

镉胁迫对黄瓜幼苗光合和叶绿素荧光特性的影响

刘劲松¹, 石 辉¹, 李秧秧²

(1. 西安建筑科技大学 环境与市政工程学院, 西安 710055;

2. 西北农林科技大学 水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:通过室内水培试验,研究了不同浓度镉处理(0, 25, 50, 100, 200 $\mu\text{mol/L}$)对黄瓜幼苗叶片光合及叶绿素荧光特性的影响。结果表明:镉胁迫第 4 天,净光合速率、气孔导度和蒸腾速率已显著下降,但细胞间隙 CO_2 浓度变化不大;叶绿素相对含量仅在 200 $\mu\text{mol/L}$ 镉胁迫时下降;叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、Yield 和 ETR 变化不大,表明 200 $\mu\text{mol/L}$ 以下镉处理光合下降的主要原因是气孔因素。在胁迫第 8 天,所有镉处理净光合速率、气孔导度、蒸腾速率进一步下降,细胞间隙 CO_2 浓度上升,叶绿素相对含量和除 NPQ 外的所有荧光参数也显著下降,表明此时光合下降与非气孔因素如叶绿素相对含量下降和原初光化学反应受到伤害等有关。50 $\mu\text{mol/L}$ 镉胁迫导致除 NPQ 外的所有荧光参数出现一低谷值,原因可能与镉胁迫引起的严重 Fe 缺乏有关。

关键词:镉胁迫; 黄瓜幼苗; 光合作用; 荧光特性

中图分类号:X592; S642.2; S601

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2011)05-0187-04

Effects of Cd^{2+} Stress on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence Characteristics of Cucumber Seedlings

LIU Jin-song¹, SHI Hui¹, LI Yang-yang²

(1. School of Environmental and Municipal Engineering, Xi'an University of Architecture and

Technology, Xi'an 710055, China; 2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The effects of different concentrations of cadmium (0, 25, 50, 100, 200 $\mu\text{mol/L}$) on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of cucumber seedlings were studied with a solution culture. The results showed that net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) greatly decreased but intercellular CO_2 concentration (C_i) showed no change at the 4th day of cadmium stress, relative chlorophyll content only decreased at 200 $\mu\text{mol/L}$ cadmium treatment, while major PSII fluorescence parameters (the maximal photochemical efficiency of PSII F_v/F_m , the actual photochemical efficiency of PSII in the light Yield and electron transport rate ETR) did not change, indicating a stronger stomatal limitation in the decline of photosynthesis for those treatments with cadmium lower than 200 $\mu\text{mol/L}$. On the 8th day of cadmium, net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration decreased more sharply with the increase of intercellular CO_2 concentration (C_i), relative chlorophyll content and major fluorescence parameters except NPQ also decreased, implying a stronger nonstomatal limitation such as decreased chlorophyll content and destroyed PSII primary reaction. The lower value of main fluorescence parameters except NPQ at 50 $\mu\text{mol/L}$ cadmium treatment on the 8th day might be related with serious Fe deficiency caused by cadmium stress.

Key words: cadmium stress; cucumber seedling; photosynthesis; fluorescence

镉是一种重要的环境污染物,自 20 世纪 50 年代日本出现“水俣病”、“骨痛病”以来,人们就开始对镉

污染引起的生态危机予以高度重视。围绕镉对植物的危害方面作了很多的研究,主要集中在对植物生长

和细胞分裂、光合作用、气孔功能、酶活性、水分关系、离子外渗、激素代谢等的影响上^[1-2]。其中光合作用是植物生长和产量形成的物质基础,关于镉对光合作用的影响也有不少研究,研究结果表明:镉对光合作用有严重的抑制作用^[3-7],但抑制的原因一直存在争议^[8]。在镉胁迫的三叶草、苜蓿和大豆上,净光合速率和蒸腾的抑制程度呈线性关系提示光合速率降低主要是由于气孔的关闭^[3];在矮菜豆上,镉导致光合速率降低是由于气孔阻力和叶肉细胞对 CO_2 扩散阻力的共同增加所致^[4];在大麦上,镉主要通过降低光合色素含量来抑制植物的光合作用^[5];在西红柿上观察到镉降低了叶片 PSII 的活性,但对 PSI 活性影响不大^[6];在菠菜上发现镉对 Calvin 循环的影响大于对 PSII 活性的影响^[7]。由于植物种类、镉浓度和生长环境的差异,引起光合作用降低的主要原因并不一致。黄瓜是我国食用的主要熟菜之一,其多在城郊种植,污水灌溉、大量磷肥施用及城市废气等致使其镉含量很易超标,导致生长受阻,产量降低。为此,本文通过研究镉胁迫对黄瓜幼苗叶片光合和荧光特性的影响,试图揭示镉胁迫降低黄瓜叶片光合作用的机理,为植物镉污染生理机制的阐释和土壤环境污染的生物修复提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 供试材料

实验黄瓜种子为“津春四号”,由天津科润农业科技股份有限公司黄瓜研究所生产。采用水培试验。精选的黄瓜种子,吸胀 24 h 后,置于铺有双层滤纸的培养皿内,用双层纱布覆盖,在 25~30℃ 室温下萌发,萌发过程中保持滤纸湿润。待黄瓜种子萌发后,播入装有石英砂的白瓷盘内,自然光照,并保持石英砂湿润。当幼苗长出两片真叶时,选择整齐一致的黄瓜幼苗移入 10 L 的塑料盘内,用 1/2 Hoagland 营养液进行培养,并保持通气,培养时光照为 $650 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,温度为 28℃ 左右。培养 5 d 后,用全 Hoagland 营养液培养 7 d,然后用含镉的 Hoagland 全营养液进行胁迫处理,镉的浓度设定为:0, 25, 50, 100, 200 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 5 个梯度,用氯化镉($\text{CdCl}_2 \cdot 21/2\text{H}_2\text{O}$)配置,其设置参照国家土壤环境质量标准值(GB15618—995)的上限(镉含量 $\leq 1.0 \text{ mg}/\text{kg}$,如土壤含水量以 10% 计,土壤溶液的镉含量上限为 $10.0 \text{ mg}/\text{kg}$,接近于本研究的 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$)和其它研究者在蔬菜上进行镉污染机理研究所设置的浓度梯度^[9-10],每个浓度梯度设置 4 个重复。在镉胁迫的第 4 天和第 8 天测定其生长、光合及叶绿素荧光参数。

1.2 测定项目及方法

叶面积和生物量:叶片用扫描仪扫描后,用 DT—SCAN 分析软件(英国 Delta—T 公司, Delta—scan 2.03 版)测定。地上部和根鲜样在 105℃ 下杀青 15 min, 75℃ 下烘干 24 h 称其干重,二者干重之和即为生物量。

光合气体交换:用 Li—6400 型光合仪(美国 Li—Cor 公司)测定最上部完全展开叶的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、细胞间二氧化碳浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)。测定时 CO_2 气体采自相对稳定的 3~4 m 的空中,光量子通量密度为 $1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,叶室温度 28℃ 左右,每次测定于上午 9:00—11:30 进行。

叶绿素荧光参数:叶绿素荧光采用叶绿素荧光成像仪(德国 WALZ 公司的 Imaging—PAM Chlorophyll II Fluorometer)进行测定。测定前将活体植株置于暗箱内适应 30 min,选取最上部完全展开叶,在软件的 Kinetics 窗口检测各叶绿素荧光参数的动力学变化曲线,相应的数据可直接从 Report 窗口导出。相关的叶绿素荧光参数分别包括:PSII 最大原初光能转化效率(F_v/F_m)、PSII 实际量子产量(Yield)、光化学荧光猝灭系数(qP)、非光化学荧光猝灭系数(NPQ)和电子传递速率(ETR)。

叶绿素相对含量:采用日本产 SPAD502 叶绿素计测定黄瓜植株最上部展开叶的叶绿素含量,每片叶上测定 5 次,取其平均值。

所有测定项目重复至少 3 次。数据均采用 Microsoft excel 作图,并用 SPSS 16.0 软件进行方差分析和多重比较。

2 结果与分析

2.1 镉胁迫对黄瓜幼苗生长的影响

镉胁迫第 4 天,所有镉处理的叶面积已显著低于对照,表明镉对叶片延伸生长有严重的抑制作用;25, 50 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 的地上部干重、根干重和生物量与对照相比无明显差异,但 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 和 200 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 处理的地上部干重和生物量则显著低于对照。100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 及其以下镉处理的根干重之间无显著差异,但 200 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 处理的根干重则显著低于其他处理(表 1)。镉胁迫第 8 天,所有镉处理的叶面积、地上部干重和生物量显著低于对照,根干重除 25 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 处理与对照差异不显著外,其余处理与对照间的差异均达到了显著水平(表 1)。表明镉对地上部生长的抑制作用要相对大于根;随着镉胁迫浓度的升高和胁迫时间的延长,镉对黄瓜幼苗生长的抑制作用逐渐增大,毒害作用增强。

表 1 镉胁迫处理对黄瓜幼苗生长的影响

胁迫时间/d	镉浓度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)	叶面积/ (10^{-2}m^2)	地上部干重/g	根干重/g	生物量/g
4	0	$5.22 \pm 0.17\text{a}$	$1.12 \pm 0.06\text{a}$	$0.17 \pm 0.03\text{a}$	$1.29 \pm 0.09\text{a}$
	25	$4.54 \pm 0.17\text{bc}$	$1.00 \pm 0.05\text{ab}$	$0.16 \pm 0.01\text{a}$	$1.16 \pm 0.06\text{ab}$
	50	$4.36 \pm 0.07\text{c}$	$0.98 \pm 0.13\text{ab}$	$0.15 \pm 0.02\text{a}$	$1.13 \pm 0.14\text{ab}$
	100	$3.44 \pm 0.07\text{de}$	$0.94 \pm 0.07\text{b}$	$0.16 \pm 0.01\text{a}$	$1.10 \pm 0.08\text{b}$
	200	$3.28 \pm 0.03\text{e}$	$0.71 \pm 0.05\text{c}$	$0.09 \pm 0.02\text{b}$	$0.80 \pm 0.07\text{c}$
8	0	$10.20 \pm 0.42\text{a}$	$3.18 \pm 0.18\text{a}$	$0.42 \pm 0.04\text{a}$	$3.60 \pm 0.22\text{a}$
	25	$6.35 \pm 0.12\text{b}$	$2.14 \pm 0.01\text{b}$	$0.39 \pm 0.01\text{a}$	$2.53 \pm 0.41\text{b}$
	50	$5.36 \pm 0.19\text{c}$	$1.62 \pm 0.04\text{cd}$	$0.33 \pm 0.03\text{b}$	$1.95 \pm 0.01\text{cd}$
	100	$3.33 \pm 0.19\text{d}$	$1.48 \pm 0.22\text{d}$	$0.26 \pm 0.03\text{c}$	$1.74 \pm 0.32\text{d}$
	200	$2.64 \pm 0.07\text{e}$	$1.22 \pm 0.10\text{e}$	$0.17 \pm 0.03\text{d}$	$1.39 \pm 0.13\text{e}$

注: 每列中数值旁的字母为单因素方差分析—LSD 法检多重比较的结果, 不同字母表示差异达 5% 显著水平。

2.2 镉胁迫对黄瓜幼苗光合气体交换参数和叶绿素含量的影响

镉胁迫第 4 天, 净光合速率、气孔导度和蒸腾速率已显著下降, 但细胞间隙 CO_2 浓度变化不大; 胁迫第 8 天, 净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均显著下降, 但细胞间隙 CO_2 浓度则显著上升(表 2、图 1)。镉胁迫第 4 天时, 25, 50, 100, 200 $\mu\text{mol/L}$ 镉处理的黄瓜幼苗叶净光合速率与对照相比分别下降了 22.2%, 33.8%, 46.6%, 56.5%; 胁迫第 8 天时, 25, 50, 100, 200 $\mu\text{mol/L}$ 镉处理的黄瓜幼苗叶净光合速率与对照相比分别下降了 30.5%, 48.9%, 60.2%, 74.6%, 镉浓度愈大、胁迫时间愈长, 净光合速率下降愈严重(图 1)。气孔导度和蒸腾速率也表现出同样的趋势。25,

50 $\mu\text{mol/L}$ 镉处理净光合速率和气孔导度的下降速率明显大于 100, 200 $\mu\text{mol/L}$ 镉处理。

表 2 光合、叶绿素相对含量和荧光参数的单因素方差分析

指标	胁迫第 4 天	胁迫第 8 天
$P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	* *	* *
$G_s/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	* *	* *
$C_i/(\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1})$	ns	* *
$T_r/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	* *	* *
叶绿素相对含量(SPAD)	*	* *
F_v/F_m	ns	*
Yield	ns	* *
qP	*	* *
NPQ	* *	ns
ETR	ns	* *

注: * $P < 0.05$, * * $P < 0.01$, ns 表示不显著。

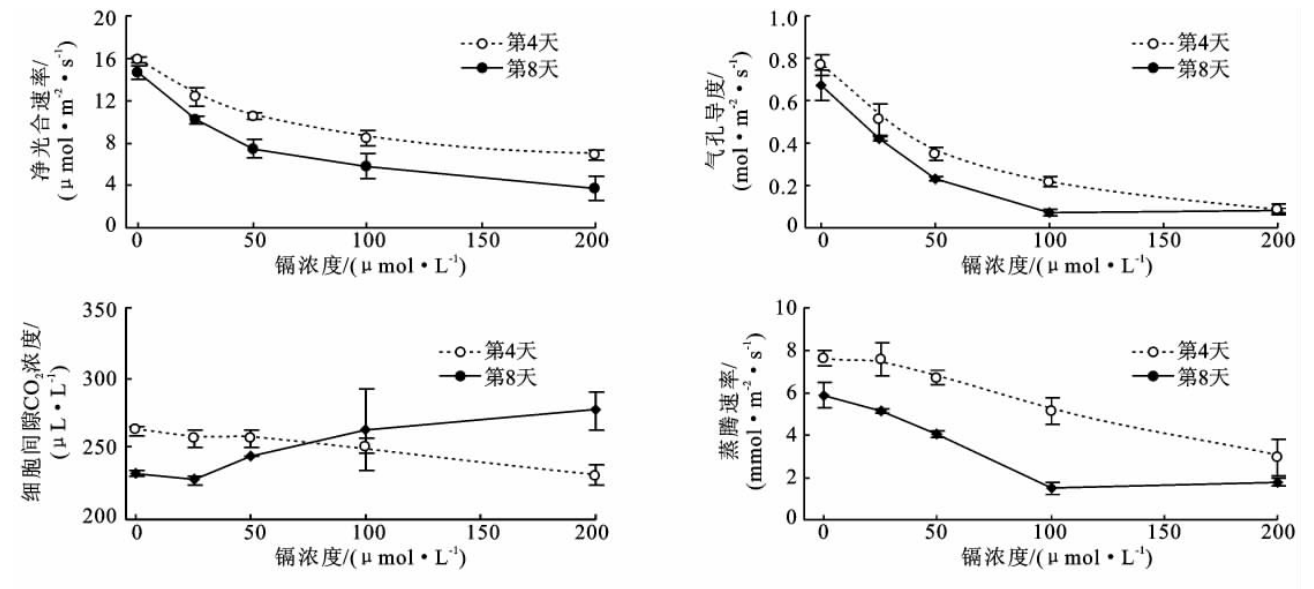


图 1 镉胁迫对黄瓜幼苗叶光合气体交换的影响

2.3 不同镉浓度对黄瓜幼苗叶绿素含量及荧光特性的影响

镉胁迫第 4 天, 200 $\mu\text{mol/L}$ 镉处理的叶绿素含量显著低于对照, 而其它处理与对照相比无差异(表 2)。胁迫第 8 天, 25, 50, 100, 200 $\mu\text{mol/L}$ 镉处理的

叶绿素相对含量分别比对照下降了 15%, 23.9%, 30.8% 和 60.7%(图 2)。

镉胁迫 4 天时, 最大光能转化效率 F_v/F_m 无显著变化; 尽管 PSII 实际光量子产量 Yield 和表观电子传递速率 ETR 都出现降低的趋势, 但其差异并不

显著;光化学荧光猝灭系数 qP 则显著降低,非光化学荧光系数 NPQ 显著增加,表明这时 PSII 原初光化学反应受伤害并不大,叶片可通过有效的热耗散机制来保护 PSII。胁迫第 8 天时,非光化学荧光猝灭系数 NPQ 变化不大,其它荧光参数都呈现出显著的下

降,表明此时 PSII 原初光化学反应已受到严重伤害。胁迫第 8 天,除 NPQ 外的所有荧光参数在 $50 \mu\text{mol/L}$ 出现一个明显的 V 型低谷,其后随镉浓度增加有所恢复, $200 \mu\text{mol/L}$ 镉处理导致非光化学荧光猝灭系数 NPQ 除外的所有荧光参数降低(表 2、图 2)。

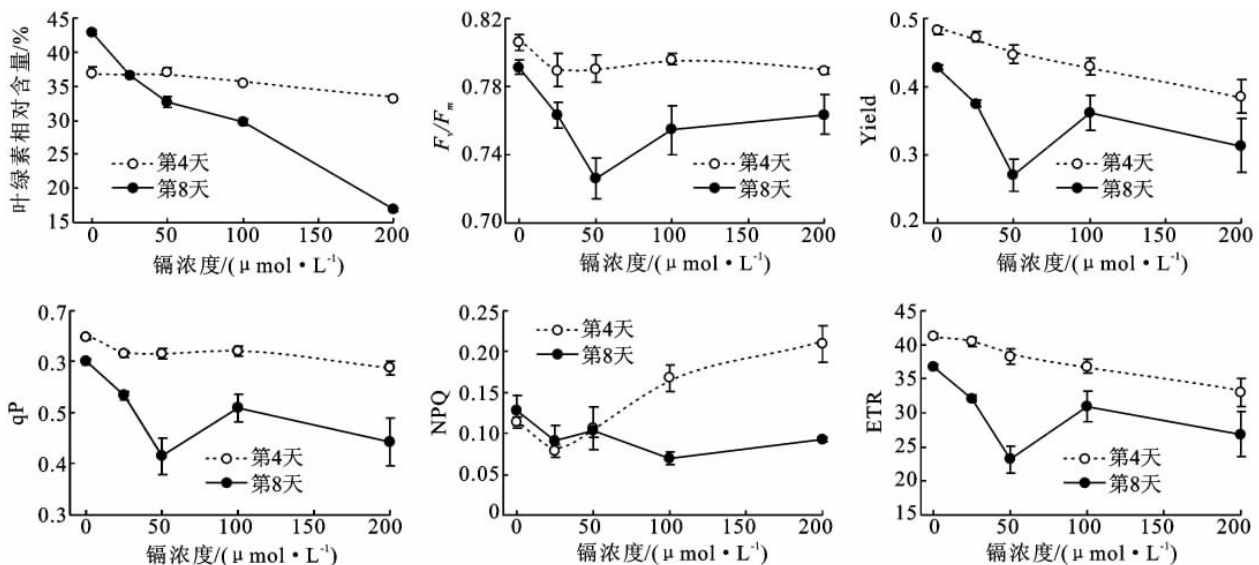


图 2 不同镉胁迫浓度对黄瓜幼苗叶片叶绿素及荧光特性的影响

3 讨论

本研究证实: $25 \mu\text{mol/L}$ 及其以上镉处理对黄瓜生长有明显的抑制作用,这与镉对光合作用有显著的抑制作用有关。镉胁迫对光合作用的伤害机理一直存在争议,可能是气孔因素和非气孔因素如叶绿素含量、光呼吸、Rubisco 活性、RUBP 的再生以及反应中心 PSII 的光化学效率、Mehler 反应等在起作用。从本研究看,镉胁迫的第 4 天, $100 \mu\text{mol/L}$ 及其以下镉处理的净光合速率和气孔导度已显著下降,但细胞间隙 CO_2 浓度无变化,叶绿素相对含量和叶绿素荧光参数(PSII 原初光能转化效率 F_v/F_m 、PSII 实际光能转化效率 Yield 和表观电子传递速率 ETR)均未随镉浓度增加而发生变化,表明这时导致光合速率降低主要是气孔限制,而 $200 \mu\text{mol/L}$ 镉处理净光合速率下降的同时,叶绿素含量也在下降,表明其光合下降可能由气孔和非气孔因素共同决定。在胁迫第 8 天,所有镉胁迫处理的净光合速率、气孔导度进一步下降,但细胞间隙 CO_2 浓度则显著上升,表明这时光合下降的主要原因是非气孔限制,叶绿素含量和荧光参数也证明了这点。胁迫第 8 天叶绿素相对含量显著下降,叶绿素荧光参数 PSII 原初光能转化效率 F_v/F_m 、PSII 实际光能转化效率 Yield、光化学荧光猝灭系数 qP 和表观电子传递速率 ETR 均显著下降,但荧光参数 NPQ 无显著变化, NPQ 反映了 PSII 吸收的光能

不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分, NPQ 无显著变化可能与此时热耗散机制受到破坏有关,叶绿素荧光特性表明这时 PSII 原初光化学反应受镉伤害严重。因此此时光合速率的下降主要可能与非气孔因素如叶绿素含量下降和 PSII 原初光化学反应受到伤害等有关。在水稻、小白菜上也发现严重镉胁迫导致光合速率的降低与原初光化学反应受到破坏有关^[11-12]。

值得注意的是镉胁迫第 8 天 PSII 荧光参数 F_v/F_m 、Yield、 qP 和 ETR 在 $50 \mu\text{mol/L}$ 镉处理上均出现一低谷值,其产生的原因尚不清楚。镉胁迫导致 Fe 的缺乏,且这种现象在低浓度镉处理比高浓度镉处理上表现得更为严重^[13],原因可能与低浓度镉使生长受抑制较小,而高浓度镉严重抑制生长从而降低了其养分需求。我们推测 $50 \mu\text{mol/L}$ 镉处理上荧光参数的降低可能与镉引起的严重 Fe 缺乏有关,但有待于进一步的实验验证。

参考文献:

- [1] Prasad M N V. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants[J]. Environmental and Experimental Botany, 1995, 35(4): 525-545.
- [2] 张金彪, 黄维南. 镉对植物的生理生态效应的研究进展[J]. 生态学报, 2000, 20(3): 514-523.

分对土壤理化性质的改良作用,不同林分对土壤理化性质的改良侧重不同,适宜密度的刺槐林(林分密度 $1\ 200\sim 1\ 700$ 株/ hm^2)及油松林在土壤中养分储量大,供给养分及土壤持水性较佳,侧柏林对改良土壤孔隙度、土壤水分、降低土壤容重方面改良效果佳,此处为径流林业试验样地,对于干旱缺水的黄土地区,此类植被配置模式显得尤为重要;白榆林在土壤氮素供应及降低土壤容重方面优势突出;油松刺槐混交林除了在土壤供给养分方面表现良好,在其他因子上的表现一般。本文只是针对表层土壤进行了研究,此配置模式在深层次土壤理化性质改良方面的研究还有待探讨。此外,试验区刺槐、油松、白榆等优势树种在因子评分中表现俱佳,说明在黄土高原人工造林取得了实践性的成功。

聚类分析表明同一类林分对土壤理化性质方面的改良差异较小,并在土壤理化性质某些主因子方面存在相似性,聚类结果与因子分析结果基本吻合,且不同林分下林下植被多样性也与因子得分地基本一致,说明因子分析及聚类结果能更客观、量化地反映土壤的质量,有助于进行人工造林时根据不同树种对土壤理化性质改良方向上配置不同的措施。

参考文献:

- [1] 赵其国,孙波,张桃林. 土壤质量与持续环境[J]. 土壤, 1997(3):113-120.
 - [2] 张俊华,常庆瑞,贾科利,等. 黄土高原植被恢复对土壤肥力质量的影响研究[J]. 水土保持学报,2003,17(4): 38-41.
 - [3] 彭文英,张科利,陈瑶,等. 黄土坡耕地退耕还林后土壤性质变化研究[J]. 自然资源学报,2005,20(2):272-278.
 - [4] 黄和平. 皇甫川流域植被恢复对改善土壤肥力的作用研究[J]. 水土保持通报,2005,25(3):37-40.
 - [5] 陆树华,李先琨,吕仕洪,等. 桂林红壤侵蚀区植被恢复过程的土壤理化性质变化[J]. 广西科学,2006,13(1): 52-57.
 - [6] 王树力. 不同经营类型红松林对汤旺河流域土壤性质的影响[J]. 水土保持学报,2006,25(2):90-93.
 - [7] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析[M]. 上海: 上海科学技术出版社,1978.
 - [8] 王政权,王庆成. 森林土壤物理性质的空间异质性研究[J]. 生态学报,2000,20(6):945-950.
 - [9] 张雷明,上官周平. 黄土高原土壤水分与植被生产力的关系[J]. 干旱区研究,2002,19(4):59-63.
 - [10] 张继义,赵哈林. 植被(植被群落)稳定性研究评述[J]. 生态学杂志,2003,22(4):42-48.
 - [11] Malo D D, Schumacher T E, Doolittle J J. Long-term cultivation impacts on selected soil properties in the northern Great Plains[J]. Soil & Tillage Research, 2005,81:277-291.
 - [12] 华孟,王坚. 土壤物理学[M]. 北京:北京农业大学出版社,1993.
 - [13] Verma R K, Kapoor K S, Rawat R S, et al. Analysis of plant diversity in degraded and plantation forests in Kunihar Forest Division of Himachal Pradesh[J]. Indian Journal of Forestry,2005,28(1):11-16.
 - [14] 曹世杰,王小青,徐会霞. 蒙山几个树种改良土壤物理性状的作用探讨[J]. 山东林业科技,2002(5):10-11.
- ~~~~~
- (上接第190页)
- [3] Huang C Y, Bazzazz F A, Vanderhoeff L N. The inhibition of soybean metabolism by cadmium and lead[J]. Plant Physiology,1974,54:122-124.
 - [4] Krupa Z, Oquist G, Huner N P A. The effects of cadmium on photosynthesis of *Phaseolus vulgaris*: a fluorescence analysis[J]. Physiologia Plantarum,1993,88: 626-630.
 - [5] Stobart A K, Griffiths W T, Ameen-Bukhari I, et al. The effect of Cd^{2+} on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley[J]. Physiologia Plantarum,1985,63: 293-298.
 - [6] Siedlecka A, Krupa Z. Interaction between cadmium and iron and its effects on photosynthetic capacity of primary leaves of *Phaseolus vulgaris*[J]. Plant Physiology and Biochemistry,1996,34:833-841.
 - [7] Baszynski T, Wajda L, Krol M, et al. Photosynthetic activities of cadmium-treated tomato plants[J]. Physiologia Plantarum,1980,48:365-370.
 - [8] Clijsters H, Assche F. Inhibition of photosynthesis by heavy metals[J]. Photosynthesis Research,1985,7:31-40.
 - [9] 冯建鹏,史庆华,王秀峰,等. 镉对黄瓜幼苗光合作用、抗氧化酶和氮代谢的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2009,15(4):970-97.
 - [10] López-Millán A F, Sagardoy R, Solanas M, et al. Cadmium toxicity in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants grown in hydroponics[J]. Environmental and Experimental Botany,2009,65:376-385.
 - [11] 孙光闻,朱祝军,方学智,等. 镉对小白菜光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(5):700-703.
 - [12] 徐红霞,翁晓燕,毛伟华,等. 镉胁迫对水稻光合、叶绿素荧光特性和能量分配的影响[J]. 中国水稻科学, 2005,19(4):338-342.
 - [13] Larbi A, Abadia M F, Abadia J. Fe resupply to Fe-deficient sugar beet plants leads to rapid changes in the violaxanthin cycle and other photosynthetic characteristics without significant de novo chlorophyll synthesis[J]. Photosynthesis Research,2004,79:59-69.