

# 模拟酸雨对番木瓜不同成熟度叶片 膜脂过氧化作用的影响

黄建昌, 肖艳, 周厚高

(仲恺农业技术学院园艺系, 广东广州 510225)

**摘要:** 用不同 pH 值(4.5、3.5、3.0、2.5)的模拟酸雨处理, 研究其对番木瓜不同成熟度叶片细胞膜透性和膜脂脂肪酸组分变化的影响。结果表明, 酸雨处理导致番木瓜叶片细胞膜透性、MDA 含量、脂氧合酶(LOX)活性和  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  渗出量显著上升, 膜脂脂肪酸组分中饱和脂肪酸含量增加, 不饱和脂肪酸含量及不饱和指数(IUFA)下降, 嫩叶比成熟叶对酸雨的反应更敏感。运用生理指标差异达 0.05 显著水平评价酸雨对番木瓜的影响阈值, 嫩叶在 pH3.5, 成熟叶在 pH3.0。

**关键词:** 番木瓜; 酸雨; 膜脂过氧化; 细胞膜透性; LOX 活性

**中图分类号:** S667.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)06-0562-04

## Impact of simulated acid rain on peroxidation of membrans lipids in leaves of papaya seedlings

HUANG Jian-chang, XIAO Yan, ZHOU Hou-gao

(Zhongkai Agrotechnical College, Guangzhou 510225, China)

**Abstract:** Impact of simulated acid rain with various pH values(4.5, 3.5, 3.0, 2.5) on leaf in different stages of papaya(*Carica papaya* L.) seedlings were studied. The results showed that permeability, MDA content, LOX activity, leakage amount of  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  and  $Mg^{2+}$ , and saturated fatty acid increased with the decline of the pH value of simulated acid rain, unsaturated fatty acid and IUFA decreased with the decline of the pH value of simulated acid rain. The sensibility to acid rain of spire was higher than climax leaf. The injury threshold value of teneral leaf to simulated acid rain was  $pH \leq 3.0$  by the standard of the result using significance tested with L. S. D. at 0.05 level, and that of adult leaf was  $pH \leq 3.5$ .

**Key words:** papaya; simulated acid rain; peroxidation of membrans lipids; permeability; LOX activity

酸雨已成为目前世界生态环境主要问题之一。近年来, 华南地区降水的酸度及酸雨发生频率呈上升趋势, 相当部分地区降水的  $pH < 4.0$ , 一些地区酸雨 pH 甚至低至 3.0 以下(谢娟, 2002)。对此, 国内外研究酸雨危害程度及植物生物量损失估算结果表明, 酸度达到一定的阈值后, 将破坏植物结构, 阻碍其生长发育, 引起生理伤害, 导致作物减产甚至死亡, 酸雨胁迫对植物伤害重要原因之一是酸雨胁迫

引起植物体内活性氧自由基的积累, 活性氧的产生与脂氧合酶催化的膜脂过氧化有关, 而膜脂过氧化是造成细胞质膜损伤的关键因素(王建华等, 1993; 邱栋梁等, 2001)。番木瓜(*Carica papaya* L.) 在华南地区栽培广泛, 而有关酸雨对番木瓜的生理危害尚未见报道。为此, 作者通过人工模拟酸雨方式处理番木瓜小苗, 探讨了酸雨胁迫对番木瓜叶片膜透性和膜脂脂肪酸组分的影响, 旨在通过研究酸雨胁

收稿日期: 2004-09-30 修订日期: 2005-02-16

基金项目: 广东省自然科学基金资助项目(021917)[Supported by the Natural Science Foundation of Guangdong Province(021917)].

作者简介: 黄建昌(1963-), 江西瑞金市人, 教授, 在职博士, 主要从事园艺植物抗性研究。

迫对番木瓜的伤害机制,为今后开展抗性栽培提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料及酸雨胁迫处理

本试验以完全展开 8 片叶的穗中红番木瓜品种为试验材料。每处理 30 盆,每盆 2 株,3 次重复。以未展开的嫩叶和已成熟的第 2 片叶为取材对象。根据广州天然酸雨中硫酸根与硝酸根离子含量的摩尔比( $\text{SO}_4^{2-}/\text{NO}_3^- = 5 : 1$ ) (谢媚,2002;杨妙贤等,2001),用 pH SH-4 型酸度计配制 pH 值为 4.5、3.5、3.0、2.5 等 4 种不同酸度的模拟酸雨,并以 pH5.6 的蒸馏水为对照。待小苗第 8 片叶完全展开后,用喷雾器将不同 pH 值的人工模拟酸雨均匀喷洒于番木瓜幼苗全株至叶片滴水为度。每隔 3 d

喷 1 次,共喷 3 次。

### 1.2 测定方法

酸雨胁迫处理 3 d 后取样分析,各指标的测定均取第 2 片叶,重复 3 次。 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  渗出量参照邱栋梁等(2001)所述方法,用打孔器分别取不同发育时期的番木瓜叶圆片 20 片(直径 0.5 cm),称重 0.9 g 后置于试管中,用蒸馏水定容到 50 mL,静置 6 h 后,用原子吸收分光光度计测定  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  渗出量。细胞膜透性用肖艳等(1995)所述方法测定。丙二醛(MDA)含量用曾韶西等(1987)所述方法测定。脂氧合酶(LOX)活性参照 Sekiya(1982)的方法测定。叶片膜脂肪酸组分的测定参照郭延平等(2002)的方法制备样品,从植株中取叶片,洗净后用 1.5 mL 0.4 mol/L KOH/甲醇溶液静置/震荡 2 h,脂类水解的脂肪酸甲酯化后,加入 1.5 mL 石油醚:苯(V:V=1:1),静置/震荡 30 min,然后

表 1 模拟酸雨对番木瓜叶片细胞膜透性、MDA 含量和 LOX 活性的影响

Table 1 The effect of simulated acid stress on permeability, MDA content and LOX activity of leaves in papaya

酸雨 pH 值 pH of simulated acid	细胞膜透性 Cell permeability (%)		MDA 含量 MDA content (nmol · mg <sup>-1</sup> FW)		LOX 活性 LOX activity (nmol · min <sup>-1</sup> FW)	
	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf
	5.6	7.25±3.8 Cd	7.42±3.1 Cd	1.02±0.3 Bc	1.10±1.0 Bb	21.24±0.3 Cc
4.5	9.07±2.8 Cd	9.28±2.1 Ccd	1.10±0.4 Bc	1.22±0.6 Bb	24.38±0.7 Cc	22.85±0.3 Bbc
3.5	15.78±3.6 Bc	13.25±3.8 Cc	1.68±0.8 Bc	1.72±0.8 Bb	30.61±0.9 Bb	27.39±0.2 ABb
3.0	29.14±1.8 Ab	23.25±2.0 Bb	3.42±0.8 ABb	3.80±0.4 Aa	34.75±0.2 ABa	29.83±0.7 Aab
2.5	34.56±3.8 Aa	31.29±1.2 Aa	5.16±1.8 Aa	5.05±1.8 Aa	38.87±0.5 Aa	31.75±1.0 Aa

注:用 L. S. D. 法测验,大写字母代表 0.01 差异水平,小写字母代表 0.05 差异水平。以下各表同。

Note: Significance tested with L. S. D. A, B and a, b represent significance at 0.01 and 0.05 levels, respectively. Table 2 and 3 are the same as table 1.

按序加入蒸馏水和无水乙醇,上清液用 GC-9A(日本岛津公司制造)气相色谱仪测定,色谱条件:2 m × 3 mm 玻璃柱,内装 Chromosoybw. AW. DMCS (80~100 目)担体,柱温 195 °C,载体 N<sub>2</sub>,流速 40 mL/min, FID 检测器,汽化室温度 250 °C,用面积归一法计算膜脂各组分的含量,计算脂肪酸不饱和指数(IUFA)。

## 2 结果与分析

### 2.1 模拟酸雨对番木瓜叶片细胞膜透性、MDA 含量和 LOX 活性的影响

细胞膜透性是反映植物遭受酸雨伤害的一个敏感指标。如表 1 所示,在模拟酸雨胁迫处理下,番木瓜幼苗叶片的细胞膜透性上升,且随 pH 值的降低

而极显著地增大。pH 值 4.5 的酸雨对番木瓜伤害程度较小,pH 低于 3.5 的酸雨时伤害明显加剧,pH 值为 2.5 时,嫩叶的细胞膜透性达到 34.56%,比嫩叶对照处理高出 3.77 倍;成熟叶片的细胞膜透性达到 31.29%,相比成熟叶对照处理增加了 3.21 倍。pH 值低于 3.5 时嫩叶和成熟叶两者差异显著,说明嫩叶对酸雨的反应敏感性大于成熟叶片。均值出现显著差异的 pH 值分别为:嫩叶 pH 值 ≤ 3.5,成熟叶 pH 值 ≤ 3.0。

膜脂过氧化产物 MDA 含量的变化表现出与细胞膜透性相同的上升趋势。pH 2.5 酸雨处理的嫩叶 MDA 的含量比对照高出 4.05 倍,成熟叶片则比对照上升 3.59 倍。均值出现显著差异的 pH 值均为 ≤ 3.0。相关分析结果表明,细胞膜透性及 MDA 含量的变化与酸雨的 pH 值均呈极显著负相关(r

$= -0.901^{**}$ ,  $r = -0.893^{**}$ ), 说明细胞膜透性及 MDA 含量的变化与酸雨的 pH 值的关系相当密切。

由表 1 可见, 模拟酸雨胁迫引起番木瓜叶片 LOX 活性上升, 且胁迫强度越大, LOX 活性越大。pH 值为 3.5 时, 嫩叶和成熟叶两者的 LOX 活性差异显著, 说明酸雨胁迫引起番木瓜嫩叶膜脂过氧化水平高于成熟叶, 但均值出现显著差异的 pH 值均  $\leq 3.0$ 。

## 2.2 模拟酸雨对番木瓜叶圆片 $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 和 $Mg^{2+}$ 渗出量的影响

包括液泡膜等内膜系统在内的细胞膜系统在维持植物正常生理机能上起着极为重要的作用。试验结果表明, 酸雨胁迫下番木瓜叶圆片的  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  渗出量均随 pH 值下降而逐渐增加, 嫩叶的  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  渗出量比成熟叶大, 说明酸雨胁迫

迫使番木瓜叶片的细胞膜系统的完整性受到损伤, 嫩叶比成熟叶受到的损伤程度大, 表明嫩叶比成熟叶反应更敏感。 $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  渗出量均值出现显著差异的 pH 值分别为,  $K^+$  渗出量: 嫩叶  $pH \leq 3.5$ , 成熟叶  $pH \leq 3.5$ ;  $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  渗出量: 嫩叶  $pH \leq 3.5$ , 成熟叶  $pH \leq 3.0$ ;  $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  渗出量均值出现显著差异的 pH 值低于  $K^+$  渗出量均值出现显著差异的 pH 值, 表明  $K^+$  渗出量对酸雨的反映较  $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  渗出量敏感, 这可能是由于  $K^+$  移动性更强所致。

## 2.3 模拟酸雨对番木瓜叶片膜脂组分变化的影响

从表 3 中可以看出, 模拟酸雨胁迫使番木瓜叶片膜脂肪酸组分发生明显的变化, 随模拟酸雨的 pH 值的降低, 饱和脂肪酸含量增加, 不饱和脂肪酸含量和脂肪酸不饱和指数 (IUFA) 下降。比较不同

表 2 模拟酸雨对番木瓜叶圆片  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  渗出量的影响

Table 2 Effects of simulated acid rain on the leakage amount of  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  and  $Mg^{2+}$  in papaya leaves

酸雨 pH 值 pH of simulated acid	$K^+$ 渗出量 Leakage amount of $K^+$ (mg/g)		$Ca^{2+}$ 渗出量 Leakage amount of $Ca^{2+}$ (mg/g)		$Mg^{2+}$ 渗出量 Leakage amount of $Mg^{2+}$ (mg/g)	
	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf
	5.6	0.191±0.11 Cc	0.182±0.08 Cd	0.022±0.01 Cd	0.160±0.09 Bc	0.046±0.00 Cc
4.5	0.241±0.07 Cc	0.220±0.12 Cd	0.031±0.09 Cd	0.170±0.12 Bc	0.073±0.01 Cc	0.066±0.02 Bb
3.5	0.586±0.22 Bb	0.521±0.14 Bc	0.059±0.01 Bc	0.201±0.14 Bc	0.112±0.01 Bb	0.081±0.05 Bb
3.0	0.839±0.19 ABa	0.801±0.27 Ab	0.104±0.06 Ab	0.675±0.18 Ab	0.275±0.03 Aa	0.215±0.10 Aa
2.5	1.013±1.3 Aa	0.991±0.89 Aa	0.187±0.07 Aa	0.968±0.26 Aa	0.313±0.05 Aa	0.276±0.08 Aa

表 3 模拟酸雨对番木瓜幼苗膜脂脂肪酸组分变化的影响

Table 3 The effect of simulated acid stress on fatty acid composition of membrane lipids in papaya leaves

酸雨 pH 值 pH of simulated acid	饱和脂肪酸含量 Saturated fatty acid content (mol%)		不饱和脂肪酸含量 Unsaturated fatty acid content (mol%)		脂肪酸不饱和指数 IUFA(%)	
	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf
	5.6	43.8±3.8 Bc	44.0±1.8 Cc	55.0±6.1 Aa	55.1±1.1 Aa	125.6
4.5	44.2±2.9 Bc	44.8±1.0 Cc	54.2±4.7 Aa	55.0±3.5 Aa	122.6	122.8
3.5	49.7±1.8 ABb	45.0±3.1 BCbc	50.1±3.6 ABab	53.3±2.7 Aa	100.8	116.4
3.0	53.1±2.7 Aba	49.8±2.3 ABab	48.8±2.4 ABbc	51.0±6.1 ABab	91.9	102.4
2.5	55.7±3.3 Aa	53.7±3.2 Aa	44.8±3.6 Bc	45.2±2.4 Bb	80.4	84.0

叶片的膜脂组分变化, 在同一 pH 值的酸雨胁迫处理下, 嫩叶的膜脂组分变化程度和 IUFA 的下降幅度均大于成熟叶片。pH 值为 2.5 时, 嫩叶的饱和脂肪酸含量增加了 27.2%, 不饱和脂肪酸含量减少了 18.6%; 成熟叶片饱和脂肪酸含量增加了 20.5%, 不饱和脂肪酸含量减少了 18.0%。成熟叶片 IUFA 的下降幅度也小于嫩叶, 说明嫩叶对酸雨的反应敏感性大于成熟叶片。

## 2.4 模拟酸雨对番木瓜生理活动影响阈值初探

酸雨对作物各项生理指标的影响评价或影响阈值, 有学者提出“相对指标值 10%”作为对植物叶细胞造成伤害酸雨阈值的判量标准(张耀民等, 1996), 邱栋梁等(2001)采用差异显著性检验结果进行评价。从本实验所得到的结果来看,  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  渗出量及 MDA 含量、LOX 活性和细胞膜透性等生理指标对酸雨胁迫的敏感性都很强, 差异显

著,因此,可采用差异显著性检验结果作为对植物叶细胞造成伤害酸雨阈值的判量标准。本试验选择这些生理指标进行酸雨对番木瓜的影响阈值评价,其结果见表 4。试验结果表明,模拟酸雨对番木瓜生理活动影响阈值大致嫩叶在 pH3.5,成熟叶在 pH3.0。初步说明成熟叶的抗酸性较嫩叶强,表现在同一 pH 值的酸雨胁迫下,成熟叶多项生理反应较嫩叶弱。

表 4 几项生理指标差异 0.05 显著水平时的酸雨 pH 值  
Table 4 The pH values of simulated acid rain with the difference at 0.05 significant level

项目 Items	酸雨 pH 值 <sup>1)</sup> pH values of simulated acid rain	
	嫩叶 Immature leaf	成熟叶 Mature leaf
细胞质膜透性 Permeability	≤3.5	≤3.0
MDA 含量 MDA content	≤3.0	≤3.0
LOX 活性 LOX activity	≤3.5	≤3.0
饱和脂肪酸含量 Saturated fatty acid content	≤3.5	≤3.0
不饱和脂肪酸含量 Unsaturated fatty acid content	≤3.0	≤2.5
K <sup>+</sup> 渗出量 Leakage amount of K <sup>+</sup>	≤3.5	≤3.5
Ca <sup>2+</sup> 渗出量 Leakage amount of Ca <sup>2+</sup>	≤3.5	≤3.0
Mg <sup>2+</sup> 渗出量 Leakage amount of Mg <sup>2+</sup>	≤3.5	≤3.0

<sup>1)</sup> 0.05 显著水平。<sup>1)</sup> Reaching 0.05 significant level.

### 3 讨论

酸雨胁迫下番木瓜叶片细胞质膜透性增大,这与相关研究结果相一致(王建华等,1990;吕均良等,1998;邱栋梁等,2001)。这是由于细胞膜对逆境胁迫反应比较敏感,是逆境首击的目标之一(王建华等,1990;曾韶西等,1987)。酸雨对植物造成损伤的生理机制之一在于自由基增加,质膜过氧化加剧,膜选择透性丧失,导致细胞膜透性增大。本试验对不同 pH 值的酸雨胁迫后番木瓜叶片 K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 渗出量的变化研究结果表明,K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 渗出量与酸雨的 pH 值呈显著负相关,这进一步说明酸雨胁迫使番木瓜叶片膜系统的完整性遭受破坏,透性增加。主要原因一是酸雨中的质子通过置换作用造成 Ca<sup>2+</sup> 流失,膜稳定性下降,透性增加;二是酸雨胁迫后植物超氧阴离子自由基 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 和其它形式的活性氧含量增加,诱发细胞脂质过氧化,致使细胞膜结构破坏,代谢活动紊乱(王建华等,1993;邱栋梁等,

2001)。LOX 酶可催化不饱和脂肪酸的氧化,进一步分解产生乙烯等导致膜渗漏(郭延平等,2002)。酸雨胁迫使番木瓜叶片 LOX 活性上升,这是由于植物受到酸雨胁迫伤害后,体内活性氧的积累,引起 LOX 活性提高导致膜脂过氧化。受到酸雨胁迫后番木瓜叶片膜脂肪酸组分的变化(饱和脂肪酸含量增加,不饱和脂肪酸含量下降)及 IUFA 下降,可看作是对酸雨胁迫的一种反应方式,使之通过 IUFA 的下降,减少不饱和脂肪酸的过氧化作用,从而减弱因膜脂过氧化所引起的对细胞膜系统的伤害。

酸雨对作物各项生理指标的影响评价或影响阈值,有学者提出“相对指标值 10%”作为对植物叶细胞造成伤害酸雨阈值的判量标准(张耀民等,1996)。邱栋梁等(2001)采用差异显著性检验结果进行评价。我们认为采用差异显著性检验结果为判量标准,可能更好地反映酸雨对作物各项生理指标的影响。因此,本试验选用差异显著性检验结果为判量标准进行酸雨对番木瓜生理活动影响阈值的初步评价,表明模拟酸雨对番木瓜生理活动影响阈值大致嫩叶在 pH3.5,成熟叶在 pH3.0。考虑到酸雨胁迫伤害的综合性,我们还将运用外观形态及生理指标对这一问题进一步综合评价。

### 参考文献:

- Guo YP(郭延平),Li JR(李嘉瑞). 2002. Changes of fatty acid composition of membrane lipid, ethylene release and lipoxygenase activity in leaves of apricot under drought stress (干旱胁迫下杏叶片膜脂脂肪酸组分和乙烯释放及 LOX 活性的变化)[J]. *J Zhejiang Agric Univ* (浙江大学学报), 28(5): 513-517.
- Lu JL(吕均良),Li SY(李三玉),Huang SB(黄寿波), et al. 1998. Effect of simulated acid rain on leaves and fruits of peach and pear (模拟酸雨对桃梨叶片和果实的影响)[J]. *J Zhejiang Agric Univ* (浙江农业大学学报), 24(6): 603-607.
- Qu DL(邱栋梁),Liu XH(刘星辉),Wang BH(王宝华), et al. 2001. Effect of simulated acid rain on leaf membrane permeability of litchi (模拟酸雨对荔枝叶片细胞膜透性的影响)[J]. *J Fujian Agric Univ* (福建农业大学学报), 30(1): 33-35.
- Sekiya J. 1982. Kamiuchi H, Hatannaka A. Lipoxygenase, hydroperoxide lyase and volatile C6-aldehyde formation from C18-fatty acids during development of *Phaseolus vulgaris* L. [J] *Plant Cell Physiol*, 23(4): 631-638.
- Wang JH(王建华),Xu T(徐同). 1993. Influence of simulated acid rain on the protecting enzymes and lipid peroxidation of membrane in cotton cotyledon disc (模拟酸雨对棉(下转第 575 页 Continue on page 575))

- seedling[J]. *Plant Physiol*, **114**:695—704.
- Rausser WE. 1990. Phytochelatin[J]. *Annu Rev Biochem*, **59**:61—86.
- Rea PA, Li ZS, La YP, et al. 1998. From vacuolar GS-X pumps to multispecific ABC transporters [J]. *Annu Rev Plant Physiology Plant Mol Biol*, **49**:727—760.
- Salt DE, Rausser WE. 1995. MgATP-dependent phytochelatin across the tonoplast of oat roots[J]. *Plant Physiol*, **107**:1 293—1 301.
- Schupp R, Rennenberg H. 1988. Diurnal changes in the glutathione concentration of spruce needles(*Picea abies* L)[J]. *Plant Sci*, **57**:113—117.
- Sekhar K, Meredith MJ, Kerr LD, et al. 1997. Expression of glutathione and  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase mRNA in Jun dependent[J]. *Biochem Biophys Res Commun*, **234**:588—593.
- Song FM(宋凤鸣), Ge XC(葛秀春), Zheng Z(郑重). 2001. Changes of glutathione contents in cotton seedlings infected by *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* and its relationship to disease resistance(枯萎病菌侵染后棉苗体内谷胱甘肽含量的变化及其与抗病性关系)[J]. *J Zhejiang Univ (Agric & Life Sci)*(浙江大学学报自然科学版), **27**(6): 615—618.
- Suter M, Ballmoos P, Kopriva S, et al. 2000. Adenosine 5' phosphosulfate sulfotransferase and adenosine 5'- phosphosulfate reductase are identical enzymes[J]. *J Biol Chem*, **275**:930—936.
- Thiel DJ. 1988. ACE1 regulates expression of the *Saccharomyces cerevisiae* methionine synthase gene [J]. *Mol Cell Biol*, **8**:2 745—2 752.
- Tommasini R, Vogt E, Fromenteau M, et al. 1998. An ABC-transporter of *Arabidopsis thaliana* has both glutathione-conjugate and chlorophyll catabolite transport activity[J]. *Plant J*, **13**:773—780.
- Ullmann P, Gondet L, Potier S, et al. 1996. Cloning of the *Arabidopsis thaliana* glutathione synthetase (GSH2) by functional complementation of a yeast gsh2 mutant [J]. *European Journal of Biochemistry*, **236**:662—669.
- Vernoux T, Wilson RC, Seeley KA, et al. 2000. The root meristemless1/cadmium sensitive 2 gene defines a glutathione dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development [J]. *Plant Cell*, **12**:97—110.
- Wildi B, Lutz C. 1996. Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes[J]. *Plant Cell Environ*, **19**:138—146.
- Wu AL, Moye-Rowley S. 1994. GSH1 which encodes  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase, is a target gene for YAP1 transcriptional regulation[J]. *Mol Cell Biol*, **14**:5 832—5 839.
- Xiang CB, Oliver DJ. 1998. Glutathione metabolic Genes coordinately respond to heavy metals and jasmonic acid in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, **10**:1 539—1 550.
- Xiang CB, Werner BL, Chritensen EM, et al. 2001. The biological functions of glutathione revisited in *Arabidopsis* transgenic plants with altered glutathione levels[J]. *Plant Physiol*, **126**:564—574.
- Xu DY(徐大勇), Song YG(宋玉果). 2001. Glutathione regulate the signal transduction by the ROS(谷胱甘肽对氧自由基介导的细胞信号传导的调节)[J]. *Heath Toxicology*(细胞毒理学杂志), **15**:52—54.
- Zhu YL, Pilon-Smits EAH, Jouanin L, et al. 1999. Overexpression of glutathione synthetase in indian mustard enhance cadmium accumulation and tolerance[J]. *Plant Physiol*, **119**:73—79.

(上接第 565 页 Continue from page 565)

- 花子叶圆片膜保护酶活性和膜脂过氧化作用的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **13**(3):228—234.
- Wang JH(王建华), Xu T(徐同). 1990. Effect of simulated acid rain on leaf membrane permeability in cotton cotyledon disc(模拟酸雨对棉花子叶圆片细胞膜透性的影响)[J]. *J Fujian Agric Univ*(华中农业大学学报), **9**(2):148—154.
- Xie M(谢娟). 2002. The basic feature research of acid Rain pollution in Guangzhou area between 1996 and 2000(“九五”广州地区酸雨污染基本特征研究)[J]. *Res Env Sci*(环境科学研究), **15**(1):31—33.
- Xiao Y(肖艳), Huang JC(黄建昌). 1995. Protective effect of free radical scavenger in strawberry plants under drought stress(自由基清除剂对草莓水份胁迫的保护作用)[J]. *J Zhongkai Agrotech Coll*(仲恺农业技术学院学报), **2**:63—67.
- Yang MX(杨妙贤), Zheng HM(郑慧明). 2001. Effect of simulated acid rain on growth and physiological indexes of flowering Chinese cabbage(模拟酸雨对菜心生长与部分生理指标的影响)[J]. *J Zhongkai Agrotech Coll*(仲恺农业技术学院学报), **14**(5):38—41.
- Zheng SX(曾韶西), Wang YR(王以柔). 1987. Low temperature injury and peroxidation of membrans lipids in leaves of rice seedlings(水稻幼苗的低温伤害与膜脂过氧化)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **29**(5):506—512.
- Zhang YM(张耀民), Wu LY(吴丽英), Wang XX(王小霞), et al. 1996. Effect of simulated acid rain on crop leaf injury and physiological indexes(酸雨对农作物的叶片伤害及生理影响)[J]. *Agric Env Protect*(农业环境保护), **15**(5):197—208.