0.612 7,仅为对照的 51.10%,显著低于 CK 处理。K326 对照  $PI_{ABS}$  为 1.197 7,Cr 添加浓度 60、90 mg/kg 处理叶片  $PI_{ABS}$  分别为对照的 56.0%、26.38%,说明当土壤 Cr 浓度升高时,光合反应中心的活性显著下降。当 Cr 添加浓度为 0 (CK)、30 mg/kg 时,云烟 87 叶片的  $PI_{ABS}$  分别为 1.083 3、0.925 7;当 Cr 添加浓度为 90 mg/kg 时,叶片的  $PI_{ABS}$  已低至 0.657 3,为对照的 60.7%。云烟 87 较翠碧 1 号和 K326 下降幅度较小。上述结果表明,在 Cr 胁迫下,烟草叶片光合反应中心的活性显著下降。

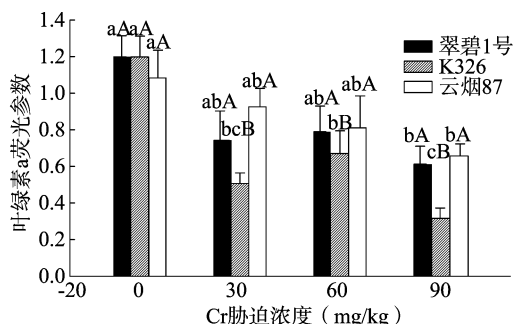


图1 不同浓度Cr胁迫下叶绿素荧光参数 $PI_{ABS}$

**2.1.2 土壤 Cr 对叶片叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P曲线)的影响** 叶绿素荧光诱导动力学曲线反映了光合电子传递链的传递情况,有 4 个重要的拐点,即 O-J-I-P 拐点,分别为(1)O(20~50 μs),说明植物光系统(PS I)释放的荧光量可以理解为 PS I 的光合效率;(2)J(2×10<sup>3</sup> μs),指示光反应中电子受体的氧化情况;(3)I(3×10<sup>4</sup> μs 时的荧光强度值);(4)P(3~10<sup>5</sup> μs),为最大荧光值。I 和 P 阶段反映光驱动下氧化铁还原蛋白情况<sup>[14-15]</sup>。图 2、图 3、图 4 分别为翠碧 1 号、K326 和云烟 87 不同浓度 Cr 胁迫下 O-J-I-P 曲线的变化情况。Cr 添加量为 0 mg/kg(对照)时,为标准的叶绿素荧光诱导曲线。由图 2 可见,与对照相比,30、60、90 mg/kg 胁迫下 O-J-I-P 曲线形状变化不大,尤其是起始部分的影响不大,说明此时荧光值升高是因为电子传递受阻,而非天线色素细胞或放氧复合体被破坏<sup>[16]</sup>,这与张谧等对沙冬青的研究<sup>[14]</sup>相类似。在 Cr 最高浓度 90 mg/kg 胁迫

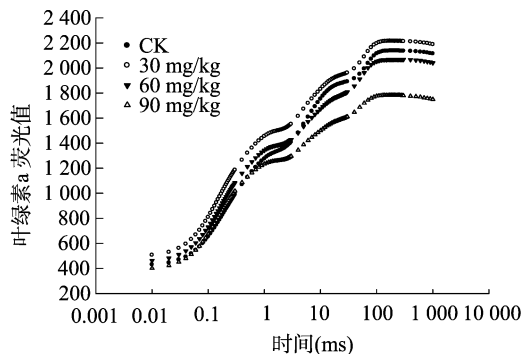


图2 翠碧1号不同浓度Cr胁迫下的O-J-I-P曲线

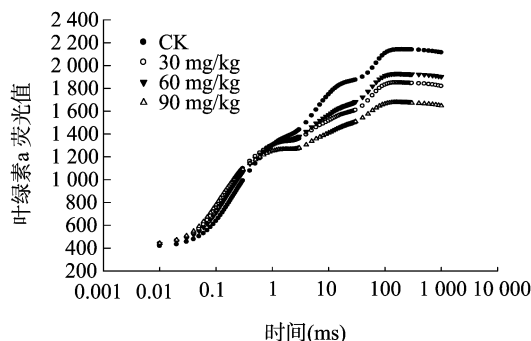


图3 K326不同浓度Cr胁迫下的O-J-I-P曲线

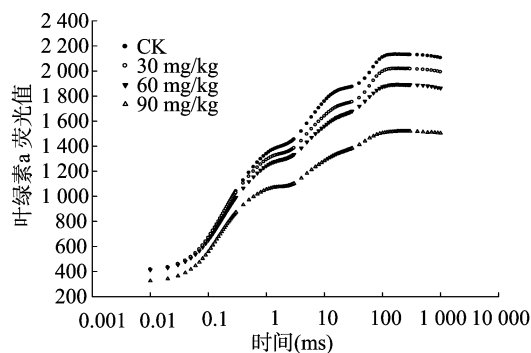


图4 云烟87不同浓度Cr胁迫下的O-J-I-P曲线

下,翠碧1号、K326和云烟87J-I-P段荧光值显著下降。由此可见,在90 mg/kg浓度胁迫下,翠碧1号、K326和云烟87的光合电子传递链的传递已受到显著影响。

## 2.2 土壤Cr胁迫对烟草叶片膜系统和酶活性影响

从图5可看出,翠碧1号和云烟87经不同浓度Cr胁迫后,低浓度Cr对烟草叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性有促进作用,高浓度则表现为抑制作用。在Cr添加量为60 mg/kg时,翠碧1号SOD活性上升了6.38%(相当于对照处理);在Cr添加量为30 mg/kg时,云烟87 SOD活性上升了9.90%;在Cr添加量为90 mg/kg时,翠碧1号SOD活性下降了3.25%,云烟87 SOD活性下降了19.65%;而K326在不同浓度Cr胁迫下SOD活性一直呈现下降趋势,60、90 mg/kg胁迫下,SOD活性分别下降了27.91%、28.73%。

过氧化物酶(POD)是植物细胞中活性较高的一种酶,与光合作用、生长素的氧化和呼吸作用都有关系。在Cr胁迫条件下,烟草叶片的过氧化物酶(POD)活性随Cr添加量的增加呈明显的上升趋势(图6)。在Cr添加量为30 mg/kg时,翠碧1号叶片的POD活性升高,云烟87降低,均与对照没有显

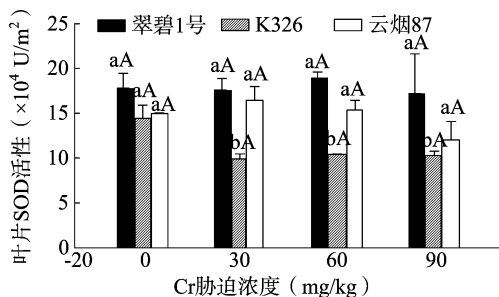


图5 不同浓度Cr胁迫下的烟草叶片SOD活性

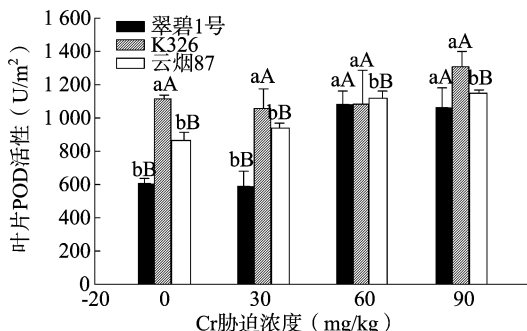


图6 不同浓度Cr胁迫下的烟草叶片POD活性

著差别,但当Cr添加量为60 mg/kg时,其POD活性与对照有极显著差别( $P < 0.01$ )。当Cr添加量为90 mg/kg时,K326叶片POD活性与对照相比上升了17.26 U/m<sup>2</sup>,但无显著差异( $P > 0.05$ )。

供试烟草叶片丙二醛(MDA)含量随Cr添加量的增加而升高,Cr添加量愈大升高愈快(图7)。当Cr添加量为60 mg/kg时,翠碧1号、K326和云烟87的MDA含量分别比对照上升76.07%、23.90%和89.38%;而当Cr添加量为90 mg/kg时则分别上升了155.50%、89.51%和102.58%。这说明Cr胁迫超过一定浓度后,细胞膜受到破坏,产生了大量的MDA,这与石贵玉等的研究结果<sup>[10]</sup>是一致的。丙二醛(MDA)是植物受到逆境胁迫时膜脂过氧化作用的最终产物,其含量的高低和膜质透性同时反映ROS对植物细胞膜伤害的程度。

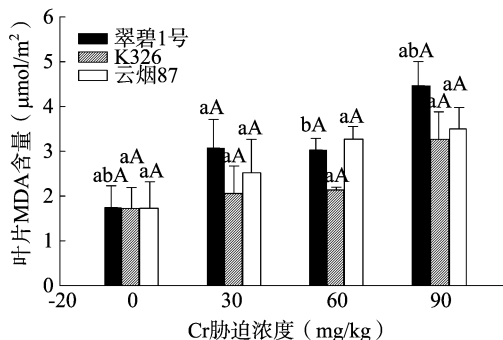


图7 不同浓度Cr胁迫下的烟草叶片MDA含量

## 3 讨论

叶绿素荧光与光合作用中各个反应过程紧密相关,任何逆境对光合作用的影响都可通过叶绿素荧光诱导动力学参数的变化反映出来<sup>[17-18]</sup>。本研究指标参数 $F_v/F_m$ 、 $PI_{ABS}$ 和叶绿

素荧光诱导动力学曲线均反映了植物叶片光合系统Ⅱ对光能的吸收和利用情况。参数  $F_v/F_m$  和  $PI_{Abs}$  是光抑制程度的重要指标。本研究结果表明,随着 Cr 胁迫浓度升高,3 种烟草  $F_v/F_m$  和  $PI_{Abs}$  均呈下降趋势,烟草叶片光能吸收利用效率下降,均受到光抑制。可见 Cr 胁迫首先影响了烟草叶片 PSⅡ对光能的吸收和电子传递,进而降低了 PSⅡ反应中心活性,使光合机构及活性中心受损。

叶绿素荧光诱导动力学曲线包含着大量关于 PSⅡ供体侧、受体侧以及反应中心的信息,当 PSⅡ受体侧受到伤害时,荧光诱导动力学曲线上 300  $\mu s$  处叶绿素荧光强度就会上升,出现明显的 K 点,K 点的出现表明电子从 PSⅡ供体侧的放氧复合体(OEC)到 Yz 的电子传递受到抑制,常被用作 OEC 受伤害的标志,此时 O-J-I-P 变为 O-K-J-I-P<sup>[19]</sup>。本研究结果显示,Cr 胁迫对翠碧 1 号、K326 和云烟 87 叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P)起始部分的影响不大,最高浓度 90 mg/kg 胁迫下,J-I-P 段荧光值显著下降,光合电子传递链的传递已受到显著影响,PSⅡ反应中心活性受到明显抑制,但与 CK 相比均没有明显的 K 点出现,表明 Cr 胁迫下烟草叶片 PSⅡ活性受到抑制,而供体侧 OEC 没有受到伤害,意味着烟草叶片 OEC 对 Cr 胁迫并不敏感,有较高的稳定性。

植物在长期的系统进化过程中,细胞内形成了防御活性氧、自由基毒害的保护机制。当烟草受到  $Cr^{6+}$  胁迫时,细胞内启动了包括超氧化物歧化酶、过氧化物酶等的保护酶系统<sup>[20-21]</sup>。SOD 是植物活性氧酶促清除系统中的关键酶,可催化超氧阴离子歧化成  $H_2O$  和  $O_2$ 。本研究中,低浓度 Cr 对烟草叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性有促进作用,高浓度则表现为抑制作用,呈现先促后抑的趋势。低浓度 Cr 胁迫下,烟草体内活性氧大量增加,导致酶系统分泌更多的酶,SOD 清除超氧离子,POD 清除 SOD 产生的  $H_2O_2$ ,此时 SOD 和 POD 活性均上升,显示出低浓度 Cr 胁迫对二者的促进作用。这与宋威等对烟草种子铬处理的结果<sup>[12]</sup>一致。当 Cr 胁迫继续增强,SOD 活性开始下降,说明烟草 SOD 酶活性对 Cr 胁迫具有浓度效应。尽管 POD 活性仍然保持上升趋势,但活性氧(ROS)清除能力大大削弱,从而造成 ROS 积累<sup>[19]</sup>,致使膜脂过氧化,膜透性增加,抑制植物生长发育。翠碧 1 号、K326 和云烟 87 在 Cr 胁迫下叶片中 MDA 含量明显提高,说明 Cr 胁迫对烟草叶片膜系统造成了明显伤害,而这种伤害可能与 SOD 酶活性下降、ROS 的积累有关,而 ROS 的积累可能是烟草叶片光抑制的原因<sup>[19]</sup>。

植物的生长发育离不开铬(Cr),铬的不足会导致作物生长受抑制,但过量的铬也会使作物受到毒害。一般认为,低浓度的金属对烟草生长有利,高浓度则对烟草生长有抑制作用<sup>[22]</sup>。Parr 等研究认为,低浓度的 Cr 会促进烟草的生长,高浓度的 Cr 则可抑制烟叶生长<sup>[23]</sup>。宋威等的研究也表明铬能抑制烟草的生长和光合作用<sup>[8]</sup>。综上所述,本研究中土壤 Cr 胁迫已经对烟草翠碧 1 号、K326 和云烟 87 的光系统电子传递和活性氧代谢系统造成严重损伤,从而抑制了烟草正常的生长发育;铬对 3 个烟草品种的影响无显著差异。

## 参考文献:

[1]李裕红,黄小瑜. 重金属污染对植物光合作用的影响[J]. 引进

与咨询,2006,21(6):23-24.

- [2]吴泽鑫,邢文听,高青环. 土壤重金属 Cr 污染及其治理研究进展[J]. 河南化工,2011,13(13):33-36.
- [3]李得孝,郭月霞,员海燕,等. 玉米叶绿素含量测定方法研究[J]. 中国农学通报,2005,21(6):153-155.
- [4]武传兰,隆小华,金善钊,等. 盐胁迫对不同品系杨树幼苗生长和叶绿素荧光的效应[J]. 生态学杂志,2012,31(6):1347-1352.
- [5]许大全. 叶绿素含量的测定及其应用中的几个问题[J]. 植物生理学通讯,2009,45(9):896-898.
- [6]福建省烟草专卖局(公司),福建省烟草学会. 福建烤烟生产技术[M]. 福州:福建科学技术出版社,2008.
- [7]王爱云,黄姗姗,钟国锋,等. 铬胁迫对 3 种草本植物生长及铬积累的影响[J]. 环境科学,2012,33(6):2028-2037.
- [8]王爱云,钟国锋,徐刚标,等. 铬胁迫对芥菜型油菜生理特性和铬富集的影响[J]. 环境科学,2011,32(6):1717-1725.
- [9]郑施雯,魏远,顾红波,等. 铬污染地区植物重金属含量特征与耐性植物筛选研究[J]. 林业科学研究,2011,24(2):205-211.
- [10]石贵玉,秦丽凤,陈耕云. 铬对烟草组培苗生长和某些生理指标的影响[J]. 广西植物,2007,27(6):899-902.
- [11]宋威,张芹,李桂玲,等. 铬对烟草中超氧化物歧化酶、过氧化物酶活性及其同工酶的影响[J]. 河南农业科学,2011,40(7):61-63.
- [12]宋威,张芹,李桂玲. 烟草种子对铬胁迫的生理响应[J]. 湖北农业科学,2011,50(14):2897-2899.
- [13]史树德. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国林业出版社,2014.
- [14]张谧,王慧娟,于长青. 超旱生植物沙冬青高温胁迫下的快速叶绿素荧光动力学特征[J]. 生态环境学报,2009,18(6):2272-2277.
- [15]韩彪,陈国祥,高志萍,等. 银杏叶片衰老过程中 PSⅡ荧光动力学特性变化[J]. 园艺学报,2010,37(2):173-178.
- [16]卢志红,赵小敏,朱美英. 铬  $Cr^{6+}$  对水稻种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国土壤与肥料,2008(3):60-62.
- [17]Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence - a practical guide[J]. Journal of Experimental Botany,2000,51(345):659-668.
- [18]Jiang C D, Gao H Y, Zou Q. Changes of donor and acceptor side in photosystem II complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves[J]. Photosynthetica,2003,41(2):267-271.
- [19]秦立琴,张悦丽,郭峰,等. 强光下高温与干旱胁迫对花生光系统的伤害机制[J]. 生态学报,2011,31(7):1835-1843.
- [20]白永富,焦芳婵,卢秀萍,等. 烟草种子萌发过程中呼吸强度与过氧化物酶活性变化研究[J]. 云南农业大学学报,2007,22(5):672-675.
- [21]Zámocký M, Koller F. Understanding the structure and function of catalases: clues from molecular evolution and *in vitro* mutagenesis[J]. Progress in Biophysics and Molecular Biology,1999,72(1):19-66.
- [22]张艳玲,周汉平. 烟草重金属研究概述[J]. 烟草科技,2004(12):20-23,27.
- [23]Parr P D, Taylor Jr F G, Beauchamp J J. Sensitivity of tobacco to chromium form mechanical draft cooling tower drift[J]. Atmos Environ,1976,10(6):421-423.