

# 超积累植物修复重金属污染土壤的机理

王华, 曹启民, 桑爱云, 杨安富, 王丁忠, 秦裕波, 唐树梅\* (1. 华南热带农业大学农学院, 海南儋州 571737; 2. 中山大学环境科学与工程学院, 广东广州 510275; 3. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海南儋州 571737)

**摘要** 综述了近十几年来超积累植物吸收和贮存重金属机理方面的研究进展, 以期引起人们对该领域的重视, 并为国内在超富集植物的相关研究方面提供参考。

**关键词** 重金属; 超积累植物; 吸收机理

中图分类号 X53 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2006)22-5948-03

## Mechanisms of Hyperaccumulators Remedating Heavy-metal Contaminated Soil

WANG Hua et al (College of Agronomy, SCUIA, Danzhou, Hainan 571737)

**Abstract** In this paper, recent advances on the mechanisms of heavy metal absorption and reservation by hyperaccumulator were summarized. The purpose is to provide some reference for researchers in China.

**Key words** Heavy metal; Hyperaccumulator; Absorption mechanism

现代农业中各种农药和化肥的大量使用、汽车尾气的大量排放、城市污水和垃圾处理不当以及工业生产产生的“三废”的不合理排放, 导致土壤中重金属含量急剧增加, 土壤—植物系统中重金属污染问题日趋严重<sup>[1]</sup>。土壤重金属污染具有隐蔽性、不可逆性和后果严重等特点<sup>[2]</sup>, 治理难度大, 费用高。因此, 土壤系统中重金属的污染与治理一直是国际性的难题和热点研究问题。目前常采用的物理与化学治理技术(如客土法、淋溶法、施用化学改良剂等), 不仅费用昂贵、需要特殊仪器设备和专门技术人员, 而且大多只能暂时缓解重金属的危害, 还可能导致二次污染, 不能从根本上解决问题<sup>[3-4]</sup>。一些科学家开始探索在不破坏土壤生态环境的情况下治理重金属污染的新途径。如今已成立了一个全球土壤修复网络, 包括北美、拉丁美洲、澳大利亚、非洲、亚洲和欧洲6个区域中心, 其中一个核心任务就是利用植物—微生物系统原位治理污染环境, 也就是植物修复(Phytoremediation)<sup>[5]</sup>。根据其原理和过程, 重金属植物修复技术包括植物提取、根际过滤、植物稳定和植物挥发<sup>[4-6]</sup>。其中植物提取是最彻底、最有发展潜力的解决重金属污染的技术。其基本思路是种植超积累植物于受污染的土壤, 植物吸收重金属并将其转移到地上部, 收获植物, 焚烧后回收重金属, 从而降低土壤中重金属的含量, 实现治理目标<sup>[5-6]</sup>。

超积累植物(Hyperaccumulator)是指对重金属的吸收量超过一般植物100倍以上的植物, 超积累植物积累的Cr、Co、Ni、Cu、Pb含量一般在1000 ng/kg以上, 积累的Mn、Zn含量一般在10000 ng/kg以上<sup>[7]</sup>。这一途径具有高效低耗的特点, 已引起国际土壤—植物营养学界和环境科学界的浓厚兴趣和政府部门的高度重视, 有望成为一项具有广阔应用前景的治理重金属污染土壤的全新技术。目前, 国际上报道的超积累植物已有500多种, 我国目前发现的超积累植物有: As超积累植物蜈蚣草<sup>[8]</sup>和大叶井口边草<sup>[9]</sup>; Zn超积累植物东南景天<sup>[10]</sup>; Cd超积累植物油菜<sup>[11]</sup>、宝山堇菜<sup>[12]</sup>、龙葵<sup>[13]</sup>和东南

景天<sup>[14]</sup>; Pb超积累植物土荆芥<sup>[15]</sup>; Mn超积累植物商陆<sup>[16]</sup>, 其中东南景天是Cd和Zn两种重金属的超积累植物。

## 1 超积累植物对根际土壤中重金属的活化

**1.1 超积累植物酸化土壤中不溶态的重金属** 植物根系可以分泌质子, 从而促进植物对土壤中元素的活化和吸收。根袋(rhizobag)试验表明, 土壤中有有效Zn含量下降, 不到超积累植物*T. caerulea*吸收Zn总量的10%, 说明*T. caerulea*可以将土壤中难溶态Zn转化为有效态, 使得土壤中有有效Zn含量下降不多<sup>[17]</sup>。张淑香等研究发现, 作物根系分泌的脂肪酸在根际环境中的积累, 尤其是在还原条件下的积累会造成局部土壤酸性环境<sup>[18]</sup>。一些学者还提出超积累植物从根系分泌特殊有机物如有机酸来酸化根际重金属, 从而促进土壤重金属的溶解和根系吸收, 或者超积累植物的根毛直接从土壤颗粒上交换吸附重金属的观点。

**1.2 超积累植物螯合土壤中的重金属** 超积累植物能分泌某些金属结合蛋白和某些特殊有机酸来螯合重金属。一些单子叶植物在缺Fe条件下能释放植物高铁载体, 促进土壤Fe、Zn、Cu、Mn的溶解<sup>[19]</sup>。超积累植物也可能分泌金属结合蛋白(类似于金属硫蛋白或植物螯合肽)作为植物的离子载体, 还可能分泌某些化合物, 促进土壤中金属溶解。万敏等通过对不同镉积累类型小麦根际土壤低分子量有机酸与镉生物积累的研究, 证实了植物可以通过分泌有机酸来复合或螯合溶解土壤中的Cd<sup>[20]</sup>。

**1.3 超积累植物还原土壤中的重金属** 在根细胞质膜上的专一性金属还原酶作用下, 土壤中高价金属离子被还原, 溶解性增加。一些植物在缺铁或缺铜条件下, 根系还原Fe<sup>3+</sup>或Cu<sup>2+</sup>能力增加, 吸收Fe、Cu、Mn、Mg的能力也增加<sup>[21]</sup>。此外, Fe/Mn水合氧化物的吸附作用影响土壤中重金属的可移动性, 当这些氧化物被还原时, 则导致吸附的重金属释放<sup>[22]</sup>。

## 2 超积累植物吸收重金属的过程

**2.1 重金属跨根细胞膜运输** 根际土壤中溶解的重金属可通过质外体或共质体途径进入根系。大部分金属离子通过专一或通用的离子载体或通道蛋白进入根细胞, 该过程为一个依赖能量的饱和过程<sup>[23]</sup>。非必需的重金属可与必需金属元素竞争膜转运蛋白, 以离子态或金属螯合物形态进入根细胞。Lasat等发现超积累植物(*T. caerulea*)与非超积累植

基金项目 国家科技部科技基础性工作和社会公益研究专项(2004-D1B3J073)。

作者简介 王华(1983-), 女, 山西大同人, 硕士研究生, 研究方向: 重金属污染环境的植物修复工作。\* 通讯作者。

收稿日期 2006-08-02

物(*T. arvense*)对Zn的吸收动力学为平滑的非饱和曲线,开始为快速的线性动力学阶段,随后为较缓慢的饱和吸附阶段<sup>[24]</sup>。

此外,超积累植物对重金属的吸收具有很强的选择性,只吸收和积累生长介质中一种或几种特异性金属<sup>[25]</sup>。例如,N超积累的庭荠属植物 *Alyssum bertolonii* 的地上部分优先积累N,而对Co和Zn的积累能力差<sup>[26]</sup>。同样,Zn超积累植物 *T. caerulescens* 能够积累营养液中的Zn、Mn、Co、N、Cd和Mo,而不能积累Ag、Cr、Cu、Al、Fe和Pb<sup>[25]</sup>。解释这种选择性积累的可能机制是:在金属跨根细胞膜进入根细胞共质体或跨木质部薄壁细胞的质膜进入木质部导管时,由专一性运输体或通道蛋白调控。

**2.2 重金属在根共质体内运输及分室化** 重金属一旦进入根系,可贮存在根部或运输到地上部分。金属离子从根系表面进入根系内部可通过质外体或共质体途径,但由于内皮层上有凯氏带,离子不能通过,只有转入共质体后,才能进入木质部导管,因此重金属在内皮层的共质体内运输是其转运到地上部的限制性步骤。重金属进入根细胞质后,可以游离金属离子形态存在,但细胞质中游离金属离子过多,会对细胞产生毒害作用,干扰细胞的正常代谢,因而细胞质中重金属可能与细胞质中的有机酸、氨基酸、多肽和无机物等结合,通过液泡膜上的运输体或通道蛋白转入液泡中。但对于超积累植物,金属区隔在液泡中对其转运到地上部分是不利的,因此在超积累植物的液泡膜上,可能存在一些特殊的运输体,能把暂时贮存在液泡中的金属装载到木质部导管中。Lasat等研究表明,尽管 *T. caerulescens* 根系<sup>65</sup>Zn<sup>2+</sup>的内向流量大于 *T. arvense*,但吸收96 h后, *T. arvense* 根系积累的<sup>65</sup>Zn比 *T. caerulescens* 高29%,而 *T. caerulescens* 运输到地上部的<sup>65</sup>Zn比 *T. arvense* 高10倍,这可能是 *T. arvense* 吸收的Zn更多地被滞留在根部(可能储存在液泡中),不能被运输到地上部分<sup>[24]</sup>。他们利用<sup>65</sup>Zn的通量试验,间接研究了Zn在根细胞中的区室化,Zn外流的一级动力学可分解为3个直线阶段,依次代表从液泡、细胞质和细胞壁3个区域流出的Zn; *T. caerulescens* 与 *T. arvense* 两者根的细胞壁和细胞质中储存的<sup>65</sup>Zn<sup>2+</sup>比例相似,其流出速率( $t_{1/2}$ )也相近,但 *T. arvense* 根细胞的液泡中储存的<sup>65</sup>Zn<sup>2+</sup>比例(12%)是 *T. caerulescens* (5%)的2.4倍,其流出速率( $t_{1/2} = 260 \text{ min}$ )却比后者( $t_{1/2} = 150 \text{ min}$ )慢了近一倍<sup>[24]</sup>。由于两者根细胞的液泡Zn内流速率存在显著差异,经过46 h外流后,残留在 *T. arvense* 根系中<sup>65</sup>Zn<sup>2+</sup>比 *T. caerulescens* 高6倍,这进一步证明Zn在根系共质体内的区室化影响其在植物体内运输<sup>[24]</sup>。Vezquez等采用电子探针观察到 *T. caerulescens* 根中的Zn大部分分布在液泡中,细胞壁中相对较少<sup>[27]</sup>。而储存在液泡中的Zn比与细胞壁结合的Zn更容易被装载到木质部。

**2.3 重金属在木质部运输** 金属离子从根系转移到地上部分主要受两个过程的控制:从木质部薄壁细胞转载到导管和在导管中运输,后者主要受根压和蒸腾流的影响。目前对于阳离子在木质部的装载过程还不十分明确,但研究者一致认为,它是与根细胞吸收离子相独立的一个过程<sup>[25]</sup>。阳离子在木质部的装载可能通过阳离子-质子反向运输体、阳离子

-ATPase和离子通道<sup>[28-30]</sup>。在超积累植物中,可能存在更多的离子运输体或通道蛋白,从而促进重金属向木质部装载,但目前还缺乏直接证据。

木质部细胞壁阳离子交换量高,能够严重阻碍金属离子向上运输,故非离子态的金属螯合复合体在超积累植物体内重金属运输中有重要作用。用X射线衍射吸收精细结构分析法(EXAFS)研究,发现印度芥菜伤流液中Cd与氧或氮原子配位,表明有机酸参与了Cd在木质部的运输;但没有发现Cd与S配位,表明植物螯合肽或含巯基的配位体没有直接参与Cd在木质部的运输<sup>[31]</sup>。Kraner等认为,组氨酸与庭荠属植物超积累N有关,高浓度N(300  $\mu\text{mol}$ )处理,超积累植物 *A. lesliacum* 伤流液中组氨酸含量明显提高,而在非超积累植物 *A. montanum* 中无变化;外界提供组氨酸可以提高 *A. montanum* 耐N毒能力和促进N由根系向地上部运输<sup>[32]</sup>。但Lasat等研究发现, *T. caerulescens* 伤流液中Zn主要以水合阳离子形态运输(占79%),其余以柠檬酸结合态存在<sup>[24]</sup>。根据目前报道,有关氨基酸或有机酸等在木质部重金属的装载和运输中的作用,具有很大的推测性,需要更多的试验数据来支持。

**2.4 重金属在叶细胞中运输及分室化** Lasat等研究发现,在低Zn浓度( $\mu\text{mol/L}$ )时,超积累植物 *T. caerulescens* 与非超积累植物 *T. arvense* 相比,两者叶片的原生质中积累的Zn数量相同,而高Zn浓度(1  $\text{mmol/L}$ )时,前者积累的数量有增加趋势<sup>[24]</sup>。总体上看, *T. caerulescens* 在吸收Zn过程中,Zn穿透叶细胞中原生质膜的速率较非超积累植物高,原生质体吸收Zn的动力学为平滑的、非饱和曲线,可分为最初快速吸收和随后缓慢吸收两个阶段,分别代表质膜表面负性基团吸附的Zn和真正跨质膜进入胞质溶胶的Zn。

研究表明,在组织和细胞水平,重金属在超积累植物的叶片中都存在区隔化分布。在组织水平上,重金属主要分布在表皮细胞、亚表皮细胞和表皮毛中;在细胞水平,重金属主要分布在质外体和液泡中。利用电子探针和X射线微分析法发现, *T. caerulescens* 叶片中Zn主要以晶粒形态积累在表皮细胞和亚表皮细胞的液泡中,但目前还不明确其结构和化学组成<sup>[27]</sup>。Kpper等采用能量分散X射线分析法和单细胞液提取法,发现 *T. caerulescens* 成熟叶片中的Zn主要积累在表皮细胞,叶肉细胞含量很低,前者比后者高5~6.5倍;表皮细胞中相对含Zn量与叶细胞长度直线相关,表明表皮细胞的液泡化促进了其对Zn的优先积累<sup>[33]</sup>。

以上研究结果说明,Zn跨叶细胞膜运输并储藏到液泡中,是 *T. caerulescens* 超积累Zn的另一个重要机制。但Zn以何种形态、方式跨叶细胞质膜和液泡膜运输及其在液泡中储藏形态等内容,都有待于进一步深入研究。

### 3 超积累植物吸收重金属的分子生物学机理

超积累植物对重金属的超量吸收可能是由多基因(包括吸收和忍耐两个方面)控制的过程。Pence等在超积累植物 *Thlaspi caerulescens* 中克隆到了ZNI1基因,该基因属于ZIP基因家族并与拟南芥(*Arabidopsis*)中的ZIP4基因高度同源<sup>[34]</sup>。在缺Zn和Zn供应充足条件下,ZNI1可以在 *Thlaspi caerulescens* 的根系和叶片中高量表达;而对于非超积累植物

*Thlaspi arvense*, ZNI1 只在缺 Zn 条件下表达, Zn 供应充足时, 其表达明显受抑制。说明 ZNI1 在 *Thlaspi caerulescens* 的高量表达与 Zn 的有效性无关, 这可能是它超吸收 Zn 的主要原因。Assun o 等从超积累植物 *Thlaspi caerulescens* 中分离并克隆了 3 个 Zn 转运蛋白基因, 分别是 ZPI1、ZNI1、ZNI2 基因; 他们研究发现, 3 个 Zn 转运蛋白基因在 *Thlaspi caerulescens* 中的表达量要明显高于 *Thlaspi arvense*, 根系中 Zn 转运蛋白基因表达量与 *Thlaspi caerulescens* 富集 Zn 的能力成正相关; 并且认为 ZPI1 的过量表达可能有助于提高植株对 Zn 的耐性<sup>[35]</sup>。

Conklin 等在酵母 *Saccharomyces cerevisiae* 中发现了 CDF 家族的两个成员, Zrc1 和 Cot1 基因<sup>[36]</sup>。当 Zrc1 或 Cot1 基因过量表达时, 细胞耐 Zn 或耐 Zn 和 Co 的能力增强; 而当 Zrc1 或 Cot1 基因发生突变时, 则导致细胞对 Zn 高度敏感。Zrc1 和 Cot1 是 Zn 区室化相关蛋白, 可以把 Zn 运输到液泡中, 从而起到解毒的作用。到目前为止, 在植物中对于 CDF 家族成员的研究大多集中在拟南芥中的 ZAT 基因。Zad 等从拟南芥中分离到了 ZAT 基因, 它与哺乳动物的 Zn 转运蛋白基因 ZNI2、ZNI3 和 ZNI4 有高度同源性, 同源性达 35%~40%<sup>[37]</sup>。在高 Zn 浓度下, 当 ZAT 基因在拟南芥中过量表达时, 植株的耐 Zn 能力增强, 同时根中 Zn 的含量增加, 这表明 ZAT 蛋白可能与植物细胞重金属区室化有关。Persans 等报道从镍超积累植物 *Thlaspi goesingense* 中分离到的 CDF 家族成员 TgMTP1 属于液泡转运蛋白基因<sup>[38]</sup>。

另一类与金属离子吸收有关的蛋白是 Ntamp 家族 (Natural resistance associated macrophage proteins)。Supek 等在酵母中发现了 Ntamp 家族成员 SMF1, 它编码 Mn 转运蛋白, 这个发现使 Ntamp 家族编码植物金属转运蛋白成为可能<sup>[39]</sup>。目前关于 Ntamp 基因家族在高等植物中的功能仍不明确, Ntamp 基因与金属离子吸收的关系有待于进一步研究。

#### 4 问题与展望

尽管超积累植物在修复重金属污染土壤方面表现出很大潜力, 但仍存在许多不足: 超积累植物个体矮小, 生长缓慢, 生物量少, 修复效率低; 已发现的超积累植物多数在矿山区、成矿作用带或由富含某种或某些化学元素的岩石风化而成的地表土壤中, 因而常表现出较窄的生态适应性和特有的生态型; 处理超积累植物也是一个棘手问题, 刑前国等研究表明, 富含 Cd、Pb 的超积累植物采用焚烧、直接利用底灰来冶炼回收不可行, 烟气中的 Cd、Pb 可能产生二次污染<sup>[40]</sup>。此外, 植物器官往往会通过腐烂、落叶等途径使重金属重返土壤, 因此必须在植物落叶前收割并处理这些植物器官。

鉴于植物修复技术方面存在的诸多问题, 目前首要任务是进行全国超积累植物资源的调查、收集和筛选, 研究超积累植物的分布, 建立超积累植物数据库。在此基础上, 以建立重金属污染土壤的综合生物治理措施为目标, 进行多学科合作, 采用先进的分析仪器和技术深入研究超积累植物吸收重金属的机制。在土壤化学方面需要加强研究根际环境中超积累植物吸收高浓度条件下各种重金属的动力学过程及其影响因子; 在植物生理学方面需要阐明重金属在植物体内的运输方式、途径及其储藏机制; 在分子生物学方面需要从

超积累植物中分离重金属的载体和耐性基因, 并克隆到生物量更高的植物体内。同时, 酝酿实现该项绿色修复净化技术的开发和转让, 使污染土壤肥力和生态功能恢复, 重建以及持续利用土壤资源。

#### 参考文献

- [1] 周启星. 复合污染生态学[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1995.
- [2] 骆永明. 金属污染土壤的植物修复[J]. 土壤, 1999, 31: 261 - 265.
- [3] EBBS S D, LASAT M M, BRADY D J, et al. Phytoextraction of cadmium and zinc from a contaminated site[J]. J Environ Qual, 1997, 26: 1424 - 1430.
- [4] RASKINI, SMITH R D, SALT D E. Phytoremediation of metals: using plants to remove pollutants from the environment[J]. Current Opinion in Biotechnology, 1997(8): 221 - 226.
- [5] ADRIANO D C, WENZEL W W, BLUM W E H. Role of phytoremediation in the establishment of a global soil remediation network[C]// ADRIANO D C. Proceedings International Seminar on Use Plants for Environmental Remediation. Tokyo: Kosei kikan, 1997: 3 - 25.
- [6] SALT D E, SMITH R D, RASKINI. Phytoremediation[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1998, 49: 643 - 668.
- [7] BAKER A J M, BROOKS R R. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements[J]. Biorecovery, 1989(1): 81 - 97.
- [8] 陈同斌, 韦朝阳, 黄泽春, 等. 砷超富集植物蜈蚣草及其对砷的富集特征[J]. 科学通报, 2002, 47(3): 207 - 210.
- [9] 韦朝阳, 陈同斌, 黄泽春, 等. 大叶井口边草——一种新发现的富集砷的植物[J]. 生态学报, 2005, 22(5): 777 - 778.
- [10] 杨肖娥, 龙新宪, 倪吾钟, 等. 东南景天(*Sedumfredii* H): 一种新的锌超积累植物[J]. 科学通报, 2002, 47(13): 1003 - 1006.
- [11] 苏德纯, 黄焕忠. 油菜作为超积累植物修复镉污染土壤的潜力[J]. 中国环境科学, 2002, 22(1): 48 - 51.
- [12] 刘威, 束文圣, 蓝崇钰. 宝山堇菜(*Volva baoshanensis*) ——一种新的镉超富集植物[J]. 科学通报, 2003, 48(19): 2046 - 2049.
- [13] 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.
- [14] 熊愈辉, 杨肖娥, 叶正钱, 等. 东南景天对镉、铅的生长反应与积累特性比较[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2004, 32(6): 101 - 106.
- [15] 吴双桃, 吴晓芙, 胡白利, 等. 铝锌冶炼厂土壤污染及重金属富集植物的研究[J]. 生态环境, 2004, 13(2): 156 - 157, 160.
- [16] 薛生国, 陈英旭, 林琦, 等. 中国首次发现的锰超积累植物——商陆[J]. 生态学报, 2003, 23(5): 935 - 937.
- [17] MCCRATH S P, SHEN Z G, ZHAO F J. Heavy metal uptake and chemical changes in the rhizosphere of *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi ochroleucum* grown in contaminated soils[J]. Plant and Soil, 1997, 188: 153 - 159.
- [18] 张淑香, 高子勤. 连作障碍与根际微生态研究. 根系分泌物与酚酸物质[J]. 应用生态学报, 2000, 11(1): 152 - 156.
- [19] R MHELD V. The role of phytosiderophores in acquisition of iron and other micronutrients in grasses: An ecological approach[J]. Plant and Soil, 1991, 130: 127 - 134.
- [20] 万敏, 周卫, 林葆. 不同镉积累类型小麦根际土壤低分子量有机酸与镉的生物积累的研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(3): 331 - 336.
- [21] WELCH R M, NORVELL W A, SCHAEFER S C, et al. Induction of iron (III) and copper (II) reduction in pea (*Pisum sativum* L.) roots by Fe and Cu status: Does the root cell plasma membrane Fe (III)-chelate reductase perform a general role in regulating cation uptake[J]. Plant, 1993, 190: 555 - 561.
- [22] 杨肖娥, 龙新宪, 倪吾钟. 超积累植物吸收重金属的生理及分子机制[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(1): 8 - 15.
- [23] MARSCHNER H. Mineral nutrition of higher plants[M]. 2nd ed. USA: San Diego Academic Press, 1995.
- [24] LASAT M M, BAKER A J M, KOCHAN L V. Physiological characterization of root Zn<sup>2+</sup> absorption and translocation to shoots in Zn hyperaccumulator and non-accumulator species of *Thlaspi*[J]. Plant Physiol, 1996, 112: 1715 - 1722.
- [25] SALT D E, KRAMER U. Mechanisms of metal hyperaccumulation in plants[M]// RASKIN H, ENSLEY B D. Phytoremediation of toxic metals: Using plants to clean up the environment. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2000.
- [26] GABRIELLI R, MATTONI C, VERGNANO O. Accumulation mechanisms and heavy metal tolerance of a nickel hyperaccumulator[J]. J Plant Nutr, 1991, 14: 1067 - 1080.
- [27] VAZQUEZ M D, POSCHENRIEDER C, BARCELO J, et al. Compatibility of zinc in roots and leaves of the zinc hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* J & C Resl[J]. Bot Acta, 1994, 107: 243 - 250.

( 上接第5950 页)

- [ 28] WEGNER L H, RASCHKE K. Ion channels in the xylemparenchyma of barley roots[ J] . *Plant Physiol* ,1994,105:799 - 813 .
- [ 29] ROBERTS S K, TESTER M. Inward and outward  $K^+$  - selective currents in the plasma membrane of protoplasts from maize root cortex and stele[ J] . *Plant J* ,1995 ,8 :811 - 825 .
- [ 30] ROBERTS S K, TESTER M. Permeation of  $Ca^{2+}$  and monovalent cations through an outwardly rectifying channel in maize root stele cells[ J] . *J Exp Bot* ,1997 ,48 :839 - 846 .
- [ 31] SALT D E, WAGNER G J. Cadmium transport across tonoplast of vesicles from oat roots[ J] . *J Biol Chem* ,1993 ,268 :12297 - 12302 .
- [ 32] KRUMHOLTZ U, COTTER H J D, CHARNOCK J M, et al . Free histidine as a metal chelator in plants that accumulate nickel[ J] . *Nature* ,1996,379:635 - 638 .
- [ 33] KPPER H, ZHAO F J, MCGRATH S P. Cellular compartmentation of zinc in leaves of the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*[ J] . *Plant Physiol* ,1999 ,119 :305 - 311 .
- [ 34] PENCE NS, LARSEN P B, EBBES S D, et al . The molecular physiology of heavy metal transport in the Zn/ Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*[ J] . *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* ,2000 ,97 :4956 - 4960 .
- [ 35] ASSUNÇÃO A G L, MARTINS P D C, FOLTER S D. Elevated expression of metal transporter genes in three accessions of the metal hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*[ J] . *Plant Cell and Environment* ,2001 ,24 :217 - 226 .
- [ 36] CONKLIN D S, MCMASTERS J A, CULBERTSON M R. COPI1, a gene involved in cobalt accumulation in *Saccharomyces cerevisiae* . *Molecular Cell Biology* ,1992 ,12 :3678 - 3688 .
- [ 37] VANDER ZEE J, NEUTEBOOM L W, HINAS J E, et al . Overexpression of a zinc transporter gene from *Arabidopsis* can lead to enhanced zinc resistance and zinc accumulation[ J] . *Plant Physiol* . ,1999 ,119 :1 - 9 .
- [ 38] PERSANS M W, NEMANKA, SALT D E. Functional activity and localization of flux family members in Ni hyperaccumulation in *Thlaspi goesingens*[ J] . *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* ,2001 ,98 :9995 - 10000 .
- [ 39] SUPEK F, SUPEKOVA L, NELSON H, et al . A yeast manganese transporter related to the macrophage protein involved in conferring resistance to mycobacteria[ J] . *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* ,1996 ,93 :5105 - 5110 .
- [ 40] 刑前国, 潘伟斌. 富含Cd, Pb 植物焚烧处理方法的探讨[ J] . *生态环境* ,2004 ,13(4) :585 - 586 .