

孙正国. 龙葵对镉污染土壤的响应及其修复效应研究[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(10): 397–401.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.10.126

龙葵对镉污染土壤的响应及其修复效应研究

孙正国

(南通农业职业技术学院, 江苏南通 226007)

摘要:以矿区不同范围内(对照组、市内、矿区周边农田、矿区边缘、矿区和尾矿)土壤为培养基质盆栽重金属超富集植物龙葵(*Solanum nigrum*), 研究其对镉污染土壤修复效应。结果发现: 同样地土壤含镉量不同, 土壤中镉含量($\text{Cd} > 20 \text{ mg/kg}$)递增对龙葵生长和光合作用产生明显负面影响, 如生物量递减、光合效率降低。其次, 龙葵在镉污染土壤的胁迫下, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、丙二醛(MDA)含量增加。此外, 土壤中镉含量的增加龙葵中与镉转运有关的基因表达水平也显著增加。以上结果表明, 过量的镉对龙葵的生长发育有负面影响, 促进植物体有害物质(过氧化物和MDA)的积累, 同时龙葵自身也通过合成相关的酶清除体内有害物质, 减轻损害, 如通过快速合成相关镉转运蛋白, 增强龙葵对土壤中镉的吸收和积累, 从而减少土壤中镉的含量。

关键词:龙葵; 镉污染; 有害物质积累; 基因表达; Real-time PCR; 光合作用; 抗氧化酶

中图分类号: X53 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2015)10-0397-05

近十几年来, 我国金属矿山开采高速发展, 矿山周边土壤受到重金属污染日益严重^[1-2]。造成土壤污染的重金属主要包括 As、Cd、Hg、Pb、Cu、Zn、Co、Mn、Ni、Cr 等, 其中镉污染是最常见的重金属污染之一, 在土壤中具有较强的化学活性, 与其他重金属相比, 更易被植物吸收, 具有很强的从土壤向植物迁移的能力^[3-6]。土壤中镉含量过多将会使植物受到严重毒害, 植物表现为生长缓慢、植株矮小、褪绿等中毒症状, 其细胞的膜透性、光合代谢、呼吸代谢、酶代谢、遗传效应等也发生改变, 生物量下降^[7-9]。如何消除土壤环境中的重金属污染物已经成为国际性难题。因此, 20 世纪 80 年代初期发展起来的利用植物修复(phytoremediation)技术修复镉污染土壤的研究逐渐成为研究热门, 相对于传统的重金属污染土壤治理方法, 如换土法、淋洗法、化学氧化法等, 植物修复技术具有经济、环保绿色的优势, 因而具有极大的潜力^[10-12]。重金属污染土壤的植物修复主要是指利用超富集植物(hyperaccumulator)的提取作用将土壤中超量的重金属去除, 从而达到清洁污染土壤的目的^[13]。目前, 香根草、续断菊、蜈蚣草、鳞苔草、印度芥菜、龙葵等都是重金属超富集型植物。龙葵作为新型重金属超富集植物对镉具有较强的耐受性, 主要通过螯合作用, 限制镉的吸收和在植物体内的运输, 区域化以及相应酶的解毒作用, 也通过形成对镉高度亲和的高分子量络合物或是调节相关重金属转运蛋白来实现对镉的聚集和解毒。本试验以新型镉超富集植物龙葵为材料, 研究了不同浓度镉污染土壤对龙葵植株生理生长、抗氧化系统、光合作用等生理特性和镉吸收积累特性的影响, 探讨了镉胁迫下超富集植物龙葵的生理响应机制以及龙葵对镉污染土壤的修复基质。

1 材料与方法

1.1 样地概况

铜山口矿区地处长江中下游铜铁成矿带西端, 位于湖北省大冶市境内, 属于我国典型的露天开采的中型铜矿, 该矿床为矽卡岩斑岩复合型矿床。矿区坐标是 $141^{\circ}50'217''\text{E}$ 、 $30^{\circ}0'35''\text{N}$ 。该矿床主要出产有色金属矿 Cu, 经调查发现夹含少量各类重金属, 如 As、Cd、Hg、Pb、Zn、Co、Mn、Ni、Cr 等。

1.2 试验设计与方法

1.2.1 采集样地及样品理化性质测定 2013 年 6 月分别采集尾矿、矿区、矿区边缘、矿区周边农田、大冶市内以及对照土壤, 样品袋保存, 于实验室分拣粗砂、枯枝烂叶等杂质, 自然风干。pH 值采用电极电位法测定(1:2.5 土水比); 土壤全氮(g/kg)用凯氏定氮法测定; 土壤全磷(g/kg)用 NaOH 熔融-钼锑抗比色法测定; 根茎叶果实中镉含量用 $\text{HNO}_3-\text{H}_2\text{O}_2$ 微波消解(CEM MARS-5)-原子吸收法(TAS-990 普析通用原子吸收分光光度计)测定, 用植物样本(GBW08510)进行质量分析; 土壤中镉含量用盐酸-硝酸-氢氟酸-高氯酸消解-原子吸收法测定, 用土壤标样(GBW08303)进行质量分析^[14-16]。

1.2.2 龙葵光合及生理生长指标测定 2013 年 8 月, 用直尺测量并记录龙葵株高; 分别收获龙葵根、茎、叶和果实, 测量鲜质量, 并于 120°C 烘箱杀青 2 h, 再调至 80°C 烘烤 48 h, 分别称量干质量。在龙葵培养期间, 每隔 1 个月, 用便携式调制叶绿素荧光仪 PAM-2500(Walz, 德国)进行叶绿素荧光参数的测定。每个处理重复选取至少 3 张活体全叶叶片进行暗适应 30 min, 检测时先用测量光($0.5 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)测定初始荧光 F_0 , 饱和光脉冲 $2700 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (脉冲时间 0.8 s)诱导 F_m , 光化光强度为 $186 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 主要测量能够反映光合系统 II(PS II)活性的初始荧光强度(F_0)、最大原初始光能转换效率(F_v/F_m)、最大电子传递速率(ETR), 以及反映植物热耗散能力的 PS II 非光化学淬灭系数(q_N)。

收稿日期: 2014-10-10

基金项目: 江苏省农业三项工程[编号: SXGC(2012)134]。

作者简介: 孙正国(1966—), 男, 江苏南通人, 副教授, 研究方向为农业生态。Email: zhengguosun@163.com。

1.2.3 龙葵抗氧化系统酶活测定 参照李合生的方法^[17]测定丙二醛(MDA)含量。超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用 NBT 光还原法,利用 SOD 对氮蓝四唑(NBT)的光抑制作用,在 560 nm 处测定吸光度^[18]。计算公式如下:

SOD 活性(U/g) = $\frac{\text{样品液体积} \times (\text{对照管 } D - \text{样品管 } D) / \text{对照管 } D}{\text{加入酶液的量} \times 50\% \text{ 样品鲜质量}}$ 。

1.2.4 镉转运相关基因的表达变化 RNA 提取:分别剪取

新鲜的龙葵叶片,参考 Q - Biogene 公司的 RNA 提取试剂盒(FastRNA Pro Green Kit)提取 RNA。

cDNA 合成:参考 Invitrogen 公司反转录试剂盒(Superscript II)合成 cDNA。

Real Time - PCR:参考 Applied Biosystems 公司的 Power Sybr® Green PCR Master Mix(10 μL)说明,构建反应体系。PCR 引物如表 1。

表 1 目的基因的 PCR 引物

目的基因	上游引物(5'→3')	下游引物(5'→3')
<i>P - type - ATPase</i>	CAGGCGGTTGCGTGGATTC	GGTGTCTCGGCTCTTTCTGG
<i>HbMT1</i>	TGTGTATGTATGTGCTTGTGTCTCG	CGTAGTGGAGACAATGGAGCAAT
<i>HbMT3</i>	TGCGAAAACCTGAAGGATAGC	GCCGATCCGATATCCTATGC
<i>HbMT4</i>	GCGTGCTGCGAAAGTGTTGTGATA	CACTGATGCGAGTAGGTGCTAGC

通过 Real - time PCR 试验,得出所有基因的 C_T 值。以 GAPDH 和 TUBULIN 基因为内参基因,计算出 ΔC_T。在市内、矿区周边农田、矿区边缘、矿区及尾矿龙葵基因表达的分析中,以 MT2A 基因的表达为定标。在对照组龙葵基因表达的分析中,以 PCS 基因为定标。计算出 ΔΔC_T 并作记录,通过下列公式计算 RQ:

$RQ = 2^{-\Delta\Delta C_T}$ 。

1.3 数据分析

采用 SPSS 16.0 数据分析软件进行数据处理,运用最小显著差数法(LSD)进行显著性分析。用 OriginPro 7.5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 样地土壤理化性质

矿区不同区域内土壤 pH 值差异显著,总体上呈现越靠近矿区土壤 pH 值越小,酸度越大的趋势(表 2)。农田中因农作物生长需要,认为施肥较多,土壤中氮磷含量较其他地区差异

显著,对照组和市内土壤之间,矿区外缘、矿区以及尾矿土壤之间氮磷含量差异都不显著。不同区域土壤中重金属镉含量差异极显著,其中矿区周边农田、矿区外缘、矿区及尾矿显著超出国家土壤镉含量最低三级标准(≤1.0 mg/kg)标准值,尾矿中的矿物经处理后的残渣中镉含量更是高于标准值 200 倍,其矿区周边的农田土壤中镉含量也超标,受到污染。

2.2 龙葵生理生长及光合特性

随着供试土壤中镉含量的增加,龙葵受到胁迫程度也在增加,主要表现为生长缓慢、高度变低、各部分生物量减小,尤其是矿区和尾矿土壤所栽培的龙葵株高及生物量较其他区域土壤栽培龙葵差异明显(表 3)。同时,镉含量的增加引起 PS II 反应系统中初始荧光水平(F_o)的增加,而最大原初光能转化效率(F_v/F_m)、最大电子传递速率(ETR)明显降低(图 1),说明 PS II 反应系统遭受破坏或可逆失活。此外,植物捕光色素吸收光能后以热的形式耗散过剩激发能的能力(q_N)也明显上升,说明它们启动热耗散来消耗过量的激发能,以减轻重金属镉胁迫对其光合系统的损伤。

表 2 样地土壤理化性质

采样地	pH 值	总氮(g/kg)	总磷(g/kg)	镉含量(mg/kg)
对照组	7.42 ± 0.12a	1.53 ± 0.09c	0.73 ± 0.02c	0.62 ± 0.03f
市内	7.01 ± 0.23a	1.62 ± 0.11c	0.82 ± 0.07c	1.21 ± 0.05e
矿区周边农田	6.52 ± 0.17b	3.22 ± 0.13a	2.74 ± 0.12a	8.86 ± 0.07d
矿区外缘	6.01 ± 0.13b	2.14 ± 0.15b	1.23 ± 0.03b	25.34 ± 0.12c
矿区正中	5.21 ± 0.11c	2.33 ± 0.21b	1.37 ± 0.07b	89.13 ± 1.23b
尾矿	4.25 ± 0.24d	2.17 ± 0.19b	1.27 ± 0.11b	200.13 ± 2.01a

注:同列不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

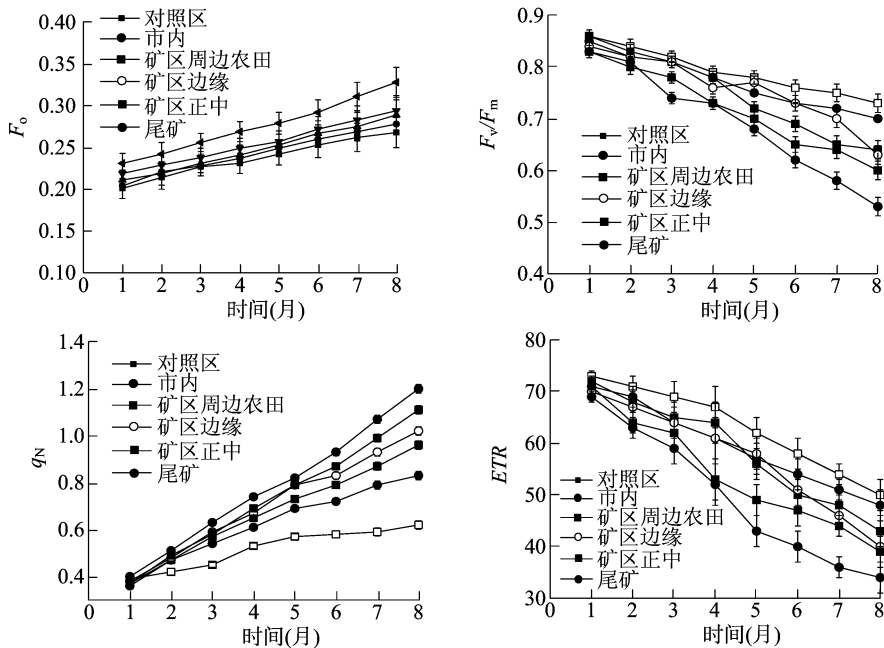
表 3 龙葵生长指标

采样地	株高(cm)	根干质量(g)	茎干质量(g)	叶干质量(g)	果干质量(g)
对照组	53.1 ± 1.213	7.11 ± 0.832	14.52 ± 1.213	9.01 ± 0.971	17.32 ± 0.332
市内	52.6 ± 1.522	6.72 ± 0.774	13.81 ± 1.327	8.34 ± 0.565	16.29 ± 0.761
矿区周边农田	49.3 ± 1.443	7.03 ± 0.926	13.49 ± 1.029	7.72 ± 0.702	16.03 ± 1.03
矿区外缘	45.7 ± 0.971	6.37 ± 0.882	12.43 ± 1.173	7.34 ± 0.339	15.53 ± 0.992
矿区正中	41.2 ± 1.325	6.02 ± 0.471	11.32 ± 1.015	6.83 ± 0.427	14.32 ± 0.442
尾矿	34.9 ± 1.236	5.71 ± 0.765	9.23 ± 1.237	6.03 ± 0.481	13.12 ± 0.375

2.3 龙葵对镉的富集特性

经过 8 个月的生长,测定培养基质土壤理化性质,各区域土壤较采样前土壤 pH 值,总氮磷含量变化不明显,生长过程

中喷施霍格兰式营养液,氮磷含量略有变化,而各区域土壤中镉含量有明显减少,说明这段时间内土壤中镉有转移(表 4)。再对龙葵各部分镉含量进行测定,龙葵中镉含量明显增加,说



F_0 —初始荧光强度, F_v/F_m —最大原初始光能转换效率, ETR —最大电子传递速率, q_N —非光化学淬灭系数
图1 龙葵叶片的光合特性动态变化

表4 培养基质土壤理化性质

采样地	pH 值	总氮含量 (g/kg)	总磷含量 (g/kg)	镉含量 (mg/kg)
对照组	7.12 ± 0.23	2.23 ± 0.19	1.43 ± 0.12	0.22 ± 0.13
市内	6.82 ± 0.14	1.87 ± 0.13	1.52 ± 0.12	0.73 ± 0.15
矿区周边农田	6.72 ± 0.12	3.81 ± 0.14	2.98 ± 0.03	4.23 ± 0.03
矿区外缘	6.12 ± 0.14	2.34 ± 0.25	1.45 ± 0.13	16.12 ± 0.08
矿区正中	5.12 ± 0.17	2.45 ± 0.17	1.62 ± 0.13	75.63 ± 1.03
尾矿	4.37 ± 0.14	2.23 ± 0.13	1.56 ± 0.13	172.43 ± 2.24

明其吸收了土壤中的镉并富集在植物的不同组织,根吸收水分和营养元素,同时也能吸附土壤当中的镉,再通过向上运输富集在营养器官果实中,因此根和果实中富集镉最多,叶茎次之,而且检测发现龙葵对镉的吸收多少可能和所生长土壤当中的镉含量有显著相关,当土壤中镉含量较高时,龙葵容易吸收富集更多的镉(图2)。

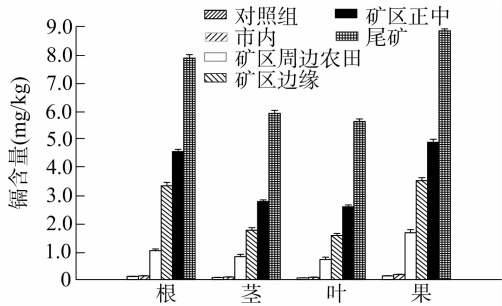


图2 龙葵根茎叶果中镉含量

2.4 龙葵 SOD 和 MDA 的积累

土壤中的镉含量达到一定的浓度时会对植物生长产生影响,诱导植物细胞产生过量的活性氧 (reactive oxygen species, ROS) [19-22],例如超氧化物 $O_2^{\cdot-}$ 和过氧化氢 (H_2O_2) 等,同时植物会启动自身防御,产生多种抗氧化酶(如 SOD),清除过

氧化物 [23-26]; 还可能引起细胞过氧化反应,产生过多的 MDA,毒害植物细胞 [27]。在不同镉含量土壤中生长的龙葵 MDA 含量不同,呈现土壤中镉含量越高,龙葵吸收镉越多,产生的 MDA 越多,对植物毒害越大(图3)。在对不同土壤中生长龙葵细胞内 SOD 活性测定发现,植物细胞中 SOD 积累与镉含量大小有关,镉含量大,植物体内过氧化物积累增多,相应 SOD 活性增强,缓解过氧化物积累对植物细胞产生的损害(图4)。

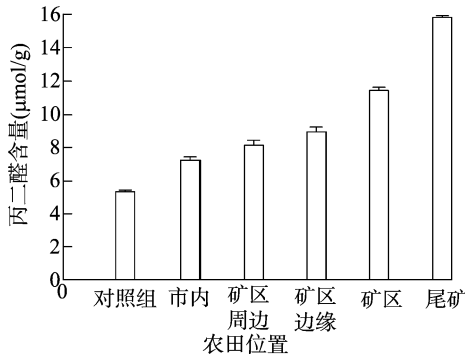


图3 龙葵叶中的丙二醛含量

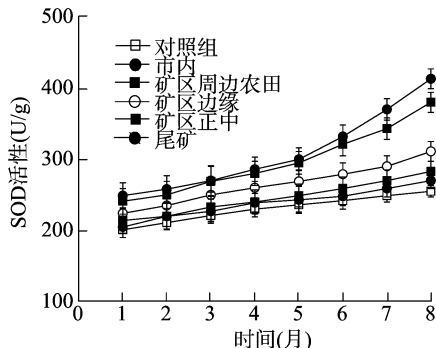
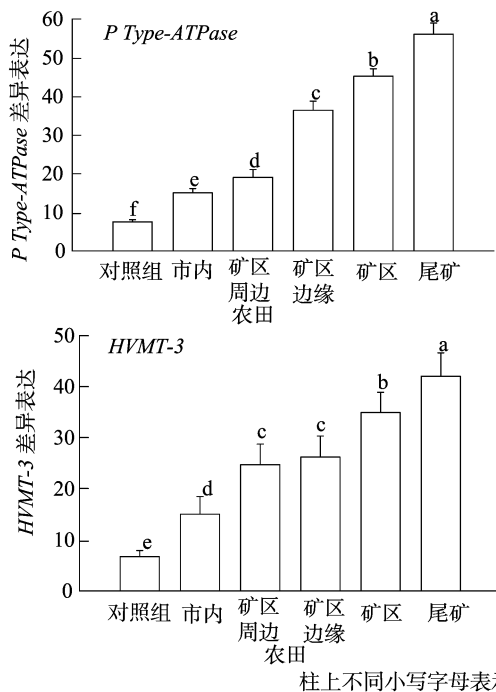


图4 龙葵叶中超氧化物歧化酶活性

2.5 与镉吸收转运有关基因的表达

P 型 ATP 酶 (P type - ATPase) 中 HMA 亚族能够转运多种必需金属以保证植物从土壤中吸取足够的养分,然而这些金属转运体在转运必需元素的同时,也大多可以参与镉等有毒重金属离子吸收转运^[28-30];HVMT 基因家族中 HVMT-1, HVMT-3, HVMT-4 等参与植物金属硫蛋白的表达,而金属



柱上不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)

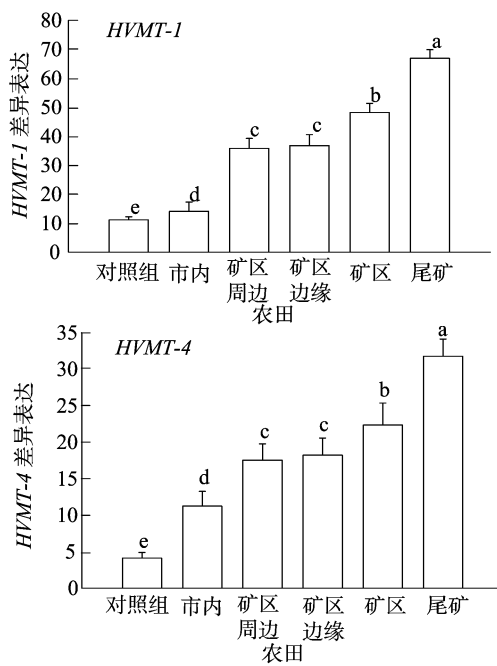
图5 与镉转运有关基因的表达

3 讨论

过量的非必需重金属镉严重抑制植物生长,对植物产生毒害作用^[32-33],通常镉会降低植物对水分胁迫的耐性,在相对水分含量和叶片水势较高时使膨压丧失,影响植物对水分吸收并引起根部的损伤^[34]。镉是光合作用的一种有效抑制剂,镉进入植物体内,影响光合色素的合成,降低叶绿素含量,影响并破坏光合系统^[35]。此外,植物吸收过量的镉会诱导植物产生过氧化氢类物质,对植物细胞产生毒害,导致酶活性丧失,生物膜破坏或生物氧化胁迫^[36-37]。同样的植物也会产生相应的缓解机制,例如产生超氧化物歧化酶等消除植物细胞中过多的过氧化物,上调或下调相关基因表达或是合成与重金属结合的金属硫蛋白和螯合蛋白等^[38]。

在本试验中,土壤镉含量越大,龙葵吸收的镉也增多,而镉也会对龙葵的生理生长和光合特性产生较显著影响,随着镉龙葵体内镉含量积累,过量的镉可能减弱细胞分裂增长从而影响龙葵的株高、根长和生物量等生理指标。龙葵叶片收到镉胁迫,PS II 反应系统中初始荧光水平显著增大,最大原初光能转化效率、最大电子传递速率显著降低,这说明 PS II 反应系统遭受破坏或可逆失活。同样,植物捕光色素吸收光能后以热的形式耗散过剩刺激能的能力也显著上升,它以这种形式来缓解镉对植物体的损伤。试验中龙葵体内镉含量的积累还导致植物细胞的氧化胁迫,使植物体内产生过多的活性氧和 MDA,损伤植物 DNA、膜脂蛋白等,加速细胞衰老和

硫蛋白能与有毒重金属离子结合^[31]。Real-time PCR 实时监测龙葵中与镉吸收转运有关基因(P type - ATPase, HVMT-1, HVMT-3, HVMT-4)的表达。不同镉含量土壤中龙葵的四种镉转运基因表达具有相似性,镉含量越高、基因表达增强,对镉的吸收也增多,尾矿 > 矿区 > 矿区边缘 > 矿区周边农田 > 市内 > 对照组(图 5)。



凋亡^[4,39-40]。然而当龙葵受到镉胁迫时,立即合成各种抗氧化酶,如 SOD、CAT、POD,这些酶能有效地将植物细胞内的过氧化物还原成 H_2O ,缓解过氧化物过多引起的损伤。比较 8 月份收获的龙葵叶片中各镉转运基因的表达水平差异,与重金属镉转运有关的基因(P type - ATPase)及合成金属硫蛋白有关基因(HVMT-1, HVMT-3, HVMT-4)都随镉的积累明显上调,这与重金属镉的诱导有关,龙葵通过上调镉转运基因的表达,更有效率地吸收土壤的养分及重金属离子,导致龙葵体内镉的快速积累。另一方面,又通过上调合成金属硫蛋白相关基因表达,快速合成金属硫蛋白螯合重金属镉离子,缓解减弱镉对龙葵的损伤。

龙葵通过自身精细的调节,一边有效吸收富集土壤中的镉,一边又快速合成相关蛋白消除或减弱镉对自身的伤害,虽然植物抗镉胁迫的机理已取得了阶段性的进展^[41-42],但是还有许多细节的调控不清晰,目前未发现植物体内特异转运重金属镉的蛋白的相关报道,龙葵对镉吸收及抗性精细调控信号通路也不完善,这都是未来要努力的方向。本研究针对超富集植物龙葵在对镉污染响应及土壤的修复有良好的效应,对植物修复土壤中有害重金属有借鉴意义。

参考文献:

- [1] 周涛发,李湘凌,袁峰,等. 金属矿区土壤重金属污染的植物修复研究现状[J]. 地质论评,2012,54(4):515-522.
- [2] 王崇臣,王鹏,黄忠臣. 盆栽玉米和大豆对铅、镉的富集作用研

- 究[J]. 安徽农业科学,2008,36(24):10383-10383,10386.
- [3] 陈圣安. 镉污染对水稻生理生化的影响[J]. 农技服务,2011,28(7):1033-1035.
- [4] Zeng X W, Qiu R L, Ying R R, et al. The differentially - expressed proteome in Zn/Cd hyperaccumulator *Arabis paniculata* Franch. in response to Zn and Cd[J]. Chemosphere,2011,82(3):321-328.
- [5] 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.
- [6] Satarug S, Baker J R, Urbenjapol S, et al. A global perspective on cadmium pollution and toxicity in non - occupationally exposed population[J]. Toxicology Letters,2003,137(1/2):65-83.
- [7] 秦 丽, 祖艳群, 等. 镉对超级累植物续断菊生长生理的影响[J]. 农业环境科学学报,2010,29(1):48-52.
- [8] 刘建新. 镉胁迫下玉米幼苗生理生态的变化[J]. 生态学杂志, 2005,24(3):265-268.
- [9] 魏树和, 周启星, 王 新, 等. 杂草中具重金属超积累特征植物的筛选[J]. 自然科学进展,2003,13(12):29-35.
- [10] 周乃元, 王仁武. 植物修复——治理土壤重金属污染的新途径[J]. 中国生物工程杂志,2002,22(5):53-57.
- [11] Zhang Y, Peng B Z, Gao X, et al. Degradation of soil properties due to erosion on sloping land in southern Jiangsu Province, China[J]. Pedosphere,2004,14(1):17-26.
- [12] Glass D J. 1999. U. S. and International Markets for Phytoremediation,1999-2000[R].
- [13] Susarla S, Medina V F, Mccutcheon S C. Phytoremediation; an ecological solution to organic chemical contamination[J]. Ecological Engineering,2002,18(5):647-658.
- [14] 张 晶, 苏德纯. 不同镉污染农田土壤上秸秆和炭化秸秆分解动态及其对土壤镉的吸附特征[J]. 环境工程学报,2013,7(10):4097-4102.
- [15] 孟令阳, 辛术贞, 苏德纯. 不同惰性有机碳物料对土壤镉赋存形态和生物有效性的影响[J]. 农业环境科学学报,2011,30(8):1531-1538.
- [16] 周建斌, 邓丛静, 陈金林, 等. 棉秆炭对镉污染土壤的修复效果[J]. 生态环境,2008,17(5):1857-1860.
- [17] Li H S. The principle and technology of plant physiological and biochemical experiments[M]. Beijing: Higher Education Press,2005.
- [18] Zhang H, Jiang Y, He Z, et al. Cadmium accumulation and oxidative burst in garlic (*Allium sativum*) [J]. Journal of Plant Physiology, 2005,162(9):977-984.
- [19] Heyno E, Klose C, Krieger - Liskay A. Origin of cadmium - induced reactive oxygen species production; mitochondrial electron transfer versus plasma membrane NADPH oxidase[J]. New Phytologist,2008,179(3):687-699.
- [20] Mijaljica D, Prescott M, Devenish R J. Microautophagy in mammalian cells; revisiting a 40 - year - old conundrum[J]. Autophagy, 2011,7(7):673-682.
- [21] Mithofer A, Schulze B, Boland W. Biotic and heavy metal stress response in plants; evidence for common signals[J]. FEBS Letters, 2004,566(1/2/3):1-5.
- [22] Shapiguzov A, Vainonen J P, Wrzaczek M, et al. ROS - talk - how the apoplast, the chloroplast, and the nucleus get the message through [J]. Frontiers in Plant Science,2012,3:292-305.
- [23] 王宇涛, 陈志勇, 曾琬琳, 等. 拟南芥对镉胁迫的生理响应[J]. 华南师范大学学报:自然科学版,2014,46(2):99-107.
- [24] 薛 鑫, 张 芊, 吴金霞. 植物体内活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用[J]. 生物技术通报,2013(10):6-11.
- [25] Qin R, Jiang W S, Liu D H. Cadmium can induce alterations in the cellular localization and expression of three major nucleolar proteins in root tip cells of *Vicia faba*[J]. Plant and Soil,2013,368(1/2):365-373.
- [26] Alscher R G, Erturk N, Heath L S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants [J]. Journal of Experimental Botany,2002,53(372):1331-1341.
- [27] Gao C H, Hu J, Zhang S, et al. Association of polyamines in governing the chilling sensitivity of maize genotypes [J]. Plant Growth Regulation,2009,57(1):31-38.
- [28] Schützendübel A, Schwanz P, Teichmann T, et al. Cadmium - induced changes in antioxidative systems, hydrogen peroxide content, and differentiation in Scots pine roots[J]. Plant Physiology,2001,127(3):887-898.
- [29] Nickson R, McArthur J, Burgess W, et al. Arsenic poisoning of Bangladesh ground water[J]. Nature,1998,5:395-398.
- [30] Malgorzata W, Jacob V, Anna T. Cadmium tolerance in *Thlaspi caerulescens* L. Growth parameters, metal accumulation and phytochelatin synthesis in response to cadmium [J]. Environmental and Experimental Botany,2005,53:151-161.
- [31] 魏树和, 周启星, 王 新. 超积累植物龙葵及其对镉的富集特征[J]. 环境科学,2005,26(3):167-171.
- [32] Dally H, Hartwig A. Induction and repair inhibition of oxidative DNA damage by nickel(II) and cadmium(II) in mammalian cells [J]. Carcinogenesis,1997,18(5):1021-1026.
- [33] Song W Y, Sohn E J, Martinoia E, et al. Engineering tolerance and accumulation of lead and cadmium in transgenic plants[J]. Nature Biotechnology,2003,21(8):914-919.
- [34] Sanità Di Toppi L, Gabbriellini R. Response to cadmium in higher plants [J]. Environmental and Experimental Botany,1999,41(2):105-130.
- [35] Schützendübel A, Polle A. Plant responses to abiotic stresses; heavy metal - induced oxidative stress and protection by mycorrhization [J]. Journal of Experimental Botany,2002,53(372):1351-1365.
- [36] Cai Y, Cao F, Cheng W, et al. Modulation of exogenous glutathione in phytochelatin and photosynthetic performance against Cd stress in the two rice genotypes differing in Cd tolerance[J]. Biological Trace Element Research,2011,143(2):1159-1173.
- [37] Das P, Samantaray S, Rout G R. Studies on cadmium toxicity in plants; a review[J]. Environmental Pollution,1997,98(1):29-36.
- [38] Guo W J, Meentem M, Goldsbrough P B. Examining the specific contributions of individual *Arabidopsis* metallothioneins to copper distribution and metal tolerance [J]. Plant Physiology,2008,146(4):1697-1706.
- [39] 陈圣安. 镉污染对水稻生理生化的影响[J]. 农技服务,2011,28(7):1033-1035.
- [40] 李梦梅, 龙明华. 植物抗镉胁迫的研究综述[J]. 广西农业科学,2005,36(4):319-322.
- [41] 李开军. 常见重金属土壤污染及植物修复研究进展[J]. 绿色科技,2011(12):132-135.
- [42] Roossens N H, Leplae R, Bernard C, et al. Variations in plant metallothioneins; the heavy metal hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* as a study case[J]. Planta,2005,222(4):716-729.