矿区废弃地先锋植物齿果酸模在 Pb、Zn 污染下 抗氧化酶系统的变化

雷冬梅1,2,*,段昌群1,*,张红叶1

(1. 云南大学 环境科学与生态修复研究所暨云南生物资源保护与利用国家重点试验室培育基地,云南 昆明 650091; 2. 云南财经大学 国土资源与持续发展研究所,云南 昆明 650221)

摘要:作为云南矿区废弃地常见的先锋植物,齿果酸模(Rumex dentatus)已形成对重金属污染的耐性生态型,是理想的逆境生态学研究实验材料。为进一步揭示不同抗氧化酶在先锋植物幼苗早期抗逆境的耐性机理中的作用,采集了来自云南兰坪铅锌矿废弃地的齿果酸模,观察其幼苗多种抗氧化酶在实验室模拟的重金属 Pb 与 Zn 单一污染条件下(浓度分别为 0,1,5,10,50,100,200 mg/kg)的变化特征。结果表明:随着 Pb 与 Zn 单一污染浓度的增加,(1) MDA 含量持续上升,与对照相比,在 200 mg/kg Pb 或 Zn 单一污染下,MDA 分别显著上升了 427% 和 330%;而(2) SOD, POD 与 CAT 三者活性变化特征则各有不同。其中 SOD 活性呈现先升后降的趋势,POD 活性则持续上升;而 CAT 活性很低,在 Zn 污染下未检测出,Pb 污染下其变化无显著规律。相关性分析结果表明,Pb 与 Zn 单一污染导致先锋植物齿果酸模幼苗产生膜脂过氧化,而抗氧化酶系统在抵御这种不良影响的耐性机制中发挥了一定的作用,且不同酶发挥的效用不同,其中 POD 发挥了主要作用。

关键词:齿果酸模;抗氧化酶系统;先锋植物;重金属污染;矿区废弃地

文章编号:1000-0933(2009)10-5417-07 中图分类号:Q142,Q948,X171 文献标识码:A

Lead and zinc induced changes in activity of antioxidant enzymes of *Rumex* dentatus, a kind of pioneer plant growing on mine tailings

LEI Dong-Mei^{1,2,*}, DUAN Chang-Qun^{1,*}, ZHANG Hong-Ye¹

1 Laboratory for Conservation and Utilization of Bio-Resource & Institute of Environmental Sciences and Ecological Restoration, Yunnan University, Kunming 650091, Yunnan, China

2 Institute of Land & Resources and Sustainable Development, Yunnan University of Finance and Economics, Kunming 650221, Yunnan, China Acta Ecologica Sinica, 2009, 29 (10):5417 ~ 5423.

Abstract: As one of common pioneer plants growing on mine tailings in Yunnan Province, Rumex dentatus has generated metal tolerant ecotype and could therefore be treated as an ideal experimental material for stress ecology study. To study the roles of different antioxidant enzymes in tolerance mechanism of pioneer plant early-stage seedling to stress, the variation characteristics of antioxidant enzymes of R. dentatus seedlings, sampled from Pb/Zn mine tailings in Lanping, Yunnan Province, were then investigated under exposing to different concentrations of Pb or Zn (0, 1, 5, 10, 50, 100, 200 mg/kg) for 48h in the laboratory. Our results showed that, with the increase of pollutant concentrations, (1) the content of malondialdehyde (MDA) went up sustainably, and had significantly increased respectively to 427% and 330% under the concentrations of 200 mg/kg Pb or Zn when compared with normal control; whereas (2) the activity of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) varied to different extents. Specifically, SOD increased initially but decreased afterwards, and POD increased sustainably; whereas the activity of CAT could neither be detected under Zn stress nor effectively estimated under Pb stress. Subsequent correlation analyses suggested that the antioxidant enzymes have

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30760049, 30640022); 国家"973"资助项目(2003CB145103);云南省应用基础研究资助项目(2008ZC065M)

收稿日期:2008-11-06; 修订日期:2009-02-20

^{*}通讯作者 Corresponding author. E-mail: chqduan@ ynu. edu. cn; dmlei@ ynufe. edu. cn

produced some protective effect in the tolerance reaction against Pb and Zn pollution, among which POD has plausibly played the central role.

Key Words: Rumex dentatus; antioxidant enzyme systems; pioneer plant; heavy metal pollution; mine tailings

矿区废弃地是一个极端的生态环境,土壤贫瘠,干旱,重金属污染严重^[1,2],一般植物难以生存。只有一些对重金属具有耐性的植物种类容易成为矿区废弃地的先锋植物种^[3,4]。研究表明,来源于矿区废弃地的先锋植物已经形成了对重金属耐性的生态型^[3,5]。

近年来,研究和分析植物对逆境的耐性机制,已经成为逆境生态学的研究热点^[6~8]。而抗氧化酶系统是植物应对各种环境胁迫的一个重要抗逆机制,在植物适应逆境的过程中扮演着重要角色^[9~11]。植物体中一些抗氧化酶活性随着胁迫程度的加剧而增强^[12],但是不同抗氧化酶其变化规律存在差异,即不同酶的作用不一^[13]。而以往的研究,较多的集中于抗氧化酶系统在耐性机理中的综合作用,对不同酶发挥作用的重要程度关注较少;此外,研究材料较多的集中在经济作物玉米^[6],小麦^[14],番茄^[7],油菜^[15],水生植物^[16,17],外来入侵植物如飞机草^[18]等,对形成耐性生态型的先锋植物关注很少。而大多数被研究的经济作物等实验材料对逆境的耐性机制形成有一个过程,短期急性污染产生的反应更有可能是一种应激反应^[19],对解释其耐性机理存在一定的局限性。与此相反,作为形成耐性生态型的先锋植物来说,对污染胁迫产生的反应可以解释为耐性机理的一种表现,因而是逆境生态学研究的理想的实验材料之一。

作为矿区废弃地先锋植物之一的齿果酸模,由于种子萌发率高,适合实验室人工栽培,是研究耐性机理的很好的研究材料。目前,对齿果酸模的研究集中在对重金属吸收与抗性差异上^[4,20],而对其适应废弃地极端环境的耐性机理研究则无相关报道。

因此,本研究通过实验室模拟重金属 Pb, Zn 单一污染条件下,对来自云南兰坪 Pb/Zn 矿区废弃地的齿果酸模幼苗抗氧化酶系统活性进行测定,目的在于,了解不同抗氧化酶在先锋植物齿果酸模幼苗对抗重金属污染的耐性机制中发挥作用的重要程度,为进一步了解先锋植物抗逆境的耐性机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料培养和污染处理

把从云南兰坪铅锌矿废弃地采集回来的先锋植物齿果酸模的种子,用漂白粉溶液灭菌 30 min,用无菌水冲洗数次,然后放在培养皿中发芽,加蒸馏水,等幼苗长出第一真叶时待用。在人工气候培养箱中进行育苗,育苗的具体条件是:温度 25 $^{\circ}$,湿度 100%。育苗 2 个星期后,幼苗生长状况稳定,进行水培模拟污染处理。于培养瓶中加入 100 ml 的 Pb(COOH)₂与 ZnSO₄溶液,以单纯 Pb, Zn 计算,浓度分别为 0(即对照处理),1,5,10,50,100,200 mg/kg。持续污染 48h 后,取各处理幼苗所有的叶片,用蒸馏水冲洗,滤纸吸干水分,测定各个指标。

1.2 测定方法

MDA 含量,SOD 活性,和 CAT 活性测定利用南京建成生物工程研究所第一分所相应的试剂盒完成。POD 活性的测定采用愈创木酚法^[21]。

1.3 统计分析

实验采取完全随机设计,每个处理设置 3 个重复。分析处理与对照之间的差异采用 SPSS 软件中的 LSD 检验进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 MDA 含量的变化

从图 1 可以看出,随着 Pb、Zn 单一污染浓度的增加,与对照相比,齿果酸模幼苗的 MDA 活性都出现上升的趋势。以 Zn 污染为例,与对照(0 mg/kg Zn)相比,分别在 1,5,10,50,100,200 mg/kg Zn 污染下,上升

15%,42%,33%,164%,239%和330%。Pb、Zn 在相同污染浓度下,对齿果酸模幼苗 MDA 的影响程度存在 差异。

2.2 POD 活性的变化

从图 2 可以看出,随着 Pb、Zn 单一污染浓度的增加,与对照相比,齿果酸模幼苗的 POD 值有显著的升高。以 Zn 污染为例,与对照(0 mg/kg Zn)相比,分别在1,5,10,50,100,200 mg/kg Zn 污染下,上升 125%,154%,167%,417%,775%和1142%,且都达到显著水平。Pb、Zn 单一污染在相同污染浓度下,对齿果酸模幼苗 POD 的影响程度存在差异,当污染浓度小于等于 50 mg/kg 时,Pb 污染对 POD 的影响程度大于 Zn。

2.3 SOD 活性的变化

从图 3 可以看出,随着 Pb、Zn 单一污染浓度的增加,与对照相比,齿果酸模幼苗的 SOD 活性出现先升高后下降的变化特征;SOD 出现最大值的污染浓度为 50 mg/kg。以 Zn 污染为例,与对照(0 mg/kg Zn)相比,分别在 1,5,10,50,100,200 mg/kg Zn 污染下,上升 34%,104%,205%,239%,135%和 96%。Pb、Zn 单一污染在相同污染浓度下,对齿果酸模幼苗 SOD 的影响程度存

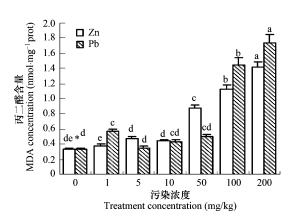


图 1 不同重金属污染条件下齿果酸模幼苗 MDA 的变化特征 Fig. 1 Variation characteristics of MDA of R. dentatus seedlings exposed to different concentrations of different heavy metal *根据 LSD 检验(P=0.05),同一重金属种类处理下带有相同字母的平均值间无显著差异;下同 *According to LSD test (P=0.05),the means at the same heavy metal treatment followed by the same letters were not significantly different; the same below

在差异,当污染浓度小于等于50 mg/kg时,Pb污染对SOD的影响程度大于Zn。

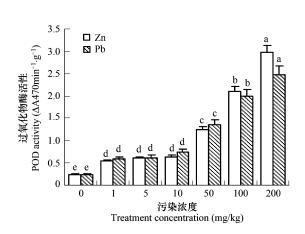


图 2 不同重金属污染条件下齿果酸模幼苗 POD 的变化特征 Fig. 2 Variation characteristics of POD of *R. dentatus* seedlings exposed to different concentrations of different heavy metal

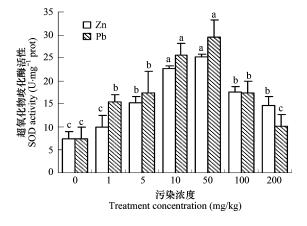


图 3 不同重金属污染条件下齿果酸模幼苗 SOD 酶活性的变化特征

Fig. 3 Variation characteristics of SOD of *R. dentatus* seedlings exposed to different concentrations of different heavy metal

2.4 CAT 活性的变化

在 Zn 污染条件下齿果酸模叶片的 CAT 活性没有检测出来,而在 Pb 污染条件下绝大多数检测值也很小,且变化无显著规律。与对照(0 mg/kg Pb)下 CAT 活性值 0.13 U/gprot 相比,分别在 1 mg/kg 和 10 mg/kg Pb 污染下没有检测到 CAT 值;而在 5,200 mg/kg Pb 污染下,上升 37,和 256%;在 50,100 mg/kg Pb 污染下,下降 47,和 18%;LSD 检验结果表明,除 100 mg/kg Pb 污染下的变化值外,其余变化达到显著水平。

2.5 齿果酸模抗氧化酶与 Zn, Pb 的关系

相关分析结果表明(表1),齿果酸模幼苗在 Zn 和 Pb 单一污染下,都诱导了 MDA 的产生,相关系数分别

达到 0.96 和 0.94; POD 活性的升高与 Zn, Pb 为正相关,且相关性达到极显著水平;不同指标之间只有 POD 与 MDA 的关系为显著正相关,其余相关关系没有达到显著水平,说明 POD 在清除 ROS 过程中发挥了主要作用,而 SOD 与 CAT 次之。

3 讨论

MDA 是植物细胞膜脂过氧化作用的最终产物,对细胞膜具有毒害作用,是最常用的膜脂过氧化指标 [6,9]。本研究结果说明,Pb 和 Zn 单一污染导致先锋植物齿果酸模植物体内产生膜脂过氧化。这与一些研究结果相类似,许多植物在不同重金属胁迫下都表现出 MDA 含量升高[10,22,23]。例如,印度人参的MDA 含量随 Cu 污染浓度的升高而升高[9];油菜叶片MDA 含量随 Cd 处理浓度增大而增大[15]。此外,一些别的胁迫,如高温、低温、干旱等胁迫,也会导致某些植物如飞机草叶片 MDA 含量增加[18]。一般认为,MDA 在植物体内增加的原因有两点,第一,与自由基有关。 O_2 一伤害植物的机理之一在于参与启动膜脂过氧化或膜脂脱脂作用,在强氧化剂 H_2O_2 的作用下,通过 Habe-weiss 反应产生攻击力更强的・OH,启动膜脂过氧化,造成 MDA 的增加[24]。第二,与活性氧

表 1 Zn, Pb 处理下齿果酸模抗氧化酶与 MDA 的相关性 (n=7) Table 1 Correlations between the antioxidants and MDA in R. dentatus exposed to Zn and Pb (n=7)

		,		
	SOD	POD	CAT	MDA
POD	0.21			
CAT	-0.60	-0.42		
MDA	0.33	0.97 **	-0.36	
Zn	0.13	0.99 **	-0.31	0.96 **
POD	-0.01			
CAT	-0.53	0.64		
MDA	-0.31	0.94 **	0.67	
Pb	-0.23	0.96**	0.80*	0.94 **

*表示在 0.05 水平显著相关,**表示在 0.01 水平显著相关;
*Correlation is significant at the level of p < 0.05 (2-tailed),**
Correlation is significant at the level of p < 0.01 (2-tailed)

有关。活性氧对许多生物功能分子有破坏作用,例如,氨基酸,蛋白质,糖类,最终引起膜的过氧化作用,导致膜脂过氧化产物-MDA的含量增加^[25]。高浓度的单一重金属污染会导致活性氧类物质(ROS)的产生^[11],进而导致 MDA的产生^[10]。

POD 广泛分布于植物体的各个组织器官中,对过氧化物起着清除作用,抑制其对膜脂的过氧化作用,避免膜的损伤和破坏^[8]。本研究结果表明,Pb, Zn 污染导致先锋植物齿果酸模体内 POD 含量有了不同程度的升高,这种升高是消除过氧化胁迫的一种表现^[9,26],POD 在齿果酸模对重金属抗性中发挥着重要作用。POD 活性增加,可能与 POD 酶底物浓度,即过氧化物质浓度有关^[8],即当重金属离子进入植物体后,植物体内产生的有毒物质迅速增加,增加了 POD 酶的底物,因而当底物的浓度在 POD 酶正常分解能力范围内时,POD 活性会随酶底物浓度的增加而提高。其次,POD 活性的增加还可能与特别基因表达^[27]及细胞老化^[8]有关。

SOD 在消除超氧化物自由基,减轻脂质过氧化作用和膜伤害方面起重要作用 $^{[9,28]}$ 。本研究结果表明,齿果酸模在 Pb,Zn 单一污染下,SOD 活性先升高后下降,说明 SOD 在先锋植物齿果酸模幼苗对抗重金属胁迫所产生危害的过程中发挥了一定作用,但变化特征具有复杂性,这与其是一种含金属离子的酶 $^{[11]}$ 有关。在适度逆境诱导下 SOD 活性会有所增加,使得生物适应胁迫的能力得到提高,可以在一定程度上抵抗逆境而得以生存。一些研究也得出相似的研究结果,如大麦 $^{[29]}$,烟草 $^{[8]}$,飞机草 $^{[18]}$ 等。已有研究表明,SOD 酶上升的原因是,作为一种诱导酶,在逆境条件下,植物体内 O_2^- 含量一定程度的增加能诱导酶活性的上升,保持植物体清除自由基的正常功能,SOD 活性的提高是相应于 O_2^- 含量增加的应急解毒措施,从而使植物细胞免受毒害的调节反应 $^{[12]}$ 。而 SOD 降低的原因是,高浓度重金属胁迫致使植物细胞长时间地维持在较高的 O_2^- 浓度时,细胞内的活性物质包括酶也会受到损伤,导致 SOD 活性下降 $^{[12]}$ 。但一些研究得出不同的结果,例如,印度人参在 Cu 污染下,与对照相比,SOD 活性反而有显著的下降 $^{[9]}$ 。

CAT 是一种含 Fe 的血蛋白酶类,能催化 H_2O_2 分解成 H_2O 和 O_2 ,因此与植物代谢强度及抗逆境能力密切相关,CAT 活性的提高能更有效的清除 $H_2O_2^{[30]}$,从而有效地保护细胞膜结构免受损伤 [31]。本研究结果表明,在 Pb, Zn 单一污染条件下,CAT 活性很低,甚至未检测出,说明 CAT 在齿果酸模幼苗对重金属胁迫的耐

性机理中没有发挥显著作用。这与一些研究结果相类似。例如,印度人参在 Cu 污染条件下 CAT 酶在抗重金属机理中没有发挥任何作用^[9]。CAT 在重金属污染条件下活性被抑制的原因可能是,ROS 产物的增加,这种产物增加的时间非常短暂,导致其来不及消除高含量的 ROS^[9,32],从而抑制了 CAT 活性。但一些研究得出不同的结果,如龙须草 CAT 的活性随着各种重金属单一处理浓度的增加而升高^[12]。这可能与不同研究对象及不同胁迫条件有关。这可能也与 CAT 几种不同的同工酶对于不同的胁迫环境采取不同的应答方式有关^[33]。CAT 对不同胁迫做出不同的响应已经在拟南芥^[34],飞机草^[18]中报道过。

相关分析结果进一步表明,Pb,Zn 胁迫导致来源矿区废弃地的先锋植物齿果酸模幼苗发生膜脂过氧化作用,并引发抗氧化反应;Pb,Zn 胁迫的强度与齿果酸模幼苗发生膜脂过氧化作用呈正相关关系。Zn 作为必需元素,当其浓度超过一定范围时才对植物表现出相当的毒害作用 $^{[17]}$ 。Pb 胁迫下,低浓度时许多植物会产生显著的"应激反应",即各个生理指标有不同程度的升高 $^{[35]}$ 。一定浓度的 Pb,Zn 进人植物体内后,产生了活性氧,少量活性氧可作为第 2 信使,启动细胞自身的防御能力;而大量的活性氧,则超出细胞自身的防御能力,造成抗氧化酶系统严重失衡,表现出严重的重金属毒害现象 $^{[36]}$ 。本研究中,来源废弃地的齿果酸模由于已经形成了耐性生态型,未表现出重金属毒害现象,其体内的由于 Pb,Zn 胁迫导致的活性氧数量应在其细胞的防御能力范围内。已有研究表明,植物体在受到重金属等逆境胁迫时,产生的 ROS,如超氧根 (O_2^-) ,氢氧根 (OH^-) ,羟自由基 $(\cdot OH)$,过氧化氢 (H_2O_2) 等,会破坏膜脂类物质、蛋白质以及核酸,减缓植物体的生长发育 $^{[37]}$ 。一般来说,植物消除 ROS 危害有 3 条途径:第一,避免或者减少 ROS 的产生;第二,ROS 产生后对其进行清除;第三,对 ROS 导致的损害进行修复 $^{[38]}$ 。本研究表明,对已经形成耐性生态型的先锋植物齿果酸模来说,其幼苗防御由于 Pb,Zn 单一污染导致的膜脂过氧化主要途径是第二条,因为 MDA 的含量随污染浓度的升高而升高,具有典型的剂量-效应关系(图 1)。而在清除 ROS 过程中,不同抗氧化酶发挥作用不同,POD 发挥了主要作用,CAT 活性则被抑制。随着先锋植物的生长,在不同的生长阶段,关于对抗重金属污染中发挥主要作用的耐性机制有待进一步研究。

References:

- [1] Zhang H B, Duan C Q, Shao Q Y, et al. Genetic and physiological diversity of phylogenetically and geographically distinct groups of Arthrobacter isolated from lead-zinc mine tailings. FEMS Microbiology Ecology, 2004, 49 (2): 333 341.
- [2] Lei D M, Duan C Q, Wang M. Soil fertility and heavy metal contamination in abandoned regions of different mine tailings in Yunnan Province.

 Journal of Agro-Environment Science, 2007, 26(2): 612-616.
- [3] Freitas H, Prasad M N V, Pratas J. Plant community tolerant to trace elements growing on the degraded soils of Suo Domingos mine in the south east of Portugal; environmental implications. Environment International, 2004, 30(1); 65-72.
- [4] Lei D M, Duan C Q. Restoration potential of pioneer plants growing on lead-zinc mine tailings in Lanping, Southwest China. Journal of Environmental Sciences, 2008, 20 (10): 1202 1209.
- [5] Yang B, Liao B, Deng D M, et al. Effect of Cu²⁺ on Cu²⁺ accumulation and antioxidative enzymes of two ecotype of Commelina communis. Chinese Environmental Science, 2004, 24(1): 9-13.
- [6] Zhao T H, Sun J W, Zhao Y X, et al. Effects of elevated CO₂ and O₃ concentration and combined on ROS metabolism and anti-oxidative enzymes activities of maize (Zea mays L.). Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3644-3653.
- [7] Ding H D, Qi N M, Zhu W M, et al. Effects of Cd, Zn stress on the growth, contents of proline and GSH of tomato seedlings. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2006, 14(2): 53-55.
- [8] Yan C L, Fu S Z, Fang C H, et al. Effect of Hg, Cd and their interaction on chlorophyll content and antioxidant enzyme systems in leaves of tobacco. Acta Phytoecologica Sinica, 1997, 21(5): 468-473.
- [9] Khatun S, Ali M B, Hahn E J, et al. Copper toxicity in Withania somnifera: growth and antioxidant enzymes responses of in vitro grown plants. Environmental and Experimental Botany, 2008, 64: 279 285.
- [10] Tewari A, Singh R, Singh N K, et al. Amelioration of municipal sludge by *Pistia stratiotes* L.: role of antioxidant enzymes in detoxification of metals. Bioresource Technology, 2008, 99: 8715 8721.
- [11] Limón-Pacheco, Gonsebatt M E. The role of antioxidants, antioxidant-related enzymes in protective responses to environmentally induced oxidative

- stress. Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis, 2008, doi:10.1016/j.mrgentox.2008.09015
- [12] Yuan M, Tie B Q, Tang M Z. Effects of Cd, Pb, Cu, Zn and As single pollution on chlorophyll content and antioxidant enzyme systems of Eulaliopsis binata. Chinese Journal of Soil Science, 2005, 36(6): 929-932.
- [13] Tsuji N, Hirayanagi N, Iwabe O, et al. Regulation of phytochelation synthesis by zinc and cadmium in marine green alga *Dunaliella tertiolecta*. Phytochemistry, 2003, 62: 453-459.
- [14] Gong H J, Chen K M, Chen G C, et al. Effects of silicon on the growth of wheat and its antioxidative enzymatic system. Chinese Journal of Soil Science, 2003, 34(1): 55-57.
- [15] Wang X M, Tu J F, Li J, et al. Effects of Cd on rape growth and antioxidant enzyme system. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(1):
- [16] Tu J F, Wang X M, Liu D Y, et al. Effects of different concentration copper on pigment content and antioxidase system of Spirodela polyrrhiza and Lemna minor. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(3): 502-506.
- [17] Xu Q S, Shi G X, Zhou H W, et al. Effects of Cd and Zn combined pollution on chlorophyll content and scavenging system of activated oxygen in leaves of Ottelia alismoides (L.) Pers. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(1): 5-8.
- [18] Lu P, Sang W G, Ma K P. Activity of antioxidant enzymes in the invasive plant *Eupatorium odoratum* under various environmental stresses. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(11): 3578 3585.
- [19] Duan C Q, Hu B, Guo T, et al. Changes of reliability and efficiency of micronucleus bioassay in *Vicia faba* after exposure to metal contamination for several generations. Environmental and Experimental Botany, 2000, 44(1): 83-92.
- [20] Liu J, Xiong Z T, Li T Y. Uptake of and resistance to copper of two *Runmax acetosa* L. populations from different spots. Journal of Agro-Environment Science, 2003, 22(3): 271 273.
- [21] Chen J X, Wang X F. Experimental manual on plant physiology (the Second Edition). Guangzhou: South China University Press, 2006. 72 73.
- [22] Rai V, Vajpayee P, Singh S N, et al. Effect of chromium accumulation on photosynthetic pigments, oxidative stress defense system, nitrate reduction, praline level and eugenol content of Ocimum tenuiflorum L. Plant Science, 2004, 167: 1159-1169.
- [23] Reddy A M, Giridara K S, Jyothsnakumari G, et al. Lead induced changes in antioxidant metabolism of horsegram (Macrotyloma uniflorum (Lam.) Verdc.) and bengalgram (Cicer arietinum L). Chemosphere, 2005, 60: 97 104.
- [24] Jiang M Y. Generation of hydroxyl radicals and its relation to cellular oxidative damage in plants subjected to water stress. Acta Botanical Sinica, 1999, 41(3): 329 381.
- [25] Alaiz M, Hidalgo F J, Zamora R. Effect of pH and temperature on comparative antioxidant activity of nonenzymatically browned proteins produced by reactions with oxidized lipids and carbohydrates. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1999, 47: 748 752.
- [26] Shah K, Kumar R G, Verma S, et al. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. Plant Science, 2001, 161: 1135 1144.
- [27] Blinda A, Abou-Mandour A, Azarkovich M, et al. Heavy metal-induced changes in peroxidase activity in leaves, roots and cell suspension cultures of Hordeum vulgare L. In: Obinger C U ed. Plant Peroxidases: Biochemistry and Physiology, University of Geneva, 1996, 374 379.
- [28] Mishra S, Srivastava S, Tripathi R D, et al. Thiol metabolism and antioxidant systems complement each other during arsenate detoxification in Ceratophyllum demersum L. Aquatic Toxicology, 2008, 86(2): 205-215.
- [29] Wu F B, Zhang G P, Dominy P. Four barley genotypes respond differently to cadmium: lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity. Environmental and Experimental Botany, 2003, 50: 67-77.
- [30] Scandalios J G. Oxygen stress and superoxide dismutase. Plant Physiology, 1993. 101: 7-12.
- [31] Yu F M, Qiu R L, Hu P J, et al. Effects of different cadmium levels on the antioxidative enzymes activities of leaf in *Brassica chinensis*. Journal of Agro-Environment Science, 2007, 26(3): 950 954.
- [32] Stohs S J, Bagchi D. Oxidative mechanisms in the toxicity of metal ions. Free Radical Biology and Medicine, 1995, 18: 321 336.
- [33] Orendi G, Zimmermann P, Baar C, et al. Loss of stress-induced expression of catalase during leaf senescence in Arabidopsis thaliana is restricted to oxidative stress. Plant Science, 2001, 161: 301 314.
- [34] Kubo A, Aono M, Nakajima N, et al. Differential responses in activity of antioxidant enzymes to different environmental stress in Arabidopsis thaliana. Journal of Plant Research, 1999, 112: 279 290.
- [35] Patra J, Lenka M, Panda B B. Tolerance and co-tolerance of the grass *Chloris barbata* Sw. to tercury, cadmium and zinc. New Phytologist, 1994, 128: 165-171.
- [36] Vera-Estrella R, Hiffins V J, Blumwald E. Plant defense response to fungal pathogens: II G-protein mediated changes in host plasma membrane redox reaction. Plant Physiology, 1994, 106: 97 102.
- [37] Chernikova T, Robinson J M, Lee E H, et al. Ozone tolerance and antioxidant enzyme activity in soyben cultivars. Photosynthesis Research,

- 2000, 64: 15-26.
- [38] Møller I M. Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species. Annual Reviews in Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2001, 52: 561 591.

参考文献:

- [2] 雷冬梅,段昌群,王明.云南不同矿区废弃地土壤肥力与重金属污染评价.农业环境科学学报,2007,26(2):612~616.
- [5] 杨兵,廖斌,邓冬梅,等. Cu²⁺对两种生态型鸭跖草 Cu 积累和抗氧化酶的影响. 中国环境科学, 2004, 24(1):9~13.
- [6] 赵天宏, 孙加伟, 赵艺欣, 等. CO_2 和 O_3 浓度升高及其复合作用对玉米($Zea\ mays\ L.$)活性氧代谢及抗氧化酶活性的影响. 生态学报, 2008, 28(8); 3644 ~ 3653.
- [7] 丁海东,齐乃敏,朱为民,等. 镉、锌胁迫对番茄幼苗生长及其辅氨酸与谷胱甘肽含量的影响. 中国生态农业学报,2006,14(2):53~55
- [8] 严重玲, 付舜珍, 方重华, 等. Hg、Cd 及其共同作用对烟草叶绿素含量及抗氧化酶系统的影响. 植物生态学报, 1997, 21(5): 468 ~ 473
- [12] 袁敏、铁柏清、唐美珍. 重金属单一污染对龙须草叶绿素含量和抗氧化酶系统的影响. 土壤通报, 2005, 36(6): 929~932.
- [14] 宫海军,陈坤明,陈国仓,等. 硅对小麦生长及其抗氧化酶系统的影响. 土壤通报,2003,34(1):55~57.
- [15] 王兴明,涂俊芳,李晶,等. 镉处理对油菜生长和抗氧化酶系统的影响. 应用生态学报,2006,17(1):102~106.
- [16] 涂俊芳,王兴明,刘登义,等.不同浓度铜对紫背萍和青萍色素含量及抗氧化酶系统的影响.应用生态学报,2006,17(3):502~506.
- [17] 徐勤松,施国新,周红卫,等. Cd、Zn 复合污染对水车前叶绿素含量和活性氧清除系统的影响. 生态学杂志, 2003, 22(1):5~8.
- [18] 鲁萍, 桑卫国, 马克平. 外来入侵飞机草在不同环境胁迫下抗氧化酶系统的变化. 生态学报, 2006, 26(11): 3578~3585.
- [20] 刘杰,熊治廷,李天煜.两个不同来源的齿果酸模种群对铜吸收与抗性差异.农业环境科学学报,2003,22(3):271~273.
- [24] 蒋明义. 水分胁迫下植物体内 H₂O₂ 的产生与细胞的氧化损伤. 植物学报, 1999, 41(3): 329~381.
- [31] 于方明, 仇荣亮, 胡鹏杰, 等. 不同 Cd 水平对小白菜叶片抗氧化酶系统的影响. 农业环境科学学报, 2007, 26(3): 950~954.