

蔡红红,黄 凯,宋由页,等. 全球变化下的重金属污染与外来植物入侵[J]. 江苏农业科学,2016,44(12):49-53.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.12.012

# 全球变化下的重金属污染与外来植物入侵

蔡红红<sup>1</sup>,黄 凯<sup>1</sup>,宋由页<sup>1</sup>,祁珊珊<sup>1</sup>,戴志聪<sup>1,2,3</sup>,杜道林<sup>1,2</sup>

(1. 江苏大学环境与安全工程学院环境生态研究所,江苏镇江 212013;

2. 江苏大学现代农业装备与技术省部共建教育部重点实验室,江苏镇江 212013; 3. 江苏大学京江学院,江苏镇江 212013)

**摘要:**最近十几年来,全球变化一直是生态研究的热点。而关于外来植物入侵与其他全球变化因子交互关系的研究,主要集中在气候变暖及氮沉降对外来植物入侵力的影响。结合重金属污染和外来植物入侵这 2 个重要的全球变化因子,从植物对重金属的高耐受、富集及相应解毒与生物抗性可能对外来植物成功入侵的机制进行初步讨论。旨在探讨化学污染和植物入侵之间的相互关系,以期为全球变化背景下入侵生态学的研究提供新的研究思路。

**关键词:**全球变化;复合污染;外来植物入侵;重金属污染;元素防御

**中图分类号:**X171.5 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2016)12-0049-05

自从工业时代到来,人类活动日益在全球范围内对生物圈产生巨大影响。同时各种社会、政治公共议程也经常提到温室气体、气候变化、外来生物入侵等重大的环境问题。因而,近些年来,生态学家们一直热衷于研究全球气候变暖<sup>[1]</sup>、氮沉降<sup>[2]</sup>、生物入侵<sup>[3]</sup>、化学污染<sup>[4]</sup>、土地荒漠化<sup>[5]</sup>等全球热点问题。其中 2 个重要的研究方向为外来生物入侵(尤以外来植物入侵为热点研究对象)与全球的化学污染(尤以重金属污染为热点研究对象),如图 1 所示。以往对外来植物入侵的研究中,学者们主要考虑外来入侵植物本身单独的作用。而近些年,随着环境问题的复杂多样化,学者们逐渐将其他全球变化因子的交互作用也考虑在内,主要关注于全球气候变暖<sup>[6-9]</sup>及氮沉降<sup>[10-11]</sup>对生物入侵的影响。但是,对其他全球变化因子对生物入侵影响的关注仍较少。本研究尝试在全球变化背景下,从重金属污染现状、植物富集重金属的机制及其对植物防御产生的影响等几个方面,对重金属污染与外来植物入侵这 2 个重要的全球变化因素之间的关系进行初步讨论,对富集重金属可能对外来入侵植物的生物抗性(对病虫害的防御反应)产生的影响进行展望,旨在为入侵生态学的发展及入侵杂草的防控管理提供新的研究思路。

## 1 外来植物入侵

生物入侵被公认为是全球变化中一个重要的元素,因为外来入侵物种已经在世界各地大范围迅速地生长并造成严重的破坏。

研究表明,温室效应、大气成分的改变、氮沉降等都会改

变生态系统的干扰体制,从而改变各种资源的分配及物种的分布,最终对外来物种的入侵产生重要影响<sup>[12-13]</sup>。尽管外来种成功入侵需要经过引入、定殖、种群建立、扩散等 4 个阶段,同时每个阶段的成功率约 10%<sup>[14]</sup>,而且高山、大海、沙漠等都是阻止物种扩散的天然屏障,但是,全球气候变化和人类活动(尤其是经济贸易活动)等全球化进程的加剧使越来越多的物种正在跨越天然屏障做环球旅行,加速了外来物种的传播。因此,许多外来植物由于经济或绿化等用途被有意、无意地人为引入。外来植物被引入后,通常会在新入侵生境建立起种群群落,随后在附近区域大范围传播,形成单一群落。因而,外来入侵植物往往会对当地的经济和生态造成严重的负面影响<sup>[15-19]</sup>。越来越多的研究报道了外来入侵植物通过慢慢改变当地的生物多样性<sup>[20]</sup>、水文<sup>[21]</sup>、营养循环<sup>[22]</sup>、土壤理化性质<sup>[23]</sup>、火灾频率<sup>[24]</sup>等因素直至改变自然与农业生态系统的功能<sup>[25-26]</sup>。

目前世界各地关于外来入侵植物的研究,主要集中在其成功入侵的机制和对未来入侵趋势预测 2 个方面。而关于外来植物入侵的机制主要涉及几个假说(图 2)。针对这些假说,目前的研究主要从外来植物本身的生物特性或内在优势、入侵种与土著种间及取食动物天敌间的相互作用、新栖息地环境的可侵入性等几个方面来探究外来入侵植物的入侵机制。近几年,有从新的视角来探讨外来植物的入侵机制:(1)从抗病基因与入侵植物共进化这一分子进化角度<sup>[27]</sup>;(2)从赤霉素对入侵克隆植物本身快速克隆生长的影响这一植物内源激素角度<sup>[28]</sup>。

## 2 重金属污染

近年来,由于人类活动和工业的持续发展,环境污染越来越严重,其中土壤重金属污染更是全球迫切需要解决的环境问题之一<sup>[29-30]</sup>。我国环境保护部与国土资源部于 2014 年 4 月 17 日联合发布的全国土壤污染状况调查公报显示,全国土壤环境总体状况不容乐观,全国土壤总的污染物超标率为 16.1%,其中无机污染物超标点位占全部超标点位的 82.8%,主要是镉(Cd)、汞(Hg)、砷(As)等重金属污染物<sup>[31]</sup>。

收稿日期:2016-06-21

基金项目:国家自然科学基金(编号:31570414);江苏省自然科学基金(编号:BK20150503、BK20150504);江苏省博士后基金(编号:1501028B);江苏省高校自然科学基金(编号:14KJB610005);江苏省大学生创新训练项目(编号:201610299072X、201610299209W)。

作者简介:蔡红红(1990—),女,山东滨州人,硕士,主要从事生态学、环境微生物学研究。E-mail:believe094@126.com。

通信作者:戴志聪,博士,讲师,主要从事环境生态学、环境资源开发与利用研究。E-mail:daizhicong@163.com。

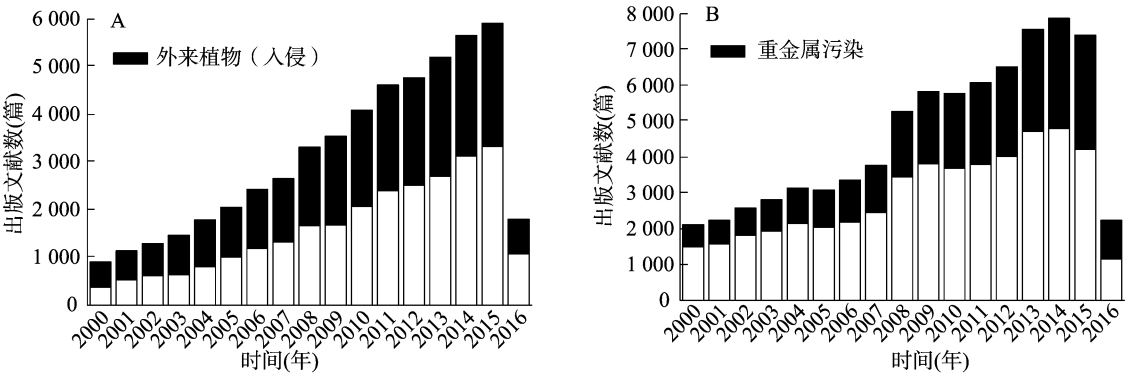


图1 外来植物(入侵)占外来生物(入侵)研究的比重及其历年研究趋势(A)和重金属污染占化学污染研究的比重及其历年研究趋势(B)

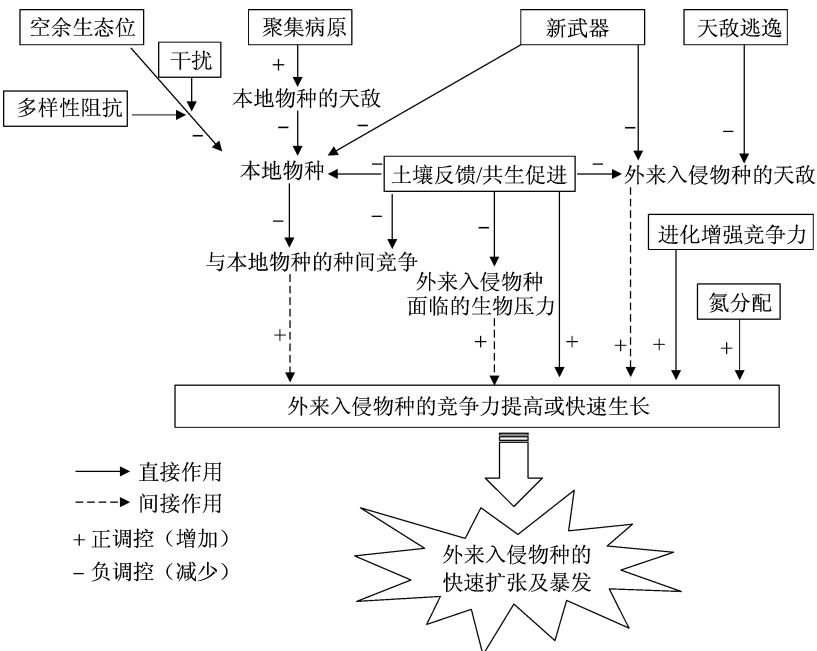


图2 外来植物入侵主要假说间的相互关系

从生物学来说,重金属是指一系列即使是在低浓度也能对人类及其他生物造成伤害的金属及亚金属。在土壤中,重金属不易被迁移,不能被生物降解,有些甚至会发生化学反应从而使毒性增大1倍,尤其对农作物产生巨大影响,从而严重影响农业等经济生产。同时重金属(如As、Cd、Hg、Pb等)能被富集,随着生物链层层递增,可对生态系统中的动物、人类造成极大伤害<sup>[32]</sup>。

重金属的毒性有可能是对生物体各种生理过程的干扰。比如,使酶失活、打乱新陈代谢过程中重要的官能团分子,或是替换重要的元素以及破坏膜的完整性等细胞水平的破坏。重金属毒性最常见的表现是增加了与电子转移相关的活性氧的产生<sup>[33-34]</sup>,而活性氧的增加会导致脂质过氧化、膜分解、离子泄露以及DNA损伤等氧化胁迫<sup>[35]</sup>。

3 重金属富集

自然界中,尽管大多数的植物对重金属敏感,但有些植物

能够较其他植物耐受更高的重金属浓度,或者通过各种反应机制将重金属排除在外,阻止其进入体内。然而,存在许多能够主动对重金属进行超量富集的植物,如重金属超富集植物龙葵(*Solanum nigrum* L.)能够超富集Cd<sup>[36]</sup>、蜈蚣草(*Pteris vittata* L.)能够超富集As<sup>[37]</sup>等。

3.1 植物对重金属的富集

植物对锌、铁等必需金属元素的吸收是由于编码阳离子在质膜的相关转运蛋白相关基因ZIP的表达。通常,在非超富集植物中,这些基因只有在锌缺乏的情况下才会表达<sup>[38]</sup>,而在超富集植物中这些基因会持续表达以从体外大量转运锌、铁等重金属至体内<sup>[39-41]</sup>。

这些转运蛋白可能也有助于植物对一些非必需金属的吸收。比如,增加锌的浓度有助于超富集植物天蓝遏蓝菜(*Thlaspi caerulescens*)和鼠耳芥(*Arabidopsis halleri*)对镉的吸收,这表明镉离子是通过锌的转运蛋白通道流通的<sup>[42]</sup>。甚至一些超富集植物存在着特定转运一些非必需金属的通道。例

如,在天蓝遏蓝菜的一个镉高富集基因型的根组织中很可能存在着特定转运镉的通道,使得它对镉的吸收不受锌的抑制<sup>[43]</sup>。而在砷超富集植物蜈蚣草根部的细胞膜上有一块高密度密集的磷酸盐/砷酸盐转运通道<sup>[44]</sup>,使砷可以以砷酸盐的形式进入植物根部<sup>[45]</sup>,加强了植物本身对砷的吸收。同时,植物根系通过分泌大量含有有机酸的根际分泌物,使根际 pH 值降低,从而使得一些重金属的可利用性增加,有利于被植物根部吸收<sup>[46]</sup>。

### 3.2 重金属在植物体内的转运

大量证据表明,超富集植物中大量的重金属被不断表达的基因编码增强的木质部快速有效地转移至地上。其中,重金属转运 ATP 酶( $P_{118}$ -type ATP 酶,简称 HMAs)调控重金属在植物体内的转运,同时在金属稳态平衡和植物耐受中发挥着重要的作用<sup>[47]</sup>。例如,当植物天蓝遏蓝菜和鼠耳芥暴露于高浓度的锌、镉条件下时,*HMA4* 的表达会上调而过量表达 HMA4 蛋白(它属于锌、钴、镉、铅 HMA 亚类,位于木质部薄壁细胞膜上),从而将锌和镉从根共质体转移至木质部导管<sup>[48]</sup>。而且,*HMA4* 基因的表达会影响其他超积累基因活性,可以加速与重金属吸收相关的 *ZIP* 家族基因的表达<sup>[49]</sup>。

### 3.3 重金属在植物体内的解毒、封存

超富集植物最重要的特点是除了能将重金属在植物体内聚集外,还对重金属具有解毒和隔离作用,从而使得植物体不会出现毒害症状。

游离氨基酸和有机酸(例如组氨酸和烟腈),在超富集植物富集重金属中起到了很重要的作用,它们可以和二价阳离子形成稳定的复合物配位体<sup>[50-51]</sup>,从而降低其离子活性,减小重金属对植物的毒性。超富集植物的地上器官对重金属的解毒、封存作用,主要是通过将金属与配体络合后将其结合体从细胞质中排出到液泡或是细胞壁等不太活跃的结构中。在有些情况下,植物也会将重金属排除在气孔的辅助细胞和保卫细胞之外,这样就可以保证气孔细胞免受重金属的毒害影响<sup>[52-54]</sup>。另外,在超富集植物中,抗氧化相关基因的过表达和抗氧化分子谷胱甘肽(GSH)的合成,会组成一个强有力的抗氧化系统,从而可以保护植物积极应对重金属胁迫下机体产生的活性氧所带来的伤害<sup>[55-56]</sup>。

## 4 重金属富集与植物防御

一些重金属超富集植物在吸收金属后,可以被激发产生防御反应,产生一些类似于抗性蛋白等的物质<sup>[57]</sup>,可以保护超富集植物免受病原菌<sup>[58]</sup>、食草动物<sup>[59]</sup>的伤害,也就是“元素防御”假说,即金属在植物组织中的积累可以提高植物对生物胁迫的抗性<sup>[60-61]</sup>。例如,十字花科植物天蓝遏蓝菜可以通过超富集重金属 Zn 而减小白粉病发生的概率,它对重金属的富集甚至可在体表形成类似“盔甲”的金属层以抑制致病菌假单胞杆菌(*Pseudomonas syringae*)的感染<sup>[62]</sup>。另外,还有研究发现,高浓度的镍、锌、镉、硒都能够保护植物免受致病真菌或病毒的侵害,草食动物取食富含金属的植物组织亦会被金属的毒性影响从而被驱离<sup>[59]</sup>。这很可能是因为重金属引起的植物体内活性氧水平的提高可以激发体内出现防御信号,同时诱导产生一些与防御相关的次级代谢产物<sup>[63-64]</sup>。而植物之所以会选择富集重金属,很可能是因为基于金属积累

的植物防御比有机防御更容易<sup>[65]</sup>。

## 5 展望

由于工农业排污、施肥等的影响,我国包括农田用地在内的许多土壤中的重金属含量严重超标,其中耕地土壤的点位超标率达 19.4%<sup>[31]</sup>。一个有趣的现象是,许多外来入侵植物可以生活在重金属污染的地区,这些入侵植物不但可以生长,而且还可以积累大量的重金属,例如,土荆芥(*Chenopodium ambrosioides* L.)对铅的富集<sup>[66]</sup>,三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.)和小飞蓬[*Conyza canadensis* (L.) Cronq.]对镉的富集<sup>[67-69]</sup>,青葙(*Celosia argentea* L.)对锰的富集<sup>[70]</sup>等。但重金属污染对入侵植物入侵性影响的相关研究却鲜见报道。然而,许多超富集植物在富集重金属后对致病菌或是植食性昆虫有抵抗作用,而不少入侵植物本身可以富集高浓度的重金属,且在笔者前期的研究中,发现不同浓度的镉可以不同程度地抑制植物病原菌立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)的生长;而在盆栽试验中,当加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis* L.)富集重金属镉后,叶片对立枯丝核菌有一定的抑制作用,且随着叶片积累镉浓度的增加,病斑越来越小。可见重金属镉在加拿大一枝黄花抵抗生物胁迫中很有可能也起到了元素防御的作用。因此,在全球变化,特别是重金属污染已经成为一个普遍且严重的生态环境问题,同时入侵植物在全球的扩张与入侵程度也越来越严峻的情况下,我们推测:在一定的病虫害压力下,入侵植物在全球重金属污染下的入侵或许与其对重金属的高耐受和高富集有着密切联系。重金属在这些入侵植物体内或许也能起到金属盔甲的作用,或许也可以帮助入侵植物对抗外界病原菌和植食昆虫的侵害。得益于此,入侵植物就有可能在入侵地从容应对虫病压力,稳定地建立并扩张种群。在当前重金属污染及全球化进程持续加重的背景下,随着后续关于入侵植物对重金属的耐受、富集及相应解毒与生物抗性对其入侵力影响的试验及研究的大量开展,化学污染与生物入侵等多种生物、非生物复合污染交互影响方面的研究必可成为入侵生态学新的研究方向。

## 参考文献:

- [1] Darrouzet - Nardi A, Reed S C, Grote E E, et al. Observations of net soil exchange of CO<sub>2</sub> in a dryland show experimental warming increases carbon losses in biocrust soils [J]. *Biogeochemistry*, 2015, 126 (3): 363 - 378.
- [2] Basto S, Thompson K, Phoenix G, et al. Long - term nitrogen deposition depletes grassland seed banks [J]. *Nature Communication*, 2015, 6: 6185.
- [3] Genovesi P, Carboneras C, Vilà M, et al. EU adopts innovative legislation on invasive species: A step towards a global response to biological invasions? [J]. *Biological Invasions*, 2015, 17 (5): 1307 - 1311.
- [4] Suk W A, Ahanchian H, Asante K A, et al. Environmental pollution: An under - recognized threat to children's health, especially in low and middle - income countries [J]. *Environmental Health Perspectives*, 2016, 124 (3): A41 - 45.
- [5] Miao L, Moore J C, Zeng F, et al. Footprint of research in desertification management in China [J]. *Land Degradation & Development*,

- 2015, 26(5): 450–457.
- [6] Lu M, Zhou X, Yang Q, et al. Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis[J]. Ecology, 2013, 94(3): 726–738.
- [7] Smith S D, Huxman T E, Zitzer S F, et al. Elevated CO<sub>2</sub> increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem[J]. Nature, 2000, 408(6808): 79–82.
- [8] Seebens H, Essl F, Dawson W, et al. Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change[J]. Global Change Biology, 2015, 21(11): 4128–4140.
- [9] Sandel B, Dangremond E M. Climate change and the invasion of California by grasses[J]. Global Change Biology, 2012, 18(1): 277–289.
- [10] Wang A, Jiang X X, Zhang Q Q, et al. Nitrogen addition increases intraspecific competition in the invasive wetland plant *Alternanthera philoxeroides*, but not in its native congener *Alternanthera sessilis*[J]. Plant Species Biology, 2015, 30(3): 176–183.
- [11] Li H L, Ning L, Alpert P, et al. Responses to simulated nitrogen deposition in invasive and native or non-invasive clonal plants in China[J]. Plant Ecology, 2014, 215(12): 1483–1492.
- [12] Lin W, Zhou G, Cheng X, et al. Fast economic development accelerates biological invasions in China[J]. PLoS One, 2007, 2(11): e1208.
- [13] Bradley B A, Blumenthal D M, Wilcove D S, et al. Predicting plant invasions in an era of global change[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2010, 25(5): 310–318.
- [14] Hulme P E, Pyšek P, Jarošík V, et al. Bias and error in understanding plant invasion impacts[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2013, 28(4): 212–218.
- [15] 贺俊英, 王志新, 哈斯巴根. 基于外来入侵植物光梗藜草的发生分布特点的潜在入侵生境分析[J]. 杂草科学, 2014, 32(1): 75–77.
- [16] Bai F, Chisholm R, Sang W, et al. Spatial risk assessment of alien invasive plants in China[J]. Environmental Science & Technology, 2013, 47(14): 7624–7632.
- [17] 安瑞军, 王永忠, 田 迅. 外来入侵植物——少花藜草研究进展[J]. 杂草科学, 2015, 33(1): 27–31.
- [18] Qi S S, Dai Z C, Zhai D L, et al. Curvilinear effects of invasive plants on plant diversity: Plant community invaded by *Sphagneticola trilobata*[J]. PLoS One, 2014, 9(11): e113964.
- [19] 李 明, 翟喜海, 宋伟丰, 等. 外来入侵植物三裂叶豚草的研究进展[J]. 杂草科学, 2014, 32(2): 33–37.
- [20] Powell K I, Chase J M, Knight T M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales[J]. American Journal of Botany, 2011, 98(3): 539–548.
- [21] le Maitre D C. Predicting invasive species impacts on hydrological processes: the consequences of plant physiology for landscape processes[J]. Weed Technology, 2004, 18(Sp1): 1408–1410.
- [22] Ehrenfeld J G. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes[J]. Ecosystems, 2003, 6(6): 503–523.
- [23] Ehrenfeld J G. Ecosystem consequences of biological invasions[J]. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 2010, 41: 59–80.
- [24] Brooks M L, D'antonio C M, Richardson D M, et al. Effects of invasive alien plants on fire regimes[J]. Bioscience, 2004, 54(7): 677–688.
- [25] Pyšek P, Richardson D M. Invasive species, environmental change and management, and health[J]. Annual Review of Environment and Resources, 2010, 35: 25–55.
- [26] Wardle D A, Bardgett R D, Callaway R M, et al. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses[J]. Science, 2011, 332(6035): 1273–1277.
- [27] Dai Z C, Qi S S, Miao S L, et al. Isolation of NBS-LRR RGAs from invasive *Wedelia trilobata* and the calculation of evolutionary rates to understand bioinvasion from a molecular evolution perspective[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2015, 61: 19–27.
- [28] Dai Z C, Fu W, Qi S S, et al. Different responses of an invasive clonal plant *Wedelia trilobata* and its native congener to gibberellin: implications for biological invasion[J]. Journal of Chemical Ecology, 2016, 42(2): 85–94.
- [29] Ha H, Olson J R, Bian L, et al. Analysis of heavy metal sources in soil using kriging interpolation on principal components[J]. Environmental Science & Technology, 2014, 48(9): 4999–5007.
- [30] Zhao F J, Ma Y, Zhu Y G, et al. Soil contamination in China: current status and mitigation strategies[J]. Environmental Science & Technology, 2014, 49(2): 750–759.
- [31] 环境保护部, 国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报[J]. 中国环保产业, 2014(5): 10–11.
- [32] Korzeniowska J, Stanisławska-Głubiak E. Phytoremediation potential of *Miscanthus × giganteus* and *Spartina pectinata* in soil contaminated with heavy metals[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2015, 22(15): 11648–11657.
- [33] Pagliano C, Raviolo M, Dalla Vecchia F, et al. Evidence for PS II donor-side damage and photoinhibition induced by cadmium treatment on rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology, 2006, 84(1): 70–78.
- [34] La Rocca N, Andreoli C, Giacometti G, et al. Responses of the Antarctic microalga *Koliella antarctica* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) to cadmium contamination[J]. Photosynthetica, 2009, 47(3): 471–479.
- [35] Schieber M, Chandel N S. ROS function in redox signaling and oxidative stress[J]. Current Biology, 2014, 24(10): R453–R462.
- [36] Chen L, Luo S, Li X, et al. Interaction of Cd-hyperaccumulator *Solanum nigrum* L. and functional endophyte *Pseudomonas* sp. Lk9 on soil heavy metals uptake[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2013, 68(2014): 300–308.
- [37] Wang X, Ma L Q, Rathinasabapathi B, et al. Mechanisms of efficient arsenite uptake by arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata*[J]. Environmental Science & Technology, 2011, 45(22): 9719–9725.
- [38] Assunção A G, Herrero E, Lin Y F, et al. *Arabidopsis thaliana* transcription factors bZIP19 and bZIP23 regulate the adaptation to zinc deficiency[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(22): 10296–10301.
- [39] Assunção A, Martins P, De Folter S, et al. Elevated expression of metal transporter genes in three accessions of the metal hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*[J]. Plant Cell and Environment, 2001, 24(2): 217–226.
- [40] Weber M, Harada E, Vess C, et al. Comparative microarray analysis of *Arabidopsis thaliana* and *Arabidopsis halleri* roots identifies nicotianamine synthase, a ZIP transporter and other genes as potential

- metal hyperaccumulation factors[J]. The Plant Journal, 2004, 37 (2): 269 – 281.
- [41] Ali H, Khan E, Sajad M A. Phytoremediation of heavy metals – concepts and applications[J]. Chemosphere, 2013, 91 (7): 869 – 881.
- [42] Zhao F J, Hamon R E, Lombi E, et al. Characteristics of cadmium uptake in two contrasting ecotypes of the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53 (368): 535 – 543.
- [43] Lombi E, Zhao F, McGrath S, et al. Physiological evidence for a high – affinity cadmium transporter highly expressed in a *Thlaspi caerulescens* ecotype[J]. New Phytologist, 2001, 149 (1): 53 – 60.
- [44] Caille N, Zhao F, McGrath S. Comparison of root absorption, translocation and tolerance of arsenic in the hyperaccumulator *Pteris vittata* and the nonhyperaccumulator *Pteris tremula*[J]. New Phytologist, 2005, 165 (3): 755 – 761.
- [45] Meharg A A, Hartley – Whitaker J. Arsenic uptake and metabolism in arsenic resistant and nonresistant plant species [J]. New Phytologist, 2002, 154 (1): 29 – 43.
- [46] Gonzaga M I S, Ma L Q, Santos J A G, et al. Rhizosphere characteristics of two arsenic hyperaccumulating *Pteris ferns*[J]. Science of the Total Environment, 2009, 407 (16): 4711 – 4716.
- [47] Axelsen K B, Paimgren M G. Inventory of the superfamily of P – type ion pumps in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2001, 126 (2): 696 – 706.
- [48] Papoyan A, Kochian L V. Identification of *Thlaspi caerulescens* genes that may be involved in heavy metal hyperaccumulation and tolerance. Characterization of a novel heavy metal transporting ATPase [J]. Plant Physiology, 2004, 136 (3): 3814 – 3823.
- [49] Rascio N, Navari Izzo F. Heavy metal hyperaccumulating plants: how and why do they do it? And what makes them so interesting? [J]. Plant Science, 2011, 180 (2): 169 – 181.
- [50] Callahan D L, Baker A J M, Kolev S D, et al. Metal ion ligands in hyperaccumulating plants [J]. Journal of Biological Inorganic Chemistry, 2006, 11 (1): 2 – 12.
- [51] Manara A. Plant responses to heavy metal toxicity[M]// Plants and heavy metals. Netherlands; Springer, 2012: 27 – 53.
- [52] Frey B, Keller C, Zierold K. Distribution of Zn in functionally different leaf epidermal cells of the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* [J]. Plant Cell and Environment, 2000, 23 (7): 675 – 687.
- [53] Broadhurst C L, Chaney R L, Angle J S, et al. Nickel localization and response to increasing Ni soil levels in leaves of the Ni hyperaccumulator *Alyssum murale*[J]. Plant Soil, 2004, 265 (1/2): 225 – 242.
- [54] Cosio C, Desantis L, Frey B, et al. Distribution of cadmium in leaves of *Thlaspi caerulescens*[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56 (412): 765 – 775.
- [55] Schat H, Llugany M, Vooijs R, et al. The role of phytochelatin in constitutive and adaptive heavy metal tolerances in hyperaccumulator and non – hyperaccumulator metallophytes [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53 (379): 2381 – 2392.
- [56] Raab A, Feldmann J, Meharg A A. The nature of arsenic – phytochelatin complexes in *Holcus lanatus* and *Pteris cretica* [J]. Plant Physiology, 2004, 134 (3): 1113 – 1122.
- [57] Mitra B, Ghosh P, Henry S, et al. Novel mode of resistance to *Fusarium* infection by a mild dose pre – exposure of cadmium in wheat [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2004, 42 (10): 781 – 787.
- [58] Nelson R S, Citovsky V. Plant viruses. Invaders of cells and pirates of cellular pathways[J]. Plant Physiology, 2005, 138 (4): 1809 – 1814.
- [59] Behmer S, Lloyd C, Raubenheimer D, et al. Metal hyperaccumulation in plants: mechanisms of defence against insect herbivores[J]. Functional Ecology, 2005, 19 (1): 55 – 66.
- [60] Reeves R D, Brooks R R, Macfarlane R M. Nickel uptake by californian *Streptanthus* and *Caulanthus* with particula reference to the hyperaccumulator *S. polygaloides* Gray (Brassicaceae) [J]. American Journal of Botany, 1981, 708 – 712.
- [61] Martens S N, Boyd R S. The ecological significance of nickel hyperaccumulation: a plant chemical defense[J]. Oecologia, 1994, 98 (3/4): 379 – 384.
- [62] Fones H, Davis C A R, Rico A, et al. Metal hyperaccumulation armors plants against disease [J]. PLoS Pathogens, 2010, 6 (9): e1001093.
- [63] Walters D, Walsh D, Newton A, et al. Induced resistance for plant disease control: maximizing the efficacy of resistance elicitors[J]. Phytopathology, 2005, 95 (12): 1368 – 1373.
- [64] Jonak C, Ökrész L, Bögre L, et al. Complexity, cross talk and integration of plant MAP kinase signalling[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2002, 5 (5): 415 – 424.
- [65] Fones H, Preston G. Trade – offs between metal hyperaccumulation and induced disease resistance in metal hyperaccumulator plants [J]. Plant Pathology, 2013, 62 (S1): 63 – 71.
- [66] Zhang W H, Huang Z, He L Y, et al. Assessment of bacterial communities and characterization of lead – resistant bacteria in the rhizosphere soils of metal – tolerant *Chenopodium ambrosioides* grown on lead – zinc mine tailings[J]. Chemosphere, 2012, 87 (10): 1171 – 1178.
- [67] 林春华, 唐赛春, 韦春强, 等. 广西来宾市外来入侵植物的调查研究[J]. 杂草科学, 2015, 33 (1): 38 – 44.
- [68] Sun Y, Zhou Q, Wang L, et al. Cadmium tolerance and accumulation characteristics of *Bidens pilosa* L. as a potential Cd – hyperaccumulator[J]. Journal of Hazardous Materials, 2009, 161 (2): 808 – 814.
- [69] Wei S, Zhou Q, Saha U K, et al. Identification of a Cd accumulator *Conyza canadensis*[J]. Journal of Hazardous Materials, 2009, 163 (1): 32 – 35.
- [70] Liu J, Shang W, Zhang X, et al. Mn accumulation and tolerance in *Celosia argentea* Linn. : a new Mn – hyperaccumulating plant species [J]. Journal of Hazardous Materials, 2014, 267: 136 – 141.