

宋榕洁,唐艳葵,陈玲,等.超富集植物对镉、砷的累积特性及耐性机制研究进展[J].江苏农业科学,2015,43(6):6-10.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.06.002

超富集植物对镉、砷的累积特性及耐性机制研究进展

宋榕洁,唐艳葵,陈玲,王生业,李坤

(广西大学环境学院,广西南宁 530004)

摘要:超富集植物以其超强的重金属耐性和富集能力而成为近年来植物修复领域的研究热点,然而目前关于超富集植物对重金属的吸收累积特性及耐性机制仍须要进一步研究。为了解超富集植物对镉(Cd)、砷(As)的累积特性及耐性机制,总结了国内外相关研究成果,分别从细胞、亚细胞、分子水平 3 个层面对镉、砷在超富集植物体内的分布特性及机制研究进展进行阐述,分析了超富集植物对镉、砷的耐性机制,提出了该领域的研究目前存在的问题及今后发展的方向。

关键词:超富集植物;镉;砷;累积;耐性;研究进展

中图分类号:X173 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2015)06-0006-05

近年来,重金属污染的植物修复技术受到了广泛关注,被誉为廉价的“绿色修复技术”。超富集植物是指能够超量吸收和累积重金属、并能将其转移到地上部的植物,吸收量比一般植物高 100 倍以上,且不影响植物的正常生理活动^[1-2]。超富集植物的这一特性在清除土壤或水体环境中的重金属污染方面表现了巨大潜力,从而引起学术界广泛的关注和研究^[3]。然而,目前关于超富集植物的研究多数集中在超富集植物对重金属的吸收、迁移、分布等方面,对重金属的耐性及

富集机制仍没有定论,且相关的报道较少,从而限制了超富集植物的实际应用^[4-5]。因此,对这方面的研究工作进行系统的总结,对植物修复的发展和大规模应用具有重要的实践意义^[6]。与其他重金属相比,镉迁移能力强,极易在植物体内累积,从而进入食物链产生毒害作用;而砷在土壤中主要以砷酸盐形态存在,该形态的砷很容易被植物吸收和转运,极微量的砷即可引起中毒症状。目前对砷超富集植物的研究较少,因此本文以镉、砷为例,在总结国内外相关研究成果的基础上,综述了超富集植物对镉、砷的累积特性及耐受机制,并对今后的发展趋势进行了展望^[7]。

1 植物对重金属胁迫的响应分类

当植物受到重金属胁迫时,不同的植物会产生不同的效应。根据植物对重金属的吸收累积及耐受能力的不同,可将植物分为 4 大类:敏感植物(能够吸收和运输重金属,且表现出明显的毒性症状,见图 1-A)、耐受排斥植物(能够阻止重

收稿日期:2014-06-14

基金项目:国家自然科学基金(编号:51168001);广西研究生教育创新计划(编号:YCSZ2014028)。

作者简介:宋榕洁(1988—),女,河南郑州人,硕士研究生,主要从事环境污染控制及修复研究。Tel:(0731)64902506;E-mail:18376762737@163.com。

通信作者:唐艳葵,博士,教授,主要从事环境修复及环境友好材料的研发工作。E-mail:tangyankui101@163.com。

[58] Yin Z M, Trorat T, Szabala B M, et al. Expression of a *Solanum sogarandinum* SK3 -type dehydrin enhances cold tolerance in transgenic cucumber seedlings[J]. Plant Science, 2006, 170(6): 1164-1172.

[59] Hoi J W S, Beau R, Latgé J P. A novel dehydrin-like protein from *Aspergillus fumigatus* regulates freezing tolerance [J]. Fungal Genetics and Biology, 2012, 49(3): 210-216.

[60] Guo S J, Zhou H Y, Zhang X S, et al. Overexpression of *CaHSP26* in transgenic tobacco alleviates photoinhibition of PS II and PS I during chilling stress under low irradiance [J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(2): 126-136.

[61] Li D D, Tai F J, Zhang Z T, et al. A cotton gene encodes a tonoplast aquaporin that is involved in cell tolerance to cold stress[J]. Gene, 2009, 438(1-2): 26-32.

[62] Qiao J B, Mitsuhashi I, Yazaki Y, et al. Enhanced resistance to salt, cold and wound stresses by overproduction of animal cell death suppressors Bcl-xL and Ced-9 in tobacco cells - their possible contribution through improved function of organella [J]. Plant Cell Physiology, 2002, 43(9): 992-1005.

[63] Thorlby G, Fourrier N, Warren G. The sensitive to freezing2 gene, required for freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*, encodes a beta-glucosidase[J]. Plant Cell, 2004, 16(8): 2192-2203.

[64] Komori T, Imaseki H. Transgenic rice hybrids that carry the *Rf-1* gene at multiple loci show improved fertility at low temperature[J]. Plant, Cell and Environment, 2005, 28(4): 425-431.

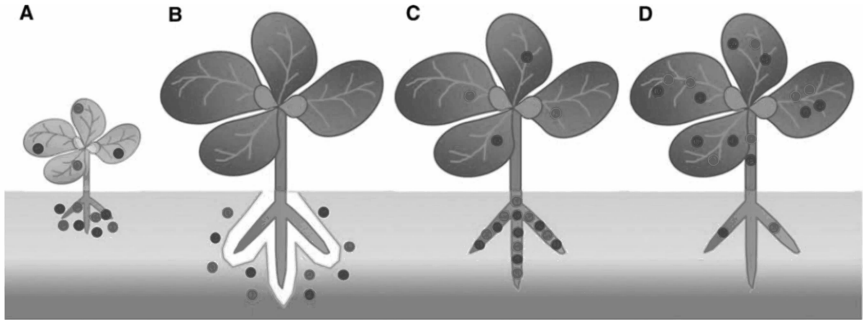
[65] Xu Z Y, Zhang X, Schläppli M, et al. Cold-inducible expression of *AZII* and its function in improvement of freezing tolerance of *Arabidopsis thaliana* and *Saccharomyces cerevisiae* [J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(13): 1576-1587.

[66] Zhang J, Li J Q, Wang X C, et al. *OVPI*, a vacuolar H⁺-translocating inorganic pyrophosphatase (V-PPase), overexpression improved rice cold tolerance[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2011, 49(1): 33-38.

[67] Zhou B, Deng Y S, Kong F Y, et al. Overexpression of a tomato carotenoid ϵ -hydroxylase gene alleviates sensitivity to chilling stress in transgenic tobacco[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 70: 235-245.

金属的吸收或将吸收的重金属重新排出体外,从而不表现出明显的中毒症状,见图 1-B)、耐受非超富集型植物(将吸收的重金属隔离在根部,阻止其向地上部分运输,不表现出明显的中毒症状,见图 1-C)、耐受超富集型植物(能够大量吸收

重金属,且吸收的重金属可通过木质部运输到地上部分,见图 1-D)^[8-9]。从图 1 中可清楚地观察到这 4 类植物对生长环境中重金属的耐受及吸收累积的差异。目前,重金属超富集植物对重金属的累积与耐受机制是研究的热点。



黑色点表示砷,深灰色点表示镉;A—重金属敏感植物;B—重金属耐受排斥植物;C—重金属耐受非超富集型植物;D—重金属耐受超富集型植物

图1 不同植物在重金属胁迫下的响应^[8-9]

2 镉、砷在超富集植物中的累积

镉、砷是环境中毒性较大的一类污染物,能够通过食物链进入人体,从而危害人体健康。当它们在环境中的含量超过某一临界值时,也会对植物产生一定的毒害作用,如减缓生长速率、降低生物量、抑制光合作用、改变酶活性和可溶性蛋白含量,以及破坏细胞膜透性等,严重时甚至导致植株死亡^[10-12]。然而,超富集植物不仅能在高浓度的镉或砷污染环境正常生长,而且能够在体内累积大量的镉或砷。目前,关于超富集植物对镉、砷的吸收累积研究主要集中在细胞水平、亚细胞水平、分子水平 3 个层面。

2.1 镉超富集植物研究

镉是银白色有光泽的金属,熔点 320.75 ℃,沸点 764.85 ℃,密度 8 650 kg/m³,有韧性和延展性。在自然界中,镉常与铅锌矿共生,主要以正二价的形式存在,是毒性最强的重金属之一。镉不是植物生长发育所必需的元素,但极易被植物吸收,对植物有较强的毒害作用。当植物体内镉的累积量达到一定

水平时,就会出现植株矮化、失绿、褐斑、生物量下降甚至死亡等中毒症状^[13]。镉在超富集植物体内的累积特点主要表现在以下几个方面。

2.1.1 细胞水平 不少学者针对镉在超富集植物的细胞累积特征方面进行了研究,发现镉主要累积在植物叶片的毛状体和表皮细胞中^[14-17],详见表 1。镉分布在这些部位,对植物的光合作用影响最小,从而能够维持植物正常的生长发育,这可能是超富集植物的耐受机制之一^[18]。然而也有人研究发现,尽管镉在表皮中的浓度很高,但叶肉细胞的体积远远大于表皮细胞,因此就累积总量而言,叶肉细胞中的镉总量高于表皮细胞^[8]。田生科等也认为,叶肉细胞是镉的主要储存场所,在镉的解毒过程中起主导作用,这是因为叶肉细胞中含有大型的液泡,这些液泡很可能是储存镉的主要场所,从而对镉起到区隔化作用^[19-20]。但上述研究者对镉在运输及储存过程中化学形态的变化并没有进行深入研究,而这对于揭示超富集植物的耐镉能力十分必要。

表 1 镉在超富集植物叶片中的累积

| 超富集植物 | 累积金属 | 分析方法 | 主要累积部位 | 文献来源 |
|------------------------------------|------|-----------------|---------|-------------------------------|
| 拟南芥(<i>Arabidopsis halleri</i>) | 镉、锌 | SEM-EDX | 毛状体 | Küpper 等 ^[15] |
| 遏蓝菜属(<i>Thlaspi praecox</i>) | 镉 | PIXE | 表皮细胞 | Vogel-Mikuš 等 ^[16] |
| 遏蓝菜(<i>Thlaspi caerulescens</i>) | 镉 | TEM-EDX | 表皮细胞 | Wójcik 等 ^[17] |
| 遏蓝菜(<i>Thlaspi caerulescens</i>) | 镉、锌 | 剥离、AAS | 表皮、叶肉细胞 | Ma 等 ^[8] |
| 东南景天(<i>Sedum alfredii</i> Hance) | 镉 | LA-ICP-MS/μ-XRF | 叶肉细胞 | 田生科 ^[19] |
| 印度芥菜(Indian Mustard) | 镉 | LA-ICP-MS | 叶肉细胞 | 杨红霞 ^[20] |

2.1.2 亚细胞水平 大量研究表明,植物对重金属的耐受能力与其在亚细胞水平上对重金属的区隔化密切相关,因此研究重金属元素在亚细胞水平的分布特征能为植物对重金属的富集、迁移和耐性机制带来新的启发。Fu 等研究镉在美洲商陆中的累积情况发现,细胞可溶部分(主要是液泡)及细胞壁是镉主要的累积部位,细胞器中的镉含量很少,但关于镉主要与细胞壁中的何种物质相结合,并没有进行深入研究^[21],详见图 2。Nishizono 等也指出,重金属镉主要累积在 *Athyrium yokoscense* 的根系细胞壁中,并且大部分是以与纤维素和木质素相结合的状态存在^[22]。此外,江行玉等利用透射电镜(TEM)、X-射线能谱仪分析芦苇根皮层细胞中镉的分布情

况发现,镉的分布规律为:细胞间隙>细胞壁>液泡>叶绿体^[23-24]。由此可见,在超富集植物中,镉主要分布在液泡和细胞壁中,推测细胞壁沉淀和液泡区域化可能是超富集植物耐镉毒害的重要机制。

2.1.3 分子水平 在超富集植物体内存在有机酸、植物络合素(PCs)、金属硫蛋白(MT)等金属络合体,进入植物细胞内的镉很可能与它们结合,从而降低其毒性,提高植物的耐性^[25]。如朱艳霞认为,镉能够与东南景天体内的有机酸结合,从而使其表现出极大的耐受能力^[26]。孙瑞莲也指出,在龙葵体内镉主要与苹果酸结合,其产物是龙葵耐性及超累积性的标志物^[27]。但 Krotz 等却认为,植物体内的有机酸含量

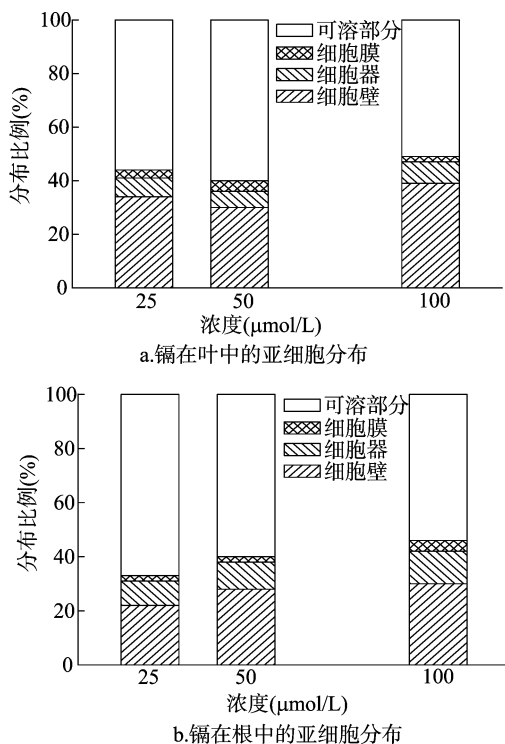


图2 镉在叶、根中的亚细胞分布^[21]

与植物的耐性之间并没有必然的联系^[28]。因此,有机酸与植物耐性之间是否存在直接的关系,仍有待进一步研究。也有人认为植物体内的镉主要与 PCs 络合,从而达到解毒的目的。Polec – Pawlak 等在利用尺寸排阻色谱与电感耦合等离子体质谱联用技术 (SEC – ICP – MS) 研究拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中镉的结合形态时发现,镉大多数与 PCs 络合^[29]。杨红霞在研究镉在富集型印度芥菜叶片和根部的存在形态时也得得到相同的结论^[20]。此外,MT 也可能与超富集植物的耐性和超累积特性有关,因为张海燕等将 *AsMT2b* 基因转到拟南芥中时,转基因植株对镉的耐性显著增强,同时镉的积累量也随即增加^[30],并且 Sekhar 等也得到同样的结果^[9,31]。但该类基因的转入是否对镉的化学形态及活性产生改变,进而导致毒性也发生改变,作者并没有给出合理解释。而 MT 是否对提高植物耐镉能力有一定作用,尚须进一步验证。

2.2 砷超富集植物研究

砷的熔点为 816.85 ℃,加热至 612.85 ℃时可直接升华为气体,是一种挥发性较强的元素。砷密度为 5.78 kg/m³,其物理性质类似金属,具有光泽,善于传热导电,故称类金属^[32]。砷主要以硫化物形式存在于自然界中,同时也伴有氧化物及含氧砷化物、金属砷化物等^[33]。一般认为,砷不是植物生长发育的必需元素,当植物受到砷毒害时,一般表现为植株矮小、叶片失绿、根数量减少、根尖发褐或发黑,植物生长受到明显抑制,生长发育延迟,生物量下降,严重时甚至引起植株死亡^[34]。

砷虽然是类金属,但其毒性不亚于重金属,因此当今环境污染中将其看成一种重金属元素。近几年来关于砷超富集植物的耐性及富集机制等方面的研究越来越多,同样在细胞水平、亚细胞水平、分子水平取得一定的研究成果。

2.2.1 细胞水平 与镉的累积特征类似,砷在超富集植物体内也呈区域化分布,主要集中在毛状体和表皮细胞中。如李

文学等利用 SEM – EDX 技术研究蜈蚣草体内砷的分布情况,发现在蜈蚣草的毛状体部位是砷的主要富集部位,浓度高达 16 600 ~ 288 150 mg/kg,是目前已知蜈蚣草体内砷含量最高的部位^[35]。Lombi 等通过能量散射 X – 射线能谱分析 (EDXA) 技术证明,砷主要存在于蜈蚣草的表皮细胞中,并认为可能累积在表皮细胞的液泡中^[36]。但也有部分研究结果表明,叶肉细胞中也能储存大量的砷,如黄泽春等采用同步辐射 X 射线荧光技术 (SRXRF) 分析砷在蜈蚣草中的分布时发现,在叶肉细胞中砷的浓度最高^[37]。陈同斌等研究另一种砷超富集植物——大叶井口边草 (*Pteris cretica* L.) 时,也得到同样的结果^[38]。

2.2.2 亚细胞水平 从亚细胞水平分析超富集植物中砷的分布特征,并探讨其与砷耐性的关系,能够为超富集植物的耐砷机制提供新的线索。陈同斌等利用差速离心技术对蜈蚣草的根部、叶柄、羽叶中的砷进行亚细胞组分的分离,发现羽叶胞液 (含液泡) 是砷的主要储存部位^[38]。Lombi 等利用 EDXA、XAS 技术分析砷的亚细胞分布时也得到了相同的结论^[36,39]。邓滔在分析砷在井栏边草中的亚细胞分布时发现,细胞壁是仅次于胞液的另一重要的储砷场所^[40]。由此可看出,胞液和细胞壁对砷的区隔化作用可能是超富集植物耐砷的重要原因。

2.2.3 分子水平 在普通植物体内,砷能够诱导 PCs 合成,并且与 PCs 结合生成毒性较小的络合物^[41]。如麦瓶草在未受到砷胁迫时,其体内的 PCs 含量亦最少,当受到砷胁迫时,体内的 PCs 含量随着砷含量的增加呈增加的趋势。在绒毛草属中也有类似现象,这说明砷胁迫与植物体内的 PCs 含量具有一定的相关性,可能是植物耐砷和解毒的一种机制^[42]。然而对于超富集植物,这种结合作用表现得并不明显,如 Zhang 等试验结果表明,蜈蚣草中仅有很少一部分的砷与 PCs 结合^[43–44];Zhao 等也发现,蜈蚣草体内被 PCs 络合的砷仅占总砷的 1% ~ 3% 左右,因此推测 PCs 并不是超富集植物耐砷的主要因素^[45]。

Tu 等分析比较了砷超富集植物蜈蚣草和砷敏感植物波斯蕨 (*Nephrolepis exaltata* L.) 根系分泌有机酸情况,发现蜈蚣草分泌的草酸是波斯蕨的 3 ~ 5 倍^[46]。然而 Wang 等却发现,有机酸含量在砷超富集植物蜈蚣草 (*Pteris vittata*)、井栏边草 (*Pteris multifida*) 和非超富集植物半边旗 (*Pteris semipinnata*) 中并不存在明显的差异^[47]。关于砷在不同植物体内的化学形态及各种形态是否对有机酸的产生有影响,研究者却没有给出合理解释。因此,有机酸是否参与超富集植物的耐砷机制有待于进行进一步的研究。

关于植物的耐砷机制还有一种观点是:植物吸收砷酸盐后,将砷酸盐还原为亚砷酸盐,经过还原、甲基化等过程,代谢为没有毒性的有机砷脂^[48]。范晓等认为,海藻的耐砷机制就是将吸收的砷代谢成具有挥发性的、毒性较低的甲基砷化物^[49]。

综上所述,目前对镉、砷超富集植物累积特性的研究虽然已取得一定进展,但总体而言,镉、砷是否能诱导超富集植物产生有机酸、植物络合素 (PCs)、金属硫蛋白 (MT) 等金属络合体并与它们结合并降低其毒性,还未得到完全的、清楚的解释,特别是关于砷在超富集植物体内的分子结合形态方面,不同的研究者仍持不同的看法^[50]。

3 超富集植物对镉、砷的耐受机制

以上研究结果表明,超富集植物对镉、砷的耐受机制很可能是通过自身解毒实现的,如结合到细胞壁上、离子主动运输进入液泡、与有机酸或某些蛋白质(PCs、MT)的络合以及抗氧化系统防御作用等,详见图3^[51-53]。

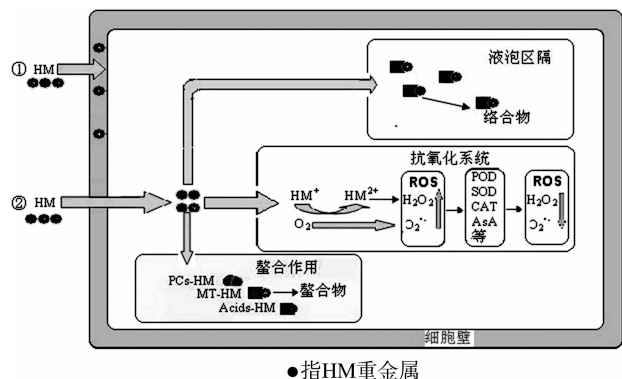


图3 超富集植物可能存在的重金属耐受机制

3.1 细胞壁的钝化

作为重金属离子进入植物细胞内的第一道屏障,细胞壁含有丰富的纤维素、半纤维素、木质素以及少量果胶质、蛋白质等物质,这些物质具有丰富的羧基、羟基、醛基等活性基团,当重金属镉或砷穿过细胞壁时,有一些会与细胞壁上的这些活性基团结合形成沉淀,从而截留一部分重金属离子,减轻毒害^[21]。

3.2 液泡的区隔化

液泡是超富集植物贮存重金属的另一个主要场所。由于液泡里含有各种蛋白质、糖、有机酸、有机碱等物质,这些物质都能与重金属离子络合从而降低其毒性,提高植物的耐受能力^[22]。

3.3 螯合作用

超富集植物体内存在有机酸、植物螯合肽(PCs)、金属硫蛋白(MT)等金属配位体,能够与镉或砷发生螯合作用,将离子态的重金属转变成低毒或无毒的螯合态形式,并在植物体内呈区室化分布,从而降低原生质体中游离态重金属浓度,减轻或解除其毒害作用^[54]。

3.4 抗氧化防御系统

抗氧化系统的防御作用也可能是超富集植物耐受重金属毒害的机制之一。植物在重金属胁迫下,会产生大量的ROS(主要包括 H_2O_2 、 $O_2^{\cdot-}$ 等),引起膜脂过氧化,从而破坏膜系统。而植物体内的抗氧化防御系统能在一定程度上清除ROS、降低细胞的受伤害程度,从而提高植物的耐受能力^[55]。抗氧化防御系统可分为抗氧化保护酶类、抗氧化剂两类,抗氧化保护酶类主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等;抗氧化剂类包括还原型谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(AsA)等。它们均能在一定范围内及时清除过多的ROS,以维持机体内自由基代谢的动态平衡^[14]。

4 结论与展望

关于超富集植物超量积累或耐受镉、砷方面的研究虽然取得了一定成果,但仍存在一些亟待解决的问题,如在分子水平上,植物对镉、砷(尤其是砷)的耐性和积累特性之间的关系仍不明确;植物中是否可能存在尚未发现的其他耐性和

超积累性机制等,都有待于进一步探讨,因此未来的研究工作可从以下几个方面展开:(1)植物对镉、砷的耐性机制复杂多样,其中最主要的机制之一就是通过诱导植物体内金属配位体的合成,与它们形成稳定的复合物,参与镉、砷的吸收、转运、储存和解毒等代谢过程,而有关PCs和有机酸与超富集植物耐性间的关系有待进一步研究;(2)研究镉、砷在超富集植物不同部位(如细胞壁、液泡等)的存在形态,能够为揭示超积累植物中重金属的区隔化作用进一步提供强有力的证据;(3)研究某些特殊的食用植物(如豆科植物)的萌芽对镉、砷的耐性及吸收分布情况,不仅能够了解植物对镉、砷的吸收累积特性及耐受机制,而且对保护人体健康也具有重大意义。

参考文献:

- [1] 聂发辉. 关于超富集植物的新理解[J]. 生态环境, 2005, 14(1): 136-138.
- [2] 闫 研, 李建平, 赵志国, 等. 超富集植物对重金属耐受和富集机制的研究进展[J]. 广西植物, 2008, 28(4): 505-510.
- [3] 郎明林, 张玉秀, 柴团耀. 植物重金属超富集机理研究进展[J]. 西北植物学报, 2003, 23(11): 2020-2029.
- [4] 林庆宇, 李建平, 闫 研. 超积累植物富集机制研究方法进展[J]. 分析化学, 2008, 36(3): 405-412.
- [5] 孙瑞莲, 周启星. 高等植物重金属耐性与超积累特性及其分子机理研究[J]. 植物生态学报, 2005, 29(3): 497-504.
- [6] 龚红梅, 沈 野. 植物对重金属锌耐性机理的研究进展[J]. 西北植物学报, 2010, 30(3): 633-644.
- [7] 周向军. 重金属超富集植物环境修复技术研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(3): 1408-1410.
- [8] Ma J F, Ueno D, Zhao F J, et al. Subcellular localisation of Cd and Zn in the leaves of a Cd-hyperaccumulating ecotype of *Thlaspi caerulescens*[J]. Planta, 2005, 220(5): 731-736.
- [9] Sekhar K, Priyanka B, Reddy V D, et al. Metallothionein 1 (CeMT1) of pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) confers enhanced tolerance to copper and cadmium in *Escherichia coli* and *Arabidopsis thaliana*[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 72(2): 131-139.
- [10] 孔祥海. 重金属离子对植物的毒害及其机理[J]. 龙岩学院学报, 2005, 23(3): 83-87.
- [11] 王志香, 周光益, 吴仲民, 等. 植物重金属毒害及其抗性机理研究进展[J]. 河南林业科技, 2007, 27(2): 26-28.
- [12] 张 军, 束文圣. 植物对重金属镉的耐受机制[J]. 植物生理与分子生物学报, 2006, 32(1): 1-8.
- [13] 卢玲丽. 超积累植物东南景天(*Sedum alfredii* Hance)对镉的吸收及转运机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2009: 20-32.
- [14] Márquez-García B, Horemans N, Cuypers A, et al. Antioxidants in *Erica andevalensis*: a comparative study between wild plants and cadmium-exposed plants under controlled conditions[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2011, 49(1): 110-115.
- [15] Küpper H, Lombi E, Zhao F J, et al. Cellular compartmentation of cadmium and zinc in relation to other elements in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri*[J]. Planta, 2000, 212(1): 75-84.
- [16] Vogel - Mikuš K, Regvar M, Mesjasz - Przybyłowicz J, et al. Spatial distribution of cadmium in leaves of metal hyperaccumulating *Thlaspi praecox* using micro-PIXE[J]. The New Phytologist, 2008, 179(3): 712-721.

- [17] Wójcik M, Vangronsveld J, D'Haen J, et al. Cadmium tolerance in *Thlaspi caerulescens*; II. Localization of cadmium in *Thlaspi caerulescens* [J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53 (2): 163–171.
- [18] 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: an International Journal of Experimental Plant Biology, 2011, 180 (2): 169–181.
- [19] 田生科. 超积累东南景天 (*Sedum alfredii* Hance) 对重金属 (Zn/Cd/Pb) 的解毒机制 [D]. 杭州: 浙江大学, 2010: 20–32.
- [20] 杨红霞. 镉形态分析与微区分布的质谱联用技术方法研究及其在印度芥菜耐镉机制中的应用 [D]. 北京: 中国地质科学院, 2013: 15–29.
- [21] Fu X P, Dou C M, Chen Y X, et al. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Phytolacca americana* L. [J]. Journal of Hazardous Materials, 2011, 186 (1): 103–107.
- [22] Nishizono H, Ichikawa H, Suzuki S, et al. The role of the root cell wall in the heavy metal tolerance of *Athyrium yokoscense* [J]. Plant and Soil, 1987, 101 (1): 15–20.
- [23] 江行玉, 王长海, 赵可夫. 芦苇抗镉污染机理研究 [J]. 生态学报, 2003, 23 (5): 856–862.
- [24] 江行玉, 赵可夫. 铅污染下芦苇体内铅的分布和铅胁迫相关蛋白 [J]. 植物生理与分子生物学报, 2002, 28 (3): 169–174.
- [25] 宋阿琳, 李 萍, 李兆君, 等. 镉胁迫下两种不同小白菜的生长、镉吸收及其亚细胞分布特征 [J]. 环境化学, 2011, 30 (6): 1075–1080.
- [26] 朱艳霞. 东南景天 (*Sedum alfredii* Hance) 对镉的超积累与有机酸含量变化的关系 [D]. 杭州: 浙江大学, 2006: 24–62.
- [27] 孙瑞莲. 镉超积累植物的生态特征及污染耐性机理分析 [D]. 沈阳: 中国科学院研究生院沈阳应用生态研究所, 2006: 11–68.
- [28] Krotz R M, Evangelou B P, Wagner G J. Relationships between cadmium, zinc, Cd – peptide, and organic acid in tobacco suspension cells [J]. Plant Physiology, 1989, 91 (2): 780–787.
- [29] Połec – Pawlak K, Ruzik R, Abramski K, et al. Cadmium speciation in *Arabidopsis thaliana* as a strategy to study metal accumulation system in plants [J]. Analytica Chimica Acta, 2005, 540 (1): 61–70.
- [30] 张海燕, 徐文忠, 戴文韬, 等. 大蒜金属硫蛋白家族新成员 AsMT2b 在镉离子胁迫下的功能分析 [J]. 科学通报, 2006, 51 (3): 309–315.
- [31] Grispen V M, Hakvoort H W, Blik T A, et al. Combined expression of the *Arabidopsis* metallothionein MT2b and the heavy metal transporting ATPase HMA4 enhances cadmium tolerance and the root to shoot translocation of cadmium and zinc in tobacco [J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 72 (1): 71–76.
- [32] 熊双莲, 宋俊英, 涂书新, 等. 不同芥菜型油菜基因型耐毒耐性研究 [J]. 中国油料作物学报, 2012, 34 (3): 273–279.
- [33] 谢 华. 神超富集植物的超微结构、形态特征及其植物修复效果 [D]. 南宁: 广西大学, 2004: 10–20.
- [34] 董睿智. 神超累积植物内生菌对重金属神、铅抗性及其吸附性能的研究 [D]. 南昌: 南昌航空大学, 2012: 51–60.
- [35] 李文学, 陈同斌, 陈 阳, 等. 蜈蚣草毛状体对神的富集作用及其意义 [J]. 中国科学: C 辑, 2004, 34 (5): 402–408.
- [36] Lombi E, Zhao F J, Fuhrmann M, et al. Arsenic distribution and speciation in the fronds of the hyperaccumulator *Pteris vittata* [J]. New Phytologist, 2002, 156 (2): 195–203.
- [37] 黄泽春, 陈同斌, 雷 梅, 等. 神超富集植物中神化学形态及其转化的 EXAFS 研究 [J]. 中国科学: C 辑, 2003, 33 (6): 488–494.
- [38] 陈同斌, 阎秀兰, 廖晓勇, 等. 蜈蚣草中神的亚细胞分布与区隔化作用 [J]. 科学通报, 2005, 50 (24): 2739–2744.
- [39] Pickering I J, Prince R C, George M J, et al. Reduction and coordination of arsenic in Indian mustard [J]. Plant Physiology, 2000, 122 (4): 1171–1177.
- [40] 邓 滔. 井栏边草和蜈蚣草对 As – Pb 胁迫的富集作用 [D]. 南京: 南京林业大学, 2008: 33–45.
- [41] Schmöger M E, Oven M, Grill E. Detoxification of arsenic by phytochelatin in plants [J]. Plant Physiology, 2000, 122 (3): 793–801.
- [42] Hartley – Whitaker J, Ainsworth G, Vooijs R, et al. Phytochelatin are involved in differential arsenate tolerance in *Holcus lanatus* [J]. Plant Physiology, 2001, 126 (1): 299–306.
- [43] Zhang W H, Cai Y, Downum K R, et al. Arsenic complexes in the arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* (Chinese brake fern) [J]. Journal of Chromatography A, 2004, 1043 (2): 249–254.
- [44] Zhang W H, Cai Y, Downum K R, et al. Thiol synthesis and arsenic hyperaccumulation in *Pteris vittata* (Chinese brake fern) [J]. Environmental Pollution, 2004, 131 (3): 337–345.
- [45] Zhao F J, Wang J R, Barker J H, et al. The role of phytochelatin in arsenic tolerance in the hyperaccumulator *Pteris vittata* [J]. New Phytologist, 2003, 159 (2): 403–410.
- [46] Tu S, Ma L Q, Macdonald G E, et al. Effects of arsenic species and phosphorus on arsenic absorption, arsenate reduction and thiol formation in excised parts of *Pteris vittata* L. [J]. Environmental and Experimental Botany, 2004, 51 (2): 121–131.
- [47] Wang H B, Wong M H, Lan C Y, et al. Organic acids in two Arsenic hyperaccumulators and a non – hyperaccumulator of *Pteris* exposed to elevated Arsenic concentrations [J]. International Journal of Environmental Analytical Chemistry, 2011, 91 (3): 241–254.
- [48] Nissen P, Benson A A. Arsenic metabolism in freshwater and terrestrial plants [J]. Physiologia Plantarum, 1982, 54 (4): 446–450.
- [49] 范 晓, 孙 颢. 海藻中神的化学形态及代谢机制 [J]. 海洋科学, 1997 (3): 30–33.
- [50] 贾玉华. 三种植物对重金属 Cd 和 Pb 抗性及其修复潜力的研究 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2008: 22–39.
- [51] Dalcorsio G, Fasani E, Furini A. Recent advances in the analysis of metal hyperaccumulation and hypertolerance in plants using proteomics [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 280.
- [52] Hall J L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53 (366): 1–11.
- [53] Hossain M A, Piyatida P, da Silva J A T, et al. Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants; Central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation [J]. Journal of Botany, 2012, 2012: 1–37.
- [54] 傅晓萍. 美洲商陆镉吸收和耐性机理研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2011: 20–106.
- [55] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48 (12): 909–930.