

三叶橡胶光合作用能力和抗氧化系统以及单萜类物质对茉莉酸的响应

陈军文^{1,2} 曹坤芳¹

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 666303)

(2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 用茉莉酸 (JA) 处理三叶橡胶, 分别在 JA 处理 1、24、48、72、96、120 h 后, 分析三叶橡胶光合作用能力和抗氧化系统活性以及单萜类物质的变化。结果发现, 与对照相比, 用 JA 处理的三叶橡胶的叶片最大净光合速率和气孔导度显著下降, 光系统 II 潜在最大光化学效率和内在光化学效率也明显下降。光合作用能力的下降可能是由于 JA 处理导致的叶绿素、类胡萝卜素、可溶性蛋白质含量逐渐下降的结果。然而, JA 处理却导致过氧化氢含量逐渐增加, 过氧化氢含量的增加激活了抗氧化系统, 结果导致超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶活性上升, 抗坏血酸-谷胱甘肽循环加强。但是, α -蒎烯、 β -蒎烯、桉烯以及总单萜这些潜在的抗氧化物的含量却先增加, 而后逐渐下降。

关键词 三叶橡胶; 茉莉酸; 光合作用; 抗氧化系统; 单萜

中图分类号: Q 945 文献标志码: A 文章编号: 1673-5102(2008)01-0047-07

Responses of Photosynthetic Capacities, Antioxidant Activities and Monoterpene Biosynthesis in Leaves of *Hevea brasiliensis* Tree to Jasmonic Acid

CHEN Jun-Wen^{1,2} CAO Kun-Fang¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences Yunnan 666303)

(2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039)

Abstract Jasmonic acid (JA) were sprayed on the leaves of *Hevea brasiliensis* and the photosynthetic capacities, photosynthetic pigments and antioxidant metabolites as well as activities of antioxidant enzymes after treated by JA for 1, 24, 48, 72, 96, 120 h were measured. The results revealed that JA led to the decline in maximum net photosynthetic rate, stomata conductance and photochemical efficiency of photosystem II. The decline in photosynthetic capacity might be resulted from the JA-induced decreases in the contents of chlorophyll, carotenoids and total soluble protein. Whereas, the levels of hydrogen peroxide (H_2O_2) were increased after JA treatment. Meanwhile, the increases in H_2O_2 levels could activate the antioxidant system. Therefore, the activities of superoxide dismutase, catalase and guaiacol peroxidase were increased, and the cycles of ascorbate-glutathione were enhanced after the JA-induced increase in H_2O_2 levels. However, the potential antioxidants of α -pinene, β -pinene, sabinene and total monoterpene were initially increased and then decreased.

Key words *Hevea brasiliensis*; jasmonic acid (JA); photosynthesis; antioxidant system; monoterpene

以茉莉酸 (JA) 和茉莉酸酯 (MeJA) 为代表的茉莉酸类物质 (JAs) 广泛存在于高等植物体内, 在调节植物生长发育、光合特性、抗逆反应等方面起

重要作用^[1,2]。JAs 调节植物的光合作用主要是通过调节核酮糖二磷酸羧化酶 (Rubisco) 的活性以及光合色素来实现的^[3,4]。JAs 还能调节植物次生代

基金项目: 国家自然科学基金 (90302013)

第一作者简介: 陈军文 (1978—), 男, 博士, 主要从事植物生理生态研究。

收稿日期: 2007-04-13

谢物的合成, 其中有些次生代谢物是重要的抗性物质^[5]。例如, 喷施 JA 能增加类异戊二烯的合成^[7,8]。另外, JA 能诱导抗坏血酸和谷胱甘肽合成, 同时抗坏血酸-谷胱甘肽循环中两种重要酶抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase APX) 和谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase GR) 活性升高^[6]; JA 处理拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 还能提高超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase SOD) 和过氧化氢酶 (catalase CAT) 活性^[9]。本文以三叶橡胶为试验材料, 在喷施 JA 之后连续 5 天每隔 24 h 测量与分析叶片光合作用能力以及抗氧化物质和抗氧化酶活性变化, 探讨三叶橡胶对外源性 JA 的响应机制。

1 材料与方法

1.1 实验材料

选择健康的株高在 1.5~2.0 m 三叶橡胶树苗作为 JA 处理材料。JA 在丙酮中溶解, 用蒸馏水稀释成 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理液, 此浓度对植物不产生毒害作用^[10], 含相同量丙酮而不含 JA 的溶液作为对照。选择叶龄、叶位、光照相似的叶片, 一片喷施 JA 处理液, 另一片喷施对照液, 实验在 10~15 棵树苗上重复, 在喷施溶液 1、24、48、72、96、120 h 后, 测光系统 II 光化学效率以及在饱和光照下稳定 5 分钟, 测最大净光合速率 ($P_{\max}$) 和气孔导度 ($G_{\max}$)。然后剪取叶片置入液氮罐中保存, 进行下列生化指标的分析。

1.2 分析方法

叶绿素 (Chl) 和类胡萝卜素 (Car) 分析参考 Lichtenhaler 和 Wellburn^[11]提供的方法; 蛋白质分析参考 Lowry 等^[12]提供的方法; 过氧化氢测定参考 Velkova 等^[13]提供的方法分析; 抗氧化酶活性分析: ①SOD 参考 Giannopolitis 和 Ries^[14]提供的 NBT 法; ②CAT 参考 Aebi^[15]提供的方法; ③POD (过氧化物酶) 参考 Polle^[16]等提供的方法; ④APX 参考 Nakano 和 Asada^[17]提供的方法; ⑤GR 参考 Schaedle 和 Bassham^[18]提供的方法; 抗坏血酸参考 Arakawa 等^[19]提供的方法; 谷胱甘肽参考 Doulis 等^[20]提供的方法; 单萜参考 Lhisn 和 Peñuelas^[21]提供的方法, 委托中国科学院昆明植物研究所植化分析测试中心完成。

1.3 实验仪器

LI6400 便携式光合仪 (LI-COR, USA), FM52 便携式荧光仪 (Hansatech 公司)。

1.4 数据分析

用独立样本 *t* 检验分析处理与对照两个平均数之间的差异 ($p < 0.05$), 由 SPSS for Windows 分析软件完成。

2 结果与讨论

2.1 茉莉酸诱导光合作用能力下降

喷施 JA 后, $P_{\max}$ 和 $G_{\max}$ 明显下降 (图 1 a b)。有报道外源性 JA 可以使 Rubisco 活性降低和叶绿素降解^[3,4], 在本研究中, 虽然没有分析 Rubisco 活性的变化, 但在喷施 JA 后, 叶绿素含量迅速下降 (图 2 a), 因此, $P_{\max}$ 的下降可能就是由于 JA 诱导的 Rubisco 活性的降低和叶绿素的降解。另外, $P_{\max}$ 的下降, 可能也受到气孔关闭的限制; 甚至可以推测, 在叶绿素和蛋白质显著降低以前, 气孔关闭可能是主要原因。因为气孔导度对 JA 相当敏感, 喷施 JA 后, $G_{\max}$ 显著下降 (图 1 b)。据研究 JA 是通过影响保卫细胞的钾离子通道和钾离子的流量来促使气孔关闭的^[22]。喷施 JA 之后蛋白质含量下降 (图 2 d), 产生这种现象的原因可以归结为 JA 诱导 Rubisco 加速降解^[4]。JA 处理之后, 叶片更容易发生光抑制 (图 1 c d), 这可视为植物对 JA 诱导的胁迫环境的一种主动适应; Car/Chl 比值的增高, 被认为是植物对环境胁迫的被动适应。喷施 JA 后, Car/Chl 比值变化先不明显, 后显著增高 (图 2 c), 说明植物对 JA 经历了从主动到被动的适应过程。这个过程的出现可能意味着光合膜发生了不可修复的损伤。不管机理如何, JA 可以诱导植物光合作用能力下降。光合作用能力下降很容易导致植物在光照下发生光抑制甚至光氧化损伤, 从而在体内积累活性氧 (reactive oxygen species ROS)。

2.2 茉莉酸对抗氧化酶促系统的影响

细胞内 ROS 起着信号传导的作用。然而, 如果 ROS 例如 H_2O_2 , 过度的增加, 它往往可以导致细胞膜发生不可修复的损伤^[23]。在喷施茉莉酸 72、96、120 h 后, H_2O_2 含量显著增加 (图 3), 因此在这种情况下, 植物必需激活抗氧化系统, 清除 ROS。在喷施茉莉酸 24、48、72、96、120 h 后, SOD 和 CAT 活性显著升高 (图 4 a b), 说明 SOD 和 CAT 活性的升高对抵抗 JA 诱导的 H_2O_2 增加有重要作用; 同时, JA 诱导的 H_2O_2 增加也可能是 SOD 和 CAT 活性升高的原因。然而, 从本研究的结果来看 (图 3 4), 与 SOD 和 CAT 相比, 要使 POD 的活性得到显著的升高, 需要较高的 H_2O_2 浓度, 也就

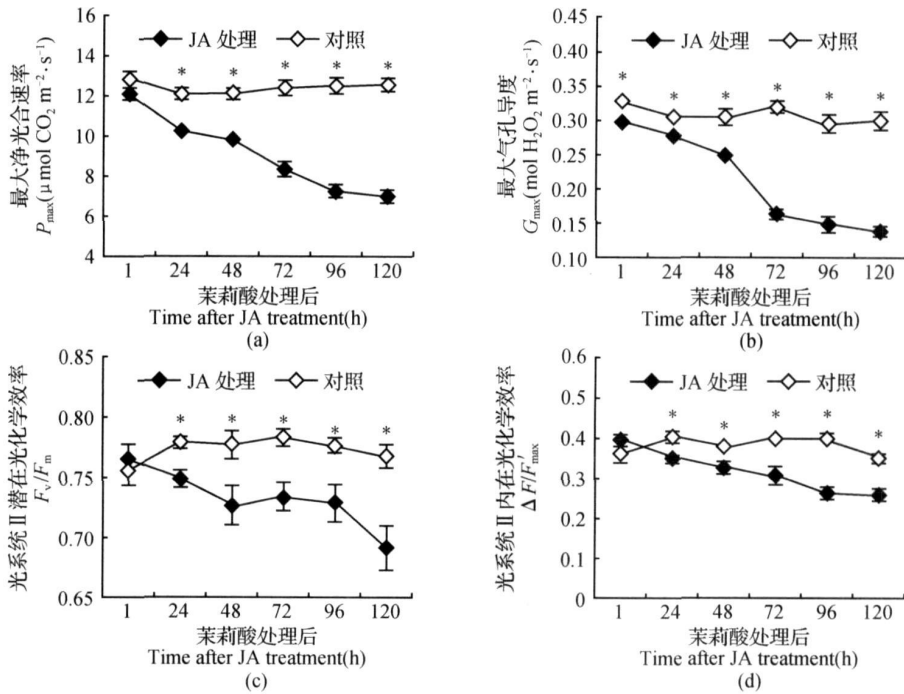


图1 茉莉酸(JA)处理三叶橡胶后,最大净光合速率(P_{max} ;a)、气孔导度(G_{max} ;b)、光系统II潜在最大光化学效率(F_v/F_m ;c)以及内在光化学效率($\Delta F/F'_m$; d)的变化。数据为平均数 $\pm$ 标准误($n=10$)。星号表示处理与对照之间差异显著($p < 0.05$)

Fig.1 Maximum net photosynthetic rates (P_{max} , a), stomata conductance (G_{max} , b), F_v/F_m (c), and $\Delta F/F'_m$ (d) in jasmonic acid (JA)-treated leaves of *Hevea brasiliensis*. Solid diamond, JA-treatment; open diamond, control. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$) between control and JA treatment. Data are the means $\pm$ SE ($n = 10$)

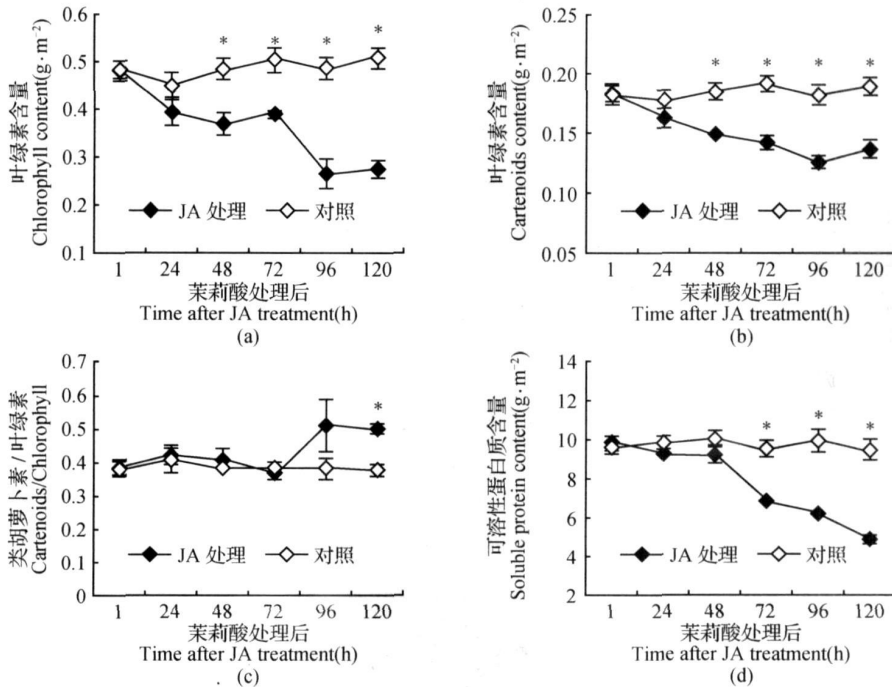


图2 茉莉酸(JA)处理三叶橡胶后,叶绿素(a)、类胡萝卜素(b)、蛋白质(d)含量以及类胡萝卜素/叶绿素比值(c)的变化。数据为平均数 $\pm$ 标准误($n=6$)。星号表示处理与对照之间差异显著($p < 0.05$)

Fig.2 The contents of chlorophyll (a), carotenoids (b) and soluble protein (d) as well as the ratio of carotenoids/chlorophyll (c) after jasmonic acid (JA) treatment. Solid diamond, JA treatment; open diamond, control. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$) between control and JA treatment. Data are the means $\pm$ SE ($n = 6$)

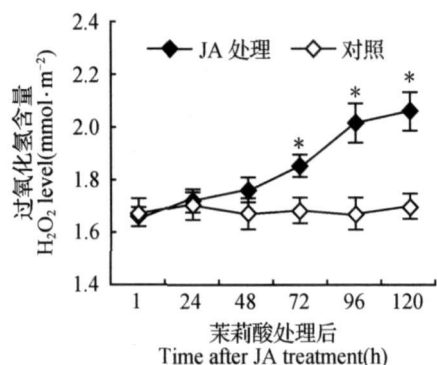


图 3 茉莉酸 (JA) 处理三叶橡胶后, 过氧化氢含量的变化。数据为平均数 $\pm$ 标准误 ($n=6$)。星号表示处理与对照之间差异显著 ($p < 0.05$)

Fig 3 H₂O₂ level in jasmnic acid (JA)-treated *H. evela brasiliensis* solid diamond JA treatment open diamond control Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$) between control and JA treatment Data are the means $\pm$ SE ($n=6$)

是说 SOD 和 CAT 比 POD 对 H₂O₂ 更敏感。这样的结果与 Kang et al.^[24, 25] 的研究结论一致, 他们认为 POD 活性在较高 H₂O₂ 浓度下才能被激活, 它的作用是阻止 H₂O₂ 浓度进一步升高。因此, 从本研究中可以得到这样的结论, 抗氧化酶 SOD、CAT、POD 活性的升高, 对植物抵抗 JA 诱导的氧化胁迫有着重要作用。

2.3 茉莉酸对抗坏血酸-谷胱甘肽循环和代谢的影响

植物清除体内过多的 ROS 通过两种途径来实现, 一是酶促系统, 另一是非酶促系统。在非酶促系统中, 抗坏血酸 (AsA) - 谷胱甘肽 (GSH) 循环起重要作用。其中, GR 是抗坏血酸-谷胱甘肽循环的限速酶, 它在氧化胁迫的条件下被激活^[26]。喷施 JA 后, GR 和 APX 活性显著增加 (图 5 c, d), 这表明 JA 有激活抗坏血酸-谷胱甘肽循环的作用。另外, 喷施 JA 后, AsA 和 GSH 含量也明显增加 (图 5 a, b), 说明 JA 除了能激活抗坏血酸-谷胱甘肽循环, 同时也能激活抗坏血酸和谷胱甘肽代谢途径。有研究证实, 在逆境中植物需要增加防御性化合物来忍受环境胁迫, 而 JA 介导了这些化合物生化合成途径转录水平的激活^[6]。因此, 可以推测在本研究中 AsA 和 GSH 含量的增加也是由于 JA 介导了 AsA 和 GSH 生化合成途径转录水平的激活。喷施 JA 后, 抗坏血酸-谷胱甘肽循环途径的激活提高了植物忍受氧化胁迫的能力。

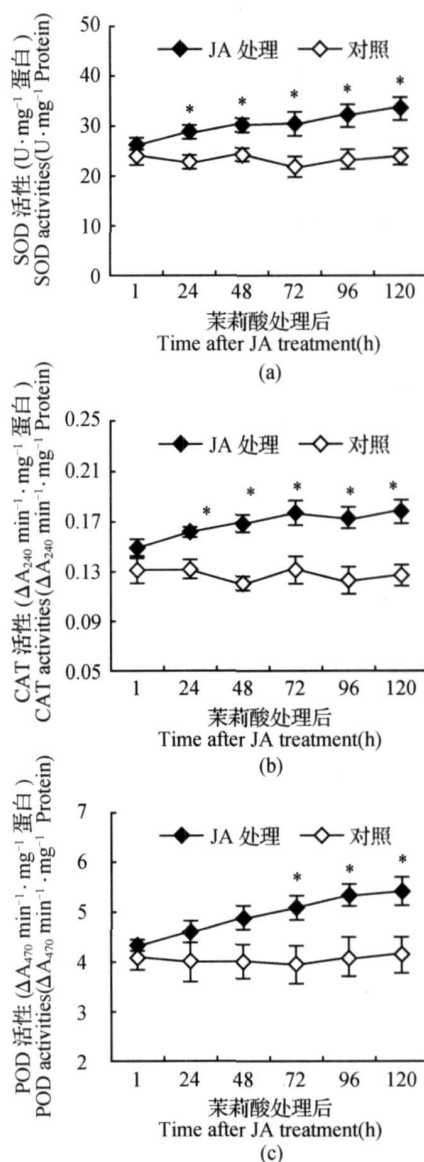


图 4 茉莉酸 (JA) 处理三叶橡胶后, 超氧化物歧化酶 (SOD; a)、过氧化氢酶 (CAT; b)、过氧化物酶 (POD; c) 活性的变化。数据为平均数 $\pm$ 标准误 ($n=6$)。星号表示处理与对照之间差异显著 ($p < 0.05$)

Fig 4 Effects of jasmnic acid (JA) treatment on antioxidant enzymes activities of superoxide dismutases (SOD, a), catalase (CAT, b), guaiacol peroxidase (POD, c). Solid diamond JA-treatment open diamond control Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$) between control and JA treatment Data are the means $\pm$ SE ($n=6$)

2.4 茉莉酸诱导单萜类物质合成

喷施茉莉酸 1、24、48 h 后, 单萜含量明显增加 (图 6), 表明 JA 能诱导类异戊二烯的生化合成, 这与已报道的结果相同^[27, 28]。然而, 喷施茉莉酸 72、96、120 h 后, 单萜含量逐渐降低 (图 6), 推测单萜含量的降低是由于在喷施茉莉酸 72、96、120 h 后光

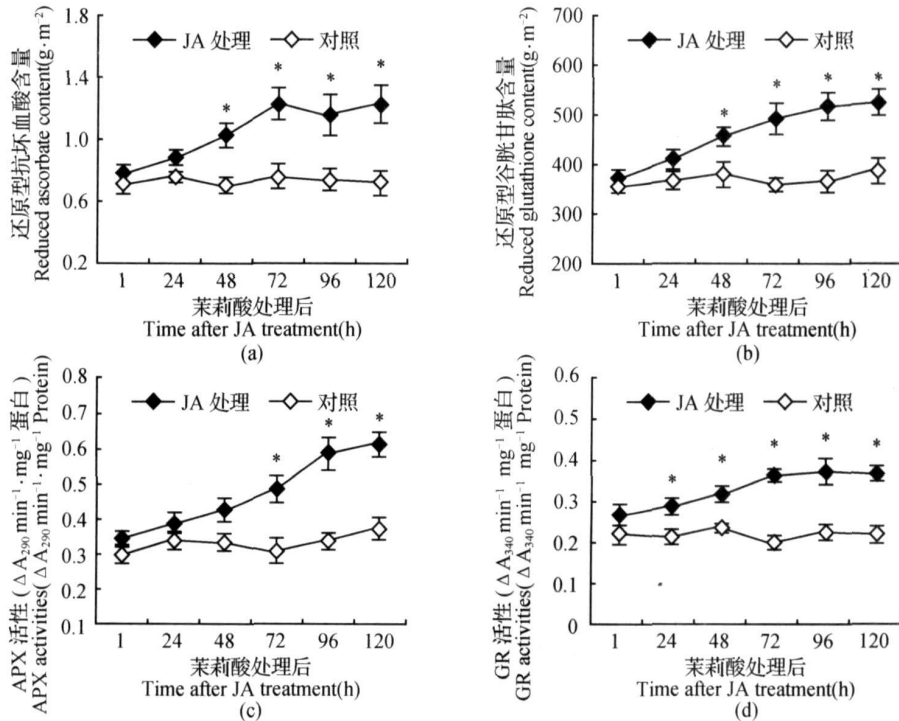


图5 茉莉酸(JA)处理三叶橡胶后,还原型抗坏血酸(a)和谷胱甘肽(b)含量以及抗坏血酸过氧化物酶(APX; c)和谷胱甘肽还原酶(GR; d)活性的变化。数据为平均数 $\pm$ 标准误($n=6$)。星号表示处理与对照之间差异显著($p < 0.05$)

Fig. 5 The contents of reduced ascorbate (a) and glutathione (b), activities of ascorbate peroxidase (APX, c) and glutathione reductase (GR, d) after jasmonic acid (JA) treatment. Solid diamond, JA treatment; open diamond, control. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$) between control and JA treatment. Data are the means $\pm$ SE ($n=6$)

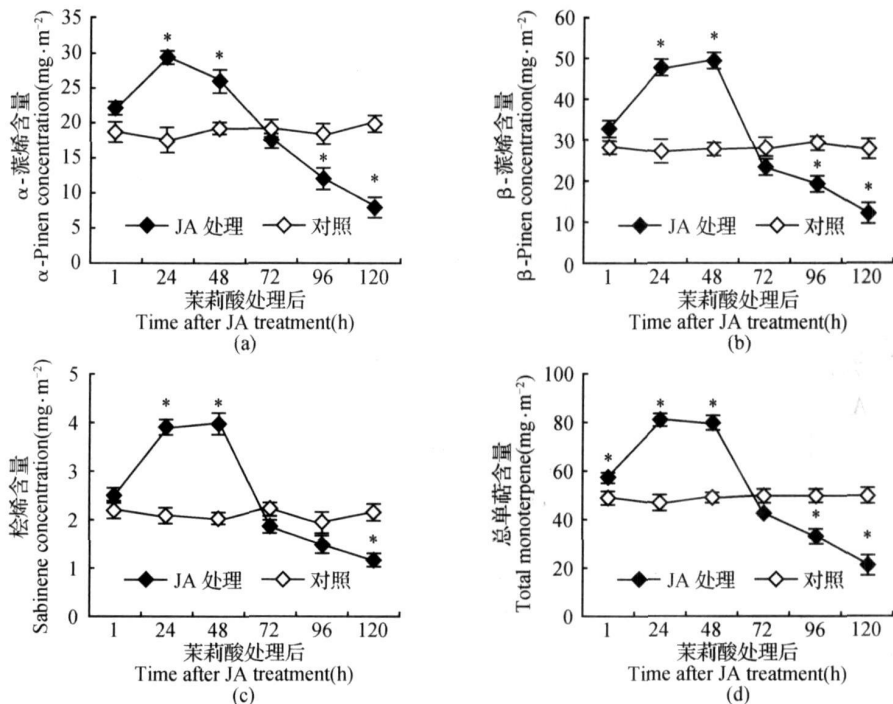


图6 茉莉酸(JA)处理后, α -蒎烯(a)、 β -蒎烯(b)、桉烯(c)以及总单萜(d)含量的变化。数据为平均数 $\pm$ 标准误($n=6$)。星号表示处理与对照之间差异显著($p < 0.05$)

Fig. 6 The concentration of α -pinene (a), β -pinene (b), sabinene (c), and total monoterpene (d) after jasmonic acid (JA) treatment. Solid diamond, JA treatment; open diamond, control. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$) between control and JA treatment. Data are the means $\pm$ SE ($n=6$)

合速率的显著降低(图 1a), 因为单萜的生物合成是在叶绿体中完成的, 并且高度依赖光合作用固定的碳^[29]。虽然 JA 影响单萜生物合成的确切机制还不清楚, 但有证据表明 JA 能诱导类似单萜合成酶基因的表达式。用 JA 处理拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*), 编码 β 罗勒烯 (β -ocimene) 合成酶的基因 *AtPSO3* 转录物增加; 另外, 用 MeJA 处理挪威杉 (norway spruce), 单萜和倍半萜合成酶的活性升高, 转录物含量也增加^[30-32]。单萜是一种抗氧化化合物, 能保护植物细胞膜免受过氧化反应以及清除 ROS^[33]。另一方面, 它们大多是亲脂化合物, 具有稳定光合膜作用^[34, 35]。因此, 可以推测在喷施茉莉酸 1、24、48 h 后单萜含量的增加可能起增强抵抗氧化胁迫的能力。

总之, 本研究证实, 茉莉酸能诱导光合色素和蛋白质含量下降, 从而导致光合作用能力下降, 这样使三叶橡胶在光照下更容易遭受光抑制甚至光氧化损伤。光氧化损伤的发生是由于细胞内积累了过多的活性氧, 活性氧的增加导致抗氧化系统中的抗氧化酶 SOD、CAT、POD 活性升高以及抗坏血酸-谷胱甘肽循环加强。此外, 在茉莉酸导致光合作用下降到一定程度之前, 茉莉酸能诱导单萜类物质生物合成, 这可能有助于增强植物抗氧化的能力。

参 考 文 献

1. Creehan R A, Mullet J E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 1997, 48: 355- 381.
2. Geller A, Farmer E E. Keeping the leaves green above us [J]. *Science* 2004, 306: 1515- 1516.
3. Parthier B. Jasmonates: hormonal regulators or stress factors in leaf senescence[J]. *J Plant Growth Regul* 1990, 9: 57- 63.
4. Weithase R A, Lehmann J K, Amell H, et al. Degradation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase and chlorophyll in senescing barley leaf segments triggered by jasmonic acid methyl ester and counteraction by cytokinin [J]. *Physiol Plantarum*, 1987, 69: 161- 165.
5. Blee E. Impact of phytoxylin in plants defense[J]. *Trends Plant Sci* 2002, 7: 315- 321.
6. Sakai S, Kikuta Y, Takai N, Obayashi T, et al. Coordinated activation of metabolic pathways for antioxidants and defense compounds by jasmonates and their roles in stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant J* 2005, 44: 653- 668.
7. Rodriguez-Saona C, Crafts-Brandner S J, Paré P W, et al. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants[J]. *J Chem Ecol*, 2001, 27: 679- 695.
8. van Poecke R M P, Dicke M. Indirect defence of plants against herbivores using *Arabidopsis thaliana* as a model plant[J]. *Plant Biol* 2004, 6: 387- 401.
9. Jung S. Effect of chlorophyll reduction in *Arabidopsis thaliana* by methyl jasmonate or norflurazon on antioxidant systems[J]. *Plant Physiol Biochem* 2004, 42: 225- 231.
10. Filella I, Peñuelas J, Llusà J. Dynamics of the enhanced emissions of monoterpenes and methyl salicylate, and decreased uptake of formaldehyde by *Quercus ilex* leaves after application of jasmonic acid[J]. *New Phytol* 2006, 169: 135- 144.
11. Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determinations of total carotenoids and chlorophyll and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents[J]. *Biochem Soc Trans* 1983, 603: 591- 592.
12. Lowry O H, Rosebrough N J, Farr A L, et al. Protein measurement with the folin phenol reagent[J]. *J Biol Chem*, 1951, 193: 265- 275.
13. Velikova V, Yordanov I, Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant system in acid rain-treated bean plants. Protective role of exogenous polyamines[J]. *Plant Sci* 2000, 151: 59- 66.
14. Giannopolitis N, Ries S K. Superoxide dismutase: I Occurrence in higher plants[J]. *Plant Physiol* 1977, 59: 309- 314.
15. Aebi H. Catalase in vitro[J]. *Methods Enzymol* 1984, 105: 121- 126.
16. Polle A, Otter T, Seifert F, et al. Apoplastic peroxidases and lignification in needles of Norway spruce (*Picea abies* L.) [J]. *Plant Physiol* 1994, 106: 53- 60.
17. Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant Cell Physiol* 1981, 22: 867- 880.
18. Schaedle M, Bassham J A. Chloroplast glutathione reductase [J]. *Plant Physiol* 1977, 59: 1011- 1012.
19. Aikawa N, Tsutsumi K, Sanceda N G, et al. A rapid and sensitive method for the determination of ascorbic acid using 4, 7-diphenyl, 10-phenanthroline [J]. *Agric Biol Chem* 1981, 45: 1289- 1290.
20. Doullis A, Dehian N, Kingston-Smith A H, et al. Characterization of chilling sensitivity in maize: I Differential localization of antioxidants in maize leaves[J]. *Plant Physiol* 1997, 114: 1031- 1037.
21. Llusà J, Peñuelas J. Seasonal patterns of terpene content and emission from seven Mediterranean woody species in field conditions[J]. *Am J Bot* 2000, 87: 133- 140.
22. Evans N H. Modulation of guard cell plasma membrane potassium currents by methyl jasmonate[J]. *Plant Physiol* 2003, 131: 8- 11.
23. Rao M V, Paliyath G, Omerod D P, et al. Influence of salicyl

- ic acid on H_2O_2 production, oxidative stress, and H_2O_2 -metabolizing enzymes: salicylic acid-mediated oxidative damage requires H_2O_2 [J]. *Plant Physiol* 1997, 155: 137–149.
24. Kang G Z, Wang C H, Sun G C, et al Salicylic acid changes activities of H_2O_2 -metabolizing enzymes and increases the chilling tolerance of banana seedlings [J]. *Envir Exp Bot* 2003a, 50: 9–15.
 25. Kang G Z, Wang Z X, Sun G C. Participation of H_2O_2 in enhancement of cold chilling hardening by salicylic acid in banana seedlings [J]. *Acta Bot Sin* 2003b, 45 (5): 567–573.
 26. Chaoui A, Mazhoudi S, Ghorbal M H, et al Cadmium and zinc induction of lipid peroxidation and effects on antioxidant enzyme activities in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. *Plant Sci* 1997, 127: 139–147.
 27. Halitschke R, Kessler A, Kahl J, et al Ecophysiological comparison of direct and indirect defenses in *Nicotiana attenuata* [J]. *Oecologia* 2000, 124: 408–417.
 28. Ferrieri R A, Gray D W, Babst B A, et al Use of carbon 11 in *Populus* shows that exogenous jasmonic acid increases biosynthesis of isoprene from recently fixed carbon [J]. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 591–602.
 29. Sharkey T D, Yeh S. Isoprene emission from plants [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 2001, 52: 407–436.
 30. Martin D, Tholl D, Gershenzon J, et al Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis and terpenoid accumulation in developing xylem of norway spruce stems [J]. *Plant Physiol* 2002, 129: 1003–1018.
 31. Fålt J, Arimura G, Gershenzon J, et al Functional identification of *TPS03* as (E)- β -ocimene synthase, a monoterpene synthase catalyzing jasmonate and wound-induced volatile formation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Planta* 2003a, 216: 745–751.
 32. Fålt J, Martin D, Miller B, et al Traumatic resin defense in Norway spruce (*Picea abies*): methyl jasmonate-induced terpene synthase gene expression, and cDNA cloning and functional characterization of (+)- β -carene synthase [J]. *Plant Molec Biol* 2003b, 51: 119–133.
 33. Loreto F, Pinelli P, Manes F, et al Impact of ozone on monoterpene emissions and evidence for an isoprene-like antioxidant action of monoterpenes emitted by *Quercus ilex* leaves [J]. *Tree Physiol* 2004, 24: 361–367.
 34. Havaux M. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts [J]. *Trends Plant Sci* 1998, 3: 147–151.
 35. Velikova V, Edreva A, Loreto F. Endogenous isoprene protects *Phragmites australis* leaves against singlet oxygen [J]. *Physiol Plantarum*, 2004, 122: 219–225.

(上接 46页)

总体上是复合处理加重了对大麦幼苗的毒害效应, 其中的微观机理有待进一步研究。

参 考 文 献

1. Chander K, Dyckmans J, Joegen R G, et al Different sources of heavy metals and their long-term effects on soil microbial properties [J]. *Biol Fertil Soils* 2001, 34 (4): 241–247.
2. Chen S H, Zhou Q X, Sun T H. Rapid ecotoxicological assessment of heavy metal combined polluted soil using canonical analysis [J]. *J Environ Sci* 2003, 15 (6): 854–858.
3. 张义贤. 重金属对大麦 (*Hordeum vulgare*) 毒性的研究 [J]. *环境科学学报*, 1997, 17 (2): 199–206.
4. 陈怀满. 我国土壤污染状况、趋势及其对策建议 [J]. *土壤学进展*, 1990, 18 (1): 53–57.
5. 许嘉琳, 杨居荣. 陆地生态系统中的重金属 [M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1995: 157–231.
6. 顾自奋, 黄志仁, 许如根, 等. 近 10 年世界大麦生产概况 [J]. *大麦科学*, 2001 (1): 1–4.
7. 张义贤, 张丽萍. Cd^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Ni^{2+} 胁迫对大麦抗氧化酶活性的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2005, 24 (2): 217–221.
8. 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 258–261.
9. 王友保, 刘登义. Cu、As 及其复合污染对小麦生理生态指标的影响 [J]. *应用生态学报*, 2001, 12 (5): 773–776.
10. Mehta S K, Gaur J P. Heavy metal induced proline accumulation and its role in ameliorating metal toxicity in *Chlorrella vulgaris* [J]. *New Phytol* 1999, 143: 253–259.
11. 李合生. 现代植物生理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2001: 430–436.
12. 刘秀梅, 聂俊华, 王庆仁. Pb 对农作物的生理生态效应 [J]. *农业环境保护*, 2002, 21 (3): 201–203.
13. Zhou J H, Wang Y R. Physiological studies on poisoning effects of Cd and Cr on rice seedlings through inhibition of Si nutrition [J]. *Chin J Appl Environ Biol* 1999, 5 (1): 11–15.
14. 汤章城. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能意义 [J]. *植物生理学通讯*, 1984 (1): 15–21.
15. 曹仪植, 吕忠恕. 水分胁迫下植物体内游离脯氨酸累积及 ABA 在其中的作用 [J]. *植物生理学报*, 1985, 11 (1): 9–16.
16. 杨居荣, 鲍子平, 张素芹. 镉、铅在植物细胞内的分布及其可溶性结合形态 [J]. *中国环境科学*, 1993, 13 (4): 263–268.