

2 种养分水平条件下大麦幼苗对重金属铜胁迫的生长响应

魏嘉禾^{1,2}, 陈斌^{1,2*}

(1. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037; 2. 南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037)

摘要: 以大麦 (*Hordeum vulgare*) 幼苗为研究材料, 采用 10% 和 35% 浓度霍格兰营养液 (Hoagland solution) 2 种养分水平和 0、1 和 10 mg·L⁻¹ 3 种铜胁迫水平的正交试验设计, 开展为期 3 周的水培试验, 研究养分水平对重金属铜胁迫植物生长的影响。结果表明, 与 10% 霍格兰液相比, 35% 霍格兰液可提高大麦幼苗在铜胁迫时的生物量积累, 增加叶片叶绿素含量以及抗氧化酶活性。但这种缓解作用受铜胁迫水平的影响。在 1 mg·L⁻¹ 铜胁迫水平时, 提升营养液水平可显著提高植株生物量、叶片叶绿素含量和超氧化物歧化酶 (SOD) 活性; 而在 10 mg·L⁻¹ 铜胁迫水平时提升营养液水平亦可显著提高叶片过氧化物酶 (POD) 和谷胱甘肽过氧化物酶 (GPX) 活性, 但对叶绿素含量无影响。此外, 铜胁迫对根系生长的抑制作用强于对地上部分的抑制; 10% 霍格兰液条件下, 1 mg·L⁻¹ 铜胁迫与无胁迫处理相比可显著增加叶片叶绿素相对含量。提高养分供给是增强大麦耐受铜胁迫能力的一个重要途径。

关键词: 铜胁迫; 大麦; 生长抑制; 霍格兰营养液; 根冠比; 叶绿素; 抗氧化酶

中图分类号: S512.3

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2019)03-0535-06

Growth performance of barley seedlings in response to copper stress under two nutrient levels

WEI Jiahe^{1,2}, CHEN Bin^{1,2}

(1. Co-Innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037;

2. College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037)

Abstract: To explore the effects of nutrients on the performance of plants in response to copper (Cu) stress, we conducted a three-week hydroponic experiment with barley (*Hordeum vulgare*) seedlings, using two nutrient levels (10% and 35% Hoagland solutions) and three Cu stress levels (0, 1 and 10 mg·L⁻¹). The results showed that 35% Hoagland solution, compared to 10% Hoagland solution, generally increased the biomass, leaf relative chlorophyll content (RCC) and activities of antioxidant enzymes of barley seedlings under Cu stress. However, the degrees of these alleviation effects varied with the levels of Cu stress. Under the level of 1 mg·L⁻¹ Cu stress, more nutrient supply, in terms of the use of 35% as compared to 10% Hoagland solution, significantly increased plant biomass, RCC and the activity of superoxide dismutase (SOD); while under the level of 10 mg·L⁻¹ Cu stress, more nutrient supply also significantly increased the activities of peroxidase (POD) and glutathione peroxidases (GPX) but had no effect on RCC. In addition, the inhibition effects of Cu stress were stronger on root growth than on aboveground growth. Under 10% Hoagland solution condition, the level of 1 mg·L⁻¹ Cu stress significantly increased RCC as compared to that in the control treatment. These results suggested that increasing nutrient supply can enhance the growth tolerance of barley to Cu stress.

Key words: copper stress; *Hordeum vulgare*; growth inhibition; Hoagland solution; root to shoot mass ratio; chlorophyll; antioxidant enzymes

随着人类社会工业化的高度发展, 各种重金属元素在工业和农业生产活动中的经常性过度和不合理使用, 导致重金属污染现象日趋严重, 成为世界

上最为普遍的环境问题之一^[1]。重金属元素在土壤、沉积物和水体中的过高含量对人类和生态系统健康发展已经产生严重威胁。在我国, 受重金属污染的

收稿日期: 2018-08-27

基金项目: 国家自然科学基金 (31600328) 和江苏省自然科学基金 (BK20160924) 共同资助。

作者简介: 魏嘉禾, 硕士研究生。E-mail: 962896400@qq.com

* 通信作者: 陈斌, 副教授。E-mail: bin.chen@njfu.edu.cn

耕地约占总耕地面积的20%，接近20万 km^2 ，导致每年粮食减产1000万t，约1200万t粮食重金属含量超标^[2]。因此，重金属污染对植物的毒害作用以及植物抵御重金属胁迫的响应机制已经成为近年来的研究热点之一。

在众多重金属元素中，铜（Cu）虽是植物生长必需的微量营养元素，含量过高时则会产生毒性^[2]。合适的生理条件下，Cu可在二价氧化态和一价还原态两种状态间循环变换^[3]。这一能力，既是Cu能够参与包括光合作用、呼吸作用、细胞壁代谢和木质化等重要生物学过程的原因^[3]，也是其在较高浓度下具有高度毒性的缘由^[4]。游离态Cu可干扰细胞内铁稳态平衡，并催化芬顿反应（Fenton reaction）产生羟基自由基，破坏脂类、蛋白质和DNA^[5]。总体而言，过量的Cu摄入可诱导细胞内产生过多的活性氧（reactive oxygen species, ROS），引起氧化胁迫，从而抑制植物根系生长，导致叶片萎黄和坏死，最终降低植物生产力^[6]。

包括Cu在内的重金属胁迫能引起植物细胞内大量ROS的产生，危害植物细胞膜系统的完整性。对此，植物体发展了一套抗氧化防御体系来清除过量的ROS以减轻伤害^[1]。例如，超氧化物歧化酶（superoxide dismutase, SOD）、过氧化物酶（peroxidase, POD）和谷胱甘肽过氧化物酶（glutathione peroxidases, GPX）等抗氧化酶可清除ROS，抵抗其对细胞的损伤^[1]。当植物遭受重金属胁迫而导致细胞内ROS增加时，这些抗氧化酶的合成表达也随之增加^[2]。当重金属胁迫水平较低时，抗氧化防御体系使植物体内ROS的产生和清除间保持着动态平衡；而胁迫水平过高则导致ROS的产生量超越了防御体系的歧化能力，一方面可诱导更多ROS的生成，另一方面又抑制了防御体系对ROS的清除能力，从而对植物细胞的膜系统产生伤害，干扰植物细胞内整个生理生化过程的运行，抑制光合作用和养分吸收效率，进而不可避免地降低了植物生长所需的物质和能量的供给，最终造成植物生长率下降，甚至导致植物体的死亡^[6]。

养分是植物生长发育的基础，对植物的形态和生理功能特征以及对植物响应其他环境因素的过程具有重要影响^[7]。在植物响应环境胁迫的研究中，人们逐渐意识到了增加养分供给可缓解不利环境因素对植物生长的胁迫水平。例如，相关研究发现提升养分供给水平可显著提高植物在干旱^[8]、盐碱^[9]和重金属等胁迫生境下的生长表现。到目前为止，关于养分对重金属胁迫缓解作用的研究主要关注于

镉^[10]、汞^[11]等少数几种元素。而有关养分水平如何影响植物对Cu胁迫的生长和生理响应的研究较为有限。由于含Cu杀虫剂和肥料的大量施用，使得土壤Cu含量超标成为农田重金属污染的主要类型之一^[4]。因此，对于上述问题的解明将对农业生产和生态环境修复中常见的土壤Cu污染治理具有重要意义。

大麦（*Hordeum vulgare*）是北半球最常见的作物之一，被广泛用作酿酒和动物饲料^[12]。同时，大麦也是用于植物响应Cu胁迫研究的常见材料^[13]。因此，本研究以大麦为研究材料，开展水培试验，对比分析不同养分水平条件下大麦幼苗的生长和生理生化指标响应不同Cu胁迫水平时的差异，以揭示养分水平对植物响应Cu胁迫的调控作用。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选取大小均一、颗粒饱满的大麦种子，用浓度为3%的次氯酸钠溶液对种子进行表面消毒处理20 min后，用去离子水漂洗干净并播种于装有湿润珍珠岩和石英砂混合物的育苗盘中，置于25℃恒温培养箱进行黑暗处理2 d。种子露白后增加光照处理（30 000 lx）直到种子萌发。选取地上部分高约3 cm，地下部分长有5条初级根（3长2短）的幼苗作为试验材料。

1.2 试验设计

本研究采用霍格兰营养液（Hoagland solution，青岛海博生物技术有限公司）水培法，通过添加 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ （分析纯，上海久亿化学试剂有限公司）来实现Cu胁迫处理。通过文献调查得知，霍格兰营养液的30%至50%浓度常被用于正常的植物培养^[14]，而10%浓度常被视为低养分处理水平^[15]。受Cu污染的农田土壤中有效态Cu含量低于 $1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ （以土壤容重 $1 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 换算，相当于 $1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 溶液浓度）时属于中、低水平，而超过 $1.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ （ $1.8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 溶液浓度）则为极高水平^[16]。此外，前期的预试验结果发现，在水培条件下当营养液中Cu胁迫水平超过 $10 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时，小麦幼苗生长受到的抑制过于严重，导致处理2周后死亡率较高，且生物量水平难以满足相关指标测定的需要。因此，本试验分别用10%和35%标准霍格兰营养液配置成含有 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 浓度依次为 $0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ （对照）、 $1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $10 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的水培液，即2种养分水平和3种Cu胁迫水平的正交试验处理。将选取的大麦幼苗水培于50 mL试管（盛有45 mL水培液），每种处理5

个重复。植物在光照强度为 30 000 lx, 昼夜时长分别为 14 h 和 10 h, 昼夜温度分别为 25℃和 22℃的培养箱中连续培养 3 周。培养期间, 对每株植物每周更换一次与其处理 (Cu 胁迫和养分含量) 水平相对应的新鲜水培液。

1.3 相关指标测定方法

试验处理 3 周后, 采用 SPAD-502Plus 叶绿素计 (柯尼卡美能达公司, 日本) 测量大麦叶片的叶绿素相对含量 (以 SPAD 为计量单位)。具体使用叶绿素计在每株植物完全展开的叶片上随机选取 9 处位置进行测量, 以 9 次测量的平均值记为该株植物叶片的叶绿素相对含量。测量完叶绿素相对含量后, 将大麦幼苗取出, 用去离子水冲洗干净后用滤纸吸干, 并将其地上和地下部分分开, 分别称量鲜重。

相关研究指出, 以 SOD、POD 和 GPX 为代表的抗氧化酶系统在植物耐受 Cu 胁迫过程中起到了关键作用^[1], 因此本研究对每株植物叶片组织中的 SOD、POD 和 GPX 活性进行测定。测定方法具体采用南京建成生物工程研究所生产的 SOD 试剂盒 (编号 A001-1)、POD 试剂盒 (编号 A084-3) 和 GPX 试剂盒 (编号 A005), 操作步骤见说明书。本文中, SOD 活性定义为每克新鲜植物叶片组织在 1 mL 反应液中 SOD 抑制率达到 50%时所对应的 SOD 活力单位; POD 活性定义为每克新鲜植物叶片组织在 37℃条件下每分钟催化 1 μg 底物的酶量定义为一个酶活力单位; GPX 活性定义为每克新鲜植物叶片组织, 每分钟扣除非酶反应的作用, 使反应体系中谷胱甘肽浓度降低 1 μmol·L⁻¹ 为一个酶活力单位。

1.4 数据分析

应用 R 软件, 采用双因素方差分析法分析养分水平、Cu 胁迫水平及其交互作用对大麦幼苗生物量积累 (地上和地下部分鲜重) 和分配格局 (根冠比, 地下部分鲜重÷地上部分鲜重) 以及叶片生理生化

指标 (即, 叶绿素相对含量、SOD 活性、POD 活性和 GPX 活性) 的影响, 并基于 Tukey 方法对不同处理下的上述指标分别进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 2 种养分水平及铜胁迫对大麦幼苗鲜重的影响

水培液养分水平对大麦幼苗的生长具有显著影响 (图 1 和表 1), 与 10%霍格兰液养分水平相比, 35%的霍格兰液养分水平显著地促进了大麦地上和地下部分的生长 (图 2)。此外, 增加养分水平对幼苗根冠比无显著影响 (表 1), 说明养分提升对地上和地下部分生长的促进作用是等效的。

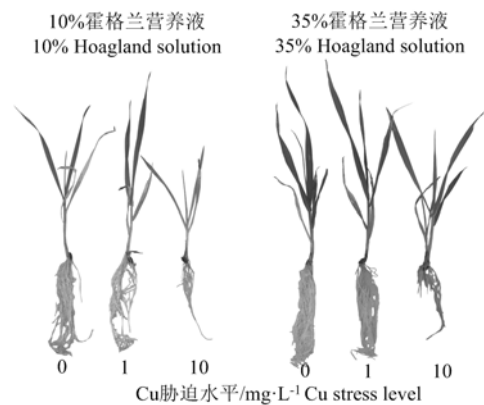


图 1 2 种养分水平下大麦幼苗生长状况对 Cu 胁迫梯度的响应
Figure 1 Growth performance of barley seedlings in response to copper stress under two nutrient levels

Cu 胁迫对大麦幼苗的生长亦具有显著作用 (表 1), 其中, 对幼苗地下部分的抑制作用要强于对地上部分的抑制作用。具体表现为, 与无 Cu 胁迫的对照处理相比, 1 mg·L⁻¹ Cu 胁迫对幼苗地上部分鲜重无显著作用 (图 2), 但可以显著降低幼苗地下部分鲜重 (图 2); 而 10 mg·L⁻¹ Cu 胁迫对幼苗的地上和地下生长均有显著的抑制作用 (图 2)。这种抑制地上和地下部分生长的不均等性导致了幼苗根冠比随着 Cu 胁迫水平的增加而表现出下降的趋势 (图 2)。

表 1 养分水平和 Cu 胁迫梯度影响大麦幼苗生物量积累、分配以及叶片叶绿素相对含量和抗氧化酶活性双因素方差分析
Table 1 ANOVA analysis of the effects of nutrient level, Cu stress level and their interaction on the biomass production and allocation, as well as relative chlorophyll content and activities of antioxidant enzymes in the leaves of barley seedlings

项目 Item	养分水平 Nutrient level		Cu 胁迫水平 Cu stress level		N×Cu 交互作用 N×Cu interaction	
	F	P	F	P	F	P
地上部分鲜重 Fresh biomass of aboveground part	383.30	<0.001	204.01	<0.001	17.43	<0.001
地下部分鲜重 Fresh biomass of underground part	154.45	<0.001	177.56	<0.001	1.52	0.240
根冠比 Root-to-shoot mass ratio	0.48	0.496	26.32	<0.001	3.70	0.040
叶绿素相对含量 Relative chlorophyll content	52.80	<0.001	5.20	0.013	5.53	0.011
超氧化物歧化酶活性 SOD activity	52.90	<0.001	20.31	<0.001	200.37	<0.001
过氧化物酶活性 POD activity	12.14	0.005	56.46	<0.001	43.92	<0.001
谷胱甘肽过氧化物酶活性 GPX activity	15.02	0.002	111.16	<0.001	1.66	0.232

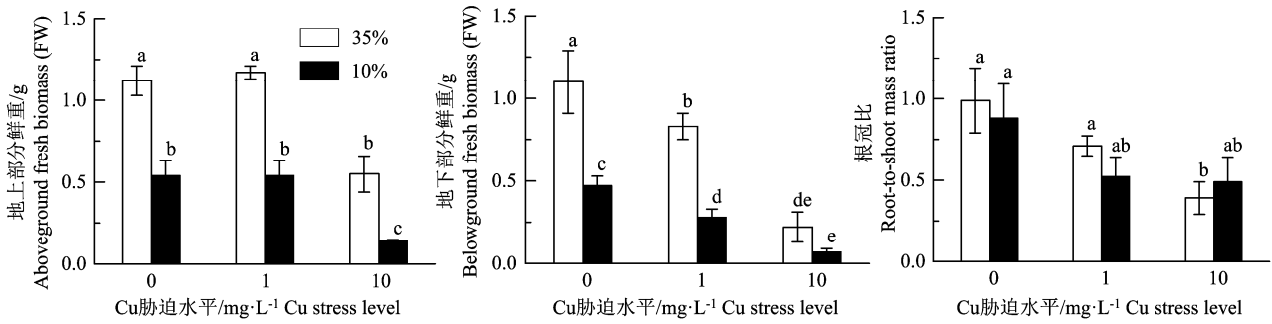


图 2 2 种养分水平下大麦幼苗生物量积累和分配对 Cu 胁迫梯度的响应

Figure 2 Biomass production and allocation of barley seedlings in response to Cu stress under two nutrient levels

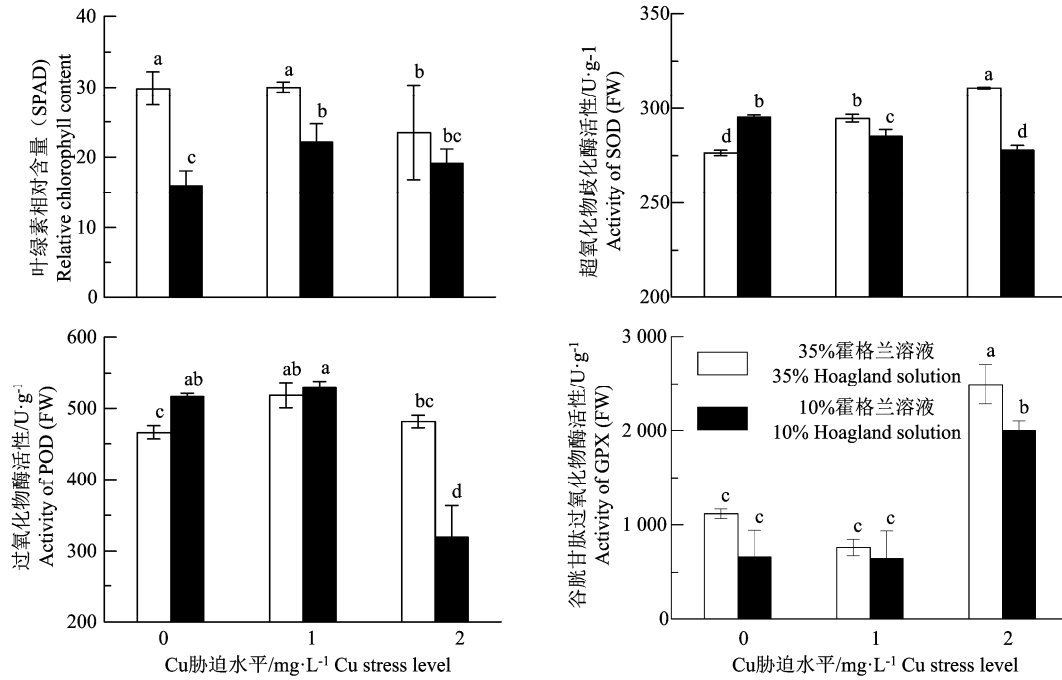


图 3 2 种养分水平下大麦幼苗叶片叶绿素相对含量和抗氧化酶活性对 Cu 胁迫梯度的响应

Figure 3 Relative content of chlorophyll and activities of antioxidant enzymes in the leaves of barley seedlings in response to Cu stress under two nutrient levels

2.2 2 种养分水平及铜胁迫对大麦幼苗叶绿素含量和抗氧化酶活性指标的影响

养分水平对大麦幼苗叶片的叶绿素相对含量具有显著影响(表 1),与 10%霍格兰营养液水平相比,35%水平可显著提高叶绿素相对含量(图 3)。Cu 胁迫对叶绿素相对含量的影响受到养分水平调控(表 1)。在 10%霍格兰营养液条件下,叶片叶绿素相对含量随着 Cu 胁迫水平的增加表现出先增加后降低的趋势;而在 35%霍格兰营养液条件下,仅 10 mg·L⁻¹ Cu 胁迫可显著降低叶片叶绿素相对含量(图 3)。

养分水平对幼苗叶片 SOD、POD 和 GPX 活性响应 Cu 胁迫具有显著影响,但具体趋势各不相同(表 1)。具体表现为,在 1 mg·L⁻¹ Cu 胁迫水平下,与 10%霍格兰液处理相比,35%霍格兰液处理仅显著提高 SOD 活性,对 POD 和 GPX 活性无影响;而

在 10 mg·L⁻¹ Cu 胁迫水平下,与 10%霍格兰液处理相比,35%霍格兰液处理可显著提高上述 3 种抗氧化酶活性(图 3)。此外,随着 Cu 胁迫水平的增加,SOD 活性在 10%霍格兰营养液处理时逐渐降低,却在 35%霍格兰营养液处理时逐渐增加;POD 活性在 2 个养分处理时均表现为先增加后降低;而 GPX 活性在 2 个养分水平下都仅在 10 mg·L⁻¹ Cu 胁迫水平下显著增加(图 3)。

3 讨论

到目前为止,关于养分水平如何调控大麦响应 Cu 胁迫的报道较为缺乏。本研究结果显示,与 10%霍格兰液养分水平相比,35%霍格兰液水平能够使大麦幼苗在 1 和 10 mg·L⁻¹ 2 种 Cu 胁迫水平下的叶片叶绿素含量、SOD 等抗氧化酶活性和植株生物量

均得到不同程度的提升, 说明增加养分供给能够缓解 Cu 对大麦幼苗生长的胁迫作用。这种缓解作用可能与霍格兰全营养液浓度增加过程中氮、磷、钾、钙、铁、硫等关键元素含量的增加密切相关。例如, Cu 胁迫条件下, 添加磷素可显著提升植物幼苗光合色素含量, 降低叶片细胞膜透性^[17]; 添加钾素能够降低叶片可溶性糖和丙二醛的含量^[18], 进而缓解 Cu 胁迫对植物生长造成的毒害作用。此外, 在研究养分对镉胁迫的缓解作用时, 董姬妃等^[10]发现添加氮素可增强植物叶片 SOD、POD 等抗氧化酶活性以及谷胱甘肽和植物络合素等小分子保护物质含量, 并提升叶绿素含量, 促进生物量的恢复。综合本研究与上述研究的结果, 可以推断植物细胞内抗氧化系统活性的提升和光合色素含量的提高是养分添加能够缓解 Cu 胁迫抑制大麦幼苗生长的重要机制之一。

与此同时, 本研究发现提升营养液浓度对 Cu 胁迫的缓解作用还受到 Cu 胁迫水平的影响。与 10% 霍格兰液相比, 35% 霍格兰液对大麦幼苗叶片 SOD 活性的提升作用在 $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Cu 胁迫水平即可显现, 而对 POD 和 GPX 活性的提升作用仅在 $10 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Cu 胁迫水平时显现。目前未能发现关于养分添加对大麦幼苗叶片抗氧化酶活性响应 Cu 胁迫水平时具有特异性影响的其他报道, 但通过广泛参考关于养分缓解重金属胁迫植物生长的相关研究, 可以确定上述结果并非特例。例如, Wu 和 Zhang^[19]在研究锌素添加对于缓解镉胁迫对大麦生长的抑制作用中发现, 镉胁迫水平自 $1 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 开始, 添加锌素即可显著提升大麦根系 POD 活性, 而胁迫水平直至 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 添加锌素也不能对 SOD 活性产生任何显著影响。Zvobgo 等^[20]在研究磷素添加对于缓解砷胁迫对烟草生长的抑制作用中发现, 添加磷素对于 SOD 活性的提升作用在砷胁迫水平仅为 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时即可体现, 而对过氧化氢酶 (CAT) 活性的提升作用只有在胁迫水平达到 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时才显著。关于这种由于养分添加引起抗氧化酶活性对重金属胁迫水平的特异性响应, 相关机制尚不明确。

提升营养液浓度水平对大麦幼苗叶片叶绿素含量响应不同 Cu 胁迫水平亦具有重要影响。这集中体现在 10% 霍格兰营养液条件下, $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Cu 胁迫处理与胁迫对照组相比可显著增加叶片叶绿素含量, 即使 $10 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的胁迫水平也未对大麦叶绿素含量产生显著的抑制。产生该现象的原因可能与 Cu 对叶绿素合成的辅佐作用有关^[21]。较低养分水平限制了植物对与叶绿素合成相关的元素材料的获取,

从而降低了叶片叶绿素含量水平^[22]。各种元素材料中, Cu 是叶绿素合成过程相关酶促反应的辅助因子^[21], 又是合成光合作用电子传递系统中的质体蓝素所需^[22]。因此, 此时 $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 水平 Cu 胁迫处理反而弥补了较低养分条件下植物对 Cu 的需求。本研究同时发现, 在 35% 霍格兰营养液条件下, $10 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 水平 Cu 胁迫却能显著降低叶片叶绿素含量。这与齐雪梅等^[23]的研究结果相一致。这一现象的产生可能是当植物在该养分水平下本身并不缺 Cu, 此时添加过量的 Cu, 反而会干扰叶绿素的合成, 并使叶绿体酶活性失调, 叶绿体分解加快^[23]。

最后, 值得指出的是大麦幼苗根系对 Cu 胁迫的敏感程度要明显高于地上部分, 在 $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Cu 胁迫水平时其生长量即受到显著抑制, 最终引起根冠比下降。相关研究指出, 重金属进入植物体后主要积累在大麦根部^[24], 对根系首先产生危害。通过干扰各种具有生物活性的可溶性蛋白的合成^[23], 并增加根细胞膜透性, 造成细胞离子流失、脂质过氧化和原生质膜损伤, 从而抑制了根系活力及养分吸收能力^[25]。这可能是根冠比下降的原因。此外, 张义贤^[26]指出, 包括 Cu 在内的多种重金属处理能够显著抑制大麦幼苗根尖细胞向分裂状态的转化, 降低有丝分裂指数, 并诱导细胞分裂异常率和染色体畸变率增加。这些毒害效应引发根尖变黄, 根端出现扭曲和膨大变粗等形态畸变, 最终导致根系生长率显著下降。这与本研究观察到的现象相一致。

参考文献:

- [1] GRATÃO P L, POLLE A, LEA P J, et al. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier[J]. *Funct Plant Biol*, 2005, 32(6): 481-494.
- [2] 李洋, 于丽杰, 金晓霞. 植物重金属胁迫耐受机制[J]. *中国生物工程杂志*, 2015, 35(9): 94-104.
- [3] BURKHEAD J L, GOGOLIN R K A, ABDEL-GHANY S E, et al. Copper homeostasis[J]. *New Phytol*, 2009, 182(4): 799-816.
- [4] FERNANDES J C, HENRIQUES F S. Biochemical, physiological, and structural effects of excess copper in plants[J]. *Bot Rev*, 1991, 57(3): 246-273.
- [5] BERNAL M, CASERO D, SINGH V, et al. Transcriptome sequencing identifies *SPL7*-regulated copper acquisition genes *FRO4/FRO5* and the copper dependence of iron homeostasis in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(2): 738-761.
- [6] LANGE B, VAN DER ENT A, BAKER A J M, et al. Copper and cobalt accumulation in plants: a critical assessment of the current state of knowledge[J]. *New Phytol*, 2017, 213(2): 537-551.
- [7] WARAICH E A, AHMAD R, HALIM A, et al. Alleviation of temperature stress by nutrient management in crop

- plants: a review[J]. *J Soil Sci Plant Nutr*, 2012, 12(2): 221-244.
- [8] 张永清, 苗果园. 不同施肥水平下黍子根系对干旱胁迫的反应[J]. *作物学报*, 2006, 32(4): 601-606.
- [9] 沈其荣, 沈振国, 刘兆普, 等. 盐胁迫下氮素营养对大麦苗吸收 K^+ 、 Na^+ 的影响[J]. *土壤通报*, 1992, 23(5): 211-212.
- [10] 董姬妃, 张帆, 胡雨寒, 等. 镉胁迫下增施氮对白三叶草生长的影响和镉毒害的缓解效应研究[J]. *草业学报*, 2017, 26(9): 83-91.
- [11] 冯圣东, 王伟, 石维, 等. 施用有机肥对 Hg 胁迫葡萄叶片生化特性的影响[J]. *水土保持学报*, 2015, 29(2): 288-293.
- [12] OERKE E C, DEHNE H W. Safeguarding production: losses in major crops and the role of crop protection[J]. *Crop Prot*, 2004, 23(4): 275-285.
- [13] JUKNYS R, VITKAUSKAITĖ G, RAČAITĖ M, et al. The impacts of heavy metals on oxidative stress and growth of spring barley[J]. *Cent Eur J Biol*, 2012, 7(2): 299-306.
- [14] BUNLUESIN S, KRUATRACHUE M, POKETHITIYOOK P, et al. Plant screening and comparison of *Ceratophyllum demersum* and *Hydrilla verticillata* for cadmium accumulation[J]. *Bull Environ Contam Toxicol*, 2004, 73(3): 591-598.
- [15] GERSANI M, BROWN J S, O'BRIEN E E, et al. Tragedy of the commons as a result of root competition[J]. *J Ecol*, 2001, 89(4): 660-669.
- [16] 刘小娟, 解静芳, 范仁俊, 等. 太原市污灌区土壤有效态铜锌和锰含量评价[J]. *农业环境科学学报*, 2010, 29(3): 506-509.
- [17] 陈雪梅, 王友保, 姚婧, 等. 磷、铜及其相互作用对三叶草种子萌发与幼苗生长的影响[J]. *生态学杂志*, 2008, 27(6): 956-961.
- [18] 饶通德, 张静宇, 余顺慧, 等. 钾肥对延胡索植株铜污染的缓解作用[J]. *环境科学与技术*, 2017, 40(3): 85-90.
- [19] WU F B, ZHANG G P. Alleviation of cadmium-toxicity by application of zinc and ascorbic acid in barley[J]. *J Plant Nutr*, 2002, 25(12): 2745-2761.
- [20] ZVOBGO G, HU H L, SHANG S H, et al. The effects of phosphate on arsenic uptake and toxicity alleviation in tobacco genotypes with differing arsenic tolerances[J]. *Environ Toxicol Chem*, 2015, 34(1): 45-52.
- [21] 帕孜来提·拜合提, 祁要鹏, 阿孜古丽·玉苏甫, 等. 铜胁迫对两种地衣植物生理生化特征的影响[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(11): 2708-2712.
- [22] 努扎艾提·艾比布, 刘云国, 宋华晓, 等. 重金属 Zn Cu 对香根草生理生化指标的影响及其积累特性研究[J]. *农业环境科学学报*, 2010, 29(1): 54-59.
- [23] 齐雪梅, 李培军, 刘宛, 等. Cu 对大麦和玉米的毒性效应[J]. *农业环境科学学报*, 2006, 25(2): 286-290.
- [24] 李向科, 张义贤. 重金属 Cd^{2+} Pb^{2+} Cu^{2+} 在大麦幼苗体内积累与分布的研究[J]. *农业环境科学学报*, 2007, 26(增刊): 484-488.
- [25] 张义贤, 张丽萍. 重金属对大麦幼苗膜脂过氧化及脯氨酸和可溶性糖含量的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2006, 25(4): 857-860.
- [26] 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): 199-205.