

镉对水稻幼苗根系细胞膜电位和膜透性的影响

汪晓丽, 盛海君, 刘 杨, 陶玥玥, 封 克

(扬州大学环境科学与工程学院, 江苏 扬州 225127)

摘 要: 镉(Cd)对膜透性、跨膜电势差等膜性质所产生的直接影响是造成 Cd 胁迫下植物对营养元素吸收异常的重要原因。以对 Cd²⁺敏感性不同的两个水稻品种(淮稻 11 号和扬稻 6 号)作为试验材料,采用玻璃微电极技术原位考察了水稻幼苗根细胞膜电位对 Cd²⁺胁迫的响应,同时分析了 Cd²⁺对水稻根系细胞膜透性的影响。结果表明,Cd²⁺可使根表皮细胞膜电位在短时间内发生明显的去极化,去极化程度随 Cd²⁺浓度提高而增加;相同浓度 Cd²⁺所诱导的膜电位去极化程度与水稻品种有关,扬稻 6 号幼苗根系膜电位的去极化程度明显高于淮稻 11 号;在迅速的去极化之后,随后的 30 min 内是否发生复极化与水稻品种和 Cd²⁺浓度有关;就更长时期(0~12 h)来看,膜电位在经过了去极化阶段后仍有缓慢的恢复,淮稻 11 号在 1.0 mmol·L⁻¹ Cd²⁺处理 6 h 后已接近初始的膜电位值,而扬稻 6 号在处理 12 h 后仍不能恢复到处理前的水平;Cd²⁺处理增大了水稻根细胞膜透性,且扬稻 6 号比淮稻 11 号膜透性增加的程度要大。

关键词: 镉;膜电位;膜透性;水稻

中图分类号: X503.231 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-2043(2010)04-0630-06

Effects of Cadmium on Membrane Potential Differences and Membrane Permeability of Rice Roots

WANG Xiao-li, SHENG Hai-jun, LIU Yang, TAO Yue-yue, FENG Ke

(College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225127, China)

Abstract: Changes of membrane permeability and membrane potential difference are probably important reasons for abnormal nutrient absorption under cadmium stress. Effects of cadmium on membrane potential differences in epidermal cells of rice roots and on membrane permeability were studied in this paper through the glass microelectrode technique and the K⁺ efflux measurement. Membrane potential differences of epidermal cells depolarized in a few minutes after addition of 0.1 or 1 mmol·L⁻¹ Cd solution. The depolarization of root cells of Yangdao 6 seedlings was higher than that of Huaidao 11 seedlings. This effect was transient and the initial membrane potential difference recovered slowly. Membrane potential difference of Huaidao 11 seedlings recovered to the initial level after 6~8 h of 1.0 mmol·L⁻¹ Cd²⁺ treatment, while that of Yangdao 6 still couldn't reach the initial level after 12 h of treatment. Membrane permeability, represented with the potassium efflux from roots into the external solution, increased in the presence of 0.1 or 1 mmol·L⁻¹ Cd, and the effect lasted for at least 8 h. Yangdao 6 roots had considerably more K⁺ efflux than Huaidao 11 roots when medium had no Cd²⁺, while when roots were treated with 0.1 or 1 mmol·L⁻¹ Cd²⁺ the difference between both rice varieties was much shortened and Yangdao 6 presented only a little superiority. Considered the response of membrane potential and the membrane permeability, Yangdao 6 showed higher sensitivity to Cd²⁺ than Huaidao 11.

Keywords: cadmium; membrane potential; membrane permeability; rice

由于污水灌溉,以及城市垃圾、污泥和劣质化肥等在农田的使用,近年来农田的镉(Cd)污染呈加重趋势。积累在土壤中的 Cd 超过一定限度时,不仅严

重影响农作物的产量和品质,而且可通过食物链危害人畜健康^[1]。Cd 胁迫条件下,植物的根系往往是最直接、最严重的受害器官^[2],然后才危害到茎叶等地上部分,表现出植株矮小、生长迟缓、叶片退绿、产量下降等毒害症状^[3-4]。植物从土壤中吸收 Cd 后,大部分累积在根部,迁移至地上部的一般较少^[5-6]。研究表明,Cd 可影响植物的光合作用^[7-8]、呼吸作用^[9]、碳代谢^[8,10-11]、氮代谢^[2,11-13]、核酸代谢^[14-15]、植物激素^[16-17]等生理生化过程,从而使植物的生长发育受到抑制。

收稿日期:2009-10-07

基金项目:江苏省教育厅高校自然科学基金研究项目(06KJD210124);
江苏省环境材料与环境工程重点实验室开放基金项目;扬州大学科技创新培育基金项目(2007CXJ009)

作者简介:汪晓丽(1977—),女,江苏南通人,讲师,从事植物营养生理与环境方面的研究。E-mail:xlwang@yzu.edu.cn

通讯作者:封 克 E-mail:fengke@yzu.edu.cn

Cd胁迫下水稻^[5,18]、小麦^[19]、大麦^[20]、豌豆^[21]等作物对N、P、K、Mg、Ca、Cu、Fe、Mn、Zn等必需营养元素的吸收和累积受到了不同程度的影响。一方面,Cd²⁺作为二价阳离子,可与Ca²⁺、Mg²⁺、Fe²⁺、Zn²⁺等阳离子竞争跨膜吸收位点,从而影响这些必需营养元素的吸收,使植物体内矿质养分失调^[22]。Andersson和Nilsson认为Cd²⁺可与Ca²⁺竞争植物根系上的吸收位点^[23]。有试验表明,施用外源Ca能明显缓解Cd对玉米、白菜的毒害作用^[3]。Cohen等发现,豌豆幼苗缺铁时将吸收较多的Cd,认为这可能是缺铁促进了载体对Cd²⁺的运输^[24]。换言之,Cd²⁺可能与Fe²⁺离子竞争膜上的吸收位点和离子通道,从而降低其在植物体内的浓度。另一方面,Cd²⁺可对膜透性、跨膜电势差等与养分吸收密切相关的细胞膜性质产生直接的影响^[9,25]。在Cd胁迫条件下,植物根系细胞质膜是Cd²⁺接触到的第一个有活性的界面,因此,Cd²⁺很可能首先通过直接影响根系细胞质膜的结构和组成、跨膜电势差、质子泵活性等与养分吸收密切相关的膜性质,从而影响跨膜的养分运输过程,进而引起细胞内生理生化过程的紊乱,对植株的生长发育造成整体上的伤害。然而,目前关于Cd对细胞膜性质的影响尚少有报道。

本研究以对Cd敏感性不同的两个水稻品种作为试验材料,采用玻璃微电极技术原位考察了根细胞跨膜电势差对Cd的响应特征,并根据Cd胁迫条件下的钾外流情况讨论了Cd对水稻根细胞膜透性的影响,旨在通过研究Cd对水稻根细胞膜性质的影响为研究Cd对作物吸收矿质元素的影响机理提供理论依据,进而为Cd污染条件下的水稻生产提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

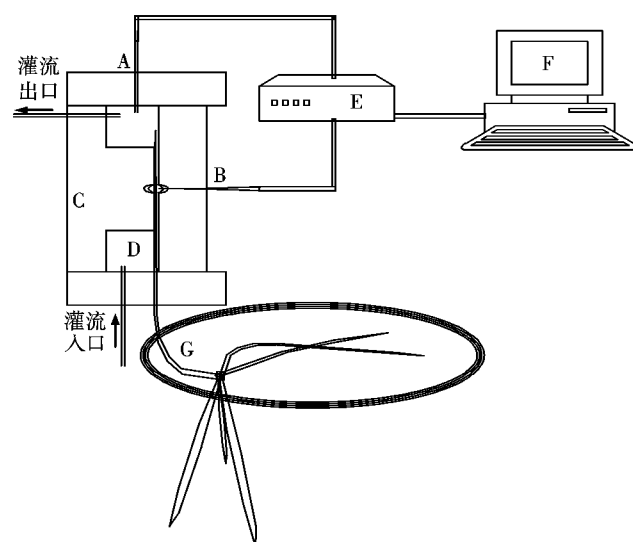
供试材料为淮稻11号(粳稻)和扬稻6号(籼稻)。种子经1%NaClO灭菌,蒸馏水洗净后在0.2 mmol·L⁻¹ CaSO₄溶液中浸泡24 h,置于培养箱中35℃暗中催芽。种子露白后转入营养液中,置于人工气候室内生长,每日光照14 h,光强250~300 μmol·m⁻²·s⁻¹,温度(28±1)℃,相对湿度80%。营养液组成为:1.0 mmol·L⁻¹ NH₄⁺、0.5 mmol·L⁻¹ NO₃⁻、0.2 mmol·L⁻¹ H₂PO₄⁻、1.0 mmol·L⁻¹ K⁺、0.5 mmol·L⁻¹ Mg²⁺、10 μmol·L⁻¹ Mn²⁺、0.1 μmol·L⁻¹ MoO₄²⁻、20 μmol·L⁻¹ BO₃³⁻、0.15 μmol·L⁻¹ Zn²⁺、0.15 μmol·L⁻¹ Cu²⁺、35 μmol·L⁻¹ Fe²⁺、1.0 mmol·L⁻¹ SiO₃²⁻。每日早晚用稀HCl和稀NaOH调节营养液pH

至6.0,每3 d更换营养液。秧苗在营养液中生长6周后,进行膜电位测定和膜透性测定。

1.2 膜电位测定

制作微电极的玻璃毛细管(Hilgenberg GmbH,德国),外径1.0 mm,内径0.58 mm,其内壁粘有直径0.133 mm的玻璃丝。玻璃毛细管经拉制仪(Narishige PE-21,日本)拉制成尖端开口直径<1 μm的玻璃针。测量电极内灌充以100 mmol·L⁻¹ KCl,通过Ag/AgCl(内参比)电极与电位放大器(SED,南非Stellenbosch大学)相连。参比电极与基础溶液之间用盐桥相连,盐桥采用在直径1 mm塑料管内灌充以100 mmol·L⁻¹ KCl和2%琼脂制成,盐桥的末端置于秧苗的根尖附近。

将水稻幼苗的一条根固定在体积约为1.0 mL的有机玻璃浴池内(图1),以2 mL·min⁻¹的速度灌流入含5 mmol·L⁻¹ MES、0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂和0.05 mmol·L⁻¹ KCl的基础缓冲液(以NaOH调节至pH6.0)。在显微镜(Olympus SZX9,日本)下借助于微操纵仪(Narishige NMN-21,日本)将测量电极的针尖轻轻插入距根尖10~20 mm处的表皮细胞,记录膜电位的变化。在获得稳定的静息电位后,将基础缓冲液更换为含0.1或1.0 mmol·L⁻¹ Cd²⁺的处理缓冲液,记录膜电位的变化。处理液用基础缓冲液配制,含有相同浓度的MES、K⁺和Ca²⁺,Cd²⁺以CdCl₂的形式供给。每个处理用



A. 参比电极; B. 测量电极; C. 有机玻璃浴池;
D. 缓冲溶液; E. 电压放大器; F. 计算机; G. 根。
A. reference microelectrode; B. measurement microelectrode;
C. plexiglass chamber; D. buffer solution; E. electrometer
amplifier; F. computer; G. plant root.

图1 膜电位测定系统示意图

Figure 1 The diagram of transmembrane potential measurement system

不同的水稻根重复 8 次以上。

由于测量部位处于生长比较活跃根尖,很难将微电极尖端较长时间地维持在同一细胞中,因此在考察 Cd^{2+} 对膜电位长时间的影响时,先将秧苗根系浸于含 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 的处理缓冲液中,分别处理 0.5、1、2、3、4、5、6、8、10、12 h 后再进行膜电位的测定。测定时灌流入含 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 的处理缓冲液,记录稳定的膜电位值。每个处理用不同的水稻根重复 12 次以上。

1.3 膜透性的测定

每 10 株秧苗为一组,将根部用 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaSO}_4$ 淋洗两遍,去离子水淋洗一遍后,用滤纸吸干水分,再将根系浸于 60 mL 处理液中。处理液为用 $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaSO}_4$ 配制的 0.1 和 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CdCl}_2$ 溶液,对照用 $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaSO}_4$ 溶液。处理期间,在振荡机上缓慢振荡,分别在处理后 0.5、1.0、1.5、2.0、3.0、4.0、5.0、6.0、8.0 h 取 1.0 mL 溶液,用火焰光度法测定其中的 K^+ 含量。每个 Cd 浓度重复 6 次。处理结束后,测定根系鲜重,并采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮-火焰光度法测量秧苗根系中残留的 K^+ 含量。

1.4 数据统计与作图

数据用 SPSS 统计软件分析,并进行平均值的比较。电生理记录曲线用 SigmaPlot10.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 Cd 对水稻幼苗根表皮细胞膜电位的影响

根据秧苗根表皮细胞跨膜电位的试验记录曲线可以发现,当向测量槽内灌流入 Cd^{2+} 时,膜电位在几分钟内即发生快速强烈的去极化(图 2),且扬稻 6 号的去极化程度显著高于淮稻 11 号(表 1)。当灌流入 Cd^{2+} 浓度为 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理缓冲液时,淮稻 11 号在发生极化之后,大多在随后的 30 min 内发生了缓慢的复极化;而扬稻 6 号仅偶尔出现复极化现象,此时若再灌流入不含 Cd^{2+} 的基础缓冲液,大多可恢复到处理之前的极化状态。当灌流入 Cd^{2+} 为 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理缓冲液时,两个水稻品种在 30 min 内都维持着去极化状态,此时即使灌流入不含 Cd^{2+} 的基础缓冲液,也仅能发生部分复极化。

就更长时间(0~12 h)来看,在 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 处理条件下,膜电位在经过了去极化阶段后仍有缓慢的恢复,淮稻 11 号在处理 6~8 h 后已接近初始的膜电位值,而扬稻 6 号在处理 12 h 后仍不能恢复到处理前的水平(图 3)。

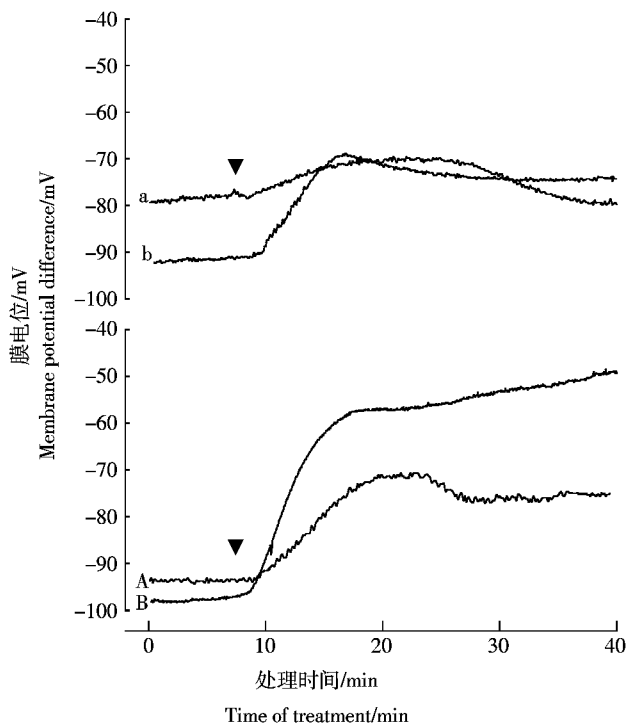


图 2 淮稻 11 号(a, A)和扬稻 6 号(b, B)根表皮细胞跨膜电势差对 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (a, b) 和 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ (A, B) 的响应 (图示为代表性记录曲线。从 ▼ 标示处开始灌流入处理液。)

Figure 2 Representative recording curves to demonstrate the response of membrane potential differences in root epidermal cells of Huaidao 11 (a, A) and Yangdao 6 (b, B) to $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (a, b) or $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ (A, B)

The arrow means the addition of a treatment buffer solution.

表 1 Cd^{2+} 对供试水稻品种秧苗根表皮细胞膜电位的影响

Table 1 Changes of transmembrane potential differences in epidermal cells of rice roots

品种 Species	去极化程度 Depolarization degree/mV	
	$0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$	$1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$
淮稻 11 号 Huaidao 11	$9.5 \pm 2.3\text{b} (n=12)$	$23.7 \pm 4.2\text{b} (n=13)$
扬稻 6 号 Yangdao 6	$21.8 \pm 3.6\text{a} (n=13)$	$48.2 \pm 5.1\text{a} (n=16)$

注:括号中的 n 表示测量次数;小写字母表示品种之间的差异显著性 ($P < 0.05$)。

2.2 Cd 对水稻幼苗根系膜透性的影响

K^+ 外渗量可用于表示膜透性大小^[9,26]。0.1 和 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 都可明显增加水稻幼苗根系的膜透性。 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 处理 0.5 h 即可使得扬稻 6 号根系 K^+ 外渗量高于对照约一倍,其后随着处理时间的延长, K^+ 外渗量也逐渐提高,但外渗速率逐渐下降(图 4)。 K^+ 外渗量主要集中在 Cd^{2+} 处理后 5 h 内,之后外渗速率稳定在较低水平。未经 Cd^{2+} 处理(对照)时,扬稻 6 号的 K^+ 外渗量明显高于淮稻 11 号的。扣除对照处

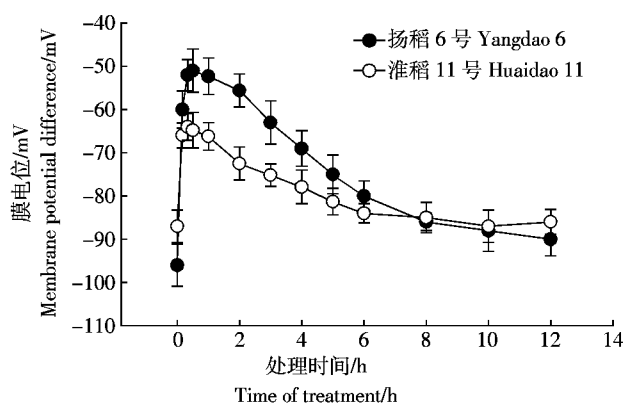


图3 $\text{Cd}(1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1})$ 处理条件下,水稻根表皮细胞膜电位随时间的变化

Figure 3 Time course of changes in transmembrane potential difference of rice root epidermal cells with the treatments of $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ cadmium for 0~12 hour

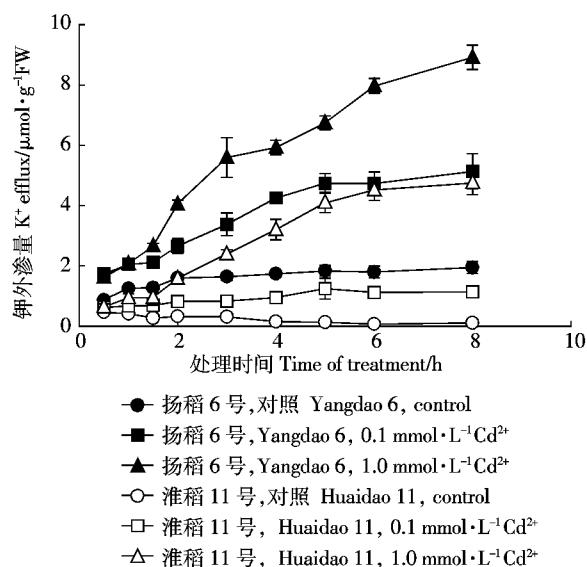


图4 0.1 和 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd 处理条件下,水稻幼苗根系 K^+ 外渗量随时间的变化

Figure 4 Time courses of changes in potassium efflux from rice roots to external solutions with the treatments of $0, 0.1$ and $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ cadmium for 0~8 hours

理的 K^+ 外渗量后, Cd^{2+} 处理 8 h 造成了扬稻 6 号根系 K^+ 的 6.1% ($0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}^{2+}$) 和 13.4% ($1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}^{2+}$) 外渗, 淮稻 11 号则外渗了 2.7% ($0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}^{2+}$) 和 11.7% ($1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}^{2+}$) (图 5)。由此可见, Cd^{2+} 处理对扬稻 6 号膜透性的影响略大于淮稻 11 号。

3 讨论

细胞膜系统是植物细胞和外界环境进行物质交换和信息交流的界面和屏障, 其稳定性是细胞进行正常生理功能的基础。细胞质膜的选择性与透性大小是

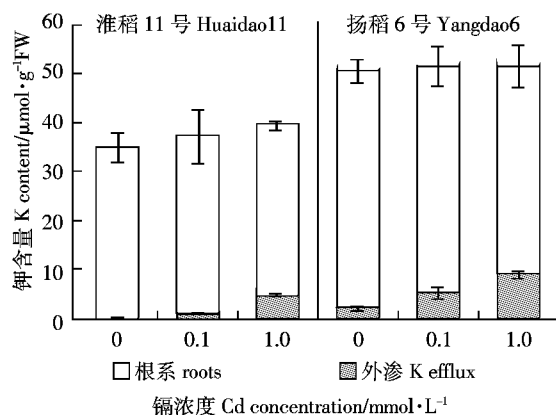


图5 Cd 处理对水稻根系 K^+ 外流量和根系 K 含量的影响

Figure 5 Potassium efflux from rice roots to external solutions and K content remaining in the roots after 8 hour treatments of $0, 0.1$ and $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ cadmium

决定膜外的营养物质和有毒物质能否进入细胞和进入多少的主要因素。由于细胞膜对离子的选择透性, 使细胞膜两侧离子分布不平衡, 从而产生了跨膜的电势梯度, 一般呈膜内电位负、膜外电位正的极化状态, 其极化程度即膜电位的高低与植物的种类、品种、器官、组织、年龄和外界环境条件等有关^[27]。由于跨膜电势差在生物细胞信号传导中起着重要作用, 且与生物体内的关键酶 H^+ -ATP 酶活性密切相关, 因此膜电位只能在一定幅度范围内发生变化, 否则细胞将受到损伤^[27-28]。 Cd 存在条件下, 根系作为直接接触 Cd 的器官往往受害最为严重。稳定的根细胞膜电位对于维持细胞内正常的生理生化过程至关重要。细胞膜电位一旦发生改变, 荷电离子的跨膜吸收即受到影响, 进而细胞内的各种代谢过程也发生不同程度的变化。本试验中, 供给 Cd^{2+} 使得水稻根细胞膜电位发生了迅速的去极化现象(图 2), 这与前人对玉米^[25, 29-30]、水稻^[9, 31]的研究结果一致。比较本试验结果和已有研究论文可以发现, Cd^{2+} 所诱导的去极化程度要明显高于相同浓度的 NO_3^- ^[32]、 NH_4^+ ^[33]、 Na^+ ^[34] 等离子。

由于细胞膜电位的维持主要依靠 H^+ -ATPase 由膜内向膜外分泌 H^+ 的过程, Cd^{2+} 所诱导的膜电位强烈去极化表明, Cd^{2+} 很可能抑制了 H^+ -ATPase 的活性, 减少了 H^+ 向膜外的主动释放。Astolfi 等分离了燕麦根细胞质膜囊泡研究了 Cd^{2+} 对 H^+ -ATPase 活性和泵 H^+ 能力的影响, 结果表明情况确实如此^[35]。由此不难推测, 细胞质膜 H^+ -ATPase 活性受抑和膜电位去极化, 不仅会影响植物对养分的吸收, 而且会改变细胞内的 H^+ 浓度, 进而影响到植株体内的一系列生理代谢过程。因此, Cd^{2+} 存在条件下, 细胞膜电位的强烈去

极化很可能是 Cd^{2+} 对植物的伤害机理之一。

本试验中除了 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 处理的淮稻 11 号外,在加入 Cd^{2+} 后的 30 min 内几乎都维持着去极化状态。就更长的处理时间 (0~12 h) 来看,在 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 条件下,膜电位在经过了去极化阶段后仍有缓慢的恢复,淮稻 11 号在处理 6 h 后已接近初始的膜电位值,而扬稻 6 号在处理 12 h 后仍不能恢复到处理前的水平 (图 3)。在膜电位发生去极化之后,细胞为维持跨膜电化学势差的稳定,往往通过调节质膜上的 H^{+} -ATP 酶活性^[36-37]和 K^{+} 在细胞膜两侧的分布^[28,38]来恢复到原先的极化状态。一方面,细胞膜电位的去极化可能刺激质膜上的 H^{+} -ATP 酶,促使质膜 H^{+} -ATP 酶将更多的 H^{+} 从细胞内泵出到胞外,从而使膜电位恢复到内负外正的极化状态^[36];另一方面,膜电位的去极化可能刺激外向钾通道打开,导致 K^{+} 净内流减少,从而使得膜两侧的极化状态恢复到处理之前的水平甚至更低,随后的膜电位超极化又激活了内向钾通道的开放,以阻止跨膜电位的继续降低,使得膜电位维持在稳定水平^[28]。Astolfi 等^[35]发现 Cd^{2+} 对燕麦活体和离体 H^{+} -ATPase 活性都有明显的抑制作用。因此,本试验中, Cd^{2+} 处理 0~12 h 内膜电位在去极化阶段后的缓慢恢复,不可能是因为 Cd^{2+} 强烈抑制了细胞膜上 H^{+} -ATP 酶的活性,而可能是由于膜电位的去极化刺激了外向 K^{+} 通道打开,或者可能是由于其他的原因所致。

本试验中 Cd^{2+} 明显增加了水稻幼苗根系的 K^{+} 外渗,且两个供试水稻品种之间存在明显差异。众多研究表明^[2,4,9,39-42], Cd^{2+} 浓度与膜透性之间有着显著的相关关系,且存在明显的种间差异。一些研究发现, Cd 胁迫能导致大量活性氧自由基产生,进而引发根系细胞膜中不饱和脂肪酸产生过氧化反应^[43-44],破坏根细胞膜的结构和功能,使膜透性增加,细胞内含物外渗,代谢失调,对植物造成严重伤害,甚至导致植物死亡。 Cd^{2+} 胁迫条件下,膜透性增加,表明细胞膜的正常组成和结构很可能遭到破坏。

参考文献:

- [1] Tsukahara T, Ezaki T, Moriguchi J, et al. Rice as the most influential source of cadmium intake among general Japanese population[J]. *The Science of the Total Environment*, 2003, 305(1-3):41-51.
- [2] 白 嵩,纪秀娥,白 岩,等.水体镉污染对水稻幼株生长及某些生理特性的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2004, 26(3):245-247.
BAI Song, JI Xiu-e, BAI Yan, et al. Effect of simulative water cadmium pollution on growth and some physiological characteristics of young rice plants [J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2004, 26 (3):245-247.
- [3] 张金彪,黄维南.镉对植物的生理生态效应的研究进展[J]. 生态学报, 2000, 20(3):514-523.
ZHANG Jin-biao, HUANG Wei-nan. Advances on physiological and ecological effects of cadmium on plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3):514-523.
- [4] Das P, Samantaray S, Rout G R. Studies on cadmium toxicity in plants: a review[J]. *Environmental Pollution*, 1997, 89:29-36.
- [5] Liu J G, Li K Q, Xu J K, et al. Interaction of Cd and five mineral nutrients for uptake and accumulation in different rice cultivars and genotypes[J]. *Field Crops Research*, 2003, 83(3):271-281.
- [6] 莫 争,王春霞,陈 琴,等.重金属 Cu、Pb、Zn、Cr、Cd 在水稻植株中的富集和分布[J]. 环境化学, 2002, 21(2):110-116.
MO Z, WANG C X, CHEN Q, et al. Distribution and enrichment of heavy metals of Cu, Pb, Zn, Cr and Cd in paddy plant[J]. *Environmental Chemistry*, 2002, 21(2):110-116.
- [7] Vassilev A, Yordanov I, Tsonev T. Effects of Cd^{2+} on the physiological state and photosynthetic activity of young barley plants[J]. *Photosynthetica*, 1997, 34:293-302.
- [8] Moya J L, Ros R, Picazo I. Influence of cadmium and nickel on growth, net photosynthesis and carbohydrate distribution in rice plants [J]. *Photos Res*, 1993, 36:75-80.
- [9] Llamas A, Ullrich C I, Sanzl A. Cd^{2+} effects on transmembrane electrical potential difference, respiration and membrane permeability of rice (*Oryza sativa* L.) roots[J]. *Plant and Soil*, 2000, 219:21-28.
- [10] Kim C G, Power S A, Bell J N B. Effects of host plant exposure to cadmium on mycorrhizal infection and soluble carbohydrate levels of *Pinus sylvestris* seedlings[J]. *Environmental Pollution*, 2004, 131(2):287-294.
- [11] Gouia H, Suzuki A, Brulfert J, et al. Effects of cadmium on the co-ordination of nitrogen and carbon metabolism in bean seedlings[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160(4):367-376.
- [12] Chen Y X, He Y F, Yang Y, et al. Effect of cadmium on nodulation and N_2 -fixation of soybean in contaminated soils[J]. *Chemosphere*, 2003, 50(6):781-787.
- [13] Chien H F, Kao C H. Accumulation of ammonium in rice leaves in response to excess cadmium[J]. *Plant Science*, 2000, 156(1):111-115.
- [14] Giehner T, Patková Z, Száková J, et al. Cadmium induces DNA damage in tobacco roots, but no DNA damage, somatic mutations or homologous recombination in tobacco leaves[J]. *Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*, 2004, 559(1-2):49-57.
- [15] 周 青,黄晓华,彭方晴. La-Gly 配合物对 Cd 伤害小白菜的影响[J]. 环境科学, 1999, 20(1):91-94.
ZHOU Qing, HUANG Xiao-hua, PENG Fang-qing. Effect of La-Gly on *Brassica chinensis* under Cd Stress [J]. *Chinese Journal of Environmental Science*, 1999, 20(1):91-94.
- [16] Fediuc E, Lips S H, Erdei L. O-acetylserine (thiol) lyase activity in Phragmites and Typha plants under cadmium and NaCl stress conditions and the involvement of ABA in the stress response[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(8):865-872.
- [17] Drazic G, Mihailovic N. Modification of cadmium toxicity in soybean seedlings by salicylic acid[J]. *Plant Science*, 2005, 168(2):511-517.

- [18] 程旺大, 姚海根, 张国平, 等. 镉胁迫对水稻生长和营养代谢的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(3): 528-537.
CHEN Wang-da, YAO Hai-gen, ZHANG Guo-ping, et al. Effect of cadmium on growth and nutrition metabolism in rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(3): 528-537.
- [19] Zhang G P, Fukami M, Sekimoto H. Influence of cadmium on mineral concentration and yield components in wheat genotypes differing in Cd tolerance and seedling stage[J]. *Field Crops Research*, 2002, 77: 93-98.
- [20] Wu F B, Zhang G P. Genotype differences in effects of Cd on growth and mineral concentrations in barley seedling[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2002, 59: 219-227.
- [21] Sandalio L M, Dalurzo H C, Gomez M, et al. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(364): 2115-2126.
- [22] Pal M, Horvath E, Janda T, et al. Physiological changes and defense mechanisms induced by cadmium stress in maize[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2006, 169: 239-246.
- [23] Andersson A, Nilsson K O. Influence of lime and soil pH on Cd availability to plants[J]. *Ambio*, 1974, 3: 198-200.
- [24] Cohen C K, Fox T C, Garvin D F. The role of iron-deficiency stress responses in stimulating heavy-metal transport in plants[J]. *Plant Physiology*, 1998, 116: 1063-1072.
- [25] Karz W, Kurtyka R. Effect of cadmium on growth, proton extrusion and membrane potential in maize coleoptile segments[J]. *Biologia Plantarum*, 2007, 51(4): 713-719.
- [26] 中国科学院上海植物生理研究所. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 2005.
Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences. Experimentation director of modern plant physiology[M]. Beijing: Science Press, 2005.
- [27] Miller A J, Cookson S J, Smith S J, et al. The use of microelectrodes to investigate compartmentation and the transport of metabolized inorganic ions in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 541-549.
- [28] 吴平, 印莉萍, 张立平. 植物营养分子生理学[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 171-172.
WU Ping, YIN Li-ping, ZHANG Li-ping. Plant nutritional molecular physiology[M]. Beijing: Science Press, 2001: 171-172.
- [29] Kennedy C D, Gonsalvez F A N. The action of divalent zinc, cadmium, mercury, copper and lead on the trans-root potential and H^+ efflux of excised roots[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1987, 38: 800-817.
- [30] Pavlovkin J, Luxová M, Mistríková I, et al. Short- and long-term effects of cadmium on transmembrane electric potential (E_m) in maize roots[J]. *Biologia*, 2006, 61: 109-114.
- [31] Aidid S B, Okamoto H. Effects of lead, cadmium and zinc on the electric membrane potential at the xylem/symplast interface and cell elongation of *Impatiens balsamina* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1992, 32(4): 439-448.
- [32] 尹晓明, 范晓荣, 贾莉君, 等. 水稻幼苗根系吸收 NO_3^- 对细胞膜电位的影响[J]. 植物营养与肥科学报, 2006, 12(4): 500-505.
YIN Xiao-ming, FAN Xiao-rong, JIA Li-jun, et al. Effects of nitrate uptake on the changes of plasma membrane potential of rice roots[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2006, 12(4): 500-505.
- [33] 尹晓明, 范晓荣, 贾莉君, 等. NH_4^+ 的吸收对水稻根系细胞膜电位的影响[J]. 植物营养与肥科学报, 2005, 11(6): 769-773.
YIN Xiao-ming, FAN Xiao-rong, JIA Li-jun, et al. Effects of ammonium uptake on the changes of plasma membrane potential of rice roots[J]. *Plant Nutrition and Fertilizing Science*, 2005, 11(6): 769-773.
- [34] Hua J M, Wang X L, Zhai F Q, et al. Effects of NaCl and Ca^{2+} on membrane potential of epidermal cells of maize roots[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2008, 7(3): 291-296.
- [35] Astolfi S, Zuchi S, Chiani A, et al. In vivo and in vitro effects of cadmium on H^+ -ATPase activity of plasma membrane vesicles from oat (*Avena sativa* L.) roots[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160: 387-393.
- [36] McClure P R, Kochian L V, Spanswick R M, et al. Evidence for co-transport of nitrate and protons in maize roots. I. Effects of nitrate on the membrane potential[J]. *Plant Physiology*, 1990, 76: 913-917.
- [37] 封克, 汪晓丽, 陈平, 等. 旱稻和水稻不同基因型根细胞膜特性与氮素吸收的关系[J]. 中国农业科学, 2004, 37(11): 1705-1708.
FENG Ke, WANG Xiao-li, CHEN Ping, et al. Root cell plasmalemma of upland rice and wetland rice related to nitrogen uptake[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(11): 1705-1708.
- [38] Hirsch R E, Lewis B D, Spalding E P, et al. A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition[J]. *Science*, 1998, 280: 918-921.
- [39] 刘文龙, 王凯荣, 王铭伦. 花生对镉胁迫的生理响应及品种间差异[J]. 应用生态学报, 2009, 20(2): 451-459.
LIU Wen-long, WANG Kai-rong, WANG Ming-lun. Physiological responses of different peanut (*Arachis hypogaea* L.) varieties to cadmium stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(2): 451-459.
- [40] 李彩霞, 李鹏, 苏永发, 等. 水杨酸对镉胁迫下玉米幼苗质膜透性和保护酶活性的影响[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(5): 882-884.
LI Cai-xia, LI Peng, SU Yong-fa, et al. Effect of salicylic acid on permeability of plasma membrane and activities of protect enzymes of maize (*Zea mays* L.) seedlings under cadmium stress[J]. *Plant Physiology Communications*, 2006, 42(5): 882-884.
- [41] 秦秀昌, 郭秀璞, 史国安. 镉对小麦种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(3): 89-91.
QIN Xiu-chang, GUO Xiu-pu, SHI Guo-an. Effect of cadmium on seed germination and membrane and seedling growth in wheat[J]. *Acta Tritical Crops*, 2002, 22(3): 89-91.
- [42] 谷巍, 施国新, 巢建国, 等. 汞、镉、铜污染对鱼草细胞膜系统的毒害作用[J]. 应用生态学报, 2008, 19(5): 1138-1143.
GU Wei, SHI Guo-xin, CHAO Jian-guo, et al. Toxic effects of Hg^{2+} , Cd^{2+} and Cu^{2+} on cell membrane system of *Cabomba caroliniana* A. Gray[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(5): 1138-1143.
- [43] Iannelli M A, Pietrini F, Fiore L, et al. Antioxidant response to cadmium in *Phragmites australis* plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, 40(11): 977-982.
- [44] Shah K, Kumar R G, Verma S, et al. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings[J]. *Plant Science*, 2001, 161(6): 1135-1144.