

## 铜胁迫条件下土壤微生物对海州香薷光合特性和 叶绿素荧光参数的影响

李月灵<sup>1 2</sup> 金则新<sup>2\*</sup> 管 铭<sup>2</sup> 左 威<sup>1 2</sup>

(1. 上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200234; 2. 台州学院生态研究所, 台州 318000)

**摘 要** 为探讨铜(Cu)胁迫条件下土壤微生物对海州香薷(*Elsholtzia splendens*)光合生理和叶绿素荧光参数的影响, 实验设置添加Cu(Cu胁迫)、接种土壤微生物、添加Cu与接种土壤微生物等3个处理, 以不添加Cu与不接种土壤微生物为对照(CK)。结果表明: 接种土壤微生物处理的植株相对叶绿素含量、净光合速率( $P_n$ )、水分利用效率(WUE)均显著高于CK; 且对初始荧光( $F_o$ )和最大光化学效率( $F_v/F_m$ )均有显著性影响。与CK相比, 添加Cu降低了海州香薷的 $P_n$ 和气孔导度( $G_s$ ), 但胞间CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )的变化与 $P_n$ 相反, 表明其对光合作用的影响主要是非气孔限制因素。添加Cu的植株相对叶绿素含量显著下降, 但Cu胁迫下接种土壤微生物提高了植株相对叶绿素含量, 差异显著。在Cu胁迫条件下, 接种土壤微生物的植株具有较高的 $F_v/F_m$ 及较低的 $F_o$ , 显著提高了海州香薷的WUE、 $P_n$ 、 $G_s$ 。说明接种土壤微生物可通过提高相对叶绿素含量、改善叶绿素荧光和光合作用来减轻Cu胁迫对海州香薷植株造成的伤害, 从而提高海州香薷耐受Cu胁迫的能力。

**关键词** 土壤微生物; 铜; 海州香薷; 光合作用; 叶绿素荧光

中图分类号: Q948.1 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2013.06.008

## Effects of Soil Microbes on Photosynthetic Characteristics and Chlorophyll Fluorescence Parameters of *Elsholtzia splendens* under Copper Stress Condition

LI Yue-Ling<sup>1 2</sup> JIN Ze-Xin<sup>2\*</sup> GUAN Ming<sup>2</sup> ZUO Wei<sup>1 2</sup>

(1. College of Life and Environment Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234; 2. Institute of Ecology, Taizhou College, Taizhou 318000)

**Abstract** To determine the effects of soil microbes on the photosynthetic and physiological responses as well as the chlorophyll fluorescence parameters of *Elsholtzia splendens*, four soil treatments were analyzed in this experiment: the addition of copper (copper stress); a soil microbes inoculation; addition of copper and soil microbes inoculation; and no additional copper or soil microbes inoculation (CK). The results showed that the net photosynthetic rates ( $P_n$ ), relative chlorophyll content, and water use efficiency (WUE) of *E. splendens* inoculated with the soil microbes were higher than those in the CK, and the differences among the various treatments were significant. There was a significant impact on the minimal fluorescence ( $F_o$ ) and maximal efficiency of PS II photochemistry ( $F_v/F_m$ ). In comparison with CK, the additional copper treatment reduced  $P_n$  and stomatal conductance ( $G_s$ ), but the intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) increased, which was mainly due to a non-stomatal limitation. The addition of copper was found to reduce the relative chlorophyll content, but the soil microbes inoculation could increase it, and the difference between the treatments was significant. Soil microbes inoculated plants had higher  $F_v/F_m$  and  $F_o$  under copper stress. The  $P_n$ , WUE, and  $G_s$  of *E. splendens* inoculated with the soil microbes increased markedly. It was suggested that soil microbes inoculation could alleviate copper stress on *E. splendens* plants by improving the relative chlorophyll content, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence of leaves.

**Key words** soil microbe; copper; *Elsholtzia splendens*; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

基金项目: 浙江省自然科学基金项目(LY12C03002)

第一作者简介: 李月灵(1989—)男, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。

\* 通信作者: E-mail: jzx@tzc.edu.cn

收稿日期: 2013-05-06

铜(Cu)是植物生长发育必须的微量元素之一,然而过量的Cu会抑制植物光合作用,对植物产生毒害,影响植物的正常生长。近年来,由于人类活动如采矿等所带来的土壤重金属污染已经成为全球环境污染治理的难题与焦点<sup>[1]</sup>。土壤重金属(Cd、Cu、Zn等)污染地区常含有较高浓度的重金属,并且具有较低的有机质、氮和磷,生物不易存活<sup>[2]</sup>。而在重金属污染的生态系统中,长期的进化过程形成了重金属抗性或者耐受性的植物或微生物<sup>[3]</sup>。目前越来越多的研究关注生态系统中植物对土壤微生物的影响以及土壤微生物对植物的反馈<sup>[4]</sup>。研究表明,植物根际的微生物有助于植物耐受性或抵抗胁迫的能力<sup>[5]</sup>,如丛枝菌根真菌能够帮助植物吸收矿质营养和水分等从而增强植物抗逆性<sup>[6]</sup>。也有研究发现除了有益作用外,非胁迫条件下接种 *Paenibacillus polymyxa* 不仅抑制拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)植株和其根系的生长,而且导致植物抵抗能力下降<sup>[7]</sup>。

海州香薷(*Elsholtzia splendens*)为唇形科(Labiatae)香薷属(*Elsholtzia*)一年生草本植物,又名“铜草”、“铜草花”,是一种常见的铜矿指示植物<sup>[8]</sup>。野生资源十分丰富,广泛分布于我国长江中下游地区,生于山坡路旁或草丛中,海拔可达1500 m处。海州香薷全草入药,性辛,微温,具有发表解暑、散湿行水的药用价值;其挥发油百里香酚具有很好的防腐作用。作为重金属耐性植物,海州香薷在探矿、治理污染等方面具有很高的应用价值,开发利用前景广阔。已有一些研究发现其易与丛枝菌根真菌之间形成共生系统<sup>[9]</sup>。目前对海州香薷的研究主要集中在化学成分<sup>[10]</sup>、药用价值<sup>[11~12]</sup>、重金属污染修复<sup>[13]</sup>等方面,而关于Cu胁迫条件下土壤微生物对其光合生理特性的影响研究尚未报道。

本文从光合生理生态、相对叶绿素含量、叶绿素荧光的角度,通过分析Cu胁迫和接种土壤微生物对海州香薷的光合特性、光合色素、荧光参数的差异,探讨Cu胁迫和土壤微生物交互作用下海州香薷光合生理特性及叶绿素荧光的响应机制,为重金属污染地区的植物修复提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

供试宿主植物海州香薷种子采自湖北红安县非污染地区,地理位置31°30.632'N、114°32.620'E,

海拔118 m。野外接种土壤采自湖北大冶市铜绿山铜矿,地理位置29°59.776'N、115°05.856'E,海拔138 m。于2012年5月上旬对种子进行杀菌处理后放在128孔穴盘中于光照培养箱中萌发,待植物幼苗长出6叶苗龄时,取相似大小的幼苗进行移栽。选取50 cm×40 cm×30 cm的塑料框,内装32.5 kg土壤,供试土壤经过121℃灭菌16 h后的基质(黑土:砂石:蛭石=6:3:1),于智能玻璃温室中继续培养。

### 1.2 实验设计与处理

实验采用接种与不接种土壤微生物以及添加与不添加重金属两因素两水平,共4个处理,每个处理6个重复,在温室中随机摆放。土壤微生物接种采用5%(体积比)野外采集的土壤于95%基质中,混匀后待用;以添加等体积经121℃灭菌16 h后的土壤作为不接种土壤微生物处理。重金属处理采用添加CuSO<sub>4</sub>溶液至浓度达1000 mg·kg<sup>-1</sup>土壤,以添加等体积的无菌水作为不添加重金属处理。每隔4 cm栽种一株,每个系统共100株植株,所有植株按常规管理,保持水肥一致。处理10周后测定各项生理指标。

### 1.3 叶片气体交换参数的测定

利用Li-6400便携式光合作用测定系统(Li-Cor, USA)于2012年9月上旬9:00~11:00测定海州香薷叶片的光合指标。每个处理随机选取3株,每株取从上往下的第三对功能叶,每个样叶重复3次,结果取平均值。测定参数包括:净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $T_r$ ,  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、胞间CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )、水分利用效率( $WUE$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ )等,  $WUE = P_n/T_r$ 。测定时使用6400-02B光源,控制光强为1000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,使用开放式气路,空气流速为0.5  $\text{dm}^3\cdot\text{min}^{-1}$ ,每个测试点稳定2 min后读数。如果叶片没有完全充满叶室,用扫描仪扫描叶面积,然后把叶面积手动输入光合软件重新计算光合参数。

### 1.4 叶片相对叶绿素含量和叶绿素荧光的测定

用CCM-200手持式叶绿素仪(OPTI-SCIENCES, USA)测定其相对叶绿素含量,其测定植株、叶片及部位同光合作用。为保证读数的可靠性,对每片叶子等间距读取10个数值,取平均值作为相对叶绿素含量值。

叶绿素荧光参数的测定时间同光合作用,选取与测定光合作用相同的3株植物。采用OS-30P便

携式叶绿素荧光仪(OPTI-SCIENCES, USA), 在叶片自然生长角度不变的情况下测定叶绿素荧光基本参数: 初始荧光( $F_o$ )、最大荧光( $F_m$ )和光系统II(PS II)最大光化学效率( $F_v/F_m$ )。每株植物选取与测定光合作用位置相近的3片叶子, 测定前叶片暗适应30 min, 以暗适应后第一次测定值为相关叶绿素荧光参数, 结果取平均值。

### 1.5 数据分析

实验数据用SPSS16.0软件进行统计分析, 采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和LSD多重比较4个处理之间各项光合生理指标的差异。用双因素方差分析(Two-way ANOVA)比较添加Cu和接种土壤微生物对海州香薷的主要及其交互影响。采用Excell和Origin7.5数据处理软件对所测数据进行整理分析和绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 铜胁迫条件下土壤微生物对海州香薷叶片相对叶绿素含量的影响

经10周实验处理后, 双因素方差分析结果表明, 添加Cu、接种土壤微生物以及两者交互作用对海州香薷叶片相对叶绿素含量均有显著性影响(图1, 表3)。接种土壤微生物处理提高了植株的相对叶绿素含量, 较对照(CK)增加22.9%。在未

接种土壤微生物条件下, Cu胁迫使植株相对叶绿素含量受到明显的抑制, 较CK减少18.8%。在Cu胁迫条件下, 接种土壤微生物比不接种提高了14.4%。这说明接种土壤微生物能使植株保持较高相对叶绿素含量, 一定程度上能够缓解重金属Cu胁迫对相对叶绿素含量的影响。

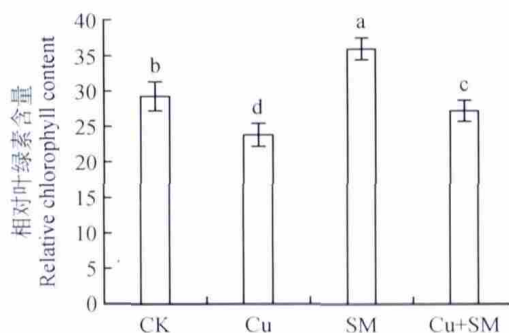


图1 铜胁迫下接种土壤微生物对海州香薷叶片相对叶绿素含量的比较(平均值±标准误) CK, 对照; Cu, 添加铜; SM, 接种土壤微生物; Cu+SM, 添加铜+接种土壤微生物。不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。下同

Fig. 1 Comparison relative chlorophyll contents in the leaves of *E. splendens* with soil microbes inoculation under copper stress (Mean ± SE) CK, Control; Cu, Addition of copper; SM, Soil microbes inoculation; Cu + SM, Addition of copper and soil microbes inoculation. Different letters indicate significant differences at 0.05 level ( $P < 0.05$ ). The same as below.

表1 铜胁迫与接种土壤微生物对海州香薷叶片光合气体交换参数的影响双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA of the effects of copper stress and soil microbes inoculation on the photosynthetic gas exchange parameters of *E. splendens* leaves

变异来源 Source of variations	自由度 df	净光合速率 $P_n$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	气孔导度 $G_s$ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	蒸腾速率 $T_r$ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	水分利用效率 WUE ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ )
主效应 Main						
添加铜 Addition of copper	1	2 708.922 **	3.216	167.370 **	336.163 **	492.202 **
接种土壤微生物 Soil microbes inoculation	1	604.322 **	16.496 **	113.197 **	58.135 **	159.983 **
交互效应 Interaction						
添加铜 + 接种土壤微生物 Addition of copper and soil microbes inoculation	1	191.112 **	55.515 **	27.365 **	19.897 **	59.239 **
误差 Error	34					

注: \*\* 差异极显著( $P < 0.01$ ) 下同

Note: \*\* Extremely significant different ( $P < 0.01$ ). The same as below.

### 2.2 铜胁迫条件下土壤微生物对海州香薷叶片光合气体交换参数的影响

无论是Cu胁迫与否, 接种土壤微生物对海州香薷植株的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )、气孔导度( $G_s$ )、水分利用效率(WUE)

均有显著性影响(表1)。与CK相比, 接种土壤微生物植株的 $P_n$ 、WUE分别提高7.7%和91.8%; 而 $T_r$ 、 $C_i$ 、 $G_s$ 分别降低43.9%、16.0%和38.6%。在未接种土壤微生物条件下, Cu胁迫对 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $C_i$ 、WUE均有显著性影响, 但对 $G_s$ 没有显著性影响

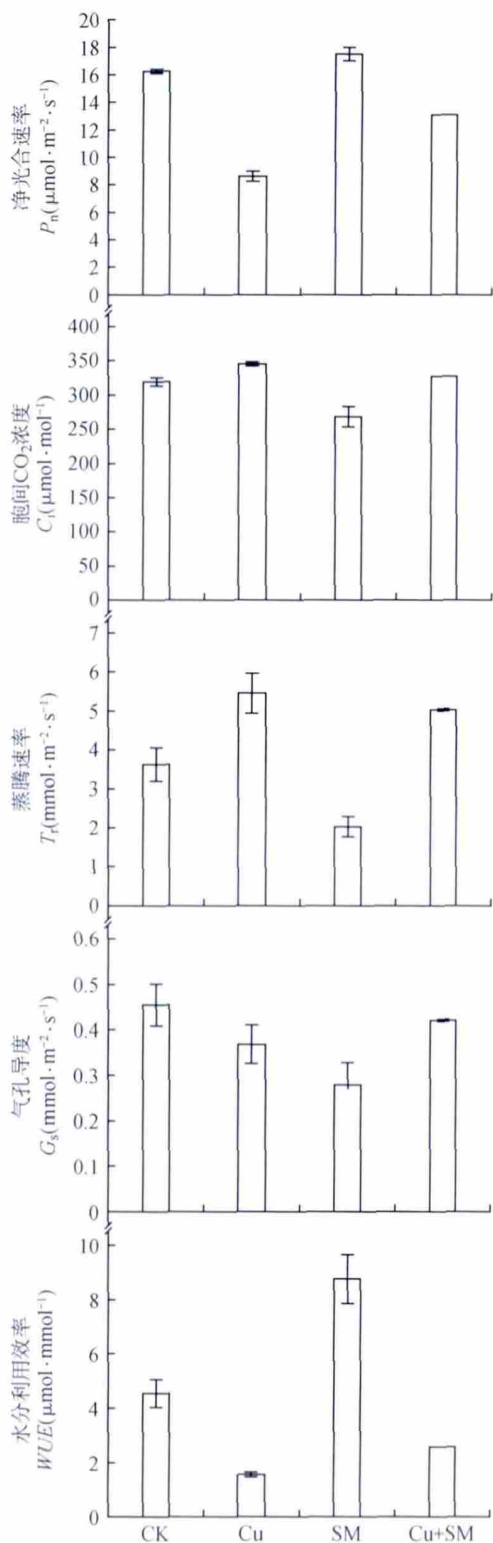


图2 铜胁迫下接种土壤微生物对海州香薷叶片的净光合速率( $P_n$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、水分利用效率( $WUE$ )的比较(平均值  $\pm$  标准误)

Fig. 2 Comparison  $P_n$ ,  $C_i$ ,  $T_r$ ,  $G_s$  and  $WUE$  in the leaves of *E. splendens* with soil microbes inoculation under copper stress (Mean  $\pm$  SE)

(图2表1);  $P_n$ 、 $WUE$  低于 CK, 分别降低 47.4% 和 65.5%; 而  $T_r$ 、 $C_i$  较 CK 分别提高 50.6% 和 7.9%。而接种土壤微生物使得 Cu 胁迫下植株叶片的  $P_n$ 、 $WUE$ 、 $G_s$  显著增加, 分别提高 52.6%、64.9% 和 14.1%。说明 Cu 胁迫抑制了海州香薷叶片的光合作用, 而接种土壤微生物能够提高植株的光合能力。

### 2.3 铜胁迫条件下土壤微生物对海州香薷叶片叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光是表示光抑制的良好指示和探针, 通过对荧光参数的分析, 可以得到有关光能利用的信息。测定结果见表 2 和表 3。接种土壤微生物对初始荧光( $F_0$ ) 和最大光化学效率( $F_v/F_m$ ) 有显著性影响, 与 CK 相比,  $F_0$  增加 3.7%。无论接种土壤微生物与否, Cu 胁迫对  $F_0$ 、 $F_v/F_m$  均有显著性影响, 与 CK 相比, Cu 胁迫处理的  $F_v/F_m$  降低 8.4%、 $F_0$  提高 32.7%; 而接种土壤微生物后使 Cu 胁迫下植株叶片  $F_v/F_m$  提高 4.8%、 $F_0$  降低 16.3%, 差异显著。总之, 接种土壤微生物能够缓解 Cu 胁迫对海州香薷叶片 PS II 的影响。

### 3 讨论

土壤微生物与植物相互作用的净效果对植物生长、适合度、碳汇、营养循环等均具有重要影响<sup>[14]</sup>, 并可进一步影响植物群落的生产力、多样性和组成, 影响生态系统的功能。有研究表明, Cu 胁迫能直接影响植物的光合作用和光合器官活性<sup>[15]</sup>。气孔导度( $G_s$ ) 是指植物气孔传导  $CO_2$  和水汽的能力, 影响植物蒸腾和光合速率的重要因子<sup>[16]</sup>。根据 Farquhar 与 Sharkey 的观点, 如果胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ ) 和净光合速率( $P_n$ ) 变化方向相反, 且气孔限制值( $L_s$ ) 值减小, 则认为  $P_n$  下降归因于非气孔限制的结果<sup>[17]</sup>。根据简化计算公式  $L_s = 1 - C_i/C_o$  ( $C_o$  为叶外  $CO_2$  浓度, 本研究中  $C_o$  为  $400 \mu mol \cdot mol^{-1}$ )。在本研究中 Cu 胁迫下海州香薷  $P_n$  降低的同时  $G_s$  也下降, 且  $L_s$  和  $C_i$  成反比例关系。因此可以说明 Cu 胁迫抑制海州香薷光合作用的主要原因是叶肉细胞同化能力下降, 即非气孔因素造成的。本研究发现在 Cu 胁迫下接种土壤微生物的植株水分利用效率( $WUE$ )、 $G_s$ 、 $P_n$  均有显著提高, 而  $C_i$  则下降。可能是由于接种土壤微生物能缓解因 Cu 胁迫引起叶肉细胞光合能力下降, 使得  $C_i$  降低, 进而促进了气孔的开放,  $C_s$  提高, 有利于  $CO_2$  扩散到叶片内和植物的气体交换, 为光合作用提供更多的原料, 使植株的光合速率加快。

表 2 铜胁迫下接种土壤微生物对海州香薷叶片叶绿素荧光参数的比较(平均值 ± 标准误)

Table 2 Comparison chlorophyll fluorescence parameters in the leaves of *E. splendens* with soil microbes inoculation under copper stress( Mean ± SE)

叶绿素荧光参数 Chlorophyll fluorescence parameters	对照 CK	添加铜 Addition of copper	接种土壤微生物 Soil microbes inoculation	添加铜 + 接种土壤微生物 Addition of copper and soil microbes inoculation
初始荧光( $F_o$ ) Minimal fluorescence	473.333 ± 15.456c	628.333 ± 9.877a	490.667 ± 15.336c	526.000 ± 0.816b
最大荧光( $F_m$ ) Maximal fluorescence	2 369.000 ± 75.171ab	2 268.000 ± 13.367bc	2 422.000 ± 61.106a	2 176.667 ± 32.500c
最大光化学效率( $F_v/F_m$ ) Maximal efficiency of PS II photochemistry	0.799 ± 0.001a	0.723 ± 0.006c	0.797 ± 0.002a	0.758 ± 0.003b

表 3 铜胁迫与接种土壤微生物对海州香薷叶片叶绿素荧光参数、相对叶绿素含量影响的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA of the effects of copper stress and soil microbes inoculation on the chlorophyll fluorescence parameters and relative chlorophyll content of *E. splendens* leaves

变异来源 Source of variations	自由度 $df$	初始荧光 $F_o$	最大荧光 $F_m$	最大光化学效率 $F_v/F_m$	相对叶绿素含量 Relative chlorophyll content
主效应 Main					
添加铜 Addition of copper	1	126.667 **	22.590 **	498.370 **	156.928 **
接种土壤微生物 Soil microbes inoculation	1	25.262 **	0.277	39.523 **	78.820 **
交互效应 Interaction					
添加铜 + 接种土壤微生物 Addition of copper and soil microbes inoculation	1	50.070 **	3.923	51.621 **	8.249 **
误差 Error	8				

植物细胞中的叶绿素是光合作用中重要的一类色素分子和重要物质,其含量的高低在很大程度上反应了植物的生长状况和叶片的光合能力<sup>[18]</sup>。当植物受到逆境胁迫时,植物叶绿素含量会受到不同程度的破坏。已有的研究表明,在低浓度下 Cu 对叶绿素有一定的刺激作用,但是如果浓度过高,叶绿素含量将随着 Cu 处理浓度的增加而降低<sup>[19]</sup>。Sannazzaro 等<sup>[20]</sup>发现盐胁迫下给豆科植物接种根内球囊霉(*Glomus intraradice*)能增加植物叶片的叶绿素含量。本研究中,即无论是否接种土壤微生物,与 CK 相比,Cu 胁迫均降低海州香薷叶片的相对叶绿素含量。Cu 胁迫下,接种土壤微生物,能够提高海州香薷叶片的相对叶绿素含量;单一接种土壤微生物也能显著增加相对叶绿素含量。可能原因是土壤微生物促进了植物对土壤中的矿质营养元素的吸收,促进海州香薷叶片叶绿体的形成和叶绿素的合成速率。这说明接种土壤微生物后,海州香薷可通过提高相对叶绿素含量进而提高植物的净光合速率,增强光合效率。这也可能是土壤微生物缓解 Cu 胁迫下海州香薷  $P_n$  下降的原因之一。

叶绿素荧光包含了十分丰富的光合作用过程

变化的信息,被视为植物光合作用与环境关系的内在探针,为植物抗性生理研究提供方便。初始荧光( $F_o$ )反映的是光系统(PS II)所有反应中心处于完全开时的荧光产量,在胁迫条件下, $F_o$ 的升高间接地反映了 PS II 反应中心受到破坏或 PS II 反应中心电子传递受阻。 $F_v/F_m$  值变化表示 PS II 的最大光能转化效率,常被用来作为环境胁迫程度的指标和探针<sup>[21]</sup>。在没有环境胁迫的情况下,植物暗适应后的  $F_v/F_m$  值通常在 0.8 以上<sup>[22]</sup>。本研究中,Cu 胁迫条件导致海州香薷叶片  $F_o$  显著上升和  $F_v/F_m$  明显降低。这说明 Cu 胁迫下,海州香薷植株 PS II 反应中心受到了抑制,光合活性下降。已有的研究也表明,Cu 胁迫可导致  $F_v/F_m$  下降<sup>[23]</sup>。而接种土壤微生物使 Cu 胁迫下海州香薷叶片  $F_v/F_m$  明显提高, $F_o$  显著降低,说明接种土壤微生物能够减轻 Cu 胁迫对海州香薷叶片 PS II 反应中心的抑制,提高 PS II 中心的活性和光能转化效率,从而有助于海州香薷的光合能力的提高,缓解 Cu 胁迫对植株的影响。

综上所述,土壤微生物可通过降低植株叶片对水分的消耗量,提高水分利用效率、叶绿素含量以

及植株的气体交换,改善 Cu 胁迫对海州香薷叶片光合器官造成的抑制,增加叶肉细胞的光合活性,最终提高海州香薷的光合能力,从而有利于植株的生长。但土壤微生物是一个数量庞大、种类丰富的群落,包含着有益和致病各种真菌、细菌、放线菌等,加上相互之间存在着错综复杂的作用,使其对植株的光合特性比对其它单一接种微生物更加复杂。

## 参 考 文 献

1. Li J M, Jin Z X, Gu Q P. Effect of plant species on the function and structure of the bacterial community in the rhizosphere of lead-zinc mine tailing in Zhejiang, China [J]. Canadian Journal of Microbiology 2011, 57(7): 569-577.
2. Mendez M O, Neilson J W, Maier R M. Characterization of a bacterial community in an abandoned semiarid lead-zinc mine tailing site [J]. Applied and Environmental Microbiology 2008, 74(12): 3899-3907.
3. Adriaensens K, Vralstad T, Noben J P, et al. Copper-adapted *Suillus luteus*, a symbiotic solution for pines colonizing Cu mine spoils [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71: 7279-7284.
4. Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota [J]. Science 2004, 304: 1629-1633.
5. Rodriguez R, Redman R. More than 400 million years of evolution and some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis [J]. Journal of Experimental Botany 2008, 59: 1109-1114.
6. Rodriguez R J, Henson J, van Volkenburgh E, et al. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis [J]. The ISME Journal 2008, 2: 404-416.
7. Lal S, Tabacchioni S. Ecology and biotechnological potential of *Paenibacillus polymyxa*: a minireview [J]. Indian Journal of Microbiology 2009, 49: 2-10.
8. 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1977, 66: 342-343.
9. 王发园, 林先贵, 尹春. 丛枝菌根真菌对海州香薷生长及其 Cu 吸收的影响 [J]. 环境科学 2005, 6(5): 74-180.
10. 倪亮, 石伟勇, 颜军, 等. 海州香薷黄酮分布及其对植物病原真菌抑制效果的研究 [J]. 科技通报 2010, 26(4): 546-549.
11. 褚朝森, 王晓丽, 潘卫东, 等. 海州香薷开发应用价值探讨 [J]. 安徽医药 2012, 16(4): 535-536.
12. Choi E J, Kim T, Kim G H. Antioxidant effects of *Elsholtzia splendens* extract on DMBA-induced oxidative stress in mice [J]. Food Science and Biotechnology, 2008, 17(6): 1341-1344.
13. Hang H X, Zhang F Q, Xia Y, et al. Excess copper induces production of hydrogen peroxide in the leaf of *Elsholtzia haichowensis* through apoplastic and symplastic CuZn-superoxide dismutase [J]. Journal of Hazardous Materials, 2010, 178(1-3): 834-843.
14. Kulmatiski A, Beard K H, Stevens J R, et al. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review [J]. Ecology Letters, 2008, 11: 980-992.
15. Morelli E, Scarano G. Copper-induced changes of non-protein thiols and antioxidant enzymes in the marine microalga *Phaeodactylum tricorutum* [J]. Plant Science, 2004, 167(2): 289-296.
16. 马金娥, 金则新, 张文标. 濒危植物夏蜡梅及其伴生植物的光合日进程 [J]. 植物研究 2007, 27(6): 708-714.
17. Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.
18. 谷艳芳, 丁圣彦, 李婷婷, 等. 盐胁迫对冬小麦幼苗干物质分配和生理生态特性的影响 [J]. 生态学报 2009, 29(2): 840-845.
19. 李锋民, 熊治廷, 胡洪营. 海州香薷对铜的蓄积及铜的毒性效应 [J]. 环境科学 2003, 24(3): 30-34.
20. Sannazzaro A I, Ruiz O A, Alberto E O, et al. Alleviation of salt stress in *Lotus glaber* by *Glomus intraradices* [J]. Plant and Soil 2006, 285(1-2): 279-287.
21. Figueroa M E, Fernández-Baco L, Luque T, et al. Chlorophyll fluorescence, stress and survival in populations of Mediterranean grassland species [J]. Journal of Vegetation Science, 1997, 8(6): 881-888.
22. Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.
23. 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.