植物营养与肥料学报 2008,14(1):36-42
Plant Nutrition and Fertilizer Science

不同浓度镉胁迫对玉米幼苗光合作用、脂质过氧化和抗氧化酶活性的影响

汪 洪,赵士诚,夏文建,王秀斌,范洪黎,周 卫*
(农业部植物营养与养分循环重点开放实验室,中国农业科学院农业资源与农业区划研究所,北京 100081)

摘要:以玉米为材料,通过营养液培养试验,研究浓度为 5～100 μmol/L 的镉胁迫后不同时间内,植株体内活性氧代谢及其抗氧化酶活性的变化特征,探讨镉胁迫导致植物体内活性氧自由基累积的原因及不同程度镉胁迫对植物体内活性氧代谢的影响。随着加镉量的增加,玉米地上部生物量明显降低,而根部生物量未表现出差异。镉处理降低了叶片光合作用速率,高镉处理的影响较早。镉处理 4d 后,5、20 和 100 μmol/L Cd^{2+} 浓度处理玉米叶片 Fv/Fm 减小,PSII 系统的原初光能转换效率下降,但比光合作用速率下降的时间要晚;镉处理 7d 的叶片中丙二醛(MDA)含量还没有受到明显影响,但 20 和 100 μmol/L Cd^{2+} 处理 4d 后,根系膜质过氧化增强,MDA 含量升高。随着镉浓度升高,处理时间延长,活性氧酶清除系统包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和谷胱甘肽还原酶(GR)等酶活性明显增加,受到镉胁迫诱导,高浓度镉处理该现象出现更早。本文试验结果表明,镉胁迫下植物体内活性氧形成增多,诱导活性氧酶清除系统活性升高,其中一个重要原因是与 CO_2 同化受到限制有关。

关键词:镉;玉米;活性氧;光合作用
中图分类号:S513.01;Q948.113　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1008-505X(2008)01-0036-07

Effect of cadmium stress on photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in maize (*Zea mays* L.) seedlings

WANG Hong, ZHAO Shi-cheng, XIA Wen-jian, WANG Xiu-bin, FAN Hong-li, ZHOU Wei*
(*Key Laboratory of Plant Nutrition and Nutrient Cycling, MOA; Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, CAAS, Beijing 100081, China*)

Abstract: To gain better insight into the biological mechanisms of reactive oxygen species in cadmium-stressed plants, hydroponics culture experiment was conducted to examine the effects of cadmium stress on photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in maize plants. Maize seedlings were treated with 5, 20 and 100 μmol/L Cd^{2+} for periods of 12 to 168 h. One week of Cd addition decreased shoot biomass, but did not affect root dry matter weight yet. The photosynthesis rate in leaves began to be inhibited by 24 h exposure to 100 μmol/L Cd^{2+} and decreased with increasing Cd concentrations and prolonged Cd treatment. The reduction of potential maximal quantum yield of PSII due to Cd stress occurred later than that of photosynthesis rate. After 96 h treatments of 20 and 100 μmol/L Cd^{2+}, the levels of malondialdehyde (MDA) in roots increased, but MDA concentrations in leaves did not increase even after 7 days of Cd treatment. The activities of antioxidant enzymes such as superoxide dismutase (SOD, EC1.15.1.1), ascorbate peroxidase (AsA-POD, EC1.11.1.11), guaiacol peroxidase (EC1.11.1.11), catalase (CAT, EC 1.11.1.6) and glutathione reductase (GR, EC1.6.4.2) in leaves and roots increased first by Cd treatments, then declined or did not change. This trend was more obvious with higher concentrations of Cd and extended Cd treatment. Cd had little effect on dehydroascorate reductase (DHAR, EC1.8.5.1) activities in leaves and roots during periods of 12-168 h. Early inhibition of CO_2

收稿日期:2007-01-31　　**接受日期**:2007-05-22
基金项目:国家自然科学基金项目(304710003);国家重点基础研究发展计划项目(2002CB410809)资助。
作者简介:汪洪(1970—),男,安徽桐城人,博士,副研究员,主要从事植物中、微量元素营养及叶面肥料开发,重金属胁迫等研究。
Tel:010-68918662, E-mail:wanghong@caas.ac.cn。 * **通讯作者** Tel:010-68918761, E-mail:wzhou@caas.ac.cn

assimilation by Cd stress was suggested to result in increased production of reactive oxygen species in maize seedlings, which would induce the increased activities of some antioxidant enzymes.

Key words: cadmium; maize; photosynthesis; reactive oxygen species

不合理污灌、工业粉尘的扩散沉降、污泥农用及含镉磷矿粉的使用，进入农田的镉越来越多。镉作为重金属污染物，对植物具有明显的毒害作用，土壤 Cd 污染导致作物减产，同时高 Cd 积累经食物链传递危害人类健康[1]。

植物体内活性氧是由氧转化而成的氧代谢产物及其衍生的含氧物质，包括超氧阴离子（$O_2^{\cdot-}$）、过氧化氢（H_2O_2）、羟自由基（·OH）、单线态氧（$^1O_2$）及对应的氧化产物和过氧化脂质等。由于氧化能力很强，能引发持续的连锁反应，过多的活性氧可攻击细胞内蛋白质、脂类及 DNA 碱基，引发膜脂过氧化，导致生物膜系统破坏和植物生理代谢紊乱[2-4]。在正常条件下，植物体内通过对活性氧生成的抑制而使其保持最低水平。存在活性氧清除系统包括酶系统和非酶系统，前者是超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）等；后者有抗坏血酸、维生素 E、谷胱甘肽（GSH）等[2-4]。植物体内这些活性氧清除反应表现为 SOD 酶催化的反应，$2O_2^{\cdot-} + 2H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$；过氧化氢酶（CAT）催化的反应，$2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$；过氧化物酶催化的反应，$H_2O_2 + AH_2$（还原剂）$\rightarrow 2H_2O + A$。在叶绿体内，主要存在抗坏血酸—谷胱甘肽的循环来清除 H_2O_2：(1)抗坏血酸过氧化物酶（Ascorbate peroxidase，AsA－POD）催化反应 H_2O_2 + 抗坏血酸（AsA）→ $2H_2O$ + 丙二醛（MDA）。(2)抗坏血酸的再生 (i) MDA 可以通过铁氧还蛋白的还原或 MDA 还原酶催化而生成抗坏血酸，MDA + 铁氧还蛋白 → AsA + Fd，2MDA + NAD(P)H → 2AsA + NAD(P)$^+$；(ii) MDA 可以发生歧化反应，2MDA → 2AsA + 脱氢抗坏血酸（DHA）。(3) DHA 通过脱氢抗坏血酸还原酶（DHAR）形成氧化态的谷胱甘肽（GSSG），DHA + 2GSH → AsA + GSSG。(4) GSSG 又通过谷胱甘肽还原酶（GR）形成谷胱甘肽，GSSG + NADPH → $NADP^+$ + 2GSH[2-4]。

镉胁迫能使植物体内活性氧自由基累积，从而导致过氧化损伤[5-12]。烟草细胞悬浮液中添加镉，H_2O_2 大量形成[10]。活性氧清除酶系统和非酶系统受到镉胁迫的影响，引起氧自由基在体内累积，引发植物氧化伤害，如镉诱发松树根系 SOD 活性增加，CAT 和 AsA－POD 下降，H_2O_2 大量形成，诱发细胞死亡[13]。迄今，镉影响植物氧化代谢研究多着重在 SOD、CAT 和 POD 活性和 MDA 含量的变化，但这只是活性氧清除的部分途径。镉胁迫程度和胁迫时间长短对不同植物组织内活性氧产生与清除的关键环节及关键酶的影响机制，镉胁迫导致植物体内活性氧自由基累积的原因，尚未研究清楚。

本研究以玉米为材料，进行营养液培养试验，在不同时间段上采集不同浓度镉胁迫的叶片和根系样品，分析测定活性氧代谢有关的关键性酶活性。旨在探讨镉胁迫导致植物体内活性氧自由基累积的原因及不同程度镉胁迫对玉米体内活性氧代谢的影响机理。

1　材料与方法

1.1　试验设计

玉米（*Zea mays* L. 品种：农大 108）在酸洗净的石英砂中发芽出苗后，取生长一致的幼苗，清洗干净，在营养液中培养。基础营养液组成（mmol/L）：K_2SO_4 0.75、KH_2PO_4 0.25、KCl 0.1、$MgSO_4$ 0.6、FeEDTA 4.0×10^{-3}、H_3BO_3 1.0×10^{-3}、$MnSO_4$ 1.0×10^{-3}、$ZnSO_4$ 1.0×10^{-3}、$CuSO_4$ 1.0×10^{-4}、$(NH_4)_6Mo_2O_4$ 5.0×10^{-6}。用 0.1 mol/L NaOH 和 0.1 mol/L HCl 调节营养液 pH 至 6.5。植株在人工气候箱中进行培养，营养液每周换 2 次。光照与黑暗时间分别为 14 h 和 10 h，光照强度为 500～600 μmol/(m^2·s)，昼夜温度分别为 26 ℃/22 ℃，相对湿度控制在 70%左右。

玉米植株在正常营养液中培养 2 周后，开始设置 0、5、20 和 100 μmol/L 4 个 Cd 浓度处理，以 $CdCl_2$ 形式添加到营养液中，分别用 CK、Cd5、Cd20、Cd100 表示；重复 4 次。在镉处理 12、24、48、96 和 168 h 后，分根和地上部取样，于－80℃ 冰箱中储存待测定有关生理项目。

培养 3 周后，植株的根、地上部用去离子水洗净后，105℃下杀青，60～70℃下烘干称干重。

1.2　测定项目与方法

1.2.1　有关生理项目测定　取 2 g 左右玉米叶片和根系样品，加入预冷过 50 mmol/L pH 7.8 的磷酸缓冲液，冰浴下研磨成匀浆，4 ℃下 15000 r/min 离心 20 min，上清液保存在冰箱中用于测定酶活性。

超氧化物歧化酶(SOD,EC1.15.1.1)活性:用硝基四氮唑兰光化还原法,以抑制对照硝基四氮唑兰还原一半时酶量为一个SOD酶单位[14]。

过氧化物酶(POD)活性:分别用愈创木酚[14]和抗坏血酸[15]作底物,加入H_2O_2后,在波长470 nm和290 nm处用紫外可见分光光度计进行时间扫描,分别称为愈创木酚过氧化物酶(G-POD, EC 1.11.1.11)和抗坏血酸过氧化物酶(AsA-POD, EC 1.11.1.11);酶活性以单位蛋白质含量每分钟吸光度的变化值(ΔA)计算。

过氧化氢酶(CAT, EC 1.11.1.6)活性:反应底物直接用H_2O_2,在波长240 nm处进行时间扫描测定[16];酶活性以单位蛋白质含量每分钟吸光度的变化值(ΔA)计算。

脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR, EC1.8.5.1)活性:测定体系含50 mmol/L磷酸缓冲液,2.5 mmol/L还原型谷胱甘肽(GSH),0.1 mmol/L EDTA和0.5 mmol/L脱氢抗坏血酸,0.1 mL酶提取液,在波长265 nm处进行时间扫描[17-18];酶活性以单位蛋白质含量每分钟吸光度的变化值(ΔA)计算。

谷胱甘肽还原酶(GR, EC 1.6.4.2)活性:测定体系含50 mmol/L磷酸缓冲液,0.5 mmol/L氧化型谷胱甘肽(GSSG),0.2 mmol/L EDTA,5 mmol/L $MgCl_2$,0.1 mmol/L NADPH,在波长340 nm处进行时间扫描[18-19];酶活性单位以单位蛋白质每分钟吸光度的变化值(ΔA)计算。

蛋白质含量测定:考马斯亮兰G-250比色法,蛋白质含量用于计算酶活性[14]。

1.2.2 丙二醛(MDA)含量测定 1 g植株鲜样用10 mL 10%三氯乙酸研磨浸提,硫代巴比妥酸法显色法测定[20]。

1.2.3 叶片荧光反应 取玉米第一和第二片完全扩展叶片,分别于镉处理24、48、96和168 h后,测定叶片荧光诱导动力学参数。测定仪器用Hansatech公司的植物效能仪,属于非调制式荧光测定仪。样品测定前期的黑暗时间为15~20 min,测定时间5 s,光照强度为75%的最大光强[>3000 μmol/(m^2·s)]。镉处理后12 h的植株处于黑暗条件下培养,故未测定荧光反应。

1.2.4 光合作用测定 在镉处理24、48、96和168 h后,采用ADC Bio Scientific Ltd的LCA-4型光合测定仪测定第一片和第二片完全扩展叶的光合速率。测定时温度为26~28 ℃左右,CO_2浓度为320~360 μmol/mol。镉处理后12 h的植株处于黑暗条件下培养,故未测定荧光反应和光合作用。

1.3 数据统计

试验数据进行方差分析和LSD检验,在$P<0.05$水平上比较显著性差异。

2 结果与分析

2.1 不同镉处理对玉米植株生长的影响

镉处理3 d后,高镉(Cd100)处理植株首先观察到老叶上出现萎蔫、边缘黄化、根系发黑等症状;Cd20处理5 d后也出现同样症状,但试验期间Cd5处理的玉米没有发现这些症状。随着加镉量的增加,地上部生物量降低;根部生物量与对照处理无明显差异(表1)。

表1 不同镉处理的玉米地上部、根及植株生物量(g/plant)

Table 1 The biomass of roots, shoots and whole plants as affected by different concentrations of Cd

处理 Treatments	地上部 Shoots	根系 Roots	整株 Total plant
CK	1.53±0.05 c	0.50±0.01 ab	2.03±0.05 c
Cd5	1.22±0.15 b	0.54±0.06 b	1.76±0.20 b
Cd20	1.20±0.09 b	0.57±0.02 b	1.77±0.10 b
Cd100	0.94±0.01 a	0.46±0.03 a	1.40±0.03 a

注(Note):同一列数据后不同字母表示差异达5%显著水平,下同。The data within a column followed by the different letter are significantly different at P=0.05 level. The same symbol was used for other tables.

2.2 不同镉处理对玉米叶片光合速率的影响

Cd100处理24 h,叶片光合速率开始下降;Cd20处理96 h,光合速率开始降低;5~100 μmo/L Cd处理1周,光合速率明显减小(图1)。

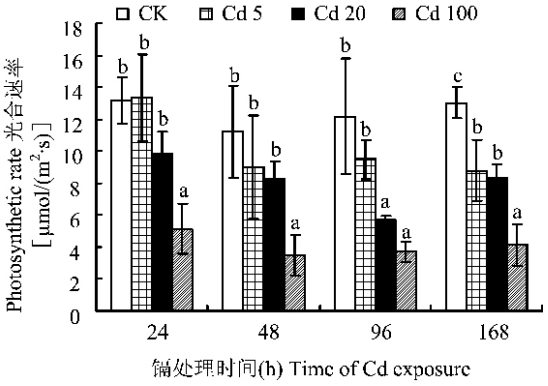

图1 不同镉处理对玉米叶片光合速率的影响

Fig.1 The photosynthesis rate of maize plants as affected by different concentrations of Cd

2.3　不同镉处理对玉米叶片 PSII 原初光能的转换效率的影响

Fv/Fm 反映了开放的 PSII 反应中心捕获激发能的效率即 PSII 系统的原初光能转换效率,5～100 μmol/L Cd 处理 96 h,叶片 Fv/Fm 明显比不加镉对照小,PSII 系统原初光能转换效率显著下降(图 2)。

2.4　叶片中丙二醛(MDA)含量

丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的产物,会严重损伤细胞膜系统,MDA 与膜上蛋白质结合会引起蛋白质分子间和分子内的交联。细胞膜系统受到破坏后,透性增加,MDA 反映了膜受损程度。表 2 表明,不同浓度镉处理 1 周对叶片中 MDA 含量尚未有明显影响,但 Cd20 和 Cd100 处理 48 h 后,玉米根系中丙二醛含量显著增多。

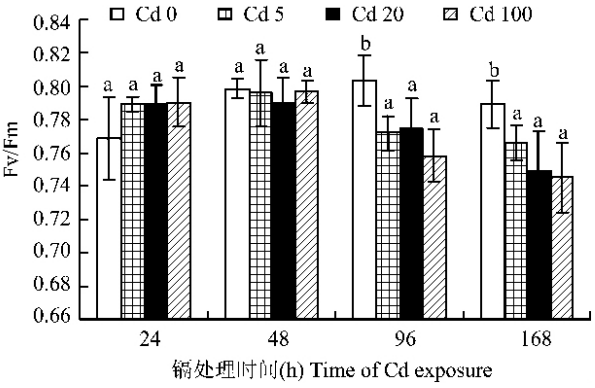

图 2　不同镉处理对玉米叶片 PSII 系统的原初光能转换效率的影响

Fig.2　The potential maximal quantum yield of PSII (indicated by F_v/F_m) of maize plants as affected by different concentrations of Cd

表 2　不同镉处理对玉米丙二醛(MDA)含量的影响[nmol/(min·g), FW]

Table 2　The concentration of malondiadehyde in leaves and roots of maize plants as affected by different concentrations of Cd

器官 Organs	处理 Treatments	镉处理时间 Time of Cd exposure (h) 12	24	48	96	168
叶片 Leaves	CK	7.42 ± 1.92 a	8.87 ± 1.02 a	8.15 ± 3.13 a	11.66 ± 1.53 a	11.71 ± 2.69 a
	Cd5	8.17 ± 2.45 a	8.34 ± 0.84 a	7.47 ± 2.12 a	10.32 ± 1.47 a	12.18 ± 0.32 a
	Cd20	9.49 ± 2.46 a	9.07 ± 1.64 a	8.62 ± 1.82 a	10.11 ± 3.19 a	11.65 ± 1.31 a
	Cd100	10.32 ± 3.12 a	9.52 ± 1.14 a	7.70 ± 0.68 a	10.77 ± 0.57 a	13.96 ± 1.49 a
根 Roots	CK	6.61 ± 0.32 b	4.61 ± 0.38 a	3.63 ± 0.19 a	2.95 ± 0.88 a	4.91 ± 0.68 a
	Cd5	5.37 ± 0.10 a	5.79 ± 0.24 a	4.99 ± 0.49 ab	3.19 ± 0.29 a	4.70 ± 0.64 a
	Cd20	6.59 ± 0.92 ab	5.11 ± 1.21 a	5.92 ± 1.18 b	7.91 ± 0.04 b	9.69 ± 2.67 b
	Cd100	6.38 ± 0.57 ab	5.29 ± 1.26 a	5.64 ± 0.68 b	8.53 ± 0.61 b	10.67 ± 3.92 b

2.5　不同镉处理对玉米活性氧酶清除系统的影响

活性氧酶清除系统活性在不同浓度镉处理下,在不同时间段上的表现不同(图 3)。

镉处理浓度≤20 μmol/L 时,叶片和根中超氧化物歧化酶(SOD)在前 96 h 没有什么变化,而在 7 d 时,Cd5 和 Cd20 处理的根中该酶出现上升趋势;Cd100 处理前 48 h 叶片中和前 12 h 根中 SOD 酶活性显著上升,后期 SOD 酶活性明显下降。

高镉处理(100 μmol/L)叶片中愈创木酚过氧化物酶(G-POD)活性增加,而根中愈创木酚过氧化物酶在 Cd 处理 12 h 时增加,后下降,Cd 处理 7 d 又与对照没有明显差别。5 和 20 μmol/L Cd 处理 48 h 后,叶片中愈创木酚过氧化物酶活性开始升高。

根中抗坏血酸过氧化物酶(AsA-POD)活性随镉处理浓度的增加而上升。而高镉处理(100 μmol/L)的叶片 AsA-POD 活性在开始 12 h 上升,5 和 20 μmol/L Cd 处理 24 h 叶片 AsA-POD 活性上升。之后镉处理叶片 AsA-POD 活性与不加镉对照没有显著差别。

叶片中过氧化氢酶(CAT)活性在 Cd 处理开始增加,而后期与对照没有显著差异,根系中 CAT 在 Cd 处理 12～168 h 内没有明显变化。

不同时间的叶片和根中脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)活性在镉处理之间没有显著性差异。

叶片和根中谷胱甘肽还原酶(GR)活性在前期镉处理时没有受到影响,只在 7 d 时表现出增加。

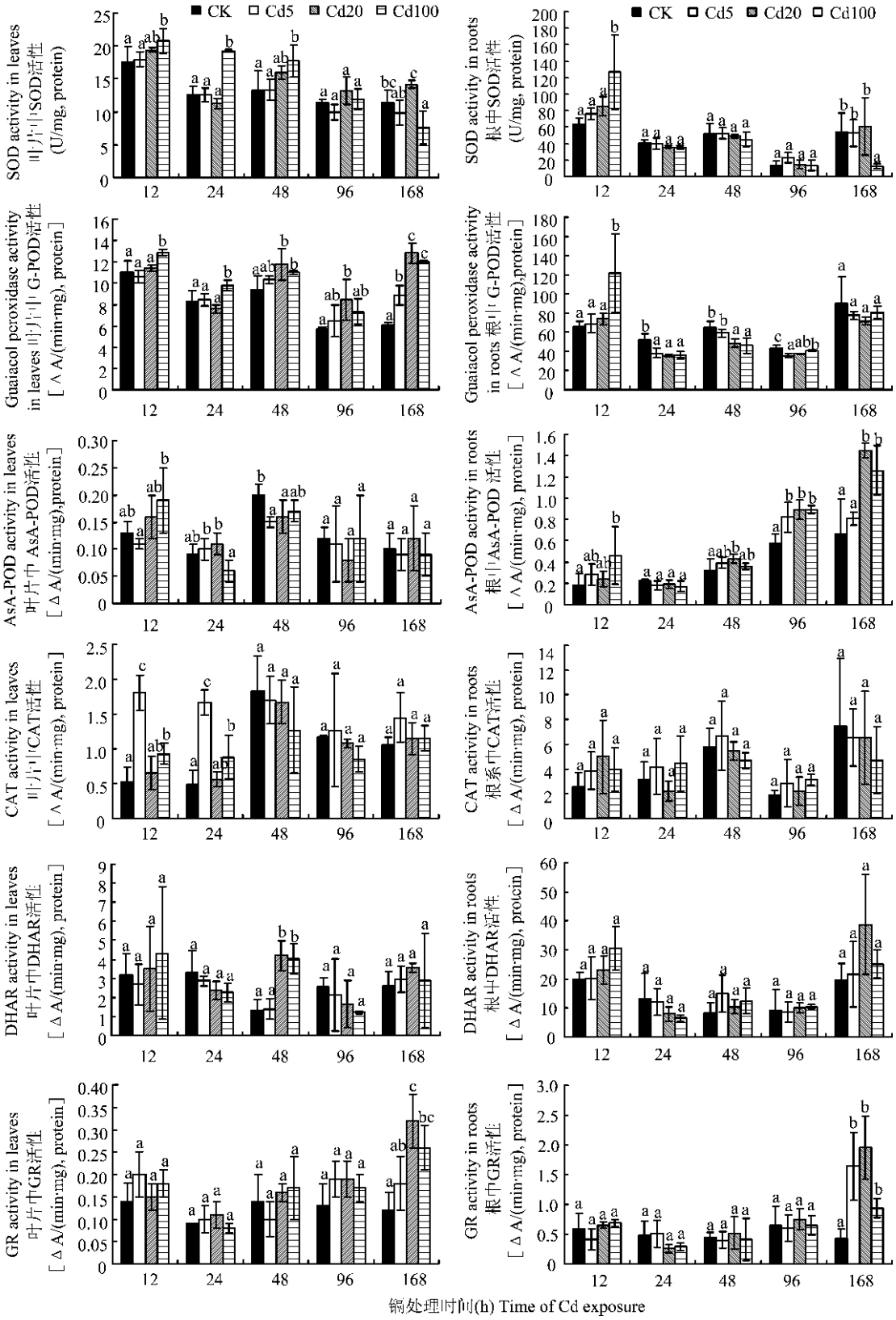

图3 不同镉处理对玉米叶片和根中超氧化物歧化酶(SOD)、愈创木酚过氧化物酶(G-POD)、抗坏血酸过氧化物酶(AsA-POD)、过氧化氢酶(CAT)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)和谷胱甘肽还原酶(GR)活性的影响

Fig.3 Activities of some enzymes including superoxide dismutase (SOD), guaiacol peroxidase (G-POD), ascorbate peroxidase (AsA-POD), catalase (CAT), dehydroascorate reductase (DHAR), and glutathione reductase (GR) in leaves and roots of maize plants as affected by different concentrations of Cd

3 讨论

镉是主要的重金属环境污染物，镉胁迫导致植物体内产生过多的活性氧，对植物具有明显的毒害作用[21，23]。至于镉引起植物体内活性氧代谢失调的机理和原因，不同的研究报道不一，这可能与镉胁迫的程度、胁迫时间的长短、实验方法以及植物的种类、植株不同组织等有关[5-12，21-23]。

有研究表明，镉能使光呼吸系统功能紊乱，导致活性氧的产生[12，21，23]，镉可能还诱导 NADPH 氧化酶活性的提高，促进 NADPH 氧化，导致 $O_2^{\cdot-}$ 大量生成[9,12，24]。镉胁迫下，植物体内活性氧清除系统功能失调[7，13]。罗立新等[5-6]研究发现，镉胁迫的小麦叶片并叶片中 H_2O_2、超氧化物自由基 $O_2^{\cdot-}$ 积累，伴随丙二醛升高，抗坏血酸 POD、SOD 和谷胱甘肽还原酶活性下降，内源抗氧化剂抗坏血酸和谷胱甘肽含量减少，但愈创木酚 POD 酶活性增加。Lagriffoul 等[25]发现，镉浓度超过 3 和 5 mg/kg 时，水培玉米第 3 叶和第 4 叶中 POD 活性增加，但未发现有专一性的 POD 同工酶。Vangronsveld 和 Clijsters[26]菜豆基质培养试验表明，镉胁迫下总 SOD 酶活性没有变化，但是抑制了 CuZn-SOD 酶活性，而 CN^- 敏感型 SOD 酶活性升高，原因可能是镉抑制了菜豆对锌的吸收。

叶绿体是植物体内活性氧产生的重要部位，尤其在 PSI 系统中，电子从铁氧化蛋白通过铁氧化蛋白－$NADP^+$ 还原酶传递时，若 $NADP^+$ 不足或 NADPH 累积，电子就传递给分子氧 O_2 形成 $O_2^{\cdot-}$ [2-4]。镉胁迫会降低植物叶绿素含量，减少 CO_2 吸收，干扰气孔的开放，影响植物体内 CO_2 同化[27]。在蚕豆叶片中，Cd^{2+} 经 Ca^{2+} 离子通道进入保卫细胞后，可能通过脱落酸途径引起气孔的关闭，抑制植物的蒸腾作用和光合作用[28]。

本试验证实，随着镉胁迫程度延长和加深，玉米叶片光合作用强度下降，但在镉胁迫前 2 d，光反应阶段中 PSII 系统的原初光能转换效率还没有受到镉的明显影响；镉胁迫程度加深，处理 4 d，反映 PSII 原初光能的转换效率的叶绿素荧光动力学参数 Fv/Fm 开始明显下降。不同浓度镉胁迫下，光合同化力 NADPH/$NADP^+$ 的比例变化、光合 CO_2 同化作用受影响的机理等研究工作需要更深入进行。

本研究设定镉胁迫浓度为 5～100 μmol/L，在此条件下，镉处理 7 d，叶片中 MDA 含量还没有受到明显影响，而高 Cd 处理 4 d 后，根系膜质过氧化增强，丙二醛含量升高。在低镉处理和镉胁迫初期，玉米体内活性氧酶清除系统包括 SOD、POD、CAT、抗坏血酸氧化酶（DHAR）和谷胱甘肽还原酶（GR）活性变化不大，但随着镉浓度升高，处理时间延长，除了 DHAR 外，其它酶活性均呈现明显增加趋势。Iannelli 等[29]的研究结果表明，以 50 μmol/L Cd 处理 21 d 的芦苇根、匍匐茎及叶中 SOD、AsA－POD、GR 和 CAT 活性以及 GSH 含量都增加。SOD 和 POD 的活性增强，对水稻抗 Cd^{2+} 引起的氧化胁迫有重要作用[9]。Dixit 等[30]和 Sandalio 等[23]的研究结果表明，4 μmol/L 和 40 μmol/L Cd 处理 7 d 的豌豆叶中 SOD 活性增强，而且 40 μmo/L 处理的 SOD 活性高于 4 μmol/L 处理，CAT 活性在 2 个处理浓度下均显著增强，在 40 μmol/L 处理的植物根部，AsA－POD 活性较高。汤春芳等[8]研究表明，高浓度镉（125～500 μmol/L）处理萝卜幼苗，SOD 活性先明显上升，后逐渐下降，叶片 CAT 活性明显增加，根系 CAT 活性则减少；根系以及较高浓度镉处理后期叶片 GR 活性均显著增加。

本文结果初步认为，镉胁迫下植物体内活性氧形成增多，诱导活性氧酶清除系统活性升高，其中一个重要原因与 CO_2 同化受到限制、光合同化力 NADPH/$NADP^+$ 累积有关。不同程度镉胁迫下，植物体内细胞和亚细胞水平上的活性氧含量与分布，需要进一步研究。

参考文献：

[1] Alloway B J，Steinnes E. Anthropogenic additions of cadmium to soils [A]. McLaughlin M J，Singh B R (Eds.). Cadmium in soils and plants[M]. Dordrecht & Boston，USA：Kluwer Academic Publishers，1999. 97-118.

[2] Foyer C H，Noctor G. Oxygen processing in photosynthesis：Regulation and signaling[J]. New phytol.，2000，146：359-388.

[3] Mittler R. Oxidative stress，antioxidants and stress tolerance [J]. Trends Plant Sci.，2002，7：405-410.

[4] Mittler R，Vanderauwera S，Gollery M，Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants[J]. Trends. Plant Sci.，2004，9：490-498.

[5] 罗立新，孙铁珩，靳月华. 镉胁迫对小麦叶片细胞膜脂过氧化的影响[J]. 中国环境科学，1998，18(1)：72-75.
Luo L X，Sun T H，Jin Y H. Effects of cadmium stress on lipid peroxidation in wheat leaves[J]. China Environ. Sci.，1998，18(1)：72-75.

[6] 罗立新，孙铁珩，靳月华. 镉胁迫下小麦叶中超氧阴离子自由基的积累[J]. 环境科学学报，1998，18(5)：495-499.
Luo L X，Sun T H，Jin Y H. Accumulation of superoxide radical in wheat leaves under cadmium stress[J]. Acta Sci. Circumst.，1998，

18(5):495-499.

[7] 汪洪,周卫,林葆. 钙对镉胁迫下玉米生长及生理特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2001,7(1):78-87.
Wang H, Zhou W, Lin B. Effects of Ca on growth and some physiological characteristics of maize under Cd stress[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2001, 7(1):78-87.

[8] 汤春芳,刘云国,曾光明,等. 镉胁迫对萝卜幼苗活性氧产生、脂质过氧化和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报,2004,30:469-474.
Tang C F, Liu Y G, Zeng G M *et al*. Effects of cadmium stress on active oxygen generation, lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in radish seedlings[J]. J. Plant Physiol. Mol. Biol., 2004, 30:469-474.

[9] Shah K, Kumar R G, Verma A, Dubey R S. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activitivies of antioxidant enzymes in growing rice seedlings[J]. Plant Sci., 2001, 161:1135-1144.

[10] Olmos E, Martinez-Solano J R, Piqueras A, Hellin E. Early steps in the oxidative burst induced by cadmium in cultured tobacco cells (BY-2 line)[J]. J. Exper. Bot., 2003, 54:291-301.

[11] Greger M, Lofstedt M. Comparison of uptake and distribution of cadmium in different cultivars of bread and durum wheat[J]. Crop Sci., 2004, 44:501-507.

[12] Garnier L, Simon-plas F, Thuleau P *et al*. Cadmium affects tobacco cells by a series of three waves of reactive oxygen species that contribute to cytotoxicity[J]. Plant, Cell Environ., 2006, 29:1956-1969.

[13] Schützendübel A, Polle A. Plant responses to abiotic stresses:Heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization[J]. J. Exper. Bot., 2002, 53:1351-1365.

[14] 张志良. 植物生理学实验指导(第三版)[M]. 北京:高等教育出版社,2003.
Zhang Z L. The experimental guide for plant physiology (3rd Edition)[M]. Beijing:Higher Education Press, 2003.

[15] Cakmak I, Marschner H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase in bean leaves[J]. Plant Physiol., 1992, 8:1222-1227.

[16] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. Plant Cell Physiol., 1981, 22:867-880.

[17] Amako K, Chen G X, Asada K. Separate assays specific for ascorbate peroxidase and guaiacol peroxidase and for the chloroplastic and cytosolic isozymes of ascorbate peroxidase in plants[J]. Plant Cell Physiol., 1994, 35:497-504.

[18] Morabito D, Guerrier G. The free oxygen radical scavenging enzymes and redox status in roots and leaves of *Populus* × *Euramericana* in response to osmotic stress, desiccation and rehydration[J]. J. Plant Physiol., 2000, 157:74-80.

[19] Foster J G, Hess J L. Oxygen effects on maize leaf superoxide dismutase and glutathione reductase[J]. Phytochem., 1982, 21:1527-1532.

[20] 朱广廉,钟海文,张爱琴. 植物生理学实验[M]. 北京:北京大学出版社,1990. 242-245.
Zhu G R, Zhong H W, Zhang A Q. Plant physiology experiment[M]. Beijing:Peking University Press, 1990. 242-245.

[21] Hegedüs A, Erdei S, Horváth G. Comparative studies of H_2O_2 detoxifying enzymes in green and greening barly seedlings under cadmium stress[J]. Plant Sci., 2001, 160:1085-1093.

[22] Heiss S, Wachter A, Bogs J *et al*. Phytochelatin synthase (PCS) protein is induced in *Brassica juncea* leaves after prolonged Cd exposure[J]. J. Exper. Bot., 2003, 54:1833-1839.

[23] Sandalio L M, Dalurzo H C, Gomez M *et al*. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants[J]. J. Exper. Bot., 2001, 52:2115-2126.

[24] Aravind P, Prasad M N V. Zinc alleviates cadmium induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* L.: A free floating freshwater macrophyte[J]. Plant Physiol. Biochem., 2003, 41:391-397.

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

[26] Vangronsveld J, Clijsters H. Toxic effects of metals[A]. Farago M E (eds.). Plants and the chemical elements biochemistry, uptake, tolerance and toxicity[M]. Weinheim, New York, Basel, Cambridge, Tokyo:VCH Publishers, 1994. 152.

[27] Suzuki N, Koizumi N, Sano H. Screening of cadmium responsive genes in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Environ., 2001, 24:1177-1188.

[28] Perfus-Barbeoch L, Leonhardt N, Vavasseur A, Forestier C. Heavy metal toxicity:Cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status[J]. Plant J., 2002, 32:539-548.

[29] Iannelli M A, Pietrini F, Fiore L *et al*. Antioxidant response to cadmium in *Phragmites australis* plants[J]. Plant Physiol. Biochem., 2002, 40:977-982.

[30] Dixit V, Pandey V, Shyam R. Differential antioxidative responses to cadmium in roots and leaves of pea (*Pisum sativum* L. cv. Azad)[J]. J. Exper. Bot., 2001, 52:1101-1109.