

植物镉忍耐的分子机理*

徐正浩^{1,2*} 沈国军² 诸常青³ 徐林娟¹ 何勇¹ 俞谷松²⁽¹⁾ 浙江大学生物系统工程与食品科学学院, 杭州 310029; ⁽²⁾ 绍兴市越城区农业技术推广中心, 绍兴 312000; ⁽³⁾ 绍兴市常青园林工程有限公司, 绍兴 312000)

【摘要】 Cd是植物非必需的微量元素,对植物有很强毒性。Cd抑制植物细胞生长,抑制氧化磷酸化,引发氧化胁迫,影响光合作用,损伤核仁和影响质膜ATP酶活力。一些耐Cd植物通过诱导形成螯合肽、金属硫蛋白、植物应激蛋白等抵御Cd毒,也有耐Cd植物则通过细胞壁固定、液泡分隔、腺体分泌等途径来抵御Cd毒。植物螯合肽合成酶(PCS)相关的一些基因已得到克隆。金属硫蛋白(MT)的克隆基因导入植物,使植物对Cd毒性抗性增加;植物胁迫蛋白可提高植物对Cd毒性抗性,Zn转运蛋白可运转Cd。修饰基因则通过影响主要基因提高植物对Cd的忍耐能力。野生型植物耐Cd毒是多基因控制的,而植物短期的Cd忍耐,则仅受一个或少几个基因控制。

关键词 Cd 毒性 忍耐 克隆 转基因植物

文章编号 1001-9332(2006)06-1112-05 中图分类号 Q945 文献标识码 A

Molecular mechanisms of plant resistance to cadmium toxicity. XU Zhenghao^{1,2}, SHEN Guojun², ZHU Changqing³, XU Linjuan¹, HE Yong¹, YU Gusong² (¹College of Biosystem Engineering and Food Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; ²Extension Center of Agricultural Technique of Yuecheng District, Shaoxing 312000, China; ³Changqing Garden Limited Company, Shaoxing 312000, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2006, 17(6): 1112 ~ 1116.

Cadmium (Cd) is a non-essential trace element for plants, and has strong toxicity at low concentrations. It can suppress the elongation growth of plant cell, inhibit oxidative mitochondrial phosphorylation, induce oxidative stress, inhibit the activities of several antioxidative enzymes, affect photosynthesis by inhibiting ferrous reductase or damaging photosynthesis apparatus, and cause the alteration of chromatin and the change of plasma membrane ATPase activity. In response to Cd stress, the cells of cadmium-resistant plant species can produce a number of proteins such as phytochelatins, metallothioneins and stress proteins to detoxify Cd ions, and efficiently repair Cd damage. The plant cells can also resort to other defense systems to detoxify Cd ions, e. g., the immobilization of Cd by cell wall, exclusion of Cd through the action of plasma membrane, compartmentalization of Cd by vacuolar, and release of plant glands. The phytochelatin synthase (PCS) genes of *Arabidopsis*, wheat and *Schizosaccharomyces pombe* had been identified by using different approaches, and the metallothioneins (MT) in plants was also identified recently. By introducing animal MT genes, transgenic plants could increase the resistant ability to Cd toxicity. Subjected to Cd, plant cells often start to synthesize stress proteins such as heat shock proteins, and the plants having been transformed the stress protein genes could enhance their resistant capacity to Cd ions. It was reported that zinc (Zn) ion-transporting proteins could also transport Cd ion. Some minor genes not conferring tolerance on their own could modify the major gene(s), and enhance Cd tolerance. Cd detoxification in wild type plants could be a complex phenomenon, probably under polygenic control to Cd, while acute Cd stress seemed to be a simpler mechanism, apparently involving only one or a few specific major genes.

Key words Cadmium (Cd), Toxicity, Resistance, Clone, Transgenic plant.

1 引言

Cd在元素周期表中与植物必需微量元素Zn同族,位于ⅡB族,是一种灰色有光泽的重金属。Cd在自然界中分布很广,在地壳中Cd含量为0.15~0.20 mg kg⁻¹,在海水中为1.1×10⁻⁴ mg kg⁻¹,在河流湖泊中为1.0×10⁻⁴~10.0×10⁻⁴ mg kg⁻¹,在空气中为2.0×10⁻⁶~5.0×10⁻⁶ mg kg⁻¹,在土壤中为0.1~1 mg kg⁻¹。在通常情况下,植物中Cd含量都很低,不超过1 mg kg⁻¹。植物中Cd含量受许

多因素影响,如土壤的pH值、植物种类及部位。

Cd具有很强的毒性。其毒性取决于接触剂量、接触时间、进入人体的途径和方式等。Cd的半衰期约10~30年,甚至更长,在人体内排泄十分缓慢,是最易在体内蓄积的有毒物质。Cd污染不仅使土壤肥力退化,作物产量和品质下降,并水环^①而且通过食物链进入人体时,就会直接影响和

* 中国博士后科学基金资助项目(2003034522)。

** 通讯联系人。E-mail: xzh640909@sohu.com

2005-01-20收稿,2006-03-05接受。

危及人类健康^[31,32,41,45]. Cd 污染具有隐蔽性、长期性和不可逆性^[33,34]. 因此, Cd 污染一直是科学界重视的研究课题. 另一方面, 目前世界上 Cd 的供应远远不足^[10,11]. 因此, 如何将 Cd 从污染环境中进行提取、提炼, 使其由毒性物质变为应用于为人类谋福利所需要物质, 是当前 Cd 污染治理中又一个重要课题.

自新西兰科学家 Brooks 等^[3]于 1977 年首先提出超积累植物概念和 Chaney^[7]于 1983 年提出利用超积累植物清除土壤重金属污染设想以来, 世界上已发现了 450 多种超积累植物. 到目前为止所发现的超积累植物尚存在着植株体生物量小, 生长周期长, 生物富集系数和效率较小等不足, 从而限制了超积累植物在去除土壤重金属污染中的作用. 因此, 利用生物技术分离、鉴定和克隆植物 Cd 超积累相关基因, 并导入生物量高和生长快的植物中, 培育超积累的超积累植物, 使污染土壤重金属成为可利用的重金属元素, 是提高植物 Cd 修复能力的途径之一. 本文是 1999 年与 Cd 在植物体内积累有关的一些基因得到克隆以来, 植物对 Cd 耐受分子机理研究进展.

2 植物 Cd 耐受的生理基础

2.1 植物受 Cd 毒害的一些症状

虽然 Cd 不是植物生长必需元素, 但是当 Cd 在环境中积累到一定高水平时, Cd 很容易被植物的根系吸收, 并可能转运到植物的地上部分^[54]. 植物在遭受 Cd 毒害时, 会表现出一些典型症状. Cd 使叶缘变褐色, 叶片失绿, 叶柄叶脉变红, 叶片卷曲, 根系短粗、变褐; Cd 抑制水稻根系和地上部分生长, 减少分蘖, 降低茎秆的输导能力(通过破坏木质部组织)^[55]. 对 Cd 敏感作物有豆科作物(*Glycine max*)、菠菜(*Spinacia oleracea*)、萝卜(*Raphanus sativas*)、水稻(*Oryza sativa* L)、胡萝卜(*Daucus carot*)和燕麦(*Avena sativa*)等^[55].

2.2 Cd 对植物的毒性机理

Cd 对植物的毒害作用包括许多方面. 例如, Cd 通过不可逆地抑制质子泵, 影响细胞生长^[50,56]; Cd 抑制硝酸还原酶活力, 减少 N 吸收和传导^[40,57]; Cd 增加 H⁺ 在线粒体内膜通透性, 抑制氧化磷酸化^[43]; Cd 抑制几种抗氧化酶活力, 引发氧化胁迫^[54]; Cd 干扰保卫细胞中 K⁺、Ca²⁺ 和 ABA 移动, 抑制气孔开度^[5,22]; Cd 损伤光合器官, 使 Fe²⁺ 匮乏, 增加非光化学猝灭, 从而影响光合作用^[37,38,50]; Cd 改变 RNA

合成, 抑制核糖核酸酶活性, 导致核仁损伤^[22]; Cd 显著减少 H⁺/K⁺ 交换, 影响质膜 ATP 酶活力. Cd 还通过干扰水分代谢、降低叶绿素含量、改变细胞膜透性、与蛋白质产生巯基作用、竞争代谢活性部位、代换必需营养元素、改变 DNA 的构象等对植物产生毒性作用^[53,55].

2.3 植物对 Cd 毒害的消除方式

尽管 Cd 对植物具有毒性作用, 但是有一些植物在 Cd 的选择压力下, 对 Cd 形成了体内解毒方式(如形成螯合肽、金属硫蛋白等植物应急蛋白)^[42], 也有植物通过细胞壁、液泡、腺体等抵御 Cd 的毒性. 植物通过根系分泌物络合 Cd^[41]; 通过叶尖和叶片积累, 腺体分泌排除 Cd 毒^[47]; 通过细胞膜、核酸和蛋白质等结合 Cd 离子, 降低其生物活性, 钝化 Cd 离子^[53]. Cd 与液泡内有机酸结合, 降低 Cd 的生物毒性^[15,16,48]. 在 *Thlaspi caerulescens* 中, Cd 主要分布在质外体中, 从而通过细胞壁沉淀被排除体外^[5,13]. 植物螯合肽中 Cys 巯基能与 Cd 螯合, 形成各种络合物, 从而排除 Cd 毒^[54]. 植物还通过金属硫蛋白残基上的巯基与 Cd 结合, 形成无毒化合物^[1,9,28].

3 植物 Cd 耐受的分子机理

3.1 已克隆的植物螯合肽合成酶(PCS)合成相关基因

PCS 不是基因直接编码翻译产物, 而是重金属诱导产生的 PCS 经谷胱甘肽 GSH 由 PC 合成酶催化合成. 目前 PCS 的克隆基因见表 1. 这些克隆基因中, At PCS1、Se PCS1 和 TaPCS1 编码的蛋白质有 40%~50% 的相似序列, 它们的分子量为 50~55 KD.

尽管可采用 PCS 分离、克隆等手段获得 PCS 生物合成中的相关基因, 但由于 PCS 不是基因直接编码的产物, 因此获得的克隆基因导入植物体后其表达仍然受到外界 Cd 胁迫的影响.

3.2 金属硫蛋白(MT)克隆基因

金属硫蛋白(MT)为一组富含 Cys 的低分子量金属结合蛋白, 其对 Cd 的螯合能力远远大于 GSH、柠檬酸盐. Cd 胁迫能诱导真菌、动物、细菌产生 MT. Cd 与 MT 上的 Cys 残基上的巯基结合, 产生无毒化合物.

从动物、大肠杆菌和蝇子草等中得到克隆基因, 导入到花椰菜、敏感型酵母以及藻类中, 能明显提高它们对 Cd 的耐性和抗性^[1,9].

表 1 已克隆的与植物螯合肽合成酶(PCS)合成相关的基因
Table 1 Genes involved in enzymes of PCS synthesis cloned

生物材料 Biological materials	酶基因 Enzyme genes	基因功能 Functions of the genes	参考文献 References
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	At PCS1(或称 CAD1) At PCS1(also called CAD1)	编码合成 PCS Encoding the synthesis of the PCS	[20, 21, 49]
粟酒裂殖酵母 <i>Schizosaccharomyces pombe</i>	Se PCS1	编码合成 PCS Encoding the synthesis of the PCS	[20, 21]
小麦 <i>Triticum aestivum</i>	TaPCS1	编码合成 PCS Encoding the synthesis of the PCS	[8, 9]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	mt 1	编码膜主动运输转运蛋白 Gene encoding the active transport proteins	[5, 6]
拟南芥 <i>A. thaliana</i>	mt 2	编码线粒体物质氧化还原酶 Gene encoding the active transport enzyme in mitochondrial	[5, 6]

目前已经证明植物体中存在 MT, 并已发现 50 多种 MT^[28]. 由于 MT 是由基因直接编码的, 因此可将 MT 的克隆基因直接转入植株中, 然后用转基因植物修复 Cd 污染土壤. PCS 含有酰氨基, 不可能直接由基因编码合成, 所以需要通过其他途径提高植物 PCS 的合成. 从转基因烟草对 Cd 的忍耐和细胞学研究来看, 转基因烟草对 Cd 的高度抗性是基因表达的结果, 其体内染色体畸变率明显低于对照株^[35]. 转基因植株对 Cd 的解毒方式除了形成结合态 Cd 外, MT 还可能作为某种结构的蛋白到某种通道蛋白或离子泵的作用, 有定向运输 Cd 的功能, 将其运输到液泡中.

3.3 其他胁迫蛋白克隆基因

胁迫蛋白也称逆境蛋白, 是指逆境(包括温度、缺氧、盐分胁迫、养分胁迫、病原菌、紫外辐射及化学物质等)诱导基因表达发生改变后所合成的蛋白质^[27]. 植物胁迫蛋白中, 对热激蛋白、低温胁迫蛋白、干旱胁迫蛋白及盐胁迫蛋白等已有大量研究, 而对植物养分胁迫蛋白的研究报道较少. 在众多逆境条件下, 植物的基因表达发生改变, 一些正常基因关闭, 而一些与适应性有关的基因启动表达, 表现正常合成受阻, 逆境蛋白被诱导合成^[38]. 植物受逆境胁迫时, 相关蛋白的合成对植物适应逆境是十分重要的^[4]. 植物热激蛋白能诱导植物对重金属抗性增加^[36]. 一些并不结合重金属的胁迫蛋白的合成, 对植物提高抗重金属胁迫能力有重要作用. 目前, 已获得了一些胁迫蛋白的 cDNA 克隆^[6].

随着植物基因组和蛋白质组计划的实施和完成, 将建立新的基因组数据库和蛋白质数据库. 利用生物信息学研究方法和手段, 从基因筛选和表达谱分析中获得信息, 可快速地分离和鉴定与逆境胁迫有关的候选蛋白和候选基因. 弄清与逆境胁迫适应性和耐受性相关的蛋白和基因功能, 就可以在基因组和蛋白质组水平上综合地理解植物对逆境胁迫的生理和生化基础. 然后, 利用来自模式生物的信息, 用遗传工程的方法, 合理地操纵和优化逆境胁迫耐受性状, 以改善作物的挂产力^[30].

3.4 通道蛋白克隆基因

已克隆的一个 Zn 通道蛋白基因(ZNT1)能调节 Zn 的吸收和运输, 同时也能在植物体中作为 Cd 的运输通道蛋白^[19, 25]. 重金属通道蛋白在重金属胁迫下, 可能具备同时运转多个重金属的作用, 但目前这方面的研究还有待于深入.

3.5 修饰基因

外界逆境环境影响将导致更多基因扩散来改良和提高抗性. 例如, 一些修饰基因本身无耐性, 通过改变有明显作用的主要基因来提高它们对耐性的影响^[22].

3.6 植物耐 Cd 毒的基因控制

大多数 Cd 研究是在 Cd 浓度很高的条件下进行的研究, 属于短期的 Cd 胁迫研究, 而在野生条件下, Cd 胁迫往往是浓度不太高和要求忍耐时间长^[43]. 这两种胁迫环境耐 Cd 毒的基因控制表现为: 野生型植物耐 Cd 毒可能是

十分复杂的, 是多基因控制的. 植物对 Cd 的短期忍耐可能是较为简单的机理, 仅受一个或少几个基因控制^[43].

植物利用微生物耐 Cd 基因的遗传工程

有关用转基因植物以及微生物提高植物对 Cd 的抗性和治理 Cd 污染土壤方面国内外有许多研究报道^[9]. 如何利用微生物对 Cd 的抗性来治理 Cd 污染土壤等问题是 Cd 污染治理的重要内容. 在微生物抗 Cd 机理及构建耐 Cd 基因工程菌上已有重要的研究进展^[12, 13].

4 研究展望

污染环境的 Cd 主要来自矿山、冶炼、电机和电镀等行业, 以及 Cd 化工企业所排放的“三废”和农业面源污染等. 传统的 Cd 污染土壤的修复技术(如客土法、翻土法、深耕法、施用非毒性改良剂法、电化学法、化学冲洗法等)都存在一些不可弥补的缺陷^[39]. 例如, 非毒性改良剂受环境干扰很大; 翻土法对土壤的修复效率低, 还易造成二次污染, 并且耗资巨大, 一英亩污染土壤需花费 0.8 × 10⁶ 美元进行翻土处理; 化学冲洗法要求技术高, 也易产生二次污染, 且治理不彻底^[46].

重金属污染土壤的修复作为一种绿色生物技术^[51, 52], 已被世界迅速接受^[6, 14, 24]. 其原理是用超积累植物从土壤中吸收并积累超水平重金属, 连续种植并多次刈割, 移走植物地上部, 以除去土壤中的重金属.

近年来已经筛选出能吸收、转移和耐重金属的许多作物与草类, 主要工作集中在十字花科植物上^[26]. 但这些植物有以下不足: 经常是只能积累某些元素, 生长缓慢, 且生物量低^[4]. 已发现的 Cd 超积累植物有 2 种: 一种为十字花科的 *Thlaspi caerulescens*, 其地上部积累的 Cd 可达 1 800 mg · kg⁻¹^[1-3]; 另一种为堇菜属的斑山堇菜(*Viola baoshanensis*)^[29], 其地上部分 Cd 平均含量为 1 168 mg · kg⁻¹, 地上与地下 Cd 含量比值平均为 1.32, 生物富集系数平均为 2.38. 但这 2 种植物生长缓慢, 植株矮小, 地上部生物量小, 在实际应用中受到很大的限制^[29, 30].

由于寻找野生超积累植物的局限性, 用突变育种技术培育超积累植物将是今后 Cd 超积累研究的重要方向. 目前, 用诱变技术培育超积累突变体主要集中在拟南芥突变体的培育上. 拟南芥基因组仅 10⁴ kb 左右, 碱基序列也已基本清楚, 获得的目标突变体容易把特性基因分离、克隆出来, 可获得转基因植株. 筛选突变体可以产生有用的超积累植物. 如豌豆的突变体是单基因突变, 积累的铁比野生型高 10 ~ 100 倍^[18].

超积累植物对重金属的富集能力比普通植物高几十倍到几百倍. 提高生长速度快、生物量大、植物对重金属耐性和富集量的重要方法是将基因技术应用于植物修复研究. 基因技术应用于植物修复将成为今后植物修复领域研究的一个重要方向, 并可能取得重大突破^[23].

番茄等植物引入 Mts 基因后, 可提高植物组织中金属离子含量, 能明显提高植物对 Cd、Cu 等的耐性或增加对

它们吸收。A. thaliana 经转基因后, 对 Cu 吸收能力提高 7 倍^[17, 21, 23]。动物、植物和真菌中螯合素合成酶转基因植物能合成含量较高的螯合素, 并提高植物对 Cd 的耐性和积累^[33]。

基因改造技术是指通过基因工程手段来提高生物对污染物分解能力。美国华盛顿大学曾把人体细胞色素 P 450 氯基因转移到烟草中, 由于人体细胞色素 P 具有强氧化卤素有机物的能力, 结果被改造烟草分解三氯乙烯的速度比对照高 1640 倍^[11]。日本电力中央研究所近来开发一种转基因烟草, 它从土壤中大量吸收 Cd, 其吸收 Cd 的能力是普通烟草的 2.5 倍左右。

植物修复技术是利用植物对重金属的忍耐和富集能力, 并结合与其共生微生物体系, 实现对重金属污染环境的修复。用植物修复技术治理重金属污染, 成本低, 增加了环境美学价值, 提高了污染土壤的有机质含量和土壤肥力, 使地表长期稳定, 而且可从积累植物中回收重金属, 所以具有良好的应用前景。

参考文献

- An Z-Z (安志装), Wang X-C (王校常), Yan W-D (严蔚东), et al. 2001. Phytochelatin and its adaptive mechanism under heavy metal stress. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), **37** (5): 463 ~ 467 (in Chinese)
- Brooks RR. 1998. General introduction. In: Brooks RR ed. *Plants That Hyperaccumulate Heavy Metals*. Wallingford, U. K.: CAB International.
- Brooks RR, Lee J, Reeves RD, et al. 1977. Detection of nickeliferous rocks by alysis of herbarium species of indicator plants. *J Geochim Exp*, **7**: 49 ~ 57
- Brown SL, Chaney RL, Angle JS, et al. 1994. Zinc and cadmium uptake by *Thlaspi caerulescens* and *Silene cucubalis* in relation to soil metals and soil pH. *J Environ Qual*, **23**: 1151 ~ 1157
- Cai B-S (蔡保松), Lei M (雷梅), Chen T-B (陈同斌), et al. 2003. Phytochelatin and their roles in phyto-tolerance to heavy metals: A review. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **23** (10): 2125 ~ 2132 (in Chinese)
- Chai T-Y (柴团耀), Zhang Y-X (张玉秀), Gerard B. 1998. Heavy metal-responsive genes in kidney bean: Cloning of cDNA and gene expression analysis. *Acta Phytohytol Sin* (植物生理学报), **24** (4): 399 ~ 404 (in Chinese)
- Chaney RL. 1983. Plant uptake of inorganic waste constituents. In: Parr JF ed. *Land Treatment of Hazardous Wastes*. New Jersey, USA: Noyes Data Corporation, Park Ridge. 50 ~ 76
- Clemens S, Kim EJ, Numamnd D. 1999. Tolerance to toxic metals by a gene family of phytochelatin synthases from plants and yeast. *EMBO J*, **18**: 3325 ~ 3333
- Di L-J (狄利俊), Xu X-D (徐旭东), Kong R-Q (孔任秋). 2003. PpsbA-driven expression of MT-like protein gene smtA in Anabaena and increase in tolerance to Cd. *Acta Hydrobiol Sin* (水生生物学报), **27** (5): 551 ~ 553 (in Chinese)
- Dong Y (东元). 2004. Analyses on the cadmium need in the world. *World Nonferrous Metals* (世界有色金属), **4**: 37 ~ 38 (in Chinese)
- Doty SI, Sheng TQ, Wilson AM. 2000. Enhanced metabolism of halogenated hydrocarbons in transgenic plants containing mammalian cytochrome P450E1. *Proc Nat Acad USA*, **97**: 6287 ~ 6291
- Duan X-J (段学军), Min H (闵航), Lü W-P (吕文平), et al. 2004. Cloning and expression of the cadmium resistant determinant czcC in Escherichia coli. *Acta Microbiol Sin* (微生物学报), **44** (4): 461 ~ 464 (in Chinese)
- Dushenkov SPBA, Kumar N, Motto H, et al. 1995. Rhizofiltration: The use of plants to remove heavy metals from aqueous streams. *Environ Sci Technol*, **29**: 1239 ~ 1245
- Ellis MH, Dennis ES, Peacock WJ. 1999. Arabidopsis roots and shoots have different mechanism for hypoxic stress tolerance. *Plant Physiol*, **119**: 57 ~ 64
- Franceschi VR. 1987. Oxalic acid metabolism and calcium oxalate formation in *Lemna minor*. *Plant Cell Environ*, **10**: 97 ~ 106
- Franceschi VR, Schueren AM. 1986. Incorporation of strontium into plant calcium oxalate crystals. *Protoplasma*, **130**: 199 ~ 205
- Goto F, Yoshihara T, Shigemoto N. 1999. Iron fortification of rice seed by the soybean ferritin gene. *Nat Biotechnol*, **17**: 282 ~ 286
- Grusak MA. 1994. Iron transport to developing ovules of *Pisum sativum* L. Seed import characteristics and phloem iron-loading capacity of source region. *Plant Physiol*, **104**: 649 ~ 655
- Guerinot ML, Eide D. 1999. Zeroing in on zinc uptake in yeast and plants. *Curr Opin Plant Biol*, **2**: 244 ~ 249
- Ha SB, Smith AP, Howden R. 1999. Phytochelatin synthase gene from Arabidopsis and the yeast *Schizosaccharomyces pombe*. *Curr Opin Plant Cell*, **11**: 1153 ~ 1163
- Hasegawa I. 1997. Genetic improvement of heavy metal tolerance in plants by transfer of the yeast metallothionein gene (CUP). *Plant Soil*, **196**: 277 ~ 281
- Jing H-M (荆红梅), Zheng H-L (郑海雷), Zhao Z-Q (赵中秋), et al. 2001. Progresses of plants response to cadmium. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **21** (12): 2125 ~ 2130 (in Chinese)
- Karenlampi S. 2000. Genetic engineering in the improvement of plants for phytoremediation of metal polluted soil. *Environ Pollut*, **107**: 225 ~ 231
- Knecht JA, Baren N, Bookum MT, et al. 1995. Synthesis and degradation of phytochelatin in cadmium-sensitive and cadmium-tolerant *Silene vulgaris*. *Plant Sci*, **106**: 9 ~ 18
- Krishnamurti GSR, Cieslinski G, Huang PM, et al. 1997. Kinetics of cadmium release from soils as influence by organic acids: Implication in cadmium availability. *J Environ Qual*, **26**: 271 ~ 277
- Kumar PBA, Viatcheslav D, Happy N, et al. 1995. Phytoextraction: The use of plants to remove heavy metals from soils. *Environ Sci Technol*, **29**: 1232 ~ 1238
- Li H (李红), Kuang Y-H (邝炎华). 2001. Phosphate-stress protein and iron-stress protein in plants. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **18** (5): 571 ~ 576 (in Chinese)
- Li W-X (李文学), Chen T-B (陈同斌). 2003. Physiological and molecular biological mechanisms of heavy metal absorption and accumulation in hyperaccumulators. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14** (4): 627 ~ 631 (in Chinese)
- Liu W, Shu WS, Lan CY. 2004. *Viola baoshanensis*, a plant that hyperaccumulates. *Chin Sci Bull*, **49**: 29 ~ 32
- Liu X-Y (刘翔宇), Huang Y-B (黄玉碧). 2004. Study on protein expression in root tips of maize seedling acclimated to low oxygen stress environment. *Southwest Chin J Agric Sci* (西南农业学报), **17** (3): 318 ~ 322 (in Chinese)
- Luo Y-M (骆永明). 1999. Phytoremediation of soil heavy metal pollution. *Soils* (土壤), **21**: 261 ~ 265 (in Chinese)
- Marlowe M, Errera J, Jacobs J. 1983. Increased lead and cadmium burdens among mentally retarded children and children with borderline intelligence. *Am J Ment Defic*, **87**: 477 ~ 483
- Meager RB. 2000. Phytoremediation of toxic elemental and organic pollutants. *Curr Opin Plant Biol*, **3**: 153 ~ 162
- Michael P, Waaldes. 2000. Cadmium carcinogenesis in review. *J Inorg Biochem*, **79**: 241 ~ 244
- Mo H (莫华), Feng Y-J (冯雅君), Cui K-M (崔克明), et al. 1996. The effect of the mMT-1 transgenic tobacco on Cd tolerance and its cytological study. *Acta Bot Sin* (植物学报), **38** (11): 875 ~ 880 (in Chinese)
- Neumann D, Lichtenberger O, Gunther D, et al. 1994. Heat-shock proteins induce heavy-metal tolerance in higher plants. *Planta*, **194**: 360 ~ 367
- Plekhanov SH, Chemeris YK. 2003. Early toxic effects of zinc, cobalt and cadmium on photosynthetic activity of the green alga *Chlorella pyrenoidosa* chick Chick S-39. *Biol Bull*, **30**: 506 ~ 511

- 38 Qian Y-C (钱永常), Yu S-W (余叔文). 1989. Stress proteins in plants. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), **25** (5): 5 ~ 11 (in Chinese)
- 39 Raskin I, Smith RD, Salt DE. 1997. Phytoremediation of metals: Using plants to remove pollutants from the environment. *J Curr Opin Biol*, **8**: 221 ~ 226
- 40 Reeves RD, Baker AJM. 1984. Studies on metal uptake by plants from serpentine and non-serpentine populations of *Thlaspi goesingense* Halacsy (Cruciferae). *New Phytol*, **98**: 191 ~ 204
- 41 Roelfzems WH, Zahm-breidenbach U, Copius JHJ. 1988. Light and electron microscopic investigation of the rat placenta after cadmium administration during pregnancy. *Anat Embryol*, **178**: 345 ~ 351
- 42 Salt DE, Rauser WE. 1995. MgATP-dependent transport of phytochelatins across the tonoplast of oat roots. *Plant Physiol*, **107**: 1293 ~ 1301
- 43 Sanita di TL, Gabbriellini R. 1999. Response to cadmium in higher plants. *Environ Exp Bot*, **41**: 105 ~ 130
- 44 Shimwell DM, Laurie AE. 1972. Lead and zinc contamination of vegetation in the southern Pennines. *Environ Pollut*, **3**: 291 ~ 301
- 45 Sugiyama M. 1994. Role of cellular antioxidants in metal-induced damage. *Cell Biol Toxicol*, **10**: 1 ~ 22
- 46 Tang S-R (唐世荣), Huang C-Y (黄昌勇), Zhu Z-X (朱祖祥). 1996. Advance in phytoremediation of polluted soil. *Adv Environ Sci* (环境科学进展), **4** (6): 10 ~ 16 (in Chinese)
- 47 Tyler G. 1989. Uptake, retention and toxicity of heavy metals in lichens. *Water Air Soil Pollut*, **47**: 321 ~ 333
- 48 Van Balen E, Geijin DE, Desmet GM. 1980. Autoradiographic evidence for the incorporation of cadmium into calcium oxalate crystals. *Z Pflanzenphysiol*, **97**: 123 ~ 133
- 49 Vatamaniuk OK, Mari S, Lu YP, et al. 1999. AtPCS1, a phytochelatin synthase from Arabidopsis: Isolation and in vitro reconstitution. *Proc Natl Acad Sci USA*, **96**: 7110 ~ 7115
- 50 Wang C-C (王春春), Shen Z-G (沈振国). 2001. Uptake of Cd by three species of plants and responses of mung bean to Cd toxicity. *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), **24** (4): 9 ~ 13 (in Chinese)
- 51 Wang X-C (王校常), Shi W-M (施卫明), Cao Z-H (曹志洪). 2000. Phytoremediation of heavy metals in soil - A green and clean technique. *Acta Agric Nuc Sin* (核农学报), **14** (5): 315 ~ 320 (in Chinese)
- 52 Wei C-Y (韦朝阳), Chen T-B (陈同斌). 2001. Hyperaccumulators and phytoremediation of heavy metal contaminated soil: A review of studies in China and abroad. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **21** (7): 1196 ~ 1203 (in Chinese)
- 53 Wierzbicka M. 1986. The effect of lead on the ultrastructure changes in the root tip of onion. *Cytobiology*, **24**: 340 ~ 341
- 54 Wu F-B (邬飞波), Zhang G-P (张国平). 2003. Phytochelatin and its function in heavy metal tolerance of higher plants. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14** (4): 632 ~ 636 (in Chinese)
- 55 Zhang F-S (张福锁). 1993. Environmental Stress and Plant Breed. Beijing Agricultural Press. (in Chinese)
- 56 Zhang Y-X (张义贤). 1997. Heavy metal toxic effect on *Hordeum vulgare*. *Acta Sci Circum* (环境科学学报), **17** (2): 199 ~ 204 (in Chinese)
- 57 Zhou J-H (周建华), Wang Y-S (王永钊). 1999. Physiological studies on poisoning effects of Cd and Cr on rice (*Oryza sativa* L.) seedlings through inhibition of Si nutrition. *Chin J Appl Environ Biotechnol* (应用环境生物技术学报), **5** (1): 11 ~ 15 (in Chinese)

作者简介 徐正浩,男,1964年生,博士后,副研究员.主要从事杂草生态控制和植物矿化感作用、外来有害生物入侵机理及其治理、植物对重金属的富集积累机制和分子机理研究,发表论文20多篇. 电话: 13777460400; E-mail: xzh640909@sohu.com

责任编辑 梁仁录