

# 镉对植物的生理生态效应的研究进展

张金彪<sup>1</sup>, 黄维南<sup>2</sup>

(1. 福建农业大学, 福州 350002; 2. 福建亚热带植物研究所, 厦门 361006)

**摘要:** 综述了镉(Cd)在植物中的积累、分布、形态和植物对镉毒害的反应及影响镉毒性因素的研究进展, 并指出存在的问题和发展前景。

**关键词:** 镉; 植物; 生理生态效应

## Advances on physiological and ecological effects of cadmium on plants

ZHANG Jin-Biao<sup>1</sup>, HUANG Wei-Nan<sup>2</sup> (*Fujian Agricultural University, Fuzhou 350002, China; 2. Fujian Institute of Subtropical Botany, Xiamen 361006*)

**Abstract:** This paper summarizes recent advances in the study of the accumulation, distribution, forms and toxicity, mechanism of Cd in plants and factors effecting Cd toxicity, and puts forward existing problems in the studies and developing projects in the future.

**Key words:** cadmium; plant; physiological and ecological effect

文章编号: 1000-0933(2000)03-0514-10 中图分类号: Q142, X171 文献标识码: A

随着采矿、冶炼以及 Cd 处理等工业的发展, Cd 污染问题日益严重<sup>[1~4]</sup>。据调查日本受 Cd 污染的农田有 314750hm<sup>2</sup>, 我国 11 个灌区遭受 Cd 污染的农田有 12 000hm<sup>2</sup><sup>[4]</sup>, 如沈阳张士灌区一闸严重污染区土壤的含 Cd 量甚至达 5~7mg/kg, 米中含 Cd 也达 1~2mg/kg<sup>[2]</sup>。Cd 是危害植物生长发育最终影响人类, 危害人体健康的有毒元素, 是毒性最强的重金属元素之一, 有关 Cd 污染对植物引起危害的问题, 已引起人们的高度重视, 这方面的研究也日趋活跃<sup>[5~10]</sup>, 很多学者从不同侧面研究了 Cd 对植物的生理生态效应, 以期促进 Cd 污染的理论研究和防治。虽然还存在一些问题有待进一步阐明, 但这方面的研究已取得很大的进展。

### 1 Cd 污染的来源

Cd 是一种稀有分散元素, 未污染土壤中 Cd 的主要来源于其成土的母质, 一般在世界范围内, 土壤中 Cd 的含量范围为 0.01~2mg/kg, 中值为 0.35mg/kg<sup>[11]</sup>, 日本和英国土壤的背景值分别为 0.413mg/kg 和 0.62mg/kg, 中国土壤的背景值则只有 0.097mg/kg, 以 95% 置信度的含量范围为 0.017~0.33mg/kg<sup>[12]</sup>; 天然水中的含 Cd 量为 0.01~3μg/L, 中值为 0.1μg/L<sup>[4]</sup>, 张立成<sup>[13]</sup>1992 年报道, 我国长江水源水的背景值为 0.010~0.202μg/L; 大气中 Cd 的平均含量为 1~50pg/L, 欧洲为 0.5~620pg/L, 北美为 1~41pg/L, 南极上空则小于 0.015pg/L, 北京西郊大气中含 Cd 量一般为 1~3pg/L, 个别最高点则达 98pg/L<sup>[4]</sup>; 大多数植物含 Cd 量在 0~1.2mg/kg 之间<sup>[14]</sup>, 苔藓植物含 Cd 量较高, 在 0.65~3.61mg/kg 之间, 种间含 Cd 量差异较大<sup>[4]</sup>, 在有 Cd 污染的地区, 植物中含 Cd 量都可能偏高, 植物受到 Cd 污染主要是由“三废”所引起。

**1.1 废气** 工业废气是造成空气 Cd 污染的主要来源。在偏远地区, 空气中 Cd 含量一般低于 1.0pg/L。但在工业区周围大气中 Cd 浓度往往较高, 在日本冶炼厂附近, 在距厂 100m, 400m, 500m 处, 曾分别测得 Cd 浓度为 500, 200, 160~320pg/L<sup>[11]</sup>, 大气中的 Cd 可以通过降雨或干沉降而进入土壤, 有一部分则直接被植物叶片所吸收, 造成污染, 在有工业污染(包括燃煤)的地区, 土壤和果树叶片都积累了大量的 Cd<sup>[15, 16]</sup>,

基金项目: 国家自然科学基金资助项目

收稿日期: 1999-11-24 修订日期: 1999-10-22

作者简介: 张金彪(1964~), 男, 高级实验师。

万方数据

冶炼、燃煤、石油燃烧、垃圾废物的焚烧等都能造成 Cd 对大气的污染。

**1.2 污灌** 污灌是使重金属进入土壤的重要途径。矿区开发、镀锌厂以及与染料、塑料的稳定剂、油漆的着色剂及轮胎生产有关的工厂是含 Cd 污水的主要来源<sup>[1,17]</sup>。许多污水往往未经任何处理即被引入农田。邓明等<sup>[18]</sup>报道,武汉市易家墩污水灌区,土壤 Cd 的含量范围为 0.185~3.870mg/kg。Aboulroots 等<sup>[19]</sup>报道用污水灌溉的柑桔果实中 Cd 比正常果实高好几倍。

**1.3 污施** 农田施用污泥等固体垃圾,在增加了 N、P 等营养元素的同时,Cd 等重金属含量也增高,美国的几项调查表明,消化的污泥平均含 Cd 量为 10~16mg/kg<sup>[1]</sup>,施用多年土壤 Cd 含量必然增加。此外,施用化肥、农药也会造成 Cd 的污染,据调查,广州市施用磷肥、石灰的 Cd 含量为 2~3mg/kg<sup>[20]</sup>,而澳大利亚施用的过磷酸钙含 Cd 达 38~48mg/kg<sup>[1]</sup>,显然施用不当也必然造成 Cd 的污染。

## 2 Cd 在植物体内的积累、分布和化学形态

**2.1 积累** 不同植物对 Cd 的吸收、积累效应大不相同,通常用富集系数来说明某种植物对 Cd 的吸收、累积能力,富集系数指植物体或某器官中某元素的含量与该元素在培养液(或土壤)中的含量的比值。木本植物对土壤中 Cd 的生物积累较高,但不同树种差异明显,例如,旱柳枝干富集 Cd 能力较强,桑树枝干富集 Cd 能力则较弱<sup>[21]</sup>。果树根中以梨积累的 Cd 最高,桃和梅次之,苹果则最低<sup>[22]</sup>。有些蕨类其叶部 Cd 含量可高达 1200mg/kg<sup>[23]</sup>,是富集 Cd 最强的植物之一。水稻等大田农作物也易吸收土壤中的 Cd,王玉等<sup>[24]</sup>报道,当土壤含 Cd 量为 2.211mg/kg 时,糙米中 Cd 即达 2.640mg/kg,大大超过了国家食品卫生标准中有关大米中镉允许量小于或等于 0.2mg/kg<sup>[25]</sup>(GBn-238-84)的标准。

**2.2 分布** Cd 从土壤中被植物吸收后,大部分富集在根部,迁移至地上部的一般较少<sup>[26]</sup>,但依不同植物而异,如水稻中根、茎、叶、糙米中 Cd 的比例为 80 : 5 : 1<sup>[7]</sup>,而杨树则可将根部吸收 Cd 的一半运转至地上部<sup>[27]</sup>。一般来说,Cd 在植物体内的分布是根 > 茎 > 叶 > 籽实<sup>[7]</sup>,但也有例外,胡萝卜则是叶中 Cd 含量高于根<sup>[28]</sup>,Cd 之所以主要集中在根部可能与 Cd 进入根的皮肤细胞后和根内蛋白质、多糖类、核糖类、核酸等化合成为稳定的大分子络合物或不溶性有机大分子而沉积下来有关<sup>[29]</sup>。由于大部分 Cd 积累在根部,从而减轻了 Cd 对地上部各器官的毒害作用。植物除了可以通过根从土壤中吸收 Cd 外,也可以通过茎叶直接吸收 Cd,1982 年,黄会一<sup>[27]</sup>等用 Cd 同位素示踪法,研究了木本植物根、茎、叶对 Cd 的吸收,结果显示,以茎、叶吸收的 Cd,大部分仍累积在发生吸收的器官中,转移到其它器官的很少。Cd 在细胞中的分布,近十年来也有学者进行研究,Nishizono 等<sup>[30]</sup>在 1987 年报道,Athyrium yokoscense 的根所吸收的重金属中有 70%~90% 累集在根尖细胞壁上,这种沉积阻止 Cd 进入原生质以减轻其毒害。但同年 Crill 等<sup>[31]</sup>对此却持相反的看法,认为细胞壁对减轻 Cd 毒害作用不大。杨居荣等<sup>[32]</sup>在 1993 年的研究结果表明,Cd 在黄瓜、菠菜中的可溶成分所占比例较大,为 45%~69%,沉积于细胞壁的成分占 2.5%~21.0%,而 Pb 则有 77%~89% 沉积于细胞壁上,可溶成分只占 0.2%~3.8%,这种在细胞中分布的不同,也许是 Cd 的毒性比 Pb 大的原因之一。有关 Cd 分布与 Cd 毒性的关系研究,仍有待进一步深入。

**2.3 化学形态** 许嘉林等<sup>[33]</sup>于 1991 年参照太田安定等<sup>[34]</sup>在 1970 年对水稻中钙的化学形态研究的有关资料,选定了植物体内重金属化学形态连续提取的试剂和条件,并对农作物中重金属化学形态进行了研究,结果表明,Cd 在植物中的化学形态与 Cd 在植物体内的迁移大小有联系,其中以乙醇可提取态和水溶态 Cd 迁移活性最强,氯化钠提取态次之,醋酸和盐酸提取态迁移活性最弱,在植物根中,Cd 主要以氯化钠提取态存在,而 Pb 以醋酸提取态占优势,所以 Cd 更容易由根向地上部迁移,毒性也比 Pb 大,因氯化钠可提取态为果胶酸盐与蛋白质结合态或呈吸着态,所以植物体内的 Cd 多集中于蛋白质部分。杨居荣等<sup>[35]</sup>1995 年的研究结果表明,植物中 Cd 的化学形态似乎与植物的耐性之间也存在某种联系,氯化钠提取态所占比例越多的作物,对 Cd 耐性越低。

## 3 Cd 对植物生长和细胞分裂的影响

**3.1 Cd 对植物生长的影响** Cd 是植物非必须元素,Cd 进入植物并积累到一定程度,就会表现出毒害症状,通常会表现出叶片黄化、植株矮小、退绿、产量下降等症状,例如,大麦受 Cd 污染后,种子的萌发率、根生长速率下降,且随处理浓度增大和时间延长而加剧,当 Cd 浓度为  $10^{-2}$  mol/L 时,种子萌发率小于 45%,根

停止生长<sup>[36]</sup>。受 Cd 污染的蚕豆苗根尖呈深褐色坏死<sup>[37]</sup>,根系往往是最直接、最严重的受害器官之一,Cd 抑制小麦<sup>[7,38]</sup>、玉米、西葫芦<sup>[39]</sup>、黄瓜<sup>[40]</sup>、番茄<sup>[41]</sup>等植物的生长,出现叶片失绿、发黄等症状而影响生物产量。但也有研究发现,当 Cd 浓度较低时,作物产量反而增加的情况<sup>[42,43]</sup>,表明低浓度的 Cd 对某些植物的生长发育有一定的“促进”作用;Cd 对植物生长的影响,还与植物生长发育的时期有关,例如,在水稻幼穗分化之前,Cd 主要降低光合生产力,影响植株生长,在幼穗分化至抽穗期,主要抑制生殖器官分化,造成颖花败育,抽穗期后,Cd 则主要干扰体内营养物质的迁移和再分配<sup>[44]</sup>。

**3.2 Cd 对细胞分裂的影响及遗传毒害** 莫文红<sup>[37]</sup>、段昌群<sup>[45]</sup>和张义贤<sup>[36]</sup>等详细观察了 Cd 对植物细胞分裂的影响,研究表明,Cd 能引起植物细胞分裂出现障碍或不正常分裂,表现为细胞分裂周期延长<sup>[45]</sup>,产生 C-有丝分裂、染色体断裂、畸变、粘连和液化<sup>[36,37]</sup>等,可能原因是 Cd 与 Ca 竞争,影响 Ca 调素的活性进而影响细胞分裂<sup>[36]</sup>。此外,Cd 能与带负电的核酸结合,破坏核仁结构<sup>[36,46,47]</sup>,抑制 DNase 和 RNase 活性<sup>[48]</sup>,并使植物体 DNA 合成受阻<sup>[49]</sup>,这些与遗传有关的因子的变化必然对植物产生重大影响。

## 4 Cd 对植物细胞结构的影响

**4.1 Cd 对细胞超微结构的影响** Roder 等<sup>[50]</sup>曾于 1984 年报道重金属对藻类细胞超微结构有一系列影响,彭鸣等<sup>[51]</sup>则在 1991 年以玉米为材料,开始进行 Cd 对高等植物细胞超微结构的影响研究,结果表明,低浓度的 Cd 可使叶绿体基粒垛叠减少,线粒体内腔嵴突减少或消失;高浓度的 Cd 可使叶绿体垛叠无规律可皱缩成球形、膜系统溃解,使线粒体肿胀、溃解。叶绿体的破坏与 Cd 沉积在类囊体上并与膜上蛋白体结合进而破坏叶绿体酶系统和阻碍叶绿体合成有关,而线粒体结构的改变是由于钾离子和水分子从内腔渗透到外腔以及 Cd 抑制线粒体膜上 ATP 酶的活性所引起的。此外,观察还表明,高浓度的 Cd 还可使核内腔扩大、核膜皱折凹陷、核出现空泡和多个小核仁等变化,核结构的这种畸变与植物受 Cd 污染后核膜特性及细胞渗透性受到破坏有关。与此同时,杨丹慧等<sup>[52]</sup>也对 Cd 等重金属对光合膜结构的影响进行了研究,也表明 Cd 能使叶绿体亚显微结构发生改变,主要表现在基粒垛叠结构解体,并形成质粒小球。

**4.2 Cd 对细胞膜透性的影响** 植物细胞膜系统是植物细胞和外界环境进行物质交换和信息交流的界面和屏障,其稳定性是细胞进行正常生理功能的基础,80 年代中期以来的一些试验结果表明,Cd 对植物细胞膜有严重破坏作用,使得细胞膜透性增加<sup>[53,38,54]</sup>。植物细胞膜透性与 Cd 浓度呈极显著正相关<sup>[53]</sup>,即 Cd 浓度越大,对细胞膜的伤害越大,这是植物受害的原因之一,因而细胞膜透性是评定植物 Cd 毒害的生理指标之一。细胞膜透性的增加与细胞质膜的结构和功能受到破坏有关,而这种破坏作用可能是由于 Cd 直接与膜蛋白的-SH 结合或与磷酸乙醇胺和单分子层的磷脂氨基酸反应而引起<sup>[55]</sup>,此外,也与 Cd 导致膜脂过氧化加剧有重要关系<sup>[9]</sup>。

## 5 Cd 对植物生理化的影响

**5.1 Cd 对叶绿素含量及光合系统的影响** Cd 对叶绿素含量和光合作用也有不同程度的影响,叶绿素含量和光合强度随 Cd 浓度增加而下降<sup>[54~57]</sup>。例如,Cd 污染后的番茄的叶绿素 a 和 b 含量均随 Cd 浓度增大而减少,a/b 值随 Cd 浓度增大而增大,表明 Cd 对番茄叶绿素 b 的影响比 a 大<sup>[6]</sup>。但孙赛初等<sup>[53]</sup>以水生维管束植物为材料的试验结果是 a/b 随水体中 Cd 浓度增大而减小,Fe 盐则可使叶绿素的降低趋缓<sup>[54]</sup>,Cd 导致叶绿素含量下降与 Cd 抑制叶绿素酸酯还原酶和影响氨基- $\gamma$ -戊酮酸的合成有关<sup>[58]</sup>,也与 Cd 直接破坏叶绿体结构及功能和干扰植物对 Fe、Zn 的吸收、转移有关<sup>[29]</sup>。黄会一等<sup>[59]</sup>报道,受大气中 Cd 污染的木本植物的光合作用,在可见症状发生之前,就已降低,因而是确定大气 Cd 污染物对植物影响的一个较好指标。电子显微镜观察发现 Cd 使叶绿体的亚显微结构发生改变,叶绿体膜系统受破坏,因而捕光能力大为降低,影响到光合作用等一系列功能<sup>[51]</sup>。Baszynski 等<sup>[5]</sup>在 1980 年的报道指出,Cd 对光系统 II 的电子传递有抑制作用,对光系统 I 并无影响,1989 年,杨丹慧等<sup>[60]</sup>的研究结果则表明,Cd 对光系统 I 和光系统 II 均有影响。但对后者的影响更显著。她们的研究还发现,Cd<sup>2+</sup>引起光系统 II 捕光叶绿素蛋白质复合物部分解聚和总量减少,已知捕光叶绿素蛋白质复合物在光能吸收、传递以及激发能在两个光系统间的分配和调节方面,起着重要作用,这种复合物的解聚和总量减少,必然影响光系统的正常发挥,导致光合强度降低,但 Cd 对光系统 II 的作用机理,尚需要深入探讨。

**5.2 Cd 对植物 MDA 含量的影响** 脂质过氧化是膜上饱和脂肪酸中所发生的一系列活性氧反应,其产物丙二醛(MDA)含量是反映脂质过氧化作用强弱的一个重要指标<sup>[62]</sup>。洪仁远<sup>[63]</sup>报道,植物受 Cd 污染后,MDA 高度积累。在正常的生长条件下,植物体内活性氧产生和清除处于平衡中,当处于各种逆境胁迫或衰老时,植物体内活性氧产生和清除的平衡受到破坏,而有利于体内活性氧的产生,所积累的活性氧引发了膜脂过氧化,使植物生长异常<sup>[64~65]</sup>。黄玉山等<sup>[66]</sup>的研究表明,植物幼苗中 MDA 积累与培养液的 Cd 浓度呈正相关,与幼苗生长呈负相关,因此有理由推测,在 Cd 毒害植物的过程中,过多的自由基引起的膜脂过氧化充当了重要角色。

**5.3 Cd 对植物体内酶活性的影响** 由于 Cd 对细胞膜的伤害,破坏了细胞内酶及代谢作用的原有区域性,Cd 还可能直接取代某些酶中活性的微量元素或与酶中半胱氨酸残基键结合,而使其受到破坏<sup>[49]</sup>,有关的酶活性也必然受到影响。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)是植物适应多种逆境胁迫的重要酶类,被统称为植物保护酶系统<sup>[67]</sup>。植物细胞存在着自由基的产生和消除这两个过程,只有以上三者协调一致,才能使生物自由基维持在一个低水平,从而防止细胞受自由基的毒害。当植物受 Cd 污染后,SOD、POD 和 CAT 发生相应变化,但依品种及抗性的不同而不同。例如,用 Cd 处理烟苗,POD 活性提高<sup>[54]</sup>,用 10~80mg/L CdCl<sub>2</sub> 溶液处理旱萝卜幼苗,虽然幼苗的生长受抑制,但 POD 无变化<sup>[39]</sup>,杨居荣等<sup>[49]</sup>于 1995 年分别用 Cd 处理小麦、玉米、黄瓜和大豆,结果显示,耐性强的小麦,SOD、POD 和 CAT 活性升高,而耐性弱的大豆,3 种酶的活性则均降低,说明 SOD、POD 和 CAT 在植物抗 Cd 胁迫中起一定的作用。酶活性的变化趋势还与 Cd 处理的浓度有关,据陈朝明等<sup>[68]</sup>1996 年报道,当土壤 Cd 含量小于 22.3mg/kg 时,Cd 对桑树的 POD、SOD 无明显影响或有促进,但 Cd 含量超过 22.3 mg/kg 时,SOD 活性则降低。当 Cd 含量达 145mg/kg 时,POD 也明显下降。总之,Cd 污染可引起 SOD、POD 和 CAT 活性下降,但耐性植物在一定的 Cd 浓度范围内,3 种酶的活性得以维持或提高,超过这个范围,它们的活性则仍要下降,下降的幅度要比耐性弱的植物小<sup>[49]</sup>,在这里,对于耐性植物,酶的活性似乎存在一个阈值,说明 SOD、POD 和 CAT 对膜系统的保护作用是有一定限度的。此外,Cd 对上述几种酶的同工酶谱也发生影响,但有不同的情况,受 Cd 污染后,玉米、西葫芦根内 POD 同工酶谱的带数减少且颜色深浅改变<sup>[39]</sup>,而蔬菜幼苗却增加一条新酶带,同时生长受抑制,这种幼苗生长受抑与酶谱的相关性,可为选择抗 Cd 作物品种提供依据<sup>[69]</sup>,同工酶谱的这些变化也被认为是植物对外界不良环境的“保护反应”<sup>[39]</sup>。

Cd 除了影响 SOD、POD 和 CAT 的活性,还会抑制固氮酶<sup>[70]</sup>、根系脱氢酶<sup>[53]</sup>的活性,90 年代特别是近几年的研究显示,Cd 对淀粉酶<sup>[38]</sup>、脱氧核酸酶(DNase)、核糖核酸酶<sup>[48]</sup>、硝酸还原酶<sup>[49,71]</sup>、蛋白酶<sup>[68]</sup>、多酚氧化酶<sup>[49]</sup>、抗坏血酸过氧化酶<sup>[72]</sup>、乳酸脱氢酶<sup>[10]</sup>等(在低浓度 Cd 时升高)也有抑制作用,以上结果表明,Cd 对氮代谢、呼吸作用、碳水化合物代谢和核酸代谢等均有阻碍作用,但这方面的研究还较少,这些酶怎样受抑及相关因子,仍有待研究。

**5.4 Cd 对可溶性蛋白含量的影响** 洪仁远、李元<sup>[38,54]</sup>等报道,Cd 可引起可溶性蛋白质含量增加,而可溶蛋白质含量的提高,很可能是植物抵抗 Cd 害的一种解毒机制,例如 Cd 能诱导产生 Cd 结合蛋白<sup>[73]</sup>,而降低 Cd 的毒性。可溶蛋白质含量的提高,还会增加细胞渗透浓度和功能蛋白的数量,有助于维持细胞正常代谢<sup>[74]</sup>,但是,秦天才等<sup>[75]</sup>观察到当培养液中 Cd 浓度大于 0.1mg/L 时,小白菜根中可溶性蛋白质含量开始随 Cd 浓度增大而降低,说明高浓度 Cd 对蛋白质的合成起破坏作用。

**5.5 Cd 对脯氨酸含量的影响** 洪仁远等<sup>[38]</sup>1991 年的研究结果表明,低浓度的 Cd( $\leq 20$ mg/L)使小麦幼苗的脯氨酸含量增加较小,高浓度的 Cd(50 或 100mg/L),则使脯氨酸含量急剧增加。1994 年,秦天才等<sup>[75]</sup>用小白菜做材料,也证实 Cd 可引起脯氨酸累积。脯氨酸作为重要的渗透调节物质,它的积累有着对逆境适应的意义<sup>[76]</sup>,因而被认为是测定各种逆境胁迫的理想指标,脯氨酸含量能否作为植物耐 Cd 的鉴定指标,则有待于进一步研究。

**5.6 Cd 对可溶性糖含量的影响** Cd 对可溶性糖的影响无一致结论。耐性较强的小麦<sup>[49]</sup>、风眼莲<sup>[29]</sup>的可溶性糖含量无明显数据或缓慢增加,耐性弱的大豆、黄瓜的可溶性糖含量明显下降<sup>[49]</sup>,但同样是耐性弱的紫背萍的可溶性糖含量却增加,蚕豆种子中的可溶性糖则是随 Cd 浓度增大,先增加后降低<sup>[29]</sup>,这些结果

表明 Cd 对植物可溶性糖的影响机理是复杂的, Cd 可能引起糖代谢的变化, 这种变化与体内不溶性糖及蛋白质等物质的分配和光合运输的变化有关<sup>[49]</sup>。

**5.7 Cd 对植物体内乙烯产生的影响** 植物在正常条件下只产生少量乙烯, 但受不良环境胁迫或伤害时, 乙烯则大量增加, Cd<sup>2+</sup>也是植物体内乙烯产生的有效促进剂。季玉鸣等<sup>[8]</sup>1989年的试验表明, 溶液培养的小麦幼苗移至 Cd<sup>2+</sup>营养液中, 根系乙烯较快增加, 约在 12h 达高峰, 然后下降, ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)含量也呈先升后降趋势, 未和 Cd<sup>2+</sup>溶液直接接触的地上部乙烯也增加, 至 36h 达高峰, 此后急剧下降而 ACC 和 MACC(1-丙二酰氨基环丙烷-1-羧酸)含量持续上升, 地上部乙烯增加, 主要是根部合成 ACC 运往地上部后再产生的; 电镜观察也表明, 地上部乙烯产生和 ACC 含量变化的时间进程, 可以与 Cd 进入叶细胞内的部位及其对细胞膜和细胞器的影响相联系。

**5.8 Cd 对植物营养吸收元素的影响** 燕麦水培试验表明, 100mg/L Cd 降低燕麦对 K 的吸收, 随 Cd 浓度增加, 悬浮培养的细胞对 K、Mg 的吸收下降, 对 Ca、Fe、Zn 的吸收则增加, 但过高浓度的 Cd 将使 Zn 的吸收量下降<sup>[11]</sup>。王焕校<sup>[29]</sup>则指出, Cd 明显抑制玉米苗对 N、P、Zn 的吸收, 增加 Ca 的吸收。此外, Cd 还抑制小白菜根系对 Mn、Zn 的吸收<sup>[75]</sup>, 黄瓜对 K、Ca、Fe 的吸收<sup>[77]</sup>, 番茄对 P、K、Fe、Mn 的吸收<sup>[41]</sup>以及黑麦草、玉米、白三叶草和卷心菜对 Fe、Mn、Cu、Zn、Ca、Mg 的吸收, 增加黑麦草等对 P、S 的吸收(卷心菜对 S 的吸收则减小)<sup>[78]</sup>。从迄今为止的报道看来, Cd 能抑制植物对 N、K、Mg、Mn 的吸收, 而 Cd 对植物吸收 P、S、Ca、Zn、Fe 的影响比较复杂, 抑制或促进似乎与植物种类有关, 也可能与 Cd 的浓度有关, 但其机理尚不清楚。

## 6 植物对 Cd 的抗性及其分子生物学基础

目前, 植物抗污染的生理学机制及其分子生物学研究得很少, 但这方面的研究工作已全面展开<sup>[79, 80]</sup>, 有关植物对 Cd 污染抗性的分子生物学研究, 已在以下几个方面取得了一些进展。

**6.1 诱导蛋白(多肽)** 80年代初期, 许多学者认为 Cd 能诱导植物形成 Cd 结合蛋白(Cd-binding protein, 简称 Cd-BP), 且认为是植物对 Cd 耐性的主要生理机制<sup>[73, 81, 82]</sup>, 这种 Cd 结合蛋白已先后从番茄<sup>[73]</sup>、绿藻<sup>[83]</sup>、玉米<sup>[84]</sup>、水稻、大豆、甘蓝、剪股颖、菜豆、豌豆、烟草等<sup>[85~86]</sup>中分离或纯化得到, 分子量从 3.1KD 到 33.1KD 不等<sup>[85]</sup>, 分子量的这种差异可能与植物品种及测定方法不同有关, 氨基酸组成也比较特别, 含有较高的半胱氨酸、谷氨酸或谷酰胺和甘氨酸, 而其它种类的氨基酸含量很少或没有<sup>[85]</sup>。何笃修等<sup>[84]</sup>从玉米中提纯获得的结合蛋白, 蛋白与 Cd 的比例为 1:3, 杨红玉等<sup>[83]</sup>报道 Cd 结合蛋白能够结合进入细胞的 40%~50%的 Cd, Cd 结合蛋白的形成, 限制了 Cd 以自由态存在, 减轻了 Cd 对植物的毒害。

1985年开始, 以 Grill 为先导的另外一些学者在植物中分离得到另一类被称为植物络合素(Phytochelatin, 简称 PC)的 Cd 多肽络合物<sup>[53, 87~89]</sup>, 是一种由半胱氨酸、谷氨酸和甘氨酸组成的 Cd 络合多肽, 分子量比较低, 一般为 2~4KD, 且具有 (r-Glu-Cys)<sub>n</sub>Gly (n=2~11) 的一般化学式<sup>[85]</sup>。PC 的发现, 使人们对 Cd 结合蛋白的存在及相关的解毒机理产生了怀疑, 转而认为 PC 的形成, 才是植物解毒的生理机制之一<sup>[31, 87, 90]</sup>, 而以前报道的 Cd 结合蛋白可能是提取过程中的 PC 聚合物或由于产物不纯所引起<sup>[85, 89]</sup>。Grill<sup>[31]</sup>的研究结果表明, PC 能结合十多种高等植物所吸收的 90%的 Cd。Verkleij 等<sup>[91]</sup>也报道, 根系所吸收的 Cd 至少有 60%被结合生成 PC。迄今, 已从蛇木根、烟叶、毛曼陀罗、菜豆、玉米、番茄、甘蓝和小麦等植物中发现到 PC 的存在<sup>[85]</sup>, 而 PC 的合成可能与谷胱甘肽有关, 谷胱甘肽是 PC 合成的前体<sup>[92~93]</sup>。但近年来, 一些学者对 PC 的解毒效果却也产生了怀疑, 有研究表明, 耐性作物体内的 Cd-BP(Cd-PC)反而比非耐性作物低<sup>[35, 94]</sup>, 部分原因可能是 Cd 与功能蛋白相结合, 使耐性降低。因此, Cd-BP 或 Cd-PC 的形成, 也许是某些植物耐 Cd 的重要机制, 但其能力是有限的, 植物中可能还存在未被发现的其它解毒机制。

**6.2 酶蛋白及其它蛋白** 同工酶作为基因产物的蛋白质, 其组成的变化反映出基因表达的变化, 同工酶电泳技术是植物抗污染研究中一种便捷的工具<sup>[95]</sup>, 段昌群等<sup>[10]</sup>以乳酸脱氢酶(LDH)为标记研究 Cd<sup>2+</sup>作用下蚕豆 LDH 同工酶表达的变化, 发现其 5 种同工酶在不同剂量处理时均有差异表达的特性, 其中 LDH<sub>2</sub> 在低剂量下被诱导表达, 高剂量时 LDH<sub>1</sub> 和 LDH<sub>4</sub> 带消失, 其它带则保留, 并认为蚕豆在 Cd<sup>2+</sup>作用下展现出来的这种多分子形式, 在一定程度上维持了植物体 LDH 的活性水平, 避免了代谢产物

的积累造成的生理伤害,这是一种生理生态适应机制;段昌群<sup>[96]</sup>还对不同污染历史的同一品质玉米、曼陀罗中 15 个等位酶进行电泳分析,从污染抗性遗传进化的角度,探讨了这些物种在重金属污染下遗传杂合度、基因频率变化,发现重金属污染在几十年引起的进化速度和强度相当于自然进化过程几十万年的速度和强度。孟玲等<sup>[97]</sup>,则对长期受 Cd 等重金属污染的小麦种子蛋白电泳图谱进行了研究,发现在小麦品种间,同一品种不同个体间种子蛋白基因表达发生变化的程度不同,并认为这是小麦在长期 Cd 等重金属污染下发生微进化的结果,即有些品种或个体因微进化的结果而有较大程度的适应性(如云麦 29)。

**6.3 核酸基因** 目前,从基因水平研究植物抗污染报道甚少,但已引起国内外许多学者的高度重视<sup>[98~100]</sup>,如 Evans<sup>[99]</sup>把豌豆中与抗 Cu 有关的 PsMTa 基因转入大肠杆菌并得到表达,柴团耀等<sup>[100]</sup>通过差别筛选 HgCl<sub>2</sub> 胁迫下菜豆 cDNA 库,得到了两种编码新的 HgCl<sub>2</sub> 胁迫相关蛋白的 cDNA 克隆。吕朝晖等<sup>[101]</sup>在这方面也作了有益的探索,他们运用 Northern 斑点杂交分析和酶活性测定的方法探测受 Cd 污染小麦在萌发期醇脱氢酶(ADH)基因的表达,实验结果表明,ADH 基因表达在 RNA 和酶活性两个层次均有变化,反映 Cd 的影响是来源于基因转录水平,并认为 ADH 基因表达的变化反映了植物的适应性反应具有应激的特点。段昌群<sup>[79]</sup>指出,植物抗污染基因来源于基因代换、基因突变和基因变换,在强大有力的污染选择条件下,植物抗性基因得以迅速扩展。

## 7 影响 Cd 对植物毒性的因素及防治对策

**7.1 金属元素对 Cd 毒性的影响** Ca、Mg、K、Na<sup>[102,103]</sup>、Mn<sup>[43]</sup>和 Zn<sup>[104]</sup>均能抑制植物对 Cd 的吸收,即这些元素与 Cd 之间存在拮抗作用,可能是它们与 Cd 在根表面有类似的吸收位点<sup>[105]</sup>,Ca、Mg 和 Zn 还会抑制 Cd 在植物体内的运输而影响其毒性<sup>[106]</sup>,Ca、Mg、K、Na 抑制植物对 Cd 吸收作用的大小随化合价和离子半径增大而增大<sup>[102,103]</sup>,由于 Cd 的吸收受抑制,因而在土壤中增加这些元素的离子能减轻 Cd 对植物的毒害,但有关 Zn 与 Cd 之间的关系,却有相反的报道,即 Zn 能促进植物对 Cd 的吸收<sup>[43]</sup>,夏增禄等<sup>[107]</sup>认为 Zn、Cd 之间相互作用性质的不同似乎与土壤中 Zn、Cd 含量的高低及比例有关。此外,Fe 盐也能通过减缓受 Cd 污染的植物的生理变化而减轻 Cd 对植物的毒性<sup>[54]</sup>,但 Fe 不影响植物对 Cd 的吸收<sup>[102]</sup>。

重金属复合污染的研究越来越受重视,国外学者在 80 年代进行了这方面的研究,我国则主要从 90 年代开始研究 Cd、Pb、Ni、Zn、As 等元素复合污染对水稻、小麦等作物的影响。吴燕玉等<sup>[108]</sup>的研究结果表明,复合污染使 Cd 对植物的毒害加重,临界值明显降低,这是有毒元素之间产生加和协同作用的结果,秦天才等<sup>[75]</sup>报道在 Pb 存在下受 Cd 污染的小白菜的叶绿素含量、可溶蛋白含量和硝酸还原酶活性降低得更快,因而毒害加强。

**7.2 肥料对 Cd 毒性的影响** 依纯真等<sup>[109]</sup>研究了 KCl、K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、KNO<sub>3</sub> 3 种钾肥对水稻吸 Cd 的影响,结果是 KCl 促进了水稻对 Cd 的吸收,而 K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 则可降低水稻对 Cd 的吸收,原因是 Cl<sup>-</sup> 能增加土壤中 Cd 的有效性,而 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> 转化后与 Cd<sup>2+</sup> 能形成 CdS 沉淀而降低了土壤中 Cd 的有效性。此外,施用有机肥,如猪粪<sup>[110]</sup>等也能缓减 Cd 污染的危害。

**7.3 土壤 pH 值对 Cd 毒性的影响** 土壤 pH 值对 Cd 毒性也有明显影响,Szteke 等<sup>[111]</sup>报道,土壤 pH 对草莓果实中 Cd 的积累有显著影响,在低 Cd 土壤上,土壤的 pH 值越低,果实中 Cd 含量越高,但在高 pH 土壤上,即使土壤中 Cd 含量也高,果中的 Cd 含量却很低,通常可以通过在 Cd 污染的土壤上施石灰或过磷酸钙等碱性物质来提高土壤的 pH 值,降低 Cd 的毒害。

**7.4 植物品种对 Cd 毒性的影响** 90 年代以来,为了栽培及抗性育种上的需要,植物对 Cd 的耐性差异及机理的研究受到较多重视<sup>[44,112~114]</sup>,结果显示,不同植物品种对 Cd 毒害的耐性有很大的不同,存在种内和种间差异<sup>[112,113]</sup>,有些植物对 Cd 的耐性较弱,如黄瓜、大豆、紫背苜蓿等<sup>[29,112]</sup>,有些植物则对 Cd 有较高的耐性,如小黑麦、凤眼莲<sup>[29,112]</sup>及有些蕨类<sup>[23]</sup>。实验结果还表明,因基因型的不同,杂交稻比常规稻对 Cd 污染的反应更敏感<sup>[44]</sup>。因此,在 Cd 污染区,可以选择适当耐 Cd 植物品种进行种植,以减少 Cd 的毒害。

**7.5 其它影响因素和治理措施。** 赵博生等<sup>[115]</sup>以大蒜为试材,在其根尖生长受不同浓度的 Cd 毒害后,再以抗坏血酸(Vc)进行处理,具有一定解毒效应,抗坏血酸可能通过清除自由基,恢复膜、酶、DNA 的功能,导致蛋白质合成增加,并产生新的抗性蛋白,从而起到解毒作用。土壤氧化-还原状态对土壤中 Cd 的毒

性也有影响,可通过水田的合理排灌以使土壤处于还原状态,以降低土壤中 Cd 的有效性;土壤中 Cd 本身的化学形态也会影响其毒性<sup>[116]</sup>,刘广余<sup>[117]</sup>和周青<sup>[118]</sup>等则报道,施用沸石和镧对减轻 Cd 的毒害也有一定效果,此外,通过植物造林等林业生态工程,可以集环境效益、经济效益和社会效益于一体<sup>[119]</sup>,已成为大面积治理 Cd 污染的有效途径。

## 8 问题与展望

8.1 迄今在 Cd 污染对植物的生理生态效应研究中所涉及的农作物主要是大麦、小麦、水稻、蚕豆、蔬菜等大田作物,而有关果树等经济植物 Cd 污染方面的研究,国内进行得很少,国外在这方面虽有一些报道,但主要研究的是 Cd 在果树中的积累、分配及对产量的影响等,而有关 Cd 对果树的生长、发育及生理生化的影响方面研究很少,在环境污染日益严重的今天,果树等经济植物也面临受 Cd 等重金属污染的危险,因此,以后有必要深入开展这方面的研究。

8.2 有关 Cd 对植物的毒害机理和耐性机理,至今仍有许多环节尚待进一步研究,例如,Cd 与植物细胞中哪些成分结合,结合在哪个位点上,怎样使植物受害,与植物耐性有关的 Cd-BP 或 Cd-PC 是怎样合成和调控的,是否还存在其它的耐性机制,此外还有植物耐 Cd 基因及编码等,也许只有深入到分子生物学水平,才能够最终阐明这些问题。

8.3 有关降低 Cd 毒害方面,传统的方法已有很多研究。但不一定都切实有效,利用多胺、激素、苯二胺等化学调控措施是否更简便有效,也有待研究,将来通过基因工程育出对 Cd 低积累高耐性的植物品种,也是解决 Cd 污染问题的一个有效办法。

## 参考文献

- [1] 郭笃发. 环境中铅和镉的来源及其对人和动物的危害. 环境科学进展,1994,2(3):71~76.
- [2] 吴燕玉,陈涛,等. 沈阳张士灌区 Cd 污染生态研究,生态学报,1989,9(1):21~26.
- [3] 苏年华,张金彪,等. 福建省土壤重金属污染及评价. 福建农业大学学报,1994,23(4):434~439.
- [4] 廖自基. 微量元素的环境化学及生物效应. 北京:中国环境科学出版社,1993. 299~302.
- [5] Baszynski T, Wasda L, et al. photosynthetic activities of cadmium-treated tomato plants. *Physiol Plant*. 1980,48: 365~370.
- [6] Gil J, moral R, et al. Effects of cadmium on physiological and nutritional aspects of tomato plant, I. Chlorophyll(a and b) and carotenoids. *Fresenius Environ Bull*. 1995,4:430~435.
- [7] 夏增禄. 土壤环境容量及其应用. 北京:气象出版社,1988.
- [8] 季玉鸣,李振国,等. 镉引起小麦苗逆境乙烯的产生及其和镉的吸收、分布的关系. 植物生理学报,1989,15(2): 159~166.
- [9] 罗立新,孙铁珩,等. 镉胁迫下小麦叶中超氧阴离子自由基的积累. 环境科学学报,1998,18(5):495~499.
- [10] 段昌群,王焕校. Pb<sup>2+</sup>、Cd<sup>2+</sup>、Hg<sup>2+</sup> 对蚕豆 (*Vicia faba* L.) 乳酸脱氢酶的影响. 生态学报,1998,18(4):413~417.
- [11] 许嘉林,杨居荣. 陆地生态系统中的重金属. 北京:中国环境科学出版社,1995. 24~36.
- [12] 魏复盛,陈静生,等. 中国土壤背景值研究. 环境科学,1991,12(4):12~19.
- [13] 张立成,章申,等. 长江河源区水环境地球化学. 北京:中国环境科学出版社,1992,61~154.
- [14] Adriano, D C. *Trace elements in the terrestrial environment*. Springer-verlag, New York, Inc. 1986. 106~155.
- [15] Ivonin VM, Shumakova GE. Effect of industrial pollution on the condition of roadside shelterbelts. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedenii Lesnoi zhurnal*. 1991,(6):12~17.
- [16] Ligocki P, Olszewski T, et al. Heavy metal content of the soils, apple leaves, spurs and fruit from three experiment orchards. II. leaves, spurs and fruit. *Fruit Science Reports*. 1988,15(1):35~41.
- [17] 朱祖祥. 土壤学(上册). 北京:农业出版社,1983.
- [18] 邓明,罗春杨,等. 汞、镉在城郊农业生态环境中的行为及影响研究. 农业环境保护,1989,8(2):20~24.
- [19] Aboulroots SA, Holash Sh Sh, et al. influence of prolonged use of sewage effluent in irrigation on heavy metal accumulation in soil and plants. *Zeitschrift fur Pflanzenernahrung und Bodenrunde*. 1989,152(1):51~55.
- [20] 何述尧,胡学铭,等. 浅论广州土壤环境 Cd、As、Hg 元素的残留. 农业环境保护,1991,10(2):71~72.

- [21] 黄会一,蒋德明,等. 木本植物对土壤中镉的吸取、积累和耐性. 中国环境科学,1989,9(5):323~330.
- [22] Korcak RF. Cadmium distribution in field-grown fruit trees. *Journal of Environmental Quality*. 1989,18(4):519~522.
- [23] 曹洪法. 陆地生态系统中重金属的污染. 环境科学,1981,2(2):216~220.
- [24] 王玉纵,张金彪,等. 福建耕地土壤重金属污染的生态效应. 福建农业大学学报,1996,25(4):461~466.
- [25] 中国预防医学科学院标准处编. 食品卫生国家标准汇编. 北京:中国标准出版社,1988. 702.
- [26] Kelly JM, Parker GR, et al. Heavy metal accumulation and growth of seedlings of five forest species as influenced by soil cadmium level. *J Environ Qual*. 1979,8:361~364.
- [27] 黄会一,李书鼎,等. 木本植物对 Cd<sup>115+115m</sup>的吸收及其在体内的分配. 生态学报,1982,2(2):139~145.
- [28] Guttormsen G, Singh BR, et al. Cadmium concentration in vegetable crops grown in a sandy soil as affected by Cd levels in fertilizer and soil pH. *Fertilizer Res*. 1995,4(1):27~32.
- [29] 王焕校. 污染生态学基础. 云南:云南大学出版社,1990. 71~148.
- [30] Nishizono H, Ichikawa H, et al. The role of the root cell wall in the heavy metal tolerance of *Athyrium yokoscense*. *Plant Soil*. 1987,101:15~20.
- [31] Grill E, Winnacker E-L, et al. Phytochelatin, a class of heavy metal-binding peptides from plants, are functionally analogous to metallothioneins. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1987,84:439~443.
- [32] 杨居荣,鲍子平,等. 镉、铅在植物细胞内的分布及其可溶性结合形态. 中国环境科学. 1993,13(4):263~268.
- [33] 许嘉琳,鲍子平,等. 农作物体内铅、镉、铜的化学形态研究. 应用生态学报,1991,2(3):244~248.
- [34] 太田安定,山本和子,等. カルミウム供給量,位,個体の生育段のたいが水稲生葉内カルミウムの化学形态別分布にすよほす影响. 日本土壤肥料学杂志,1970,41(1):19~25.
- [35] 杨居荣,贺建群,等. 农作物对 Cd 毒害的耐性机理探讨. 应用生态学报,1995,6(1):87~91.
- [36] 张义贤. 重金属对大麦(*Hordeum vulgare*)毒性的研究. 环境科学学报,1997,17(2):199~204.
- [37] 莫文红,李懋学. 镉离子对蚕豆根尖细胞分裂的影响. 植物学通报,1992,9(3):30~34.
- [38] 洪仁远,蒲长辉. 镉对小麦幼苗的生长和生理生化反应的影响. 华北农学报,1991,6(3):70~75.
- [39] 刘海亮,崔世民,等. 镉对作物种子萌发、幼苗生长及氧化酶同工酶的影响. 环境科学,1991,12(6):29~31,7.
- [40] 陈桂珠. 重金属对黄瓜籽苗发育影响的研究. 植物学通报,1990,7(1):34~39.
- [41] Moral R, Gomez I, et al. Effect of cadmium on nutrient distribution, yield and growth of tomato grown in soilless culture. *Journal of Plant Nutrition*. 1994,17(6):953~962.
- [42] Greger M, Lindberg S. Effects of Cd<sup>2+</sup> and EDTA on young sugar beets (*Beta vulgaris*) I. Cd<sup>2+</sup> uptake and sugar accumulation. *Physiol Plant*. 1986,66:69~74.
- [43] 马朝红,曾德生. 土壤中镉对水稻生长的影响. 湖北农业科学,1992,(2):26~30.
- [44] 王凯荣. 镉对不同基因型水稻生长毒害影响的比较. 农村生态环境,1996,12(3):18~23.
- [45] 段昌群,王焕校. 重金属对蚕豆的细胞遗传学毒理作用和对蚕豆根尖微核技术的探讨. 植物学报,1995,37(1):14~24.
- [46] Degraeve N. Carcinogenic, teratogenic and mutagenic effects of cadmium. *Mutation Res*, 1981,86(2):115~135.
- [47] Kazantzis G. Mutagenic and carcinogenic effects of cadmium. *Toxicol Environ Chem*, 1984,8(2):267~278.
- [48] 段昌群,王焕校,等. 重金属对蚕豆(*Vicia faba*)根尖的核酸含量及核酸酶活性影响的研究. 环境科学,1992,13(5):31~35.
- [49] 杨居荣,贺建群,等. Cd 污染对植物生理生化的影响. 农业环境保护,1995,14(5):193~197.
- [50] Roder G. On the toxic effects of tetraethyl lead and its derivatives on the Chrysophyte *Poterioochromonas malhamensis*-V Electron microscopical studies. *Environ. Experi. Bot*. 1984,24(1):17~30.
- [51] 彭鸣,王焕校,等. 镉、铅诱导的玉米(*Zea mays* L.)幼苗细胞超微结构的变化. 中国环境科学,1991,11(6):426~431.
- [52] 杨丹慧. 重金属离子对高等植物光合膜结构与功能的影响. 植物学通报,1991,8(3):26~29.
- [53] 孙赛初,王焕校,等. 水生维管束植物受镉污染后的生理变化及受害机制初探. 植物生理学报,1985,11(2):113~121.
- [54] 李元,王焕校,吴玉树,等. Cd、Fe 及其复合污染对烟草叶片几项生理指标的影响. 生态学报,1992,12(2):147

~153.

- [55] Vallee B I *et al.* Biochemical effects of mercury, cadmium and lead. *Annu. Rev. Biochem.* 1972, **41**:91~98.
- [56] 余国莹, 吴玉树, 等. 不同化合形态镉、锌及其复合污染对小麦生理的影响. *生态学报*, 1992, **12**(1):93~96.
- [57] Klobus G, Buczek J. Chlorophyll, content, cells and chloroplast number and cadmium distribution in Cd-treated cucumber plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 1985, **7**(3):139~147.
- [58] Stobart AK, Griffiths WT, *et al.* The effect of Cd<sup>2+</sup> on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley. *Physiol. Plant*, 1985, **63**:293~298.
- [59] 黄会一, 张春兴, 等. 重金属镉、铅对木本植物光合作用影响的初步研究. *生态学杂志*, 1986, **5**(2):6~9.
- [60] 杨丹慧, 许春辉, 等. 镉离子对菠菜叶绿体光系统 II 的影响. *植物学报*, 1989, **31**(9):702~707.
- [61] 杨丹慧, 许春辉, 等. 镉离子对菠菜叶绿体色素蛋白质复合物及激发能分配的影响. *植物学报*, 1990, **32**(3):198~204.
- [62] MiGirr LG, PJO Brien. Mechanisms of membrane lipid peroxidation. *Recent Advances in Biol. Membrane Studies*. 1985. 319~344.
- [63] 洪仁远. 镉对小麦幼苗超氧化物歧化酶活性和脂质过氧化作用变化的影响. *中国植物生理学会第6次全会论文汇编*, 1993.
- [64] Bowler C, MV Montagu, *et al.* Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1992, **43**:83~116.
- [65] Nakayama T, K kodame, *et al.* Free radical formation in DNA by lipid peroxidation. *Agric. Biol. Chem.* 1984, **48**:571~572.
- [66] 黄玉山, 等. 镉诱导植物的自由基过氧化损伤. *植物学报*, 1997, **39**(6):522~526.
- [67] Fridovich I. The biology of oxygen radical. *Science*. 1978, **201**:875~880.
- [68] 陈朝明, 龚惠群, 等. Cd 对桑叶品质生理生化特性的影响及其机理研究. *应用生态学报*, 1996, **7**(4):417~423.
- [69] 刘海亮, 彭永康, 等. 蔬菜幼苗生长及氧化酶同工酶对镉害的响应. *农业环境保护*, 1995, **14**(2):58~61.
- [70] Huang CY, Bazzaz FA. The inhibition of soybean metabolism by cadmium and lead. *Plant Physiol*, 1974, **54**:122~124.
- [71] Burzynski M. Activity of some enzymes involved in NO<sub>3</sub><sup>-</sup> assimilation in cucumber seedlings treated with lead or cadmium. *Acta Physiologiae Plantarum*, 1990, **12**(2):105~116.
- [72] 罗立新, 孙铁珩, 等. 镉胁迫对小麦叶片细胞膜脂过氧化的影响. *中国环境科学*, 1998, **18**(1):72~75.
- [73] Bartolf M, Brennan E, *et al.* Partial characterization of a cadmium-binding protein from the roots of cadmium treated tomato. *Plant Physiol*. 1980, **66**:438~441.
- [74] 李俊明, 耿庆汉. 低温玉米不同耐冷类型自交系生理生化变化. *华北农学报*, 1989, **4**(2):15~19.
- [75] 秦天才, 吴玉树, 等. 镉、铅及其相互作用对小白菜生理生化特性的影响. *生态学报*, 1994, **14**(1):46~50.
- [76] 汤章城. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能意义. *植物生理学通讯*, 1984, (1):15~21.
- [77] Burzynski M. The influence of lead and cadmium on the absorption and distribution of potassium, calcium, magnesium and iron in cucumber seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*. 1987, **9**(4):229~238.
- [78] 杨明杰, 林咸永, 等. Cd 对不同种类植物生长和养分积累的影响. *应用生态学报*, 1998, **9**(1):89~94.
- [79] 段昌群. 植物对环境污染的适应与植物的微进化. *生态学杂志*, 1995, **14**(5):43~50.
- [80] 文传浩, 王震洪, 等. 植物抗污染分化进化研究进展及其分子生物学技术的应用. *生态科学*, 1998, **17**(1):19~24.
- [81] Weigel HJ, Jager HJ. Subcellular distribution and chemical form of Cadmium in bean plant. *Plant Physiol*. 1980, **65**:480~482.
- [82] Casterline JL Jr, Barnett, *et al.* Cadmium binding components in soybean plants. *Plant Physiol*. 1982, **69**:1004~1007.
- [83] 杨红玉, 王焕校. 绿藻的 Cd 结合蛋白及其耐性初探. *植物生理学报*, 1985, **11**(4):357~365.
- [84] 何笃修, 罗建沅, 等. 用 HPLC 反相柱层析纯化玉米根结合蛋白. *中国科学*, 1991, **21**(5):490~496.
- [85] 李振国, 余斌. 植物重金属结合蛋白(肽). *植物生理学通讯*, 1990, (1):7~13.
- [86] Wagner GJ, Trotter MM. Inducible cadmium binding complexes of cabbage and tobacco. *Plant Physiol*. 1982, **69**:

- 804~809.
- [87] Grill E. Phytochelatin; The principal heavy-metal complexing peptides of higher plant. *Science*. 1985, **230**:674~676.
- [88] Steffens JC, Hunt DF, *et al.* Accumulation of non-protein metal-binding polypeptides (r-glutamylcysteinyl)-n-glycine in selected cadmium resistant tomato-cells. *J Biol Chem*. 1986, **261**:13879~13882.
- [89] 龚雨松,李振国,等. 小麦幼苗根系镉螯合素. *植物生理学报*, 1990, **16**(1):19~25.
- [90] Kneer R, Zenk MH. Phytochelatin protects plant enzymes from heavy metal poisoning. *Phytochem*. 1992, **31**:2663~2667.
- [91] Verkleij JAC, Koevoets P, *et al.* Poly(r-glutamylcysteinyl)glucines or phytochelatin and their role in cadmium tolerance of silene vulgaris. *Plant Cell Environ*. 1990, **13**:913~921.
- [92] Mendum ML, Gupta SC, *et al.* Effect of glutathione on phytochelatin synthesis in tomato cells. *Plant Physiology*. 1990, **93**(2):484~488.
- [93] Scheller HV, Huang B, *et al.* Phytochelatin synthesis and glutathione levels in response to heavy metals in tomato cells. *Plant Physiology*. 1987, **85**(4):1031~1035.
- [94] de Knecht JA, van Dillen M, *et al.* phytochelatin in cadmium-sensitive and cadmium-tolerant *Silene vulgaris*. *Plant Physiol*. 1994, **104**:255~261.
- [95] Mejnartowicz L E. Changes in genetic structure of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) population affected by industrial emission of fluoride and sulphur dioxide. *Genetica polonia*. 1983, **24**:41~50.
- [96] 段昌群. 在重金属污染条件下玉米和曼陀罗的生态分化和微进化. 昆明: 云南大学, 1997.
- [97] 孟玲, 王焕校, 等. 云南会泽铅锌矿污染导致小麦种子蛋白基因表达的变化. *作物学报*, 1998, **24**(3):375~379.
- [98] Taylo G E, Pietu F L, *et al.* *Ecological genetics and air pollution*. New York, Berlin, London: Springer-Verlag, 1990. 62~110.
- [99] Evans K M, Gatehouse L N. Expression of the pea metallothionein-like PsMTa in *Ecoil* and *Arabidopsis thaliana* and analysis of trace metal ion accumulation; implications for PsMTa function. *Plant Molecular Biology*, 1990, **20**:1019~1029.
- [100] 柴团耀, 张玉秀, 等. 菜豆重金属胁迫响应基因: cDNA 克隆及其表达分析. *植物生理学报*, 1998, **24**(4):399~404.
- [101] 吕朝晖, 王焕校. 镉铅对小麦脱氢酶 (ADH) 基因表达的初步研究. *环境科学学报*, 1998, **18**(5):500~503.
- [102] Hagemeyer J, Waisel Y. Uptake of  $Cd^{2+}$  and  $Fe^{2+}$  by exised roots of *Tamarix aphylla*. *Physiol Plant*. 1989, **77**:247~253.
- [103] Hardiman RT, Jacoby B. Absorption and translocation of Cd in bush beans (*Phaseolus vulgaris*). *Physiol Plant*. 1984, **61**:670~674.
- [104] 傅桂平, 衣纯真. 潮土中锌对油菜吸收镉的影响. *中国农业大学学报*, 1996, **1**(5):85~88.
- [105] Jarvis J C, Jones L H P, *et al.* Cadmium uptake from solution by plants and its transport from roots to shoots. *Plant and Soil*, 1976, **44**:179~191.
- [106] Pawlik B, Skowronski T. Transport and toxicity of cadmium; its regulation in the cyanobacterium *synechocystis Aquatilis*. *Environ and Experi Botany*. 1994, **34**:225~233.
- [107] 夏增禄, 穆丛如, 等. Cd、Zn、Pb 及其相互作用对烟草小麦的影响. *生态学报*, 1984, **4**(3):231~236.
- [108] 吴燕玉, 王新, 等. 重金属复合污染对土壤-植物系统的生态效应 I. 对作物、微生物、苜蓿、树木的影响. *应用生态学报*, 1997, **8**(2):207~212.
- [109] 衣纯真, 傅桂平, 等. 不同钾肥对水稻吸收和运移的影响. *中国农业大学学报*, 1996, **1**(3):65~70.
- [110] 华璐, 陈世宝, 等. 有机肥对镉、锌污染土壤的改良效应. *农业环境保护*, 1998, **17**(2):55~59.
- [111] Szteke B, Jedrzejczak R, *et al.* Influence of the environmental factors on cadmium content in strawberry fruit. *Fruit Science Reports*. 1989, **16**(1):1~6.
- [112] 杨居荣, 架建群, 等. 农作物 Cd 耐性的种内和种间差异 I. 种间差. *应用生态学报*, 1994, **5**(2):192~196.
- [113] 杨居荣, 架建群. 农作物 Cd 耐性的种内和种间差异 II. 种间差. *应用生态学报*, 1995, **6**(增):132~136.
- [114] 吴启堂, 陈卢, 等. 水稻不同品种对 Cd 吸收累积的差异和机理研究. *生态学报*, 1999, **19**(1):104~107.
- [115] 赵博生, 莫华. 镉对蒜根生长的毒害及抗坏血酸、铁盐的解毒效应. *武汉植物学研究*, 1997, **15**(2):167~172.
- [116] 夏增禄. 土壤环境容量研究. 北京: 气象出版社, 1986.
- [117] 刘广余, 张文敏, 等. 施用沸石对水萝卜吸收镉的影响. *北京农业科学*, 1989, (6):20~23.
- [118] 周青, 蔡晓华, 等. 镉对大豆苗期素质的影响与镉的防护作用. *农村生态环境*, 1998, **14**(1):58~60.
- [119] 黄会, 蒋德明, 等. 镉土治理林业生态工程的研究. *中国环境科学*, 1989, **9**(6):419~426.