植物营养与肥料学报 2005,11(6): 774 - 780
Plant Nutrition and Fertilizer Science

镉胁迫对两个水稻品种幼苗光合参数、可溶性糖和植株生长的影响

张 杰[1], 梁永超[1,2*], 娄运生[1], 华海霞[1]
(1 南京农业大学资源与环境科学学院,江苏南京 210095;
2 中国农业科学院土壤肥料研究所,农业部植物营养与养分循环重点实验室,北京 100081)

摘要: 以较耐镉(武育粳3号,WYJ)和镉敏感(汕优63,SY63)的2个不同耐性水稻品种为材料,采用溶液培养试验,研究了镉处理(Cd 1.0和5.0 μmol / L)对水稻幼苗光合作用、可溶性糖和生长的影响。结果表明,镉胁迫下,水稻幼苗的光合作用显著地受到抑制。与不加镉的对照相比,随镉水平的提高水稻幼苗净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)、气孔限制值(Ls)逐步下降,尤其是在Cd 5.0 μmol / L处理下的植株,下降幅度武育粳3号显著小于汕优63。蒸腾效率(Te)也随镉浓度的增加而降低,但变化与净光合速率等不同,武育粳3号的下降速率要大于汕优63的。加镉处理使2个水稻品种幼苗叶片可溶性糖含量均显著升高,而叶绿素含量仅汕优63在Cd 5.0 μmol / L处理下与对照差异显著。加镉处理使汕优63根系生长(根长)显著受到抑制,而株高仅在Cd 5.0 μmol / L时显著降低。武育粳3号生长与对照差异不显著。本研究结果表明,随着镉处理水平的提高,镉对水稻幼苗的毒害作用增加,但是水稻对镉毒害的响应存在明显的基因型差异。

关键词: 镉; 光合作用; 水稻; 可溶性糖
中图分类号: S511.01; Q945.1　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 1008-505X(2005)06-0774-07

Effect of cadmium on photosynthesis parameters, leaf soluble sugar and plant growth in two rice cultivars

ZHANG Jie[1], LIANG Yong-chao[1,2*], LOU Yun-sheng[1], HUA Hai-xia[1]
(*1 Dept. of Plant Nutrition, College of Natural Resour. and Environ. Sci., Nanjing Agric. Univ., Nanjing 210095, China*;
2 Inst. of Soil and Fertilizer, CAAS and MOA Key Lab. of Plant Nutrition and Nutrient Cycling, Beijing 100081, China)

Abstract: Contamination of the environment with toxic heavy metals due to anthropogenic activities is one of the major global environmental and human health problems. Cadmium severely inhibits plant growth and even causes plant death by disturbing the uptake of nutrients and inhibiting photosynthesis via degradation of chlorophyll. Two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars: Wuyujing No.3, a Cd tolerant cultivar and Shanyou 63, a Cd susceptible cultivar, were grown hydroponically in this study to investigate the effects of Cd applied at realistic levels on photosynthetic parameters, soluble sugar and plant growth. Rice seedlings were grown in nutrient solutions with cadmium applied at the rate of Cd 0, 1.0 or 5.0 μmol/L. The results showed that the photosynthesis of the leaves was significantly inhibited under Cd stress. In comparison with the control, Cd treatment induced a decline in net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), transpiration rate (Tr), stomatal limitation value (Ls) and transpiration efficiency (Te) in seedlings and this Cd-induced reduction was significantly dose-dependent. Cadmium treatment increased the concentration of soluble sugar significantly in both cultivars but decreased the content of leaf chlorophyll only in the susceptible cultivar at 5.0 Cd μmol/L. Shoot growth (length) was significantly reduced in the susceptible cultivar only at Cd 5.0 μmol/L, but root growth (length) was significantly inhibited at either Cd 1.0 or 5.0 μmol/L. In contrast, shoot and root growth (length) was unaffected in the tolerant cultivar compared to the control. These results suggested that there was significant genotypical difference in

收稿日期: 2005-01-18　　**修改稿收到日期**: 2005-04-27
基金项目: 国家科技攻关课题(2004BA520A13)资助。
作者简介: 张杰(1980—),男,甘肃武威人,硕士,主要从事植物逆境生理研究。*通讯作者

rice in response to Cd toxicity.

Key words: cadmium; photosynthesis; rice; soluble sugar

镉是一种分布较广的重金属污染物，易于被植物吸收、富集，并通过食物链对动物和人类的健康造成威胁。镉胁迫对植物本身也有毒害作用，有研究表明，即使环境中含有较低浓度的镉，也会通过影响养分吸收、光合作用使植物体内代谢过程紊乱，生长发育受到抑制[1]。虽然镉对植物光合作用的影响是一个复杂的综合的过程，而且表现在外观症状出现之前，并且受植物种类和生育时期、外界环境条件以及镉胁迫浓度和时间等的影响[1-2]，但是从已有的研究结果看，镉在以下几个方面对植物光合作用产生影响是可以肯定的[2-3]。首先，镉处理使多种植物叶片中光合作用色素的含量，尤其是叶绿素的含量下降；其次，镉还使叶绿体内基粒垛叠混乱，基质片层消失，使叶绿体捕获光能的能力下降；第三，镉对光合系统也有破坏作用，一方面镉抑制光合循环中的相关酶，另一方面镉使 PSⅡ和光合磷酸化受阻，影响 ATP 的合成。植物体内碳水化合物的代谢也受环境中镉含量的影响，这可能与镉影响了植物体内葡萄糖酶、蔗糖酶活性以及糖的降解和运输有关[4-5]。但是，迄今为止，有关这方面的大多数模拟研究中设置的镉浓度较高，与矿区土壤的镉污染相近。而有研究报道，即使生长在非污染土壤上的小麦，也可能因为受到大气等镉污染源的污染而使子粒中镉的含量超出可食用的标准[6]。然而，对于低镉污染或非污染土壤中镉对水稻生长的影响及其机制的研究较少见。为此，采用溶液培养的方法，以 2 个不同镉耐性的水稻品种为材料，用较接近农田实际镉含量的浓度处理，旨在研究其对水稻幼苗光合作用和生长指标的影响的基因型差异。

1　材料与方法

1.1　试验设计

供试材料为耐镉性不同的 2 个水稻品种：武育粳 3 号（较耐镉，WYJ）和汕优 63（镉敏感，SY63）。种子用 10% H_2O_2 消毒 30min，然后用蒸馏水反复冲洗，最后将种子铺在滤纸上置于 37℃恒温箱内催芽。将萌发后的种子播在装有石英砂的瓷盆内，置于室温下生长，期间用 1/2 木村营养液滴浇。营养液组成为（mg/L）：$(NH_4)_2SO_4$ 48.2、$MgSO_4$ 55.9、KNO_3 18.5、KH_2PO_4 24.8、$Ca(NO_3)_2$ 59.9、K_2SO_4 15.9、Fe-EDTA 代替柠檬酸铁作为铁源，微量元素用 Arnon 营养液。待出现第 2 片完全叶时，选择 8 株匀称、健壮的幼苗移栽到塑料杯（用黑布包裹）中。每只塑料杯盛有 1000 mL 完全木村营养液。试验在人工气候调节室中进行，最高/最低温度控制在 35℃/18℃，光强 10000 lux，光照时间 14 h/d。营养液每 4d 更换 1 次。待幼苗长到三叶一心时，开始进行镉处理。处理设置为：1）对照（CK，不加 $CdCl_2$），2）加入 1.0 μmol/L $CdCl_2$，3）加入 5.0 μmol/L $CdCl_2$，2 个品种共 6 个处理，每个处理重复 3 次。处理期间隔天更换营养液，营养液 pH 每天用稀 HCl 或稀 NaOH 溶液调节其为 5.5，处理 10d 后采样测定各指标。

1.2　测定项目与方法

叶绿素含量采用日产 SPAD-502 型叶绿素仪测定；可溶性糖含量采用 Bradford 的方法测定[7]；光合特性参数采用 Li-6400（美国）便携式光合作用测定仪测定，项目包括：净光合速率（Pn）、大气 CO_2 浓度（Ca）、气孔导度（Gs）、蒸腾速率（Tr）、细胞间隙 CO_2 浓度（Ci），蒸腾效率（Te）为 Pn/Tr 计算所得[8]，气孔限制值（Ls）由（1 - Ci/Ca）计算所得[9]。测定过程中光强约为 1000 μmol /（m^2·s），大气温度 30 ± 1℃，大气 CO_2 浓度变化范围为 430 ± 10 μmol/mol，取完全展开的倒二叶进行测定。

所得数据采用 SPSS 软件包进行方差分析，用 Duncan 新复极差法进行平均数的显著检验（$P < 0.05$）。

2　结果与分析

2.1　镉胁迫对水稻幼苗生长的影响

加镉处理 10d 后，2 个水稻品种幼苗地上部和根系生长均受到抑制，且随着镉浓度的增加，其抑制作用加重，但 2 个品种的变化不同。与对照相比，虽然武育粳 3 号无论株高还是根长都随镉浓度的升高而降低，但是差异不显著；汕优 63 的变化则比较明显，尤其是对根长的影响，在低 Cd 处理（1.0 μmol/L）和高 Cd 处理（5.0 μmol/L）时分别是对照的 83.3% 和 70.8%，差异显著；而株高仅在高镉处理时与对照差异显著，是对照的 81.4%（表 1）。

各处理地上部和根系的生物量（表 2）测定结果表明，加镉处理 10d 后，2 个水稻品种幼苗地上部和根系生物量均有所变化，但 2 个品种的变化不同。3 个处理（对照，低镉和高镉）之间，武育粳 3 号地上部

表 1 镉胁迫对水稻株高和根长的影响

Table 1 Effects of Cd on shoot and root length of two rice cultivars

镉处理(μmol/L) Cd treatments	武育粳 3 号 WYJ No.3		汕优 63 SY 63	
	地上部 Shoots (cm)	根 Roots (cm)	地上部 Shoots (cm)	根 Roots (cm)
0.0	22.60 ± 0.21 a	11.70 ± 0.30 a	22.54 ± 1.13 a	12.0 ± 0.43 a
1.0	21.45 ± 0.42 a	11.40 ± 0.24 a	21.50 ± 0.29 a	10.0 ± 0.50 b
5.0	21.16 ± 0.92 a	11.25 ± 0.14 a	18.35 ± 0.79 b	8.50 ± 0.50 c

注：同一列数字后不同字母表示差异达到显著水平($P < 0.05$)；下同.

Note: Data followed by different letters within the same column are significant at $P < 0.05$; The same as follows.

表 2 镉胁迫对水稻幼苗生物量的影响

Table 2 Effects of Cd on biomass of two rice cultivars

镉处理 Cd treatments (μmol/L)	武育粳 3 号 WYJ No.3		汕优 63 SY 63	
	地上部 Shoots (g/10 plants)	根 Roots (g/10 plants)	地上部 Shoots (g/10 plants)	根 Roots (g/10 plants)
0.0	1.30 ± 0.06 a	0.91 ± 0.07 a	1.73 ± 0.25 a	0.70 ± 0.01 a
1.0	1.38 ± 0.06 a	0.90 ± 0.04 a	1.62 ± 0.35 ab	0.80 ± 0.03 a
5.0	1.30 ± 0.06 a	0.83 ± 0.05 a	1.50 ± 0.48 b	0.71 ± 0.06 a

和根系生物量差异均不显著；汕优 63 根系生物量变化也不显著，而其地上部则在高镉处理时与对照差异显著。

2.2 镉胁迫对水稻幼苗光合特性的影响

2.2.1 镉胁迫对水稻幼苗净光合速率和蒸腾速率的影响 如图 1 所示，随着镉浓度的增加，2 个品种的净光合速率均有所下降，但下降幅度却不相同。在低浓度 Cd 处理(1.0 μmol/L)时，武育粳 3 号的净光合速率与对照的差异不大，而汕优 63 的下降到对照的 83.7%，差异显著。随着镉浓度的升高，两个品种净光合速率的下降幅度的差异变小。当处理液中镉浓度达到 Cd 5.0 μmol/L 时，武育粳 3 号和汕优 63 的净光合速率分别下降到各自对照的 70.5% 和 67.9%，差异显著。比较镉对 2 个品种净光合速率的影响发现，在低水平 Cd 处理(1.0 μmol/L)时，武育粳 3 号的明显高于汕优 63 的，而在高水平 Cd 处理(5.0 μmol/L) 时二者差异不显著。

在低浓度 Cd 处理(1.0 μmol/L)时，2 个品种的蒸腾速率与各自对照差异不大(图 2)。但是在高浓度 Cd 处理(5.0 μmol/L)中，武育粳 3 号和汕优 63 的蒸腾速率分别下降到各自对照的 71.4.% 和 50.9%，与各自的对照差异显著。与净光合速率的变化相比，在高 Cd 处理中，2 个品种蒸腾速率均比较严重地受到了影响。比较 2 个品种的蒸腾速率，二者在 1.0 μmol/L 镉浓度下差异不显著，而当镉浓度升至 5.0 μmol/L 时，二者差异显著。

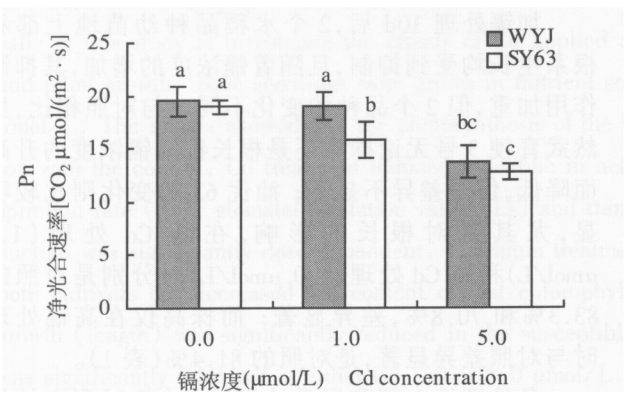

图 1 不同处理对净光合速率的影响

Fig.1 Effects of different concentrations of Cd^{2+} on Pn of rice seedlings

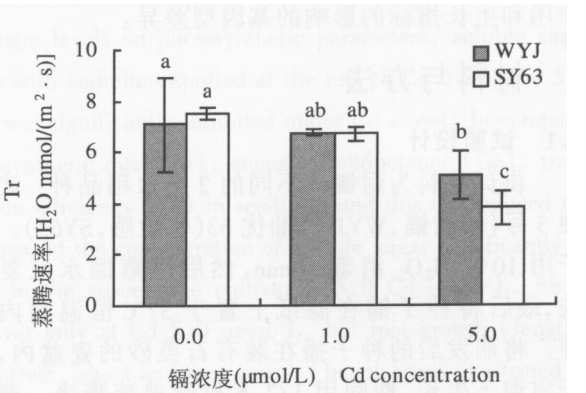

图 2 不同处理对蒸腾速率的影响

Fig.2 Effects of different concentrations of Cd^{2+} on Tr of rice seedlings

2.2.2　镉胁迫对水稻幼苗气孔导度和蒸腾效率的影响　图3看出,2个品种的气孔导度均随处理液中镉浓度的增加而降低。但是下降程度却不同。在1.0 μmol/L和5.0 μmol/L两个Cd浓度下,武育粳3号的气孔导度分别下降到对照的97.5%和84.0%,在高镉处理时与自己对照和低镉处理的差异均显著;在2个镉浓度下,汕优63的气孔导度分别下降到自己对照的88.3%、73.5%,与武育粳3号的相似,也只在高镉浓度时才与对照差异显著,但与低镉处理差异不显著。

随着处理液中Cd浓度的增加,水稻幼苗的蒸腾效率有所降低(图4)。在低Cd处理中,武育粳3号和汕优63的蒸腾效率分别下降了4.5%和21.4%,与各自对照相比,武育粳3号的差异不显著,而汕优63的差异达显著水平。处理液中Cd浓度达到5.0 μmol/L时,武育粳3号和汕优63的蒸腾效率分别下降了39.9%和30.7%,与各自对照差异显著。图4还看到,在低镉处理时2个品种的蒸腾效率差异显著,但在高镉处理时二者差异不显著,这与净光合速率的变化(图1)是相同的,说明仅在一定镉浓度范围内,两个品种的光合作用对镉的毒害存在显著的耐性差异。

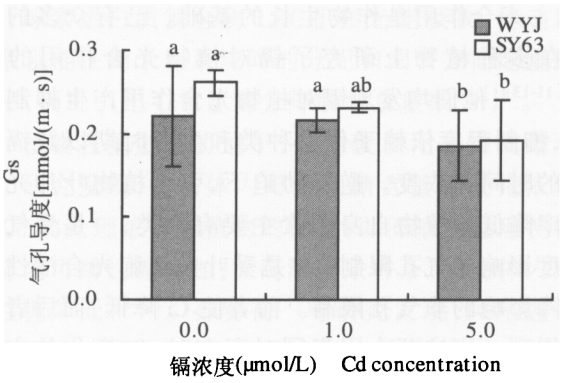

图3　不同处理对气孔导度的影响

Fig.3　Effects of different concentrations of Cd^{2+} on Gs of rice seedlings

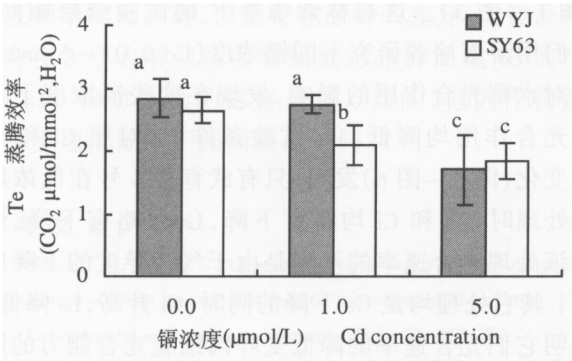

图4　不同处理对蒸腾效率的影响

Fig.4　Effects of different concentrations of Cd^{2+} on transpiration efficiency of rice seedlings

2.2.3　镉胁迫对水稻幼苗叶片气孔限制值和细胞间隙CO_2浓度的影响　图5表明,随镉浓度的升高,细胞间隙CO_2浓度除武育粳3号在低镉浓度时略有下降外,其余处理均增加。在5.0 μmol/L时,武育粳3号和汕优63细胞间隙CO_2浓度分别达到各自对照的123%和109%,前者差异达显著水平,而后者差异则不显著。另外,加Cd处理后,武育粳3号与汕优63细胞间隙CO_2浓度仅在低浓度的镉下差异显著。

在低浓度Cd处理时,武育粳3号和汕优63的气孔限制值分别是各自对照的100.6%和85.3%,差异不显著(图6)。在高浓度Cd处理时,与对照相比,武育粳3号的气孔限制值下降了36%,差异显著。汕优63仅下降14%,与对照差异不显著。这与2个品种细胞间隙CO_2浓度的变化(图5)趋势相反。在低浓度镉时,汕优63的气孔限制值显著低于武育粳3号的;当镉浓度增加到5.0 μmol/L时,汕优63的气孔限制值则高于武育粳3号的,但差异不显著。

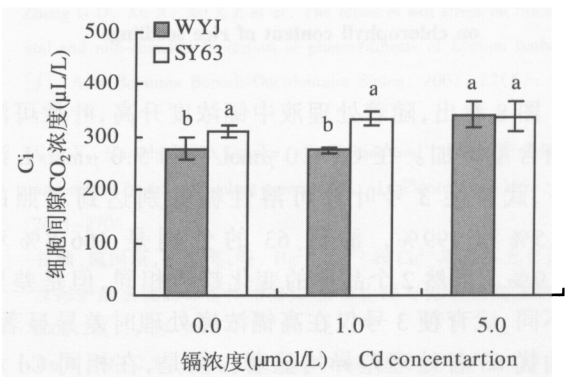

图5　不同处理对细胞间隙CO_2浓度的影响

Fig.5　Effects of different concentrations of Cd^{2+} on Ci of rice seedlings

2.3　镉胁迫对叶片叶绿素和可溶性糖含量的影响

在本试验浓度下,镉对2个品种水稻幼苗叶绿素含量指示值(SPAD)影响较小。虽然武育粳3号叶绿素含量随镉浓度的升高有所降低,但是降低的幅度不大,差异不显著。汕优63叶绿素含量表现出了相似的变化趋势,但是高镉处理(5.0 μmol/L)的与对照差异显著,是对照的82%(图7)。

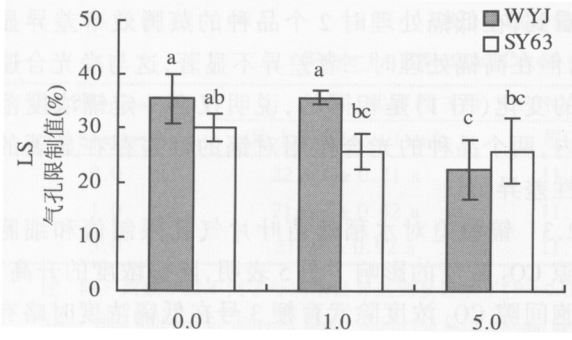

图 6 不同处理对气孔限制值的影响

Fig.6 Effects of different concentrations of Cd^{2+} on Ls of rice seedlings

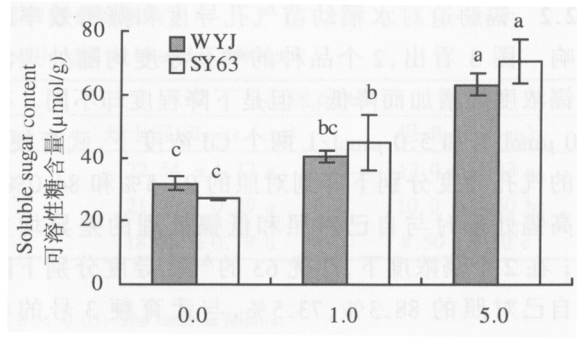

图 8 不同处理对可溶性糖的影响

Fig.8 Effects of different concentrations of Cd^{2+} on soluble sugar content of rice seedlings

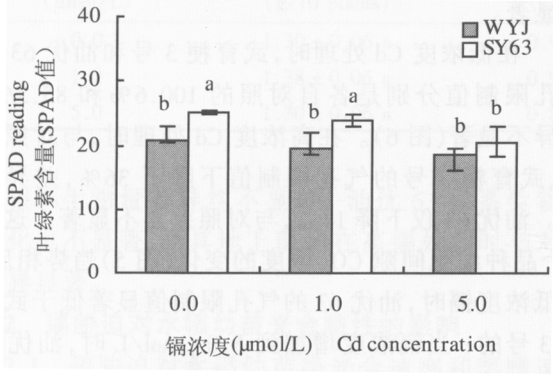

图 7 不同处理对叶片叶绿素含量的影响

Fig.7 Effects of different concentrations of Cd^{2+} on chlorophyll content of rice seedlings

图 8 看出,随着处理液中镉浓度升高,叶片可溶性糖含量增加。在 Cd 1.0 μmol/L 和 5.0 μmol/L 浓度下,武育粳 3 号叶片可溶性糖分别达到对照的 126.5% 和 199%, 汕优 63 的分别是 166.8% 和 262.9%。虽然 2 个品种的变化趋势相同,但是差异却不同,武育粳 3 号仅在高镉浓度处理时差异显著,而汕优 63 各处理差异均显著。但是,在相同 Cd 水平下,2 个品种叶片可溶性糖含量差异不显著。

3 讨论

据报道,镉对植物根系的抑制率是反映镉毒害最敏感的指标,但存在基因型差异[1,10]。Milone 等[1]在研究镉对不同基因型小麦的影响时发现,当培养液中镉浓度达到 2.0 μmol/L 时,2 个品种的根长已经有较大的差异,达到 20% 抑制率的 Cd 浓度分别为 2.2 μmol/L 和 4.7 μmol/L,耐镉型品种的耐受浓度是敏感型的 2 倍多。本研究结果也表明,镉对根长的影响比对株高的影响显著, 而且 2 个品种受抑制程度不同。耐性较高的品种(武育粳 3 号)在本试验浓度下变化不明显,敏感型品种汕优 63 的变化则较显著(表 1)。另外,结合镉处理后水稻幼苗地上部和根系生物量的变化(表 2),也表明镉胁迫下,根系的抑制率比生物量的变化更敏感。

光合作用是作物生长的基础。已有众多的学者在多种植物上研究了镉对植物光合作用的影响[11-13],他们均发现镉对植物光合作用产生抑制作用,抑制程度依赖于作物种类和生育时期以及镉处理的时间和浓度。逆境胁迫下,引起植物叶片光合速率降低的植物自身因素主要有两类,一是受气孔导度影响的气孔限制; 二是受叶肉细胞光合活性的下降影响的非气孔限制。前者使 Ci 降低,而后者使其增高。当这两个因素同时存在时,Ci 变化的方向取决于占优势的那个因素[9,14]。Farquhar 等[15]认为,在 Gs 下降时,Ci 同时下降才表明光合的气孔限制。

本研究中,镉处理使水稻幼苗叶片净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)等光合指标下降(图 1～图 3)。这与林舜华等[13]的试验结果相同,他们用溶液培养研究不同镉浓度(Cd 0.01～5 μmol/L)对水稻光合作用的影响,发现在这些镉浓度下水稻光合作用均降低。本试验条件下,对照 Ci 和 Ls 的变化(图 5～图 6)发现,只有武育粳 3 号在低浓度镉处理时,Gs 和 Ci 均略有下降,Ls 也略有下降,说明该处理光合速率的下降是由于气孔导度的下降所致; 其它处理均是 Gs 下降的同时,Ci 升高,Ls 降低,说明它们光合速率的降低受叶肉细胞光合能力的影响。作为描述蒸腾作用的常用指标,蒸腾速率也受气孔导度和叶肉细胞的影响。

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素,叶绿

素含量也是影响植物光合作用的因素之一。据报道,镉胁迫下,植物叶绿体结构受损[16-17],叶绿素生物合成所必需的原叶绿素酸酯还原酶和氨基-r-酮戊酸的活性下降[18-19],导致叶绿素总量降低,植物光合作用受到抑制。Lagriffoul 等[20]在研究镉对玉米生长的影响时发现,当处理液中镉浓度为 1.7 μmol/L 时,玉米叶绿素含量明显降低。据林舜华等[13]报道,镉浓度从 0.05 ppm(约 0.44 μmol/L)开始,在浇灌 7d 或 8d 后,叶色不同程度的发黄褪绿。本试验中也得到了相似的结果,但是症状不明显,叶绿素含量差异仅镉敏感品种汕优 63 在高镉水平处理时显著(图 7),其余虽有下降趋势但不明显。这种差异可能是由品种和植株苗龄的不同引起的。在本研究中,叶绿素含量的下降程度比净光合速率的小,这与蒋文智等[12]在烟草上所作的结果相同。说明在镉胁迫下,叶绿素的下降可能不是引起植物净光合速率降低的主要原因。杨丹慧等[21]认为,Cd 对光合作用中光系统Ⅱ的影响更显著。光系统Ⅱ捕光叶绿素蛋白质复合物 LHCⅡ在光能吸收、传递以及激发能在两个光系统间的分配和调节方面起重要作用,镉可引起 LHCⅡ部分降解和总量减少[11]。

植物在重金属胁迫下,体内碳水化合物代谢紊乱。研究发现,植物体内可溶性糖含量的变化依赖于 Cd 的处理浓度和植物的种类,即低浓度处理使植物体内可溶性糖增加,而高浓度条件下,植物体内可溶性糖降低[22-23]。孙赛初[5]等研究发现,凤尾莲叶片中可溶性糖含量随 Cd 浓度的升高而增加。他们认为,可能是由于叶内不溶性糖降解以及光合产物运输受阻所致。另外,葡萄糖酶、蔗糖酶等相关酶活性的变化也可能引起糖代谢紊乱。糖的积累在一定程度上也会对植物光合作用产生反馈抑制作用[24]。本试验中,两种水稻幼苗叶片内可溶性糖含量随镉浓度的增加而升高,但是存在品种间差异,耐镉品种武育粳 3 号的增加幅度较镉敏感品种汕优 63 的小(图 8)。镉对植物的毒害是多方面的,但因作物品种和生理指标的不同而表现不同。

参考文献:

[1] Milone T M, Sgherri C, Clijsters H, Navari-Izzo F. Antioxidative responses of wheat treated with realistic concentration of cadmium[J]. Environmental and xperimental Botany, 2003, 50: 265-276.

[2] 秦天才,阮捷,王腊娇. 镉对植物光合作用的影响 [J]. 环境科学与技术,2000(S1): 33-44.
Qin T C, Ruan J, Wang L J. Effect of cadmium on plant photosynthesis[J]. Environmental Science and Technology, 2000(S1): 33-44.

[3] 杨丹慧. 重金属离子对高等植物光合膜结构与功能的影响[J]. 植物学通报,1991,8(3) : 26-29.
Yang D H. The effects of heavy metals on structure and function of photosynthetic membranes in higher plants[J]. Chinese Bull. Bot, 1991, 8(3): 26-29.

[4] 江行玉,赵可夫. 植物重金属伤害及其抗性机理 [J]. 应用与环境生物学报,2001,7(1): 92-99.
Jiang X Y, Zhao K F. Mechanism of heavy metal injury and resistance of plants [J]. Chinese J. Appl. Environ. Biol, 2001,7(1): 92-99.

[5] 孙赛初,王焕校,李启任. 水生维管束植物受镉污染后的生理变化及受害机制初探[J]. 植物生理学报,1985,11(2): 1139-121.
Sun S C, Wang H X, Li Q R. Preliminary studies on physiological changes and injury mechanism in aquatic vascular plants treats with cadmium[J]. Acta. Phytophysiol Sin., 1985, 11(2): 92-99.

[6] Zhang G P, Fukami M , Sekimoto H. Genotypic differences in effects of cadmium on growth and nutrient compositions in wheat [J]. Journal of Plant Nutrition, 2000, 23(9):1337-1350.

[7] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of micogram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. Anal Biochemistry, 1976, 72: 248-254.

[8] 曲桂敏,沈向,王鸿霞,束怀瑞. 不同品种苹果树水分利用效率及有关参数的日变化[J]. 果树科学,2000,17(1): 7-11.
Qu G M, Shen X, Wang H X, Shu H R. Study on diurnal variations of WUE and relevant parameters for different cultivars of apple trees[J]. Journal of Fruit Science, 2000,17(1): 7-11.

[9] 郑国琪,许兴,徐兆桢,等. 盐胁迫对枸杞光合作用的气孔与非气孔限制 [J]. 西北植物学报,2002,22(6): 1355-1359.
Zheng G Q, Xu X, Xu Z Z *et al*. The effect of salt stress on the stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis of Lycium barbarum [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 22(6): 1355-1359.

[10] Guo Y, Marschner H. Uptake, distribution and binding of cadmium and nickel in different plant species [J]. J. Plant Nutr. 1995, 18: 2691-2706.

[11] 谷巍,施国新,张超英,等. Hg^{2+}、Cd^{2+}和 Cu^{2+}对狸藻光合系统及保护酶系统的毒害作用[J]. 植物生理与分子生物学学报,2002,28(1): 69-74.
Gu W, Shi G X, Zhang C Y *et al*. Toxic effects of Hg^{2+}, Cd^{2+} and Cu^{2+} on photosynthetic systems and protective enzyme systems of potamogetonc rispus[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2002, 28(1): 69-74.

[12] 蒋文智,黎继岚. 镉对烟草光合特性的影响 [J]. 植物生理学通讯,1989,25(6): 27-31.
Jiang W Z, Li J L. Effects of cadmium on photosynetic characteristics of tobacco[J]. Plant Physiology Communications, 1989, 25(6): 27-31.

[13] 林舜华,陈章龙,陈清朗,等. 汞镉对水稻叶片光合作用的影响 [J]. 环境科学学报,1981,1(4): 324-329.
Lin S H, Chen Z L, Chen Q L *et al*. Effect of cadmium and mercury on rice photosynthesis[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 1981, 1(4): 324-329.

[14] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题 [J]. 植物生理学通讯,1997,33(4): 241-244.
Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. Plant Physiology Communications, 1997, 33(4): 241-244.

[15] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annu. Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.

[16] Shi G X, Xu Q S, Xie K B *et al*. Physiology and ultrastructure of azolla imbricata as affected by Hg^{2+} and Cd^{2+} toxicity [J]. Acta Botanica Sinica, 2003, (4): 437-444.

[17] 彭鸣,王焕校,吴玉树. 镉、铅诱导的玉米(*Zea mays* L.)幼苗细胞超微结构的变化 [J]. 中国环境科学,1991,11(6): 426-431.
Peng M, Wang H X, Wu Y S. Ultrastructural changes induced by cadmium and lead in corn seedling cell[J]. China Environ. Sci., 1991,11(6): 426-431.

[18] Shimazaki K. Sakaki T. Kondo D , Sugahara K. Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO_2^- fumigated leaves of spinach [J]. Plant cell and Physiol., 1980, 21 (7): 1193-1204.

[19] Van Assche F, Clijsters C. Effects of metals on enzyme activity in plants [J]. Plant Cell Environ., 1990, 13: 195-206.

[20] Lagriffoul A, Mocquor B, Mench M, Vangronsveld J. Cadmium toxicity effects on growth , mineral and chlorophyll content, and activities of stress related enzymes in young maize plants (Zea mays L.) [J]. Plant and soil, 1998, 200: 241-250.

[21] 杨丹慧,许春辉,王可玢,等. 镉离子对菠菜叶绿体色素蛋白质复合物及激发能分配的影响 [J]. 植物学报, 1990, 32(3) :198-204.
Yang D H, Xu C H, Wang K F. The effects of cadmium on chlorophyll-protein complexes and distribution of excitation energy in spinach chloroplasts[J]. Acta Bot. Sin.,1991, 32(3):198-204.

[22] 陈朝明,龚慧群,王凯荣. Cd 对桑叶品质、生理生化特性的影响及其机理研究 [J]. 应用生态学报,1996,7(4): 417-423.
Chen C M, Gong Q H, Wang K R. Effect of Cd on quality, physiological and biochemical characteristics of mulberry leaves and its mechanism[J]. Chinese Journal of Applied Ecology. 1996, 7(4): 417-423 .

[23] 周建华,王永锐. 硅营养缓解水稻幼苗 Cd、Cr 毒害的生理研究 [J]. 应用与环境生物学报,1999,5(1): 11-15.
Zhou J H, Wang Y R. Physiological studies on poisoning effects of Cd and Cr on rice (Oryza sativa L.) seedlings through inhibition of Si nutrition[J]. Chinese J. Appl. Environ. Biol., 1999, 5(1): 11-15.

[24] 周希琴,莫灿坤. 植物重金属胁迫及其抗氧化系统 [J]. 新疆教育学院学报,2003,19(2): 103-108.
Zhou X Q, Mo C K. The plant heavy metal coercion and its antioxidantion system[J]. J. of Xinjiang Education Institute, 2003, 19(2): 103-108.