

盐胁迫对大豆根系木质部压力和 Na^+ 吸收的影响

柏新富*, 朱建军, 卜庆梅, 蒋小满

(鲁东大学生命科学学院, 山东烟台 264025)

摘要: 取栽培大豆的水培幼苗为材料, 用木质部压力探针和原子吸收分光光度计测定了盐胁迫条件下其根木质部压力和伤流液中 Na^+ 含量的变化, 以分析大豆抗盐吸水的机制。结果表明: 在 25 ~ 150 mmol/L NaCl 的浓度范围内, 随着盐胁迫强度的增加, 大豆根木质部负压力的绝对值逐渐增大, 但相对负压力和根的径向反射系数则逐渐减小; 木质部伤流液中 Na^+ 含量逐渐增加, 但 Na^+ 的相对含量则逐渐降低。同时, 虽然根系吸水所需的木质部负压力(压力势)及根木质部伤流液的渗透势随着盐胁迫强度的增加都有所下降, 但两者共同作用使木质部水势下降的幅度远远小于根外溶液水势(渗透势)下降的幅度, 即随着根外溶液盐浓度的升高, 根木质部溶液的总水势逐渐高出根外溶液的水势。上述结果说明, 在盐胁迫下大豆可以利用相对小的木质部负压力逆水势梯度吸水, 且通过避免对 Na^+ 的过量吸收来适应盐胁迫环境。

关键词: 大豆; 盐胁迫; 径向反射系数; 木质部压力; Na^+

文章编号: 1000-0933(2009)12-6506-06 中图分类号: Q945, S565.1 文献标识码: A

Xylem pressure and Na^+ uptake in roots of soybean under saline stresses

BAI Xin-Fu, ZHU Jian-Jun, BU Qing-Mei, JIANG Xiao-Man

College of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6506 ~ 6511.

Abstract: The pressure potentials of xylem vessels of the root system and the Na^+ content of the xylem sap in soybean seedlings under salt stresses were measured with a xylem pressure probe and an atomic absorption spectrometer, respectively. The results showed that the negative pressures in xylem vessels increased, but the relative pressures and the radial reflection coefficient of root decreased with the elevation of salinity in the root environment. Although the Na^+ content in the xylem sap increased with the elevated salinity levels in the root bathing solution, the relative amount of Na^+ declined. Meanwhile, both the pressure and osmotic potentials in the root xylem declined with the increase in salinity, but the changes in the total water potential of the root xylem solution (osmotic potential plus pressure potential) resulted from salt stress were always smaller than the changes in the water (osmotic) potentials of the solutions bathing the root. In other words, the total water potential of the xylem solution was increasing steadily over the water potential of the root bathing solution with the increase in the intensity of salt stress. These results indicated that the soybean plants could use small negative xylem pressures to absorb water from salinized solution, and avoided the uptake of excessive amount of Na^+ to combat saline stresses.

Key Words: soybean; saline stress; radial reflection coefficient; xylem pressure; Na^+

植物在受到盐胁迫时, 首先要面对如何克服盐离子造成的低渗透势而吸收水分的问题, 耐盐植物抵抗盐胁迫的方式之一是吸收和积累无机盐离子进行渗透调节, 降低细胞渗透势, 防止细胞脱水^[1]。由于植物根系内皮层细胞壁上凯氏带的存在, 土壤溶液中的水分和溶质在进入植物根系木质部导管时要经过内皮层细胞膜

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30471044)

收稿日期: 2009-01-16; 修订日期: 2009-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bxf64@163.com

的过滤^[2]。生物膜对溶质越膜有不同程度的阻挡作用,这种作用一般用膜的反射系数 σ 来表示^[3],对于一般的生物膜, $0 \leq \sigma \leq 1$ 。由于根细胞膜不是理想的半透膜,植物根的径向反射系数一般也表现出非理想半透膜的性质,即进入根木质部的溶液中溶质的含量直接与根的径向反射系数有关^[4],因此植物根的径向反射系数与植物的抗盐性也有关。

植物根系从土壤中吸水的主要动力,一是由叶片的蒸腾作用产生的蒸腾拉力,二是由根系木质部溶液的渗透势产生的根压^[5]。在盐胁迫下,虽然植物可以通过渗透调节和离子区域化来避免水分胁迫和离子胁迫对其生长和代谢的影响^[6],也有实验证明植物可将部分 Na^+ 在向地上部运输过程中经韧皮部环流到根系^[7~9]或将部分盐分离子阻隔积累在根部以减少地上部盐分的积累^[10],但对于大多数植物来说,如果大量盐离子进入木质部,仍然会因蒸腾作用使水分蒸发而导致大量盐分在叶片细胞间隙积累,最终导致叶片的伤害或死亡。因此,盐胁迫下非泌盐植物的根系主要是靠蒸腾拉力造成的木质部负压力克服低渗透势反渗透吸水。在较高浓度的盐胁迫下,植物就需要木质部溶液有非常大的负压力。由于溶液中低于真空的负压力是处在亚稳态,随时有可能因环境因素导致空化栓塞^[11],负压越大对植物越危险。因此除少数极端耐旱的植物外,其他植物,甚至连生长在海水中的红树植物都避免在木质部导管中发展出过大的负压力来简单地通过反渗透抵抗根外溶液的渗透势吸收水分^[12]。20 世纪 90 年代以来的一些实验证明,盐生植物木质部溶液的总水势可以远远高出根外溶液的渗透势,伤流液或吐水收集液(表明根压存在)的渗透势也可明显高于根外部溶液的渗透势^[13,14],但其根系仍然能从土壤溶液中吸收水分。从表面上看这些现象是违背热力学第二定律的,这些试验结果对于现有理论简单地用木质部负压力和木质部溶液渗透势的降低来解释在低渗透势环境中的水分吸收提出了挑战^[13~16]。因此,关于植物根系如何从土壤溶液吸水这一植物水分生理中的最基本问题,又呈现在人们面前。

大豆是重要的粮油作物和粮食作物,是世界上食用油和植物蛋白的主要来源,增强大豆抗逆性是大豆育种发展方向之一。本文以栽培大豆冀豆 12 为材料,用木质部压力探针测定了大豆幼苗在不同盐胁迫强度下根木质部负压力的变化,并计算、分析了根的径向反射系数;同时用原子吸收分光光度计和渗透压计测定了不同浓度的根外溶液和相应的根木质部伤流液中 Na^+ 含量,并分析了根的径向反射系数、盐胁迫强度与根木质部伤流液中 Na^+ 含量及水分吸收的关系,为进一步了解植物根系克服渗透胁迫吸水的机理、改良栽培大豆耐盐性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

大豆(*Glycine max* L. merr 冀豆 12)幼苗取自玻璃温室中 4~5 月份烟台地区自然光照条件下的水培苗。首先将大豆种子在培养箱催芽,待胚根长 4cm 左右时移至含有 Hoagland 营养液的培养槽内进行水培。整个培养过程中,用充气泵向溶液连续充气,以保证根系的供氧。取水培 3 周的大豆植株作为试验材料。

1.2 根木质部压力及径向反射系数测定

不同盐胁迫强度下木质部负压力变化用木质部压力探针测定^[17,18]。根外 Hoagland 营养液中 NaCl 浓度为 0 时测得的压力值记为 ψ_{p0} ,含不同浓度 NaCl 的 Hoagland 营养液中测得的压力值记为 ψ_{ps} 。根的径向反射系数 σ 以 $\Delta\psi_p$ ($\Delta\psi_p = \psi_{ps} - \psi_{p0}$) 除以渗透胁迫强度 $\Delta\psi_s$ (根外溶液的渗透势),即 $\sigma = \Delta\psi_p / \Delta\psi_s$ 来表示^[19]。

1.3 木质部伤流液的获取及渗透势的测定与计算

将水培大豆植株切去茎叶,根系放入特制的根压力室中并密封,将茎切面露出、固定在压力室外。压力室中充以已知浓度的根外溶液(含不同浓度 NaCl 的 Hoagland 营养液)。对压力室加压并记录伤流液在茎切面刚刚渗出时压力室所加的压力值,随后收集木质部伤流液用于测定渗透势和 Na^+ 含量。根外溶液和木质部伤流液的渗透势用冰点渗透压计测定溶液的渗透浓度 C_i (mol kg^{-1}),根据公式 $\psi_s = -C_i RT$ 计算。

1.4 离子含量测定

根木质部伤流液中的 Na^+ 含量用原子吸收分光光度计测定,根外溶液的 Na^+ 含量由配制的 NaCl 溶液的

浓度确定。

木质部压力测定在光照强度 $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、温度 $23 \sim 25^\circ\text{C}$ 、相对湿度 $29\% \sim 30\%$ 条件下进行。所有实验至少重复 3 次,最终结果以平均值计。

2 结果与分析

2.1 大豆木质部压力和根系径向反射系数对盐胁迫强度的响应

用压力探针技术测得的大豆根木质部压力随环境溶液盐浓度变化的响应曲线如图 1。从图 1 可以看出:在根系环境溶液为营养液的情况下,当压力探针刺入木质部导管时(图 1, a 点),压力迅速由 0 降到约 -0.065 MPa ,在记录的压力变化趋于稳定后,用 25 mmol/L NaCl 溶液(含 NaCl 的营养液)替换营养液(图 1, b 点),压力又迅速下降,约 10min 后稳定在 -0.11 MPa 左右。当将 25 mmol/L NaCl 溶液重新替换为营养液时,木质部压力迅速回升到 -0.06 MPa 左右,然后缓慢下降,约 20min 后稳定在 -0.065 MPa 左右;此时再用 50 mmol/L NaCl 溶液替换营养液(图 1, c 点),压力再次迅速下降,并逐渐稳定在 -0.15 MPa 左右;再用营养液替换 NaCl 溶液,木质部压力又可恢复到 -0.065 MPa 左右,这种变化随营养液与 NaCl 溶液的交替可不断循环,但可以看出大豆根系环境溶液 NaCl 浓度越高其木质部压力越低。进一步分析还可发现,虽然随着盐胁迫强度的进一步增加,木质部压力逐渐降低,但降低的幅度远远小于根外溶液渗透势的下降幅度(图 2),即随着盐胁迫强度的增加(根外溶液渗透势的下降),大豆根木质部抵抗根外溶液的低渗透势吸水所需要的相对负压力(根木质部负压力与根外溶液渗透势的比值)越来越小。

另外,对不同盐胁迫强度下大豆根系径向反射系数的测定、计算结果发现,随着盐胁迫强度的增加,根的径向反射系数呈现出总的下降趋势(图 2)。经两因素方差分析(消除植株个体间的差异)显示,不同浓度盐胁迫下,大豆根系径向反射系数差异极显著($F = 28.80 > F_{0.01} = 7.01$),且根系径向反射系数与盐浓度呈显著的负相关(相关系数 $r = -0.93$),表明大豆根的径向反射系数不仅与根细胞膜的透性有关,也与环境盐胁迫的强度有关。

2.2 盐胁迫对木质部伤流液中 Na^+ 含量的影响

用原子吸收分光光度计对大豆根系木质部伤流液中 Na^+ 含量的测定结果显示,随着根外溶液中 NaCl 浓度的升高,木质部伤流液中的 Na^+ 含量呈上升趋势,但上升的幅度和比例远远小于根外溶液中盐浓度的增加,

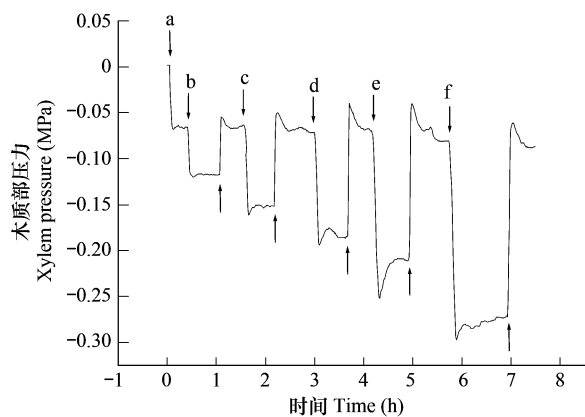


图 1 大豆根木质部压力随盐胁迫强度的变化

Fig. 1 The xylem pressure profile in a root of a soybean seedling in response to different levels of salt stresses

a: 压力探针在营养液中扎入根部木质部; b: 将测量槽中的营养液更换为含 25 mmol/L NaCl 的营养液; c: 将营养液更换为含 50 mmol/L NaCl 的营养液; d: 将营养液更换为含 75 mmol/L NaCl 的营养液; e: 将营养液更换为含 100 mmol/L NaCl 的营养液; f: 将营养液更换为含 150 mmol/L NaCl 的营养液; 向上的箭头表示将含 NaCl 的营养液更换为营养液 The downward arrows a: the starting point where xylem pressure probe was inserted into the root xylem; b, c, d, e, f: the point at which the nutrient solution containing NaCl in concentrations of $25, 50, 75, 100 \text{ mol m}^{-3}$ and 150 mol m^{-3} , respectively, was used to replace the nutrient solution bathing the root in order to create salt stress to seedlings. The upward arrows indicated the point where the salt solution bathing the root was replaced by the nutrient solution

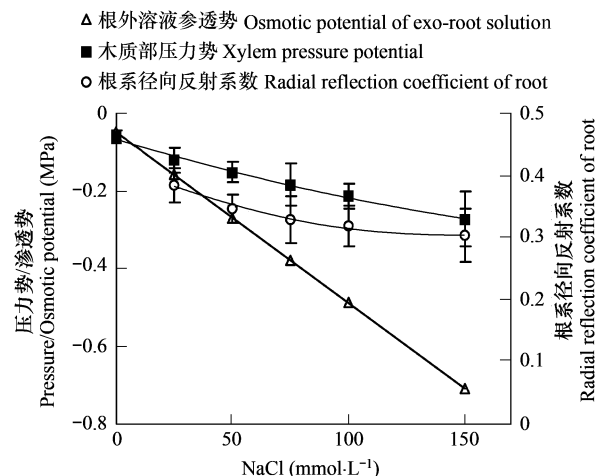


图 2 大豆根木质部压力和根的系径向反射系数与根外盐溶液渗透势变化的关系

Fig. 2 Xylem pressure potential and the radial reflection coefficient of soybean roots in relation to salt induced osmotic potential of exo-root solution

即随着根外溶液中盐浓度的增加,木质部伤流液和根外溶液中 Na^+ 含量的比值越来越小(图3),且不同浓度 NaCl 胁迫下,木质部 Na^+ 相对浓度差异极显著($F = 47.36 > F_{0.01} = 5.99$)。说明大豆根系对盐的过滤作用随着根外溶液中盐浓度的增加而增加,避免了在高浓度盐胁迫时过多的 Na^+ 离子进入根内。

2.3 盐胁迫条件下根系木质部溶液与根外溶液的水分关系

为了了解大豆在盐胁迫条件下根系与根外溶液的水分平衡,分析了根系木质部溶液的总水势(压力势 + 渗透势)与根外溶液渗透势(水势)的关系,结果如图4所示。

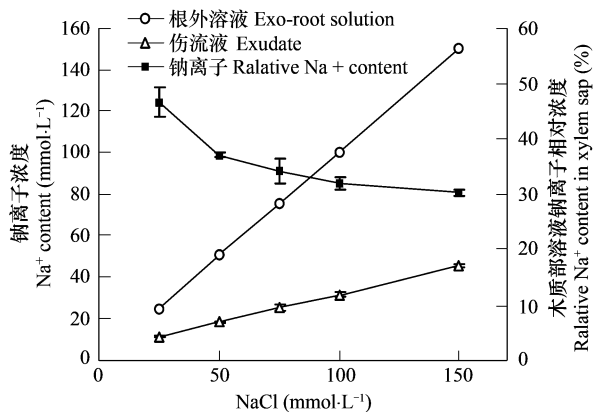


图3 大豆根系木质部伤流液中 Na^+ 含量随根外溶液中盐浓度的变化

Fig.3 Na^+ content in xylem exudate in relation to the NaCl content in root bathing solution

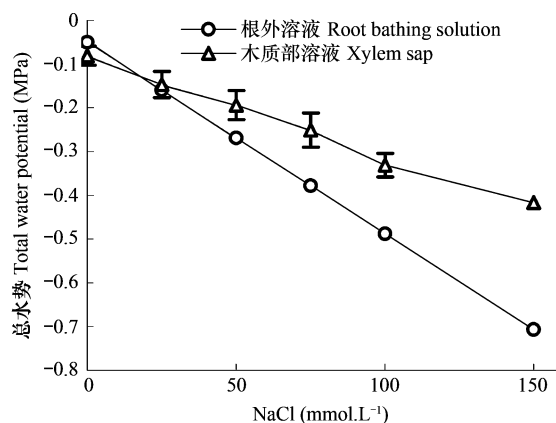


图4 盐胁迫条件下大豆根系木质部溶液的总水势和根外溶液总水势的关系

Fig.4 The total water potential of xylem sap in relation to the total water potential of root bathing solution

从图4可以看到,当植物根系处在正常营养液中(无盐胁迫)时,大豆根木质部溶液总水势低于根外溶液水势;当根外溶液的 NaCl 浓度上升到 25 mmol/L 后,大豆根系木质部溶液的总水势开始高于根外溶液的水势,且根外 NaCl 浓度越高,这种差别越显著(图4)。理论上,在这种条件下根系将无法从根外溶液中吸水,相反,根外溶液将从根系木质部溶液吸收水分造成植物脱水。但在本实验中,大豆在 NaCl 浓度为 100 mmol/L 以下的溶液中并未出现明显的萎蔫现象,说明其在此条件下仍然能够吸水。

3 讨论

一般认为,在盐胁迫下,植物克服渗透胁迫吸收水分的动力有两种:第1种是增加木质部输水导管中的负压力(蒸腾拉力),在根的内皮层细胞表面形成强大的压力差反渗透吸水;第2种是通过增加进入根木质部的盐离子的浓度,降低根木质部溶液的渗透势来增加吸水能力^[20,21]。根据现有理论,为了平衡根外盐溶液的渗透势,需要根木质部溶液有较低的渗透势,如果木质部溶液的渗透浓度很小,就要求根木质部溶液有很大的负压力,使两者之和(木质部溶液水势)等于或低于根外盐溶液的渗透势,根系才能与根外溶液平衡或从根外盐溶液吸收水分。然而本文的实验表明,大豆在盐胁迫下木质部溶液的水势可以明显高出根外溶液的水势,而根系仍然能从根外溶液中吸收水分。国外在研究根压产生的机理时也有不少类似的报道。由于这一现象从表面看是违背热力学第二定律的,尽管国际上有人从不同的研究角度提出了不同的假说或解释^[2,13,22,23],但至今没有能够形成统一的理论。因此,植物根系吸水和根压产生的机理可能远比目前的解释要复杂,需要更多的研究才有可能找到其内在规律。

由于进入根木质部溶液的盐离子的量与根的径向反射系数直接有关,根的径向反射系数显然对于植物的耐盐性有重要意义。因为进入根木质部的溶液都要经过内皮层细胞的过滤,根的径向反射系数必然要受到细胞膜透性的影响。大豆根的径向反射系数随着盐胁迫强度的增加呈现下降趋势(图2),表明根的径向反射系数不仅与根细胞膜的透性有关,也与环境盐胁迫的强度有关。由于植物根系细胞膜的组成和结构在短时间内一般不可能大幅度改变,说明植物对根细胞膜或根的径向透性有非常大的调节能力。大麦在同一盐浓度下的

自调节作用已经被观察到^[19],也证明了这一点。大豆对根的径向反射系数的调节幅度为0.30~0.38,为0~1全部区间的8%,明显低于盐生植物三角叶滨藜50%的调节幅度^[24]。根的径向反射系数的降低保证了植株能以较小的木质部负压力抵抗根外盐溶液的渗透胁迫,以减少木质部导管在强烈渗透胁迫时空化栓塞的危险,从这一点来说对植物是有利的。

由此可见,在盐胁迫条件下,大豆根系可以利用相对小的木质部负压力逆水势梯度吸水,而且其根系对盐分的过滤作用随着根外溶液盐浓度的增加而增加,避免了在高浓度盐胁迫时过多的盐分进入体内,从而达到抗盐吸水的目的。同时,大豆根的径向反射系数随着盐胁迫强度的增加呈现出总的下降趋势,虽然植物的抗盐性是由多基因决定的非常复杂的综合过程^[6],根的径向反射系数只是其中的一个因素,但根的径向反射系数反映了根系木质部压力势与根外溶液渗透势的关系以及根细胞膜对物质的过滤效应,因此,研究植物决定根径向反射系数大小和调节的内在机制,对弄清植物的抗盐机理有重要的意义。

另外,还有实验显示,就栽培大豆而言,盐胁迫下 Cl^- 对幼苗造成的伤害较 Na^+ 更为严重^[25,26],对 NaCl 和其它盐类(例如: Na_2SO_4 、 CaCl_2 等)在大豆木质部压力和根细胞膜透性调节中的作用进行比较研究,将会对大豆抗盐性有更深入的认识。

References:

- [1] Zhu Y, Tan G E, He C Q, Cui X H, Zhang Q. Effect of salinization on growth and ion homeostasis in seedlings of *Festuca arundinacea*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5447—5454.
- [2] Steudle E, Peterson C A. How does water get through roots? *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 775—788.
- [3] Zhu J J, Wang H C. A theoretical analysis to the osmotic characteristics of biological membranes. *Plant Physiology Communications*, 1986, (1): 7—12.
- [4] Miller D M. Studies of root function in *Zea mays*. III. Xylem sap composition at maximum root pressure provides evidence of active transport into the xylem and a measurement of the reflection coefficient of the root. *Plant Physiology*, 1985, 77: 162—167.
- [5] Pan R C. *Plant Physiology* (5 ed.). Beijing: Higher Education Press, 2004. 15—17.
- [6] Xu X M, Yu H C, Li G F. Progress in research of plant tolerance to saline stress. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2000, 6(4): 379—387.
- [7] Lohaus G, Hussmann M, Pennewiss K. Solute balance of a maize (*Zea mays* L.) source leaf as affected by salt treatment with special emphasis on phloem retranslocation and ion leaching. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 1721—1732.
- [8] Tester M, Davenport R J. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 2003, 91: 520.
- [9] Yu B J, Luo Q Y, Liu Y L. Re-transportation of ions in *Glycine soja* and *Glycine max* seedlings under NaCl stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2003, 29(1): 39—44.
- [10] Yang M S, Li Y H, Liang H Y, Wang J M. Ion distribution and comparison in seedlings of white poplar clones under salt stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(2): 271—277.
- [11] Thürmer F, Zhu J J, Gierlinger N, et al. Diurnal changes in xylem pressure and mesophyll cell turgor pressure of the *Liana tetrastigma-voinicianum*; The role of cell turgor in long-distance water transport. *Protoplasma*, 1999, 206: 152—162.
- [12] Zimmermann U, Zhu J J, Meinzer F C, et al. High molecular weight organic compounds in the xylem sap of mangroves: implications for long-distance water transport. *Botanica Acta*, 1994, 107: 218—229.
- [13] Enns L C, McCully M E, Canny M J. Solute concentrations in xylem sap along vessels of maize primary roots at high root pressure. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 29: 1539—1544.
- [14] Rowan A, McCully M E, Canny M J. The origin of the exudate from cut maize roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2000, 38: 957—967.
- [15] Rygol J, Zimmermann U. Radial and axial turgor pressure measurements in individual root of *Mesembryanthemum crystallinum* grown under various saline conditions. *Plant, Cell and Environment*, 1990, 13: 15—26.
- [16] Zhu J J, Zimmermann U, Thürmer F, Haase A. Xylem pressure in maize roots subjected to osmotic stress: determination of radial reflection coefficients by using the xylem pressure probe. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 906—912.
- [17] Balling A, Zimmermann U. Comparative measurements of the xylem pressure of *Nicotiana* plants by means of the pressure bomb and pressure probe. *Planta*, 1990, 182: 325—338.
- [18] Benkert R, Balling A, Zimmermann U. Direct measurements of the pressure and flow in the xylem vessels of *Nicotiana tabacum* and their

- dependence on flow resistance and transpiration rate. *Botanica Acta*, 1991, 104, 423—32.
- [19] Zhu J J, Bai X F, Zhang P, Wang Y H, Bu Q M. Self-regulation of xylem pressure in barley roots under salt stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2005, 31(1): 97—102.
- [20] Fiscus E L. Interaction between osmotic- and pressure-induced water flow in plant roots. *Plant Physiology*, 1975, 55: 917—922.
- [21] Steudle E, Murrmann M, Peterson C A. Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the endodermis: further evidence of the composite transport model of the root. *Plant Physiology*, 1993, 103: 335—349.
- [22] Canny M J. Transporting water in plants. *American Scientist*, 1998, 86: 152—159.
- [23] Steudle E. Transport of water in plants. *Environmental Control in Biology*, 2002, 40: 29—37.
- [24] Bai X F, Zhu J J, Zhang P, Wang Y H, Yang L Q, Zhang L. Na^+ and water uptake in relation to the radial reflection coefficient of root in arrowleaf saltbush under salt stress?. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49(9): 1334—1340.
- [25] Luo Q Y, Yu B J, Liu Y L. Differential sensitivity to chloride and sodium ions in seedlings of *Glycine max* and *G. soja* under NaCl stress. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162: 1003—1012.
- [26] Chen X Q, Yu B J. Ionic effects of Na^+ and Cl^- on photosynthesis in *Glycine max* seedlings under isoosmotic salt stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2007, 33(4): 294—300.

参考文献:

- [1] 朱义, 谭贵娥, 何池全, 崔心红, 张群. 盐胁迫对高羊茅(*Festuca arundinacea*)幼苗生长和离子分布的影响. *生态学报*, 2007, 27(12): 5447~5454.
- [3] 朱建军, 王洪春. 生物膜渗透特性的理论分析. *植物生理学通讯*, 1986, (1): 7~12.
- [5] 潘瑞炽. 植物生理学(第五版). 北京: 高等教育出版社, 2004. 15~17.
- [6] 许祥明, 叶和春, 李国凤. 植物抗盐机理的研究进展. *应用与环境生物学报*, 2000, 6(4): 379~387.
- [9] 於丙军, 罗庆云, 刘友良. NaCl 胁迫下野生和栽培大豆幼苗体内离子的再转运. *植物生理与分子生物学学报*, 2003, 29(1): 39~44.
- [10] 杨敏生, 李艳华, 梁海永, 王进茂. 盐胁迫下白杨无性系苗木体内离子分配及比较. *生态学报*, 2003, 23(2): 271~277.
- [19] 朱建军, 柏新富, 张萍, 卜庆梅. 盐胁迫下大麦根系木质部压力的自调节现象. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(1): 97~102.
- [26] 陈宣钦, 於丙军. 等渗盐胁迫下 Na^+ 和 Cl^- 对大豆幼苗光合作用的离子效应. *植物生理与分子生物学学报*, 2007, 33(4): 294~300.