

doi: 10.3969/j.issn.1001-3776.2017.01.006

铅对榧树幼苗生长及生理特性的影响

林建红¹, 李 军², 李 古¹, 戴冰馨¹, 施星雷¹,

沈 洁¹, 胡渊渊¹, 吴家胜¹, 宋丽丽¹

(1. 浙江农林大学, 浙江 临安 311300; 2. 浙江省临海市林木种子苗木管理站, 浙江 临海 317000)

摘要: 2013年,以2年生无污染的榧树实生苗为材料,以 $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ 的形式加入,设置0, 700, 1 400 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 3个处理浓度。处理60 d后,测定苗高、地径、生物量及光合和生理指标。结果发现,700 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的Pb处理促进榧树幼苗生长,表现在总生物量、苗高和地径等生长指标均显著高于对照组($P<0.05$);幼苗叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)皆显著高于对照($P<0.05$);叶绿体超微结构与对照相比无显著差异,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)活性较对照明显下降($P<0.05$)。与对照相比,1 400 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的Pb处理则抑制榧树幼苗生长,幼苗生物量、苗高和地径以及 P_n , G_s 和 T_r 皆显著低于对照($P<0.05$),且发生叶绿体超微结构破坏,嗜银颗粒增多变大的现象;叶片的超氧阴离子(O_2^-),过氧化氢(H_2O_2)和丙二醛(MDA)含量显著上升,SOD, CAT, POD活性较对照明显上升($P<0.05$),表明对榧树幼苗产生了胁迫,抑制了生长和光合作用,导致活性氧自由基的积累、膜脂过氧化加剧和抗氧化酶活性的增加。

关键词: Pb; 榧树幼苗; 生长指标; 光合参数; 叶绿体超微结构

中图分类号: S791.53 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-3776(2017)01-0033-08

Effect of Lead Stress on Growth and Physiological Properties in *Torreya grandis* Seedlings

LIN Jian-hong¹, LI Jun², LI Gu¹, DAI Bing-xin¹, SHI Xing-lei¹, SHEN Jie¹, HU Yuan-yuan¹, WU Jia-sheng¹, SONG Li-li¹

(1. Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, China; 2. Linhai Forest Seed and Seedling Administration of Zhejiang, Linhai 317000, China)

Abstract: Experiments were conducted on 2-year *Torreya grandis* seedlings treated by different concentrations of Pb namely 0(control), 700 and 1400 mg/kg in 2013. 60 days later, determinations were implemented on seedling height, ground diameter, biomass, photosynthetic and physiological parameters such as net photosynthetic rate(P_n), stomatal conductance(G_s), etc. The result showed that 700 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ Pb treatment could significantly promote growth of seedlings, with more biomass, height growth and ground diameter than that of the control, as well as P_n , G_s and transpiration rate (T_r). Ultrastructure of chloroplast had no evident difference with that of the control, but activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) decreased significantly. The treatment of 1400 mg/kg of Pb inhibited the growth, with less biomass, height growth and ground diameter than that of the control, and also G_s and (T_r). Ultrastructure of chloroplast was damaged, and superoxide anion (O_2^-), H_2O_2 and malondialdehyde (MDA) increased evidently, as well as SOD, POD and CAT, compared with that of the control.

Key words: plumbum; *Torreya grandis* seedling; growth; photosynthetic parameters; chloroplast ultrastructure

铅(Pb)作为一种毒性很大的重金属,在环境中不能被生物降解,容易被植物吸收,进入食物链,最终危害

收稿日期: 2016-09-14; 修回日期: 2016-12-19

基金项目: 林业公益性行业科研专项经费(210504708)

作者简介: 林建红, 硕士研究生, 从事经济林研究; E-mail: linkarlyou@qq.com。通信作者: 宋丽丽, 教授, 博士, 从事农产品贮藏与加工研究; E-mail: lilisong@zafu.edu.cn。

人类的健康。随着城镇化、工业化、汽车尾气排放以及有机农药的大量使用, Pb 引起的大气和土壤污染日益成为研究的热点。土壤中 Pb 的过量积累对植物生长和代谢产生不利影响, 干扰植物对营养素的吸收和转运^[1], 抑制光合, 促进活性氧的形成而导致氧化胁迫^[2], 改变酶活性^[3], 破坏细胞膜的结构和增加渗透性^[4], 最终引起生长阻滞^[5]。研究表明, Pb 对植物生长的影响表现为一定的剂量效应, 超过一定浓度的重金属抑制植物的营养生长。马文丽等研究了不同浓度 Pb 胁迫下乌麦及普通小麦幼苗生长状况, 发现胁迫初期低浓度下的激活效应, 随着胁迫时间的延长, 转而表现为抑制效应^[6]。进一步研究发现, 不同植物对 Pb 胁迫的敏感性和生理响应也不同。500 ~ 1 000 mg·kg⁻¹ 的 Pb 对侧柏幼苗的生长具有促进作用, 而对国槐幼苗的生长具有明显的抑制作用^[7]。在 600mg·kg⁻¹ Pb 处理条件下, 侧柏的过氧化物酶 (POD) 活性高于金合欢, 其抗 Pb 能力也强于金合欢^[8]。因此, 有必要深入研究不同植物对 Pb 胁迫的响应机制。

香榧 *Torreya grandis* cv. *Merrillii* 为红豆杉科 Taxaceae 榧树属 *Torreya* 常绿乔木, 是野生榧树的优良变异类型经人工嫁接培育而成的品种。香榧果实是我国南方重要特色珍稀干果, 其营养价值高, 富含优质脂肪酸、蛋白质和多种微量元素^[9], 栽培经济效益好, 是集果用、油用、药用、材用、绿化、观赏为一体的多用途优良经济树种^[10]。近年来随着香榧果实价格大幅上升, 林农为追求经济效益, 过量施用化肥、有机肥以及垃圾肥, 虽然香榧产量明显提高, 但由于垃圾肥中的塑料、油漆含有 Pb, 造成 Pb 的累积, 同时有机肥增施使得重金属的有效性通过螯合作用得到提高, 导致林地土壤 Pb 含量增加, 但在香榧种子中却未检出^[11], 这可能是香榧树体对重金属元素有选择吸收的特性, 对 Pb 有富集作用。目前仍然没有榧树幼苗对重金属 Pb 耐受性的报道, 榧树幼苗对不同 Pb 处理下其生长和生理响应的机理也未有涉及。

以榧树幼苗为材料, 研究不同浓度 Pb 处理对榧树幼苗生长、光合和活性氧产生及清除酶活性的影响, 为探讨 Pb 对榧树幼苗毒害的生理机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

2013 年 6 月, 选用地径、苗高一致、无污染和病虫害的 2 年生实生榧树苗 (地径为 5±0.5 mm, 苗高为 35±2 cm) 为供试材料, 种子来源于同一棵树, 大小基本一致、无病菌。采用大棚盆栽土培控制 (每盆 1 株) 的试验方法, 盆栽容器选用内径 16.5 cm, 高 18 cm, 底部有孔的塑料盆, 基质为珍珠岩和石英砂 (2.5 kg·盆⁻¹) 按照 1:1 (v/v) 比例混合。8 月开始, 每 3 d 浇 1 次 200 ml 完全营养液 (Hoagland), 培养 1 个月, 然后采用不同浓度 Pb 处理, 以 Pb(NO₃)₂ 盐溶液的形式加入 (处理前土壤中未检出 Pb), 处理时先把 Pb(NO₃)₂ 以干土重计算纯 Pb 含量, 并配成 60 g·L⁻¹ 的母液, 然后进行稀释, 并均匀加入。Pb 处理 T1 (0, CK), T2 (700 mg·kg⁻¹) 和 T3 (1 400 mg·kg⁻¹), Pb 浓度选择参照黄桂萍等人的报道^[12]。T1, T2 和 T3 处理液中除 Pb 含量不同以外, 其余元素均保持平衡, 施加的体积相同。处理期间每隔 3 d 浇 1 次, 采用完全随机分组试验设计方法, 共 3 个处理, 每个处理 3 个重复, 每个重复 5 株。处理时观察生长状况, 60 d 后对其苗高、地径和生物量等生长指标进行测定, 其他光合和生理指标选取苗木顶端的第 3, 第 4 片功能叶进行测定。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 生长势 拍照记录植株生长势, 观察苗高与叶色, 判断苗木生长情况。

1.2.2 苗高、地径和生物量测定 分别于处理前和处理后用卷尺测量所有受试苗木的苗高 (根基部到顶芽), 求得苗高增量 (seedling height increment, SHI), 精确到 0.1 cm; 分别于处理前和处理后用游标卡尺测量所有受试苗木的地径 (每株苗十字交叉状测量 2 次, 取平均值), 求得地径增量 (ground diameter increment, GDI), 精确到 0.02 mm; 试验处理结束后测定, 将榧树根 (用水洗净, 凉干) 和地上两部分分别称鲜重, 然后取样, 105℃ 条件下杀青 0.5 h, 80℃ 烘箱内烘干至恒重, 测定各部分干重。每个处理重复 3 次。

1.2.3 光合参数指标测定 采用美国 Licor 公司生产的 Li-6400 便携式光合测定系统测定当年生已完全展开的榧树叶片 (叶片面积已达到最大) 的光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (Tr)。

测定时, 光合有效辐射 (PAR) 设定为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度 (Ca) 为 $450\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 流速为 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 温度设定为 $(29\pm 1)\ ^\circ\text{C}$ 。

1.2.4 叶绿素荧光参数测定 选取当年生的已完全展开叶片 (叶片面积已达到最大) 采用超便携式调制叶绿素荧光仪 MINI-PAM (WALZ, 德国) 测定其最小荧光产量 (F_o)、最大荧光产量 (F_m), 算出可变荧光 (F_v)。 F_v/F_m 表示 PSII 的最大光化学量子产量。测定前, 进行充足的暗适应。

1.2.5 超氧阴离子 ($\text{O}_2^{\cdot-}$) 产生速率、过氧化氢 (H_2O_2)、丙二醛 (MDA) 和脯氨酸 (Pro) 含量测定 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率的测定采用羟胺氧化法^[13]; H_2O_2 含量的测定采用 Patterson 等的方法^[14]; MDA 含量测定采用硫代巴比妥酸法 (TBA)^[15]; Pro 含量测定采用酸性茚三酮闭塞法^[16]。

1.2.6 超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性测定 SOD 活性用 NBT 法测定^[17]。以单位时间内抑制氮蓝四唑光化还原 50% 为 1 个酶活性单位 (U)。 POD 活性采用愈创木酚比色法测定^[18], 以每分钟 A470 变化值表示酶活性大小。 CAT 活性采用紫外吸收法测定^[19], 以每分钟 A240 的变化值表示酶活力大小。不同处理从顶端下第一轮处各取 5 片叶片进行测定。

1.2.7 叶绿体超微结构的观察 选取当年生的已完全展开的成熟叶片, 用刀片切割成小方块, 放入 2.5% 的戊二醛溶液中 $4\ ^\circ\text{C}$ 固定过夜后, 用磷酸缓冲液 ($\text{pH}=7.0$, $0.1\ \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 冲洗样品 3 次, 每次 15 min, 然后, 1% 的锇酸溶液固定 2 h, 用 50%, 70%, 80%, 90% 和 95% 的乙醇溶液清洗 (每次 15 min), 再用 100% 乙醇清洗 20 min, 最后用纯丙酮试剂清洗, 20 min 之后, 用包埋剂与丙酮混合液 ($v:v=1:1$) 处理样品 1 h, 再用包埋剂与丙酮混合液 ($v:v=3:1$) 处理样品, 3 h 之后转移入新的试管中, 用纯包埋剂渗透过夜, 再将样品转移到 eppendorf 试管中, $70\ ^\circ\text{C}$ 加热过夜。之后将样品放在日立公司的 JME-1230 电子显微下观察。

1.3 数据统计

试验数据用 Excel 2013 和 SPSS 16.0 进行统计处理, 所有数据为 3 次重复的平均值和标准误。采用 SPSS 16.0, 进行邓肯氏多重差异分析 ($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 Pb 处理对榧树幼苗生长势的影响

不同浓度 Pb 对榧树幼苗生长有不同程度的影响。T2 处理 2 个月后, 榧树幼苗的生长明显高于对照, 而 T3 处理的幼苗植株矮小、生长缓慢, 同时叶片出现枯萎、掉落 (图 1)。

2.2 Pb 处理对榧树幼苗生物量、苗高、地径、根茎比的影响

2 个月后, 榧树幼苗生物量、苗高、地径和根茎比都出现了不同程度的增加, 但不同处理之间仍然有很大差异。T2 处理的总生物量、苗高、地径和根茎比均显著升高 ($P<0.05$), 分别较 T1 (CK) 增加了 36.4%, 8.5%, 43.3% 和 23.4%。



图 1 不同浓度 Pb 处理对榧树幼苗生长势的影响

Figure 1 Effect of different concentrations of Pb on the growth of *T. grandis* seedlings

表 1 不同浓度 Pb 对榧树幼苗生物量、苗高增量、地径增量和根茎比的影响

Table 1 Effect of different concentrations of Pb on dry weight, increments of seeding height and ground diameter and the ratio of root and shoot in *Torreya grandis* seedling

Pb 处理浓度/ ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	总生物量/g	苗高增量/cm	地径增量/cm	根茎比
T1	35.44 ± 0.42^b	14.30 ± 0.58^b	1.81 ± 0.09^b	0.47 ± 0.003^b
T2	48.34 ± 0.32^a	18.50 ± 0.57^a	2.81 ± 0.34^a	0.58 ± 0.002^a
T3	27.33 ± 0.31^c	7.30 ± 0.10^c	0.43 ± 0.21^c	0.49 ± 0.002^b

注: 相同指标后标注的不同英文字母 a,b,c 表示差异达显著水平 ($p<0.05$)。

但 T3 处理的幼苗生物量、苗高和地径与对照相比呈现明显下降 ($P<0.05$), 分别比对照降低了 22.9%, 14.2%

和 59.7% ($P < 0.05$), 根茎比与对照相比则无显著差异 ($P > 0.05$), 见表 1。

2.3 Pb 处理对榿树幼苗光合参数的影响

T2 处理下, 榿树幼苗叶片的 P_n , G_s 和 T_r 均显著大于对照 ($P < 0.05$), 分别较对照升高了 16.1%, 23.7% 和 24.4%, C_i 则显著小于对照 ($P < 0.05$), 较对照降低了 14.83%。T3 处理下, 叶片的 P_n , G_s 和 T_r 均显著小于对照 ($P < 0.05$), 分别较对照降低了 76.31%, 72.66% 和 79.84%, C_i 则显著大于对照 ($P < 0.05$), 较对照增加了 45.82% (图 2)。

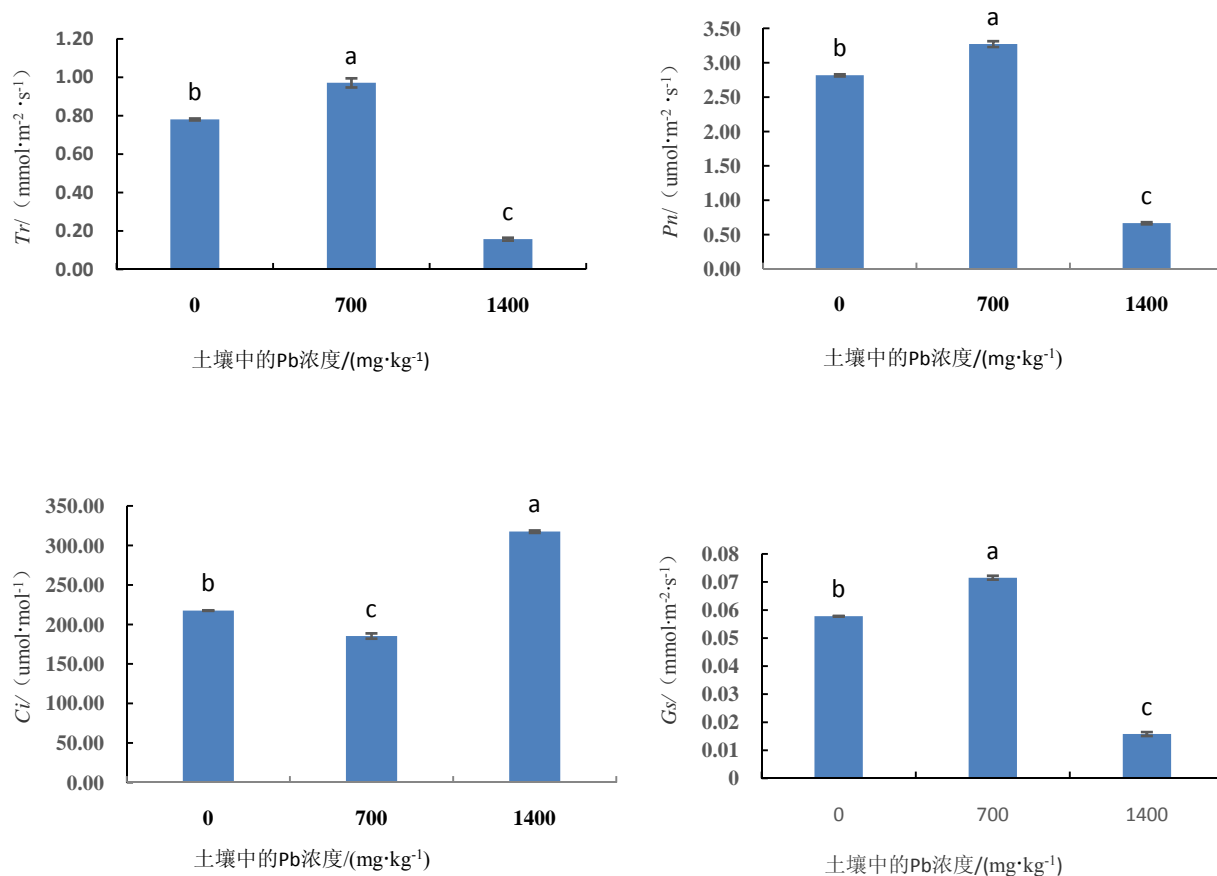


图 2 不同浓度 Pb 处理对榿树幼苗叶片光合参数的影响

Figure 2 Effect of different concentrations of Pb on photosynthesis parameters in *T. grandis* seedlings

2.4 Pb 处理对榿树幼苗荧光参数的影响

T2 处理下, 榿树幼苗的 F_v/F_m 显著高于对照 ($P < 0.05$), 为对照的 106.9%, 表明在此 Pb 浓度下, 榿树幼苗叶片的原初光能转化效率增加, 而 T3 处理则使得叶片 F_v/F_m 值显著降低 ($P < 0.05$) (图 3), 表明此浓度的 Pb 下榿树幼苗叶片的光合作用受到抑制。

2.5 Pb 处理对榿树幼苗 MDA, Pro, H_2O_2 含量和 O_2^- 产生速率的影响

与对照相比, 在 T2 处理下, H_2O_2 , O_2^- 产生速率和 MDA 含量均明显下降 ($P < 0.05$), 表明榿树幼苗在此浓度未受到明显的胁迫。而在 T3 处理下, 叶片的 H_2O_2 含量, O_2^- 产生速率和 MDA 含量则明显高于对照 ($P < 0.05$),

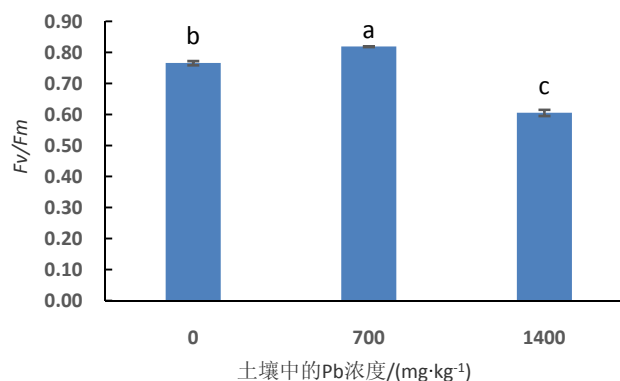


图 3 不同浓度 Pb 处理对榿树幼苗叶片荧光参数的影响

Figure 3 Effect of different concentrations of Pb on fluorescence parameters in *Torreyia grandis* seedling

分别为对照的 2.10, 1.48 和 1.48 倍, 表明较高浓度的 Pb 处理导致了氧化胁迫。*MDA* 是膜质过氧化的最终产物, 是衡量细胞膜脂过氧化程度的重要指标。植物体内的脯氨酸含量作为植物细胞质内渗透调节物质在一定程度上反映了植物的抗逆性。*T3* 处理的榿树幼苗体内 *Pro* 大量积累, 是对照的 2.61 倍 (图 4)。

2.6 不同浓度 Pb 处理对榿树幼苗抗氧化酶活性的影响

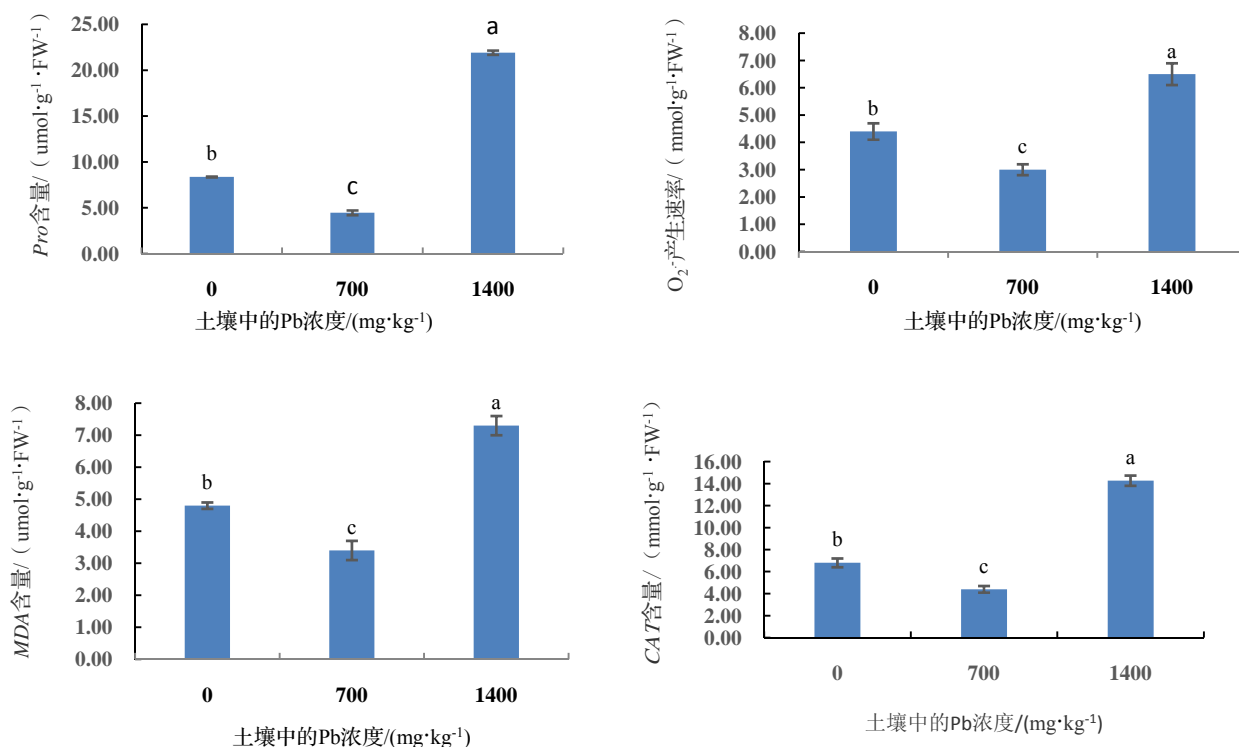


图 4 不同浓度 Pb 处理对榿树幼苗叶片 *MDA*, *Pro*, *H₂O₂* 含量和 *O₂⁻* 产生速率的影响

Figure 4 Effect of different concentrations of Pb on content of *MDA*, proline, *H₂O₂* and *O₂⁻* production rate in *T. grandis* seedlings

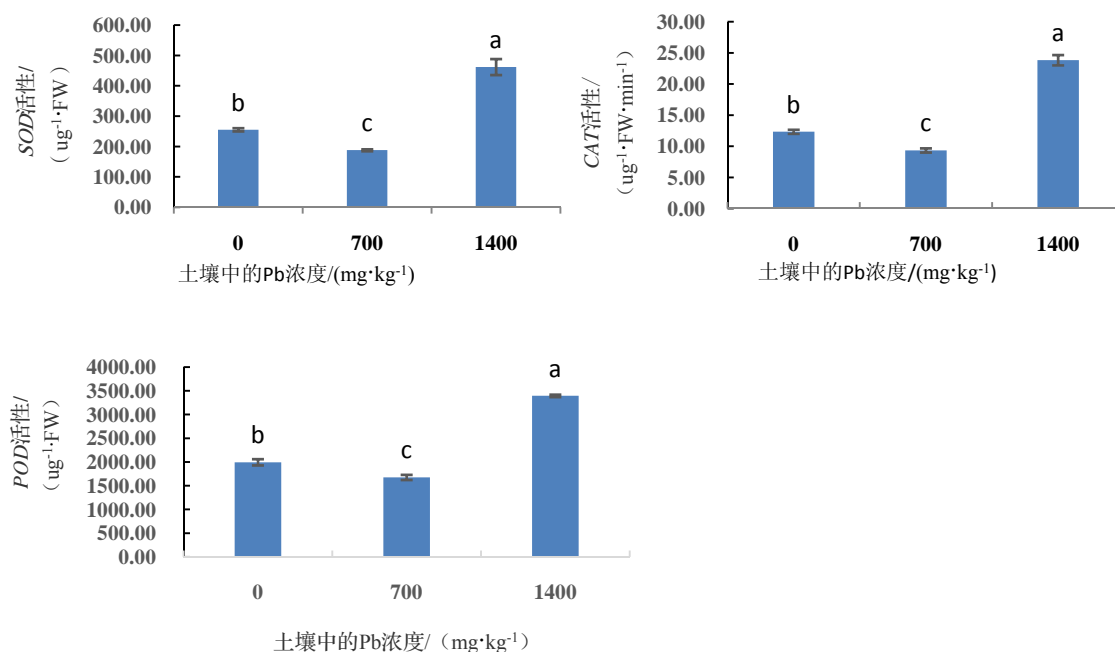


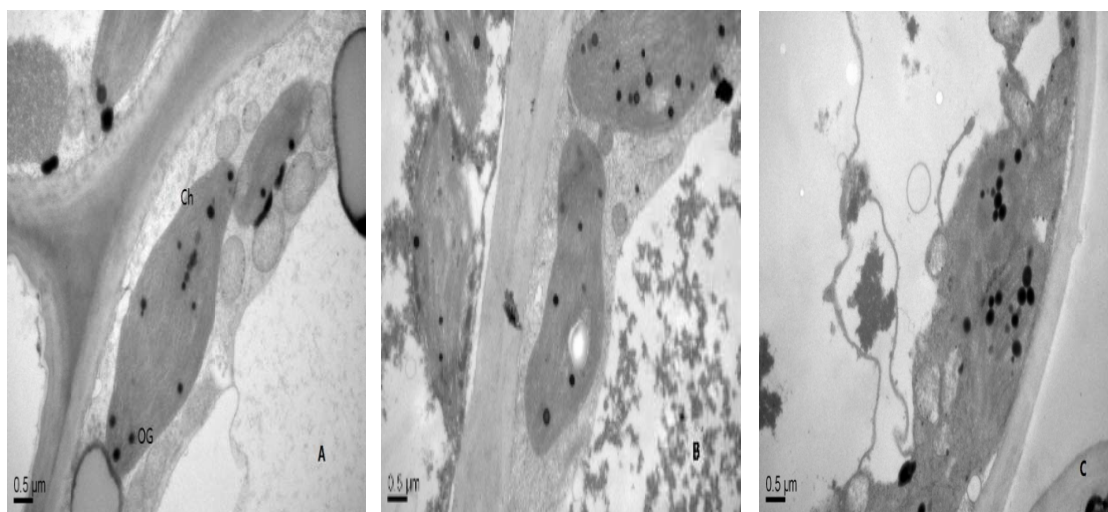
图 5 不同浓度 Pb 处理对榿树幼苗叶片 *SOD*, *CAT* 和 *POD* 活性的影响

Figure 5 Effect of different concentrations of Pb on *SOD*, *CAT* and *POD* activity in *T. grandis* seedlings

植物本身会主动或被动地产生 *SOD*, *POD*, *CAT* 等保护酶来对抗活性氧的不正常增多。其中 *SOD* 的作用是催化 O_2^- 发生歧化反应生成 H_2O_2 , *POD* 和 *CAT* 则清除体内 H_2O_2 , 从而使细胞内的活性氧与防御系统之间保持平衡。T2 处理使叶片 *SOD*, *CAT* 和 *POD* 活性较对照明显下降 ($P < 0.05$); T3 处理则大大提高了三种酶活性 ($P < 0.05$), 分别是对照的 1.69, 1.81 和 2.49 倍, 这表明较高浓度的铅处理, 植物的抗氧化酶体系被激活, 以调控榿树组织活性氧自由基的产生和积累 (图 5)。

2.7 Pb 处理对榿树幼苗叶绿体超微结构的影响

从图中可以看出, T2 处理的叶绿体膜及内部结构与对照相比变化不大, 表现在叶绿体呈椭圆状, 叶绿体结构良好, 片层结构发达, 嗜锇颗粒不多。T3 处理下叶绿体结构受伤害, 出现被膜轻度破损, 片层膨胀分化或溶解消失, 嗜锇颗粒增多变大。



A - T1; B - T2; C - T3; Ch - 叶绿体; OG - 嗜锇颗粒。

图 6 不同浓度 Pb 处理对榿树幼苗叶绿体超微结构的影响

Figure 6 Effect of different concentrations of Pb on ultrastructure of chloroplast in *T. grandis* seedlings

3 结论与讨论

植物对重金属 Pb 的敏感性和响应过程依赖于植物的基因型和生理特性^[20]。有些植物具有较强的积累 Pb 的能力, 其生长不会受到任何负面影响^[21], 甚至会促进植物的生长^[22], 但随着 Pb 胁迫持续加剧, 植物的形态、生长和光合作用受到严重影响^[23]。本研究结果显示, $700 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的 Pb 处理有利于榿树幼苗的生长, 叶片的 *Fv/Fm*, *Pn*, *Gs* 和 *Tr* 皆大于对照, 表明较低浓度 Pb 处理增强了叶片的原初光能转化效率, 促进了气孔的开张和 *Ci* 浓度, 增加了叶片的光合作用, 幼苗的干物质含量、苗高与地径都明显大于对照植株。Pb 浓度提高至 $1400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 榿树幼苗的生长势明显下降, 表现为植株矮小, 生长缓慢, 同时叶片 *Fv/Fm*, *Pn*, *Gs* 和 *Tr* 也都明显低于对照, 表明较高浓度的 Pb 处理会引起榿树幼苗叶片的原初光能转化效率下降, PSII 反应中心受到了伤害, 进而光合作用受到影响^[24], 最终导致干物质积累下降, 植物的生长受到抑制, 说明高浓度的 Pb 含量对榿树幼苗形态、生长和光合作用具有明显的抑制作用。

对植物光合作用影响的限制因素包括气孔限制和非气孔限制 2 种。气孔限制因素主要是指由气孔导度下降所导致的光合速率下降, 非气孔限制因素主要是指叶肉细胞光合能力的损害, 诸如叶绿体超微结构的破坏和活性氧代谢平衡的破坏等导致光合速率下降。在 $1400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 浓度的 Pb 处理时, *Ci* 上升, *Gs* 下降, 根据 Farquhar 等研究表明是因为, $1400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Pb 胁迫处理下叶绿体结构受伤害, 出现被膜轻度破损, 基粒垛叠程度下降, 片层膨胀分化或溶解消失, 说明叶肉细胞光合能力的损害是导致 *Pn* 下降的主要原因^[25]。

植物有很多种防御重金属毒害的机制, 其中一种是提高体内抗氧化酶的活性, 以抵抗重金属胁迫引起的活性氧增加^[26]。本试验中, 在 $1\ 400\ \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 浓度的 Pb 处理下, 叶片中 *Pro*, *MDA* 和 H_2O_2 含量以及 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的产生速率均增大, 表明较高浓度的 Pb 处理导致了氧化胁迫, 活性氧自由基大量产生, 膜脂过氧化加剧, 细胞质膜的结构和功能遭到破坏。同时, 植物在受到胁迫时, 通常会利用其复杂的抗氧化系统包括 *SOD*, *POD* 和 *CAT* 等, 以限制活性氧自由基对细胞的损害^[26]。随着胁迫环境进一步加剧, 活性氧物质通常会对抗氧化酶产生严重的氧化损伤, 导致其活性降低^[27]。与对照相比, $1\ 400\ \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 浓度的 Pb 处理下, 榧树幼苗叶片 *POD*, *CAT* 和 *SOD* 三种抗氧化酶活性明显提高 (图 5), 表明此种浓度 Pb 胁迫虽然对榧树幼苗产生了一定程度的胁迫, 但尚未达到较为严重的程度。本研究证明了榧树幼苗对铅有一定的耐受性。为了全面了解榧树的抗 Pb 污染能力, 还需进一步开展更高浓度 Pb 处理对榧树幼苗以及不同年龄榧树树体影响的研究。

参考文献:

- [1] Gopal R, Rizvi A H. Excess lead alters growth metabolism and translocation of certain nutrients in radish[J]. *Chemosphere*, 2008, 70 (9): 1539 – 1544.
- [2] Romanowska E, Igamberdiev A U, Parys E, et al. Stimulation of respiration by Pb^{2+} in detached leaves and mitochondria of C_3 and C_4 plants[J]. *Physiol Plant*, 2002, 116 (2): 148 – 154.
- [3] Qureshi M I, Abdin M, Qadir S, et al. Lead-induced oxidative stress and metabolic alterations in *Cassia angustifolia* Vahl[J]. *Biol Plant*, 2007, 51 (1): 121 – 128.
- [4] Parys E, Romanowska E, Siedlecka M, et al. The effect of lead on photosynthesis and respiration in detached leaves and in mesophyll protoplasts of *Pisum sativum*[J]. *Acta Physiol Plant*, 1998, 20 (3): 313 – 322.
- [5] Uveges J L, Corbett A L, Mal T K. Effects of Pb contamination on the growth of *Lythrum salicaria*[J]. *Environ Pollut*, 2002, 120 (2): 319 – 323.
- [6] 马文丽, 王转花. 铅胁迫对乌麦及普通小麦抗氧化酶的影响[J]. *山西农业科学*, 2004, 32 (2): 8 – 12.
- [7] 周芙蓉. 侧柏和国槐对干旱和 Pb 胁迫的耐性及对 Pb 污染土壤的修复[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [8] 李二龙. Pb 胁迫对 4 种木本植物酶保护系统的影响[J]. *四川林业科技*, 2012, 33 (6): 50 – 53.
- [9] 黎章矩, 骆成方, 程晓建, 等. 香榧种子成分分析及营养评价[J]. *浙江林学院学报*, 2005, 22 (5): 540 – 544.
- [10] 陈力耕, 王辉, 童品璋. 香榧的主要品种及其开发价值[J]. *中国南方果树*, 2006, 34 (5): 33 – 34.
- [11] 戴文圣, 黎章矩, 程晓健, 等. 香榧林地土壤养分、重金属及对香榧子成分的影响[J]. *浙江林学院学报*, 2006, 23 (4): 393 – 399.
- [12] 黄桂萍, 刘苑秋, 程磊. 土壤 Pb 污染对晚松生理特性的影响[J]. *江西农业大学学报*, 2006, 28 (6): 833 – 837.
- [13] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与轻胺反应的定量关系[J]. *植物生理学通讯*, 1990, 26 (6): 55 – 57.
- [14] Patterson B D, Mackae E A, Ferguson I B. Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using Titanium (IV)[J]. *Anal Biochem*, 1984, 139: 487 – 492.
- [15] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 1990.
- [16] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [17] 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.
- [18] Wu Y X, Von Tiedemann A. Impact of fungicides on active oxygen species and antioxidant enzymes in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) exposed to ozone [J]. *Environ Pollut*, 2002, 116 (1): 37 – 47.
- [19] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [20] Singh R P, Tripathi R D, Sinha S K, et al. Response of higher plants to lead contaminated environment[J]. *Chemosphere*, 1997, 34: 2467 – 2493.
- [21] Wierzbicka M. How lead loses its toxicity to plants [J]. *Acta Soc Bot Polon*, 1995, 64 (1): 81 – 90.
- [22] 吴晓, 熊治廷. 不同品种莧菜对铅抗性的研究[J]. *武汉大学学报(理学版)*, 2005, 51 (S2): 294 – 296.
- [23] Ghnaya T, Zaier H, Baioui R, et al. Implication of organic acids in the long-distance transport and the accumulation of lead in *Sesuvium portulacastrum* and *Brassica juncea*[J]. *Chemosphere*, 2013, 90 (4): 1449 – 1454.
- [24] 杨广东, 朱祝军, 计玉妹. 不同光强和缺镁胁迫对黄瓜叶片叶绿素荧光特性和活性氧产生的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8 (1):

115 – 118.

[25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982, 33 (1) : 317 – 345.

[26] 黄化刚, 李廷轩, 杨肖娥, 等. 植物对铅胁迫的耐性及其解毒机制研究进展[J]. *应用生态学报*, 2009, 20 (3) : 696 – 704.

[27] Gallego S M, Benavides M P, Tomaro M. Effect of heavy metal ion excess on sunflower leaves: evidence for involvement of oxidative stress[J]. *Plant Sci*, 1996, 121 (2) : 151 – 159.