

葡萄根系钙处理对叶片镉伤害的保护作用

张鑫荣, 杨洪强*, 隋 静, 乔海涛, 姜倩倩, 冉 昆, 由淑贞, 张 龙
(山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

摘 要: 以巨峰葡萄扦插幼苗为试材, 通过根部处理, 研究氯化镉 (CdCl_2) 处理下氯化钙 (CaCl_2) 对其叶片的保护作用。结果表明: $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 处理显著增加叶片 H_2O_2 和 MDA (丙二醛) 含量以及质膜透性, 抑制叶片 CAT (过氧化氢酶) 活性, 降低呼吸速率和质膜 H^+ -ATPase、 Ca^{2+} -ATPase 活性。 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理显著抑制由 CdCl_2 引起的叶片 MDA 和 H_2O_2 含量以及电解质渗漏率的升高, 减轻 CdCl_2 对叶片 CAT 活性、呼吸速率以及质膜 H^+ -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 活性的抑制。这些结果显示, 根部应用 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaCl_2 能够缓解 CdCl_2 对葡萄叶片造成的伤害。

关键词: 葡萄; 重金属; 镉; 钙; 保护酶; 呼吸作用

中图分类号: S 663.1 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2008) 10-1405-06

Calcium Protects Grape Leaves Against Cadmium Stress by Root Treatment

ZHANG Xin-rong, YANG Hong-qiang*, SU I Jing, QIAO Hai-tao, JIANG Qian-qian, RAN Kun, YOU Shu-zhen, and ZHANG Long

(College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, State Key Laboratory of Crop Biology, Taian, Shandong 271018, China)

Abstract: Protecting effects of CaCl_2 on the leaves of grape against cadmium stress were studied by root treatment using cutting seedling of Kyoho grape. The results showed that CdCl_2 could induce significantly accumulation of MDA and H_2O_2 and increase electrolytic leakage of PM (plasma membrane), also markedly inhibited the respiratory rate, CAT activity, H^+ -ATPase and Ca^{2+} -ATPase activities in PM. The application of $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 inhibited significantly the increases of MDA and H_2O_2 content and electrolytic leakage of PM caused by CdCl_2 treatment, and decreased the inhibition of CAT activity, respiratory rate and the activity of H^+ -ATPase and Ca^{2+} -ATPase in PM under CdCl_2 treatment. These indicated that $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 can alleviate the stress caused by CdCl_2 in grape leaves.

Key words: grape; heavy metal; cadmium; calcium; antioxidant enzyme; respiration

由于环境的污染, 一些农田 (包括葡萄园) 面临不同程度的重金属污染威胁。镉是毒性很强的重金属。苏格兰松 (*Pinus sylvestris*) 幼苗根系经 Cd^{2+} 处理后, H_2O_2 的产生增加, 根的伸长明显受到抑制 (Schutzendubel & Polle, 2002); 根系质子泵的活性和硝酸盐的吸收及转运也受 Cd^{2+} 抑制 (di Toppo & Gabbriellini, 1999)。镉会诱发叶片氧化胁迫, 导致膜的损伤, 降低叶绿素含量, 损伤光合系统, 引起气孔的关闭, 抑制蒸腾作用, 甚至导致植物死亡 (Perfus-Barbeoch et al, 2002; 张军和束文圣, 2006)。

钙能够稳定和细胞质膜结构和功能 (关军锋和李广敏, 2001), 还可作为第二信使, 调节植物的多种代谢过程 (De et al, 1996), 而且外源钙能减轻低温和盐胁迫等对植物细胞膜的伤害, 提

收稿日期: 2008 - 03 - 21; 修回日期: 2008 - 07 - 08

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30671452)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: hqyang@sdaa.edu.cn)

高植物的抗逆性 (章文华 等, 2000; 张燕 等, 2002)。Hinkle 等 (1987, 1992) 在动物上的试验表明, Cd^{2+} 和 Ca^{2+} 通过共同通道进入细胞, 较高浓度的 Ca^{2+} 能够减轻 Cd^{2+} 的毒害作用。Rivetta 等 (1997) 在萝卜上发现, 外用 Ca^{2+} 能够降低 Cd^{2+} 的吸收量以及 Cd^{2+} 对萝卜种胚质量增加的抑制作用。作者以巨峰葡萄扦插幼苗为试材, 在水培条件下通过根部处理, 研究 CaCl_2 对镉处理后叶片细胞膜透性、膜质过氧化、质膜 ATPase 活性以及呼吸速率的影响, 为探讨缓解镉毒害的途径提供依据。

1 材料与方法

试验在山东农业大学玻璃温室内进行, 试材为巨峰葡萄 (*Vitis vinifera* L. \times *V. labrusca* L.)。2006 年 12 月中旬将扦插成活的幼苗移栽至育苗基质 (草炭 珍珠岩 蛭石 = 3 1 1) 中培养。2007 年 4 月, 当幼苗长至 5 片叶时, 选长势一致、根量和根系生长状况相近 (均有 3~4 条长 15 cm 左右的不定根且长有丰富小侧根) 的植株在营养液 (Hoagland, pH 6.5) 中过渡培养, 24 h 后转移至下述用 Hoagland 营养液配制的处理液中。(1) CdCl_2 单独处理: CdCl_2 浓度分别设 0、0.01、0.05、0.10、0.50、1.00、1.50 和 3.00 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; (2) CdCl_2 与 CaCl_2 共处理: 对照为 Hoagland 营养液, CdCl_2 浓度设定 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, CaCl_2 浓度分别设 0、0.5、1.0、1.5 和 2.0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。每处理重复 3 次, 3 株为 1 小区, 处理 24 h 时采样测定。

CAT 活性根据 Cakmak 和 Marschner (1992) 的方法, MDA 含量参照 Shalata 和 Tal (1998) 的方法, H_2O_2 含量参照 Patterson 等 (1984) 的方法, 细胞质膜透性参照黄巧云等 (1994) 的方法 (用相对电解质渗漏率表示), 呼吸速率参照 Bingham 和 Farar (1989) 的氧电极法进行测定。

质膜分离参照 Wang 和 Sze (1985) 的方法略作改动。取 10 g 叶片加入 2 倍体积预冷研磨缓冲液 (Hepes-Tris 25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, pH 7.6, 甘露醇 250 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, EGTA 5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, EDTA 5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, KCl 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, PMSF 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 1.5% PVP, 0.5% BSA, BHT 5 $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{K}_2\text{S}_2\text{O}_5$ 5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, DTT 1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$), 冰浴研磨。研磨液经 4 层纱布过滤, 13 000 g 离心 30 min。取上清液 60 000 g 离心 30 min。弃上清液, 沉淀悬浮于 1 mL 悬浮缓冲液 (Hepes-Tris 2.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, pH 7.6, 甘露醇 250 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, EDTA 1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, DTT 1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 中, 置于不连续梯度蔗糖 (45%、36% 和 22%) 中 70 000 g 离心 2 h。36% 和 45% 间带状溶液为质膜微囊溶液, 取出测定 ATPase 活性。

H^+ -ATPase 活性测定采用 Wang 和 Sze (1985) 的方法略作改动。反应体系为 0.5 mL, 含 250 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Hepes-Tris (pH 7.0), 3 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ATP- Na_2 , 0.1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$, 1.0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaN_3 , 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaNO_3 , 0.01% TritonX-100, 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ KCl 。在反应体系中加入膜微囊制剂 10~30 μg , 于 37℃ 下反应 30 min。用 55% TCA 50 μL 中止反应, 测定释放的无机磷量 (Ohnishi et al, 1975), 活性单位为 $10^{-4} \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Pi} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$ 。

Ca^{2+} -ATPase 活性测定参照缪颖等 (1998) 的方法。反应体系为 0.5 mL, 含 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Tris-Mes (pH 7.6), 250 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 蔗糖, 1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ DTT, 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ATP- Na_2 , 0.1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$, 0.02% TritonX-100, 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaNO_3 , 1.0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaN_3 , 2.0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 。在反应体系中加入膜微囊制剂, 于 37℃ 下反应 30 min, 用 55% TCA 50 μL 中止反应, 测定释放的无机磷量。加与不加 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 引起的酶活性之差为 Ca^{2+} -ATPase 活性。

采用 DPS 进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 氯化镉处理后叶片 MDA 含量的变化

图 1 显示, 叶片中 MDA 含量随着根系 CdCl_2 处理浓度的增加而增加, 当 CdCl_2 为 0.50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$

及以上时, 叶片 MDA 含量显著高于对照 ($P < 0.05$)。说明 $0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CdCl}_2$ 处理巨峰葡萄根系, 可导致叶片细胞质膜脂过氧化, 对地上部叶片造成伤害。

2.2 氯化钙对氯化镉处理下叶片 MDA 含量的影响

由图 2 可以看出, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ 显著抑制了 CdCl_2 引起的叶片 MDA 含量的升高 ($P < 0.05$), 并使其基本恢复到未经 CdCl_2 处理 (对照) 的水平; CaCl_2 浓度高于 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 抑制 MDA 含量升高的作用下降; 当 CaCl_2 浓度达到 $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, CaCl_2 对 CdCl_2 引起的 MDA 含量升高的影响已不显著。

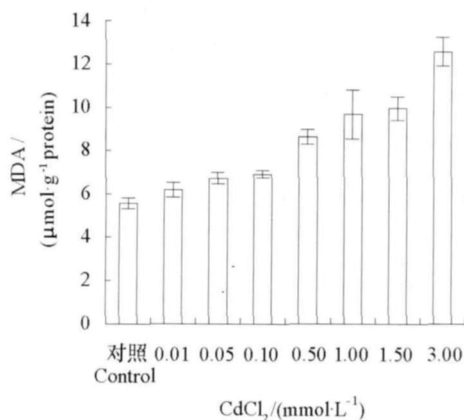


图 1 氯化镉对巨峰葡萄叶片 MDA 含量的影响

Fig. 1 Effect of CdCl_2 on MDA contents in leaves of grape

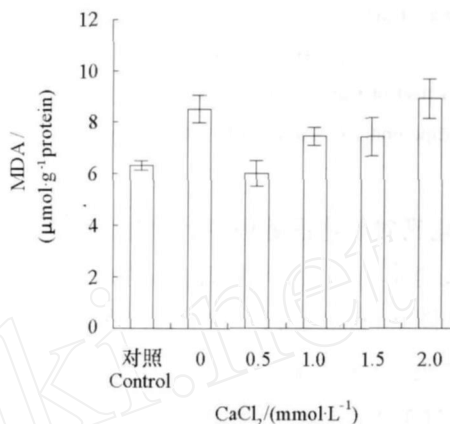


图 2 CaCl_2 对 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CdCl}_2$ 处理下葡萄叶片 MDA 含量的影响

Fig. 2 Effect of CaCl_2 on MDA contents in leaves of grape under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CdCl}_2$ treatment

2.3 氯化钙对氯化镉处理下叶片细胞质膜透性的影响

图 3 显示, CdCl_2 处理显著增加了叶片的电解质渗漏率, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ 显著抑制了 CdCl_2 引起的叶片电解质渗漏率的升高, 而 1.0 、 1.5 和 $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaCl_2 对 CdCl_2 引起的电解质渗漏率升高无显著影响。

2.4 氯化钙对氯化镉处理下叶片 H_2O_2 含量和 CAT 活性的影响

H_2O_2 是一种稳定性活性氧, 高浓度 H_2O_2 对细胞膜有伤害作用。与对照相比, CdCl_2 处理显著增加了叶片 H_2O_2 含量 (图 4)。 0.5 和 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ 显著抑制了 CdCl_2 引起的 H_2O_2 含量的升高; 1.5 和 $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ 对 CdCl_2 引起的 H_2O_2 含量升高无显著影响。

CAT 能够清除 H_2O_2 , 减轻伤害。图 5 显示, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CdCl}_2$ 处理显著抑制了叶片 CAT 活性, 而 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ 显著缓解了 CdCl_2 对 CAT 活性的抑制, $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ 对 CdCl_2 引起的 CAT 活性下降也有一定缓解作用, 而 1.5 和 $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ 却显著加重了 CdCl_2 对 CAT 活性的抑制。

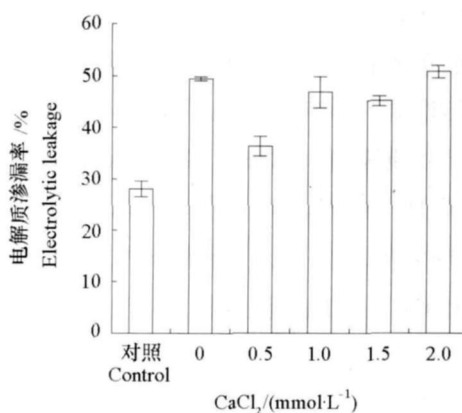


图 3 CaCl_2 对 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CdCl}_2$ 处理下叶片膜质透性的影响

Fig. 3 Effect of CaCl_2 on the electrolytic leakage in leaves of grape under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CdCl}_2$ treatment

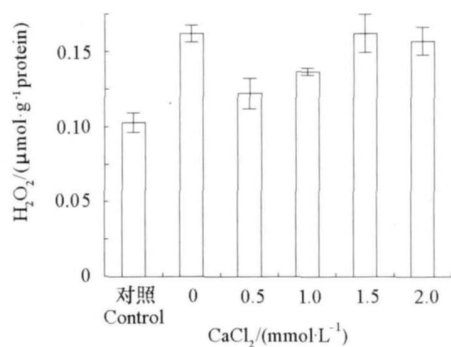


图4 CaCl_2 对 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 处理下叶片 H_2O_2 含量的影响

Fig. 4 Effect of CaCl_2 on the contents of H_2O_2 in leaves of grape under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 treatment

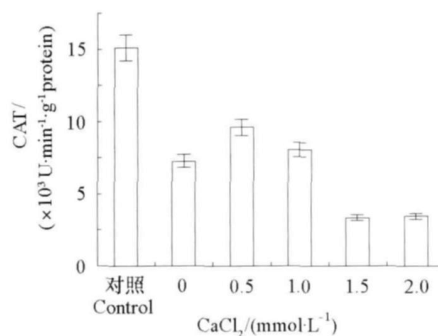


图5 CaCl_2 对 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 处理下叶片 CAT 活性的影响

Fig. 5 Effect of CaCl_2 on CAT activity in leaves of grape under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 treatment

2.5 氯化钙对氯化镉处理下叶片呼吸作用的影响

呼吸速率与线粒体膜结构的完好程度有密切关系。从图 6 可以看出, CdCl_2 处理显著降低了叶片的呼吸速率。 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaCl_2 显著抑制了 CdCl_2 导致的叶片呼吸速率的下降, 但随着 CaCl_2 处理浓度的升高, 这种抑制作用逐渐减弱, $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaCl_2 对 CdCl_2 处理下叶片的呼吸速率已无显著影响。

2.6 氯化钙对氯化镉处理下叶片质膜 H^+ -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 活性的影响

细胞质膜 H^+ -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 是位于质膜上的重要酶类, 与质膜的完整性有密切关系, 也受到活性氧的影响。图 7 显示, CdCl_2 处理显著抑制了叶片质膜 H^+ -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 活性。

0.5 和 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 不仅阻止 CdCl_2 处理下叶片质膜 H^+ -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 活性的下降, 还有明显的诱导作用 (显著高于对照), 随着 CaCl_2 处理浓度的升高, 这种诱导作用逐渐减弱, $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 对阻止 CdCl_2 引起质膜 H^+ -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 活性的下降已无明显作用。

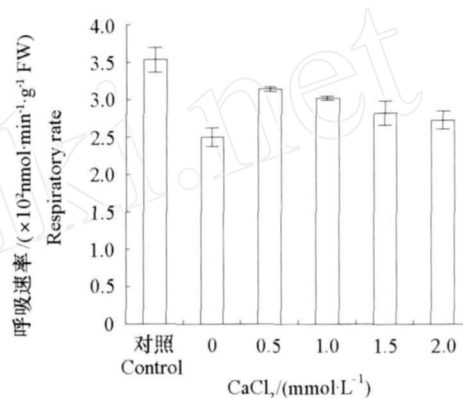


图6 CaCl_2 对 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 处理下叶片呼吸速率的影响

Fig. 6 Effect of CaCl_2 on the respiratory rate in leaves of grape under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 treatment

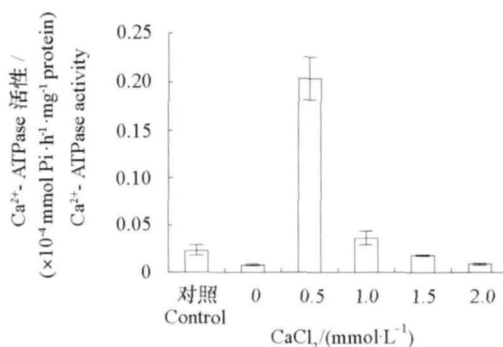
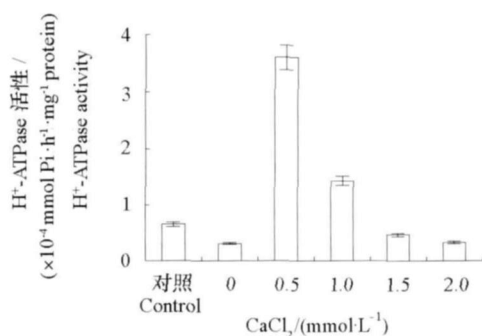


图7 CaCl_2 对 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 处理下叶片质膜 H^+ -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 活性的影响

Fig. 7 Effect of CaCl_2 on the activities of H^+ -ATPase and Ca^{2+} -ATPase in PM of grape leaves under $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 treatment

3 讨论

植株受到外界胁迫时会产生大量活性氧,引起细胞氧化损伤,导致MDA含量的增加。镉胁迫同样能够诱导胞内活性氧的产生(Hendry et al, 1992)。本试验在葡萄上也观察到CdCl₂处理后叶片H₂O₂和MDA含量升高,同时还发现CdCl₂处理根系显著增大叶片细胞膜的透性。质膜H⁺-ATPase和Ca²⁺-ATPase活性与质膜的完好性也密切相关,根系CdCl₂处理后叶片H⁺-ATPase和Ca²⁺-ATPase活性下降,间接证明细胞质膜已受到镉的危害。镉会影响植物的呼吸作用(Prasad, 1995),减低葡萄叶片呼吸速率。

钙对作物幼苗膜系统有保护作用(梁颖和王三根, 2001)。本试验中尽管没有用CaCl₂直接处理叶片,但在0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂处理根部24 h后, CdCl₂对叶片CAT活性的抑制作用明显缓解,这增强了细胞清除H₂O₂的能力,有利于降低细胞H₂O₂含量,减轻膜脂过氧化损伤,从而间接维持了CdCl₂胁迫下叶片细胞膜稳定性和完整性(电解质渗漏率下降)。至于高浓度CaCl₂对缓解CdCl₂的伤害没有效果,甚至加重伤害,这与高浓度CaCl₂增大了溶液浓度从而引起渗透胁迫和离子毒害有关。

由于Cd²⁺和Ca²⁺能通过共同通道进入细胞(Hinkle et al, 1987, 1992),两者在吸收和运输时会存在竞争。事实上, Andersson和Nilsson(1974)已发现Ca²⁺可以与植物根系上Cd²⁺的吸收位点结合,抑制植株对Cd²⁺的吸收;席玉英等(1994)在玉米上看到Ca²⁺和Zn²⁺能够抑制根系对Cd²⁺的吸收及Cd²⁺向叶片的运输;Zhou和Lin(1998)也发现钙会降低玉米组织中的镉含量。这些表明, Ca²⁺能够抑制Cd²⁺的吸收和运输,从而降低叶片的Cd²⁺浓度,所以CdCl₂与CaCl₂共同处理葡萄根系时,叶片因Cd²⁺的积累量下降而使受到的损伤减轻。

生长在镉污染土壤中的植物,其根系首先受损(di Topp i & Gabbrielli, 1999)。根系受到损伤必然波及地上部分,因此, CdCl₂处理根系导致叶片受伤害是一种必然结果。同时,根系与地上部存在频繁的物质和信息交流,植物能够通过根系感知环境的变化并向地上部传递多种信号,进而调节地上部的反应,这种反应既有防御性反应也有伤害性反应(杨洪强和束怀瑞, 2007)。CdCl₂单独处理时,伤害性反应表现更明显;而CdCl₂与CaCl₂共同处理时,植物防卫性反应(如抗氧化酶CAT活性提高)可能会被激活而使伤害减轻。因此, CdCl₂胁迫下,用CaCl₂处理根系,一方面Ca²⁺减少了Cd²⁺的吸收和向叶片的运输,通过减少叶片Cd²⁺的积累量而减轻伤害;另一方面Ca²⁺与CdCl₂共同处理时,可能产生不同于CdCl₂单独处理时的某种“信号”,该信号从根系传递到叶片,从而使叶片做出防御性的调整,叶片通过防御能力的提高而减轻伤害。

此外,根部施用CaCl₂能够缓解CdCl₂伤害的结论还提示,在含镉或镉污染的果园施用钙肥,适当增加土壤钙离子浓度,将有利于减少果树对镉的吸收和富集,有利于缓解土壤镉污染的危害,这对于保障果品安全也有重要意义。

References

- Andersson A, Nilsson KO. 1974. Influence of lime and soil pH on Cd availability to plants. *Am Bio*, 3: 198.
- Bingham IJ, Farar J F. 1989. Activity and capacity of respiratory pathway in barley roots deprived of inorganic nutrients. *Plant Physiology Biochemistry*, 27: 847 - 854.
- Cakmak I, Marschner H. 1992. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. *Plant Physiology*, 8: 1222 - 1227.
- De B, Bhattachattee S, Mukherjee A K. 1996. Short term heat shock and cold shock induced proline accumulation relation to calcium involvement in *Lycopersicon esculentum* (Mill) cultured cells and seedling. *India J Plant Physiology*, 14 (1): 32 - 35.
- di Topp i L, Gabbrielli R. 1999. Response to cadmium in higher plants. *Environmental and Experimental Botany*, 41: 105 - 130.
- Guan Jun-feng, Li Guang-min. 2001. The relationship between Ca²⁺ and drought-resistance in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 18 (4):

473 - 478. (in Chinese)

关军锋, 李广敏. 2001. Ca^{2+} 与植物抗旱性的关系. 植物学通报, 18 (4): 473 - 478.

Hendry G A F, Baker A J M, Ewart C F. 1992. Cd tolerance and toxicity oxygen radical processes and molecular damage in Cd-tolerant and Cd-sensitive clones of *Holcus lanatus*. Acta Botanica Neerlandica, 41: 271 - 281.

Hinkle P M, Kinsella P A, Osterhoudt K C. 1987. Cadmium uptake and toxicity via voltage-sensitive calcium channels. Journal of Biological Chemistry, 262: 16333 - 16337.

Hinkle P M, Shanshala E D, Nelson E J. 1992. Measurement of intracellular cadmium with fluorescent dyes. Further evidence for the role of calcium channels in cadmium uptake. Journal of Biological Chemistry, 267: 25553 - 25559.

Huang Qiao-yun, Li Xue-yuan, Xu Feng-lin. 1994. Effect of aluminum on the growth of seedling and some physiological properties of root in wheat. Plant Physiology Communications, 30 (2): 97 - 100. (in Chinese)

黄巧云, 李学垣, 徐凤琳. 1994. 铝对小麦幼苗生长和根的某些生理特性的影响. 植物生理学通讯, 30 (2): 97 - 100.

Liang Ying, Wang San-gen. 2001. The protective function of Ca^{2+} on the membrane of rice seedling under low temperature stress. Acta Agronomica Sinica, 27 (1): 59 - 63. (in Chinese)

梁颖, 王三根. 2001. Ca^{2+} 对低温下水稻幼苗膜的保护作用. 作物学报, 27 (1): 59 - 63.

Miao Ying, Cao Jia-shu, Jiang You-tiao, Zeng Guang-wen. 1998. Changes of Ca^{2+} -ATPase activity in inner leaves during the development of tip-bum in Chinese cabbage. Acta Horticulturae Sinica, 25 (1): 51 - 55. (in Chinese)

缪颖, 曹家树, 将有条, 曾广文. 1998. 大白菜干烧心病发生过程中 Ca^{2+} -ATPase活性的变化. 园艺学报, 25 (1): 51 - 55.

Ohnishi T, Qall R S, Mayer M L. 1975. An improved assay of inorganic phosphate in the presence of extralabile phosphate compounds. Application to the ATPase assay in the presence of phosphocreatine. Annals Biochemistry, 69: 261 - 267.

Patterson B D, Macrae E A, Ferguson I B. 1984. Estimation of hydrogen peroxide in plants extracts using titanium (IV). Annals Biochemistry, 139: 487 - 492.

Perfus-Barbeoch L, Leonhardt N, Vavasseur A, Forestier C. 2002. Heavy metal toxicity: Cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status. Plant Journal, 32 (4): 539 - 548.

Prasad M N V. 1995. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants. Environmental and Experimental Botany, 35: 525 - 545.

Rivetta A, Negrini N, Cocucci M. 1997. Involvement of Ca^{2+} -calmodulin in Cd^{2+} toxicity during the early phases of radish (*Raphanus sativus* L.) seed germination. Plant Cell and Environment, 20: 600 - 608.

Schutzendubel A, Polle A. 2002. Plant responses to abiotic stresses: Heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. Journal of Experimental Botany, 53 (372): 1351 - 1365.

Shalata A, Tal M. 1998. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerance relative *Lycopersicon pennellii*. Plant Physiology, 104: 167 - 174.

Wang Y Z, Sze H. 1985. Similarities and differences between the tonoplast-type mitochondrial H^{+} -ATPase of oat roots. J Biology, 260: 10434 - 10443.

Xi Yu-ying, Guo Dong-sheng, Song Yu-xian. 1994. The effect of calcium, zinc on the contents of cadmium and lead in corn seedling. Journal of Shanxi University: Nat Sci Ed, 17 (1): 101 - 103. (in Chinese)

席玉英, 郭栋生, 宋玉仙. 1994. 钙、锌对玉米幼苗吸收镉、铅的影响. 山西大学学报: 自然科学版, 17 (1): 101 - 103.

Yang Hong-qiang, Shu Huai-rui. 2007. Studies on apple roots. Beijing: Press of Science. (in Chinese)

杨洪强, 束怀瑞. 2007. 苹果根系研究. 北京: 科学出版社.

Zhang Jun, Shu Wen-sheng. 2006. Mechanisms of heavy metal cadmium tolerance in plants. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 32 (1): 1 - 8. (in Chinese)

张军, 束文圣. 2006. 植物对重金属镉的耐受机制. 植物生理与分子生物学学报, 32 (1): 1 - 8.

Zhang Wen-hua, Chen Ya-hua, Liu You-liang. 2000. Calcium action in signal transduction in plant cells under salt stress. Plant Physiology Communications, 36 (2): 146 - 153. (in Chinese)

章文华, 陈亚华, 刘友良. 2000. 钙在植物细胞盐胁迫信号转导中的作用. 植物生理学通讯, 36 (2): 146 - 153.

Zhang Yan, Fang Li, Li Tian-fei, Yao Zhao-bing, Wu Ye-chi, Feng Yong-xin. 2002. Effect of Ca^{2+} on activities of some enzymes in tobacco seedlings under cold stress. Chinese Bulletin of Botany, 19 (3): 342 - 347. (in Chinese)

张燕, 方力, 李天飞, 姚照兵, 吴业池, 冯永新. 2002. 钙对低温胁迫的烟草幼苗某些酶活性的影响. 植物学通报, 19 (3): 342 - 347.

Zhou Wei, Lin Bao. 1998. Alleviation of Cd toxicity by Ca fomaize (*Zea mays*) and its mechanism. Cao Zhi-hong. International symposium on soil, human and environment interactions. Beijing: China Science and Technology Press. 267 - 271.