

植物生长抑制剂对万寿菊镉积累和化学形态的影响

张银秋^{1,2}, 台崇帆³, 李培军¹, 冯倩^{1,2}, 杜艳玲^{1,2}, 赵青^{1,2}, 董殿波^{1,2}

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院陆地生态过程重点实验室, 沈阳 110016; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 辽宁省实验中学, 沈阳 110031)

摘要:通过水培实验研究了细胞分裂抑制剂(青鲜素 MH)和蛋白合成抑制剂(放线菌酮 CHI)对万寿菊镉积累及化学形态的影响。结果表明,在溶液 Cd 浓度为 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的条件下,投加浓度为 $2, 4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 青鲜素及 $3, 6 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 放线菌酮显著抑制了万寿菊的相对生长速率及地上部镉含量,另外两种抑制剂也降低了万寿菊地上部可溶性蛋白含量,但对叶绿素 a、b 及总叶绿素含量并无显著影响,证明细胞分裂及蛋白合成过程直接影响着万寿菊地上部镉积累。通过采用逐步提取法对万寿菊体内镉的化学存在形态分析,表明在单独 Cd 处理条件下万寿菊体内移动性较差的醋酸提取态及 NaCl 提取态镉占有较高比例,其中地上部两种结合态镉约占万寿菊地上部总镉量的 68%,而施加植物生长抑制剂后万寿菊地上部两种结合态镉含量显著降低,放线菌酮处理下仅为 31%,进一步证实镉主要与万寿菊体内蛋白质等物质结合后才能在其体内长久固定,否则不能在其体内发生累积。

关键词:镉积累;生长速率;细胞分裂;蛋白质合成;化学形态

中图分类号:X503.233 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2010)02-0258-06

Effect of Plant Growth Inhibitors on Accumulation and Chemical Form of Cd in *Tagetes erecta* L.

ZHANG Yin-qiu^{1,2}, TAI Chong-fan³, LI Pei-jun¹, FENG Qian^{1,2}, DU Yan-ling^{1,2}, ZHAO Qing^{1,2}, DONG Dian-bo^{1,2}

(1. Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Liaoning Province Shiyan High School, Shenyang 110031, China)

Abstract: A hydroponic experiment was carried out to study the effect of cell division inhibitor (Maleic hydrazide MH) and protein synthesis inhibitor (Cycloheximide CHI) on Cd accumulation and chemical forms of Cd in *Tagetes erecta* L. When 0, 2, 4 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MH and 0, 3, 6 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ CHI were added to $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd solution for 3 days, the relative growth rate of *Tagetes erecta* L. was significantly inhibited by the two growth inhibitors, and Cd contents in shoots of *Tagetes erecta* L. under MH or CHI treatment were $3.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ or $2.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, both of which were obviously decreased as compared with control, the soluble protein contents of *Tagetes erecta* L. were also decreased under the plant growth inhibitor treatments, but total chlorophyll content, Chlorophyll a, chlorophyll b, and Chlorophyll a/b value in leaves of *Tagetes erecta* L. were not affected, indicating that Cd accumulation in shoots of *Tagetes erecta* L. was mainly affected by cell division and protein synthesis. By using sequential extraction, about 68% of the total Cd in leaves of *Tagetes erecta* L. was found in the extraction of $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl and 2% HAc in $0.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd solution, suggesting that pectates and protein integrated Cd (extracted by $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) and undissolved Cd phosphate (extracted by 2% HAC) in *Tagetes erecta* L. were much higher than other forms of Cd, but the two forms of Cd as mentioned above were significantly decreased when plant growth inhibitors were added to the solution, indicated that the long-term fixation of Cd in *Tagetes erecta* L. occurred when Cd integrated with protein et al. Contrarily, Cd accumulation in shoots of *Tagetes erecta* L. would not happen.

Keywords: Cd accumulation; plant growth rate; cell division; protein synthesis; chemical form

收稿日期: 2009-07-08

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(20977095); 中国科学院陆地生态过程重点实验室基金(Key Laboratory of Terrestrial Ecological Process Chinese Academy of Sciences); 国家基金重点项目(40930739); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(kzcx2-yw-446)

作者简介: 张银秋(1980—), 女, 辽宁盖州人, 博士研究生, 主要从事植物积累重金属的机理研究。E-mail: zhangyq992003@yahoo.com.cn

通讯作者: 李培军 E-mail: lipeijun@iae.ac.cn

镉(Cd)被认为是一种对地球上所有生命具有潜在危害的重金属,不同种类植物积累镉的能力也有所不同^[1]。大量研究表明,不同种类植物对镉胁迫的适应有明显的差异^[2],这与植物对镉的吸收、转运、累积和体内的分布有种内和种间的差异有关^[3]。研究植物对镉的积累及耐性机理,对于污染环境的治理与保护具有十分重要的意义。

植物对重金属的耐性主要通过金属排斥和金属富集来实现,而后者主要指重金属在植物体内以不具生物活性的形态存在,如与细胞壁结合,进入液泡或与有机酸和蛋白质络合等^[4]。金属硫蛋白(MTs)是目前发现在动物体内能够与Cd结合的一类低分子量富含半胱氨酸的蛋白质^[5],植物体内是否存在这类蛋白质仍不清楚。植物络合素作为一类具有很强络合金属能力的小分子多肽,在植物重金属解毒机制中起着十分重要的作用^[6],但其仍不能从根本上解决植物对重金属富集生理学问题。国内外学者采用各种方法对植物体内的重金属分布特征及结合形态进行了研究,试图以此寻找植物对重金属耐性和富集的生理基础。氮、磷、硫作为植物生长必须的物质对植物镉积累起着重要的作用。大量实验表明外部环境中这些元素及其化合物的变化都会不同程度地影响植物体内的镉含量^[7-9],说明植物体内这些元素及其化合物参与的某种生理代谢过程影响着植物对镉的积累。而Sabreen与Sugiyama^[10]通过对10种草的研究表明,植物对镉的耐性与不同植物之间的相对生长速率存在一定的平衡关系,即相对生长速率高的植物对镉的忍耐性较差,而相对生长速率较低的种类由于其镉主要集中在根部,植物地上部对镉的耐性较强。同时此研究也指出,叶片具有较高分裂活性的植物更易于受到镉的伤害,由此暗示植物的生长代谢过程对植物镉积累起着一定的作用。

青鲜素(MH)是农业中广泛使用的一种植物生长抑制剂,研究表明,青鲜素能被优先输送到植物的分生组织进而打破有丝分裂,破坏顶端优势。另外,青鲜素可通过影响细胞分裂S期而影响DNA复制,诱导染色体畸变,因此被作为染色体断裂剂用于实验研究^[11]。放线菌酮(CHI)则为广泛使用的真核细胞蛋白质合成抑制剂^[12]。本文以万寿菊(*Tagetes erecta* L.)作为实验对象,通过外界施加植物生长抑制物质青鲜素和放线菌酮分别抑制细胞分裂和蛋白质合成过程,研究植物生长代谢过程对镉的累积及分布的影响。

1 材料和方法

1.1 供试材料

供试植物万寿菊(*Tagetes erecta* L.)种子购于沈阳农业大学。

1.2 研究方法

种子经2% H₂O₂消毒10 min后,用去离子水冲洗,播种于装有蛭石的盆中,发芽后以Hoagland营养液浇灌,待长出2~4片真叶后选取长势一致的苗移入容积为400 mL的陶瓷罐中,每罐一株,装300 mL营养液,于光照培养箱中培养至3~4 g,选取长势一致植株称其鲜重,然后分对照组+Cd,青鲜素+Cd,放线菌酮+Cd共3组处理,每组3个重复。Cd以CdCl₂·2.5H₂O的形式加入,为使本实验中的Cd浓度更接近于现实环境,将Cd浓度定为0.1 mg·L⁻¹^[13]。青鲜素(MH)浓度为2.4 mmol·L⁻¹,放线菌酮(CHI)浓度为3、6 μmol·L⁻¹。培养3 d后测全株鲜重,然后取根、茎、叶测其干重,用于计算干物质积累量。另取3组处理,使其Cd浓度为0.1 mg·L⁻¹,MH浓度为4 mmol·L⁻¹,CHI浓度为3 μmol·L⁻¹,培养3 d后,取根、茎、叶并测其鲜重,样品用于镉含量、可溶性蛋白含量、镉化学形态及叶绿素含量分析。

1.3 测定方法

相对生长速率(RGR)按照下式计算:

$$RGR = (\ln FW_2 - \ln FW_1) / (t_2 - t_1)^{[14]}$$

叶绿素采用95%乙醇提取法^[15];可溶性蛋白采用考马斯亮蓝法^[16]。

镉形态分析采用化学试剂逐步提取法^[17]:80%乙醇主要提取硝酸盐、氯化物为主的无机盐及氨基酸盐等;去离子水主要提取水溶性有机酸盐等;1 mol·L⁻¹的NaCl主要提取果胶酸盐、与蛋白质结合态或吸附态的重金属等;2%醋酸主要提取难溶于水的重金属磷酸盐;0.6 mol·L⁻¹盐酸主要提取草酸盐等;最后为残留态。

1.4 镉含量分析方法

样品经HNO₃/HClO₄ mixture(4:1, V/V)消解后,用火焰原子吸收分光光度计测定镉含量^[18]。

1.5 数据分析

本实验采用Excel和SPSS11.5软件对数据进行平均值计算和单因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 植物生长抑制剂对万寿菊生长的影响

表 1 表明,通过施加 MH 与 CHI,万寿菊根部及地上部生物量与单独镉处理相比有所降低,但差异不显著。而相对生长速率(*GRR*)则较对照显著降低,并且随着 MH 与 CHI 浓度的增加而降低;另外,MH 与 CHI 处理下根部可溶性蛋白未检出,但地上部可溶性蛋白含量较对照显著降低(图 1),而 MH 与 CHI 对万寿菊叶绿素的影响无显著差异(图 2)。

表 1 0.1 mg·L⁻¹ Cd 处理条件下植物生长抑制剂对万寿菊生长的影响

Table 1 The effect of plant growth inhibitors on the growth of *Tagetes erecta* L. in 0.1 mg·L⁻¹ Cd solution

	生物量/g·DW·plant ⁻¹		相对生长速率/ <i>RGR</i> /g·g ⁻¹ ·d ⁻¹
	地上干重	根干重	
Cd	0.31±0.06	0.14±0.02	0.043±0.007
Cd+MH ₁	0.27±0.04	0.11±0.02	0.023±0.002
Cd+MH ₂	0.22±0.04	0.09±0.01	0.019±0.001
Cd+CHI ₁	0.25±0.01	0.12±0.01	0.022±0.007
Cd+CHI ₂	0.24±0.02	0.09±0.01	0.009±0.004

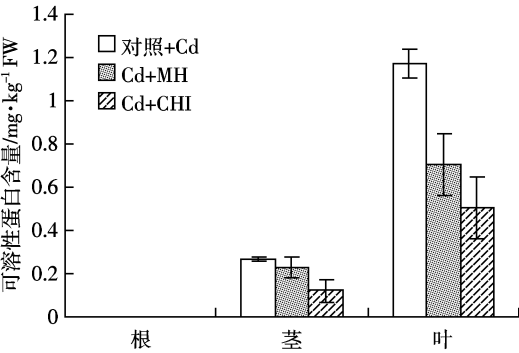


图 1 0.1 mg·L⁻¹ Cd 处理条件下植物生长抑制剂对万寿菊可溶性蛋白含量的影响

Figure 1 The effect of plant growth inhibitors on soluble protein content of *Tagetes erecta* L. in 0.1 mg·L⁻¹ Cd solution

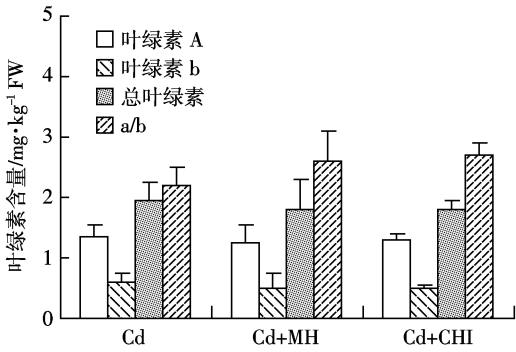


图 2 0.1 mg·L⁻¹ Cd 处理条件下植物生长抑制剂对万寿菊叶绿素含量的影响

Figure 2 The effect of plant growth inhibitors on Chlorophyll content of *Tagetes erecta* L. in 0.1 mg·L⁻¹ Cd solution

2.2 植物生长抑制剂对万寿菊镉积累的影响

镉处理条件下万寿菊不同部位对镉的积累量有所不同(图 3),不同部位镉含量依次为根>茎>叶,其鲜重含量分别为 7.0、6.9、6.3 mg·kg⁻¹。投加 MH 和 CHI 后,各部位的镉含量有所变化,其变化表现为地上部镉含量较对照明显降低,根部则有所增加。叶片镉含量变化最为明显,MH 与 CHI 处理叶片镉含量分别为 3.1 和 2.2 mg·kg⁻¹,较对照 6.3 mg·kg⁻¹ 显著降低 ($P<0.05$);茎部镉含量在各处理中也有所降低,但差异不显著。

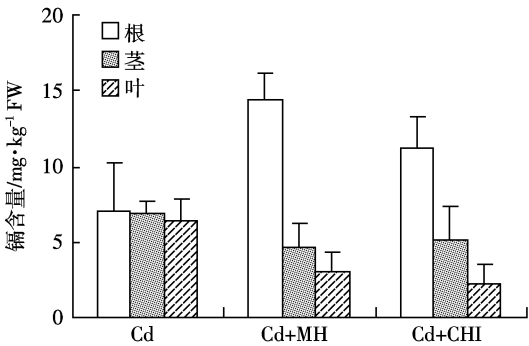


图 3 0.1 mg·L⁻¹ Cd 处理条件下植物生长抑制剂对万寿菊镉积累的影响

Figure 3 The effect of plant growth inhibitors on Cd accumulation in *Tagetes erecta* L. in 0.1 mg·L⁻¹ Cd solution

2.3 植物生长抑制剂对万寿菊镉化学形态的影响

植物生长抑制剂处理下万寿菊根、茎、叶中 Cd 化学形态的结果见图 4。

从图 4 可以看出,在正常含镉溶液中培养的万寿菊的根、茎、叶中都有其主要的化学形态。叶中以醋酸提取态、氯化钠提取态及盐酸提取态为其主要的化学存在形态,其总含量约占 85%;茎中以氯化钠提取态、醋酸提取态及残渣态为其主要化学存在形态,约占总量的 73%;根中以氯化钠、醋酸及盐酸提取态为其主要化学存在形态,约占总量的 86%。

当营养液中施加 MH 和 CHI 后,根、茎、叶中 Cd 主要化学存在形态出现明显的变化,主要表现为:叶中醋酸提取态和氯化钠提取态镉所占比例明显降低,盐酸及其余提取态镉含量有所增加,以 CHI 作用最为明显。具体表现为 MH 处理后醋酸提取态和氯化钠提取态镉含量由原来的 68%降为 60%;而 CHI 处理下这两种提取态镉含量由 68%降为 31%,含量显著降低 ($P<0.01$)。另外叶片中盐酸提取态、水溶态及残渣态镉所占比例有所升高,MH 处理下此 3 种形态镉所占比例由 28.6%升高至 39%;CHI 处理下此比例由

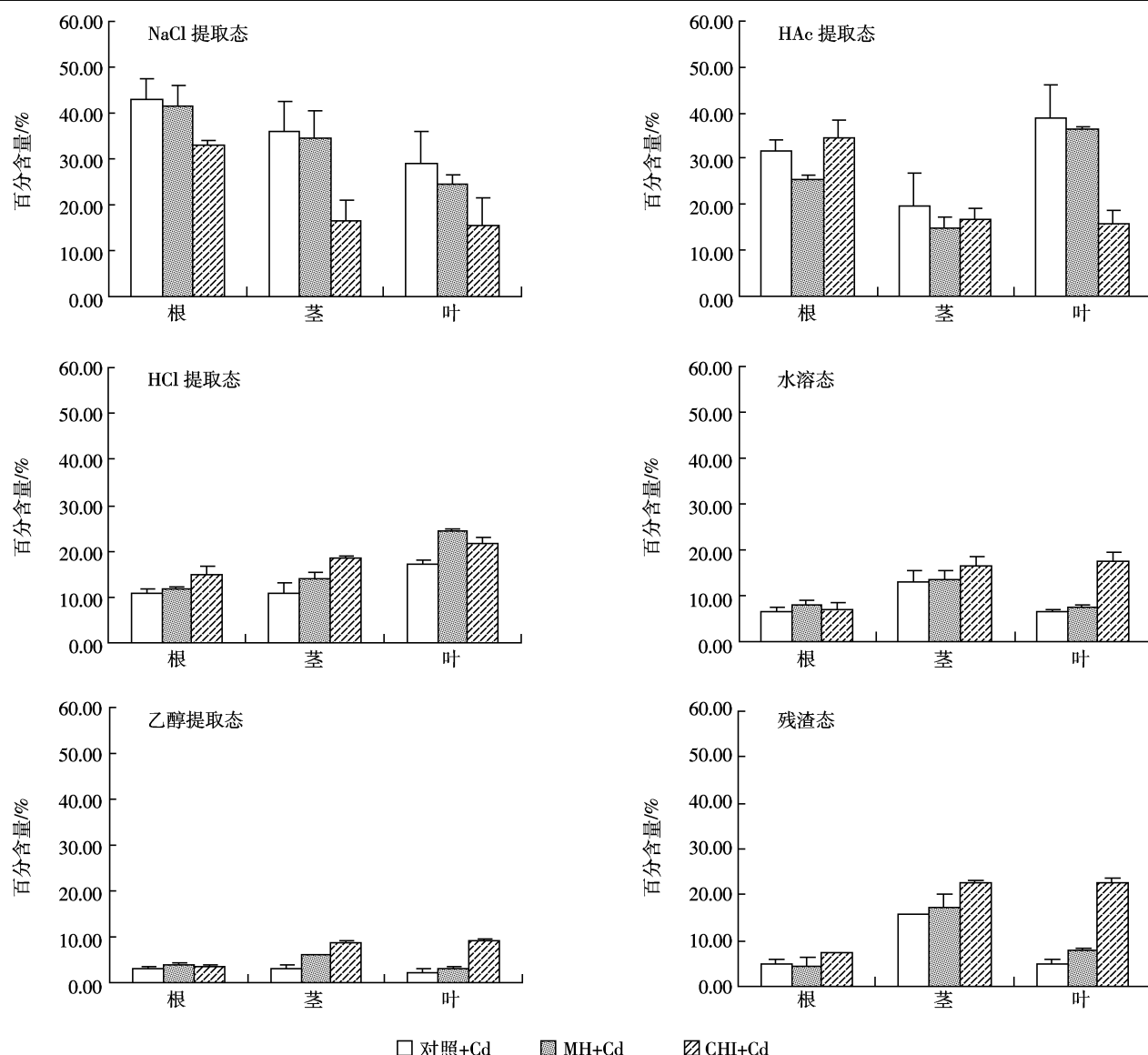


图 4 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd 处理条件下植物生长抑制剂对万寿菊镉化学形态的影响

Figure 4 The effect of plant growth inhibitors on chemical form of Cd in *Tagetes erecta* L. in $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd solution

28.6%上升至 61.7%,并且差异达极显著。茎中变化趋势与叶相似,即 MH 和 CHI 处理下醋酸提取态和氯化钠提取态含量有所降低,其他各形态镉含量均有所增加。MH 处理下根中氯化钠和醋酸态镉含量有所降低,其中醋酸态镉含量显著降低($P < 0.01$),其他形态均有所提高;CHI 处理下根中氯化钠提取态镉含量显著降低,而醋酸提取态镉含量显著增加,其余各形态镉均有所增加。

3 讨论

青鲜素作为一种植物生长抑制剂其主要作用为抑制有丝分裂并诱导染色体断裂^[11],放线菌酮为广泛

使用的真核细胞蛋白质合成抑制剂^[12]。有研究表明,将植物暴露于 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的低浓度 Cd 溶液中 7 d 并未对植物产生毒性^[19],因此本实验中单独 Cd 处理 3 d 并未对万寿菊生长产生抑制作用。当使用 MH 和 CHI 后,由于细胞分裂和蛋白质合成过程受阻,万寿菊生长速率显著降低(表 1),并且地上部可溶性蛋白含量也随之降低(图 1);与此同时,万寿菊地上部镉含量显著降低(图 3),而万寿菊叶片中叶绿素 a、b 及总叶绿素含量并未随着施加植物生长抑制剂而发生明显变化(图 2)。表明万寿菊地上部镉积累与其细胞分裂和蛋白质合成过程存在一定的关系,而植物的叶绿素并未受到两种抑制剂的影响,说明本实验中光合作用

对抑制剂处理下万寿菊地上部镉积累基本无影响。由此可以看出,细胞分裂及蛋白合成过程是万寿菊地上部镉积累的主要原因,虽然 MH 不直接参与抑制蛋白质的合成^[20],但其可以通过影响万寿菊地上部的组织器官细胞分裂间接阻碍蛋白质的生成,从而使万寿菊地上部镉积累降低。

大量资料表明,Cd 与生物体内的蛋白质之间存在高度的亲和性,可以与其结合而使生物受害。Ng 等^[21]研究发现,在一种贻贝(*Perna viridis*)体内大量的镉与高分子量蛋白质(HMW)结合,且其细胞溶质中镉含量的增加与高分子量蛋白结合的镉含量增加呈正相关。此外,细胞溶质当中的高分子量蛋白质是镉最初的结合蛋白,之后镉才转移到金属硫蛋白从而达到解毒的作用。Zhang 等^[22]研究了蚯蚓分泌物对西红柿幼苗生长及镉积累的情况,结果表明蚯蚓分泌物能够显著促进西红柿幼苗的生长及地上部的镉积累,其原因可能与蚯蚓分泌物中含有 IAA 等生长物质有关,进而促进了西红柿幼苗生长及镉积累,并且叶片中蛋白结合态镉含量较对照有所增加。以上均表明生物对镉的积累与蛋白质之间存在着密不可分的关系。而 MH 和 CHI 处理下万寿菊根部镉含量与地上部相反,即根部镉含量较对照有所增加。Salt 等^[23]认为植物根部吸收镉与地上部镉积累是两个相互独立的过程,因此万寿菊根部镉含量的变化可能是由于其根部特殊的生理代谢机制所导致。

许多学者用不同的化学试剂提取植物体内的重金属,试图从研究重金属在植物体内的结合形态来揭示植物对重金属的积累和耐性机制^[17]。一般认为,以水溶性有机盐(水溶提取态)、醇溶性蛋白质和氨基酸盐(乙醇提取态)结合态存在的镉具有较高的移动性,而以重金属磷酸盐(HAc 提取态)、蛋白质结合态及果胶酸盐(NaCl 提取态)及草酸盐(HCl 提取态)结合态存在的镉移动性较差^[4,17]。

本实验中,单独镉处理条件下万寿菊根、茎、叶中蛋白结合态镉含量都占很大比例(图 4),Küpper 等^[24]利用扩展 X 射线衍射试验发现在超积累植物 *Thlaspi caerulescens* 体内幼叶及成熟叶片中的镉主要与 S 元素结合,表明植物体内的镉主要与植物螯合素或者细胞壁等物质结合,其中蛋白质作为植物体内富含巯基的大分子化合物易于与镉结合,由于其活性不高,可以使镉在植物体内发生累积。施用 MH 和 CHI 后,叶片中占优势含量的醋酸提取态及氯化钠提取态镉显著降低(图 4),即重金属磷酸盐和蛋白质结合态镉含

量大大减少,进一步证明万寿菊叶片中镉积累与蛋白质合成有关,当叶片中蛋白质合成受阻时,万寿菊地上部镉含量也随之大量减少,其主要表现为蛋白质结合态所占比例显著降低。其他结合态镉比例虽然有所增加,但由于其有较高的移动性,并不能够在地上部长久固定,因而不能在植物体内累积,导致植物地上部镉含量总体减少(图 3)。施加抑制剂后,根部较茎叶部镉化学形态的变化有所不同(图 4):MH 和 CHI 处理下虽然根部镉含量总体增加,但其增加的部分主要是移动性较差的醋酸提取态、盐酸提取态及移动性较强的结合态镉,究竟是由于地上部对镉积累的减少致使根部镉大量累积,或者其他原因所致还有待进一步研究。虽然根部可溶性蛋白含量未检出(图 1),但 MH 及 CHI 处理下其蛋白质结合态镉含量并未提高,并且根部蛋白结合态镉在单独镉处理条件下也占有较高比例(图 4),说明万寿菊根部镉积累与蛋白合成也可能存在一定的关系。总之,万寿菊体内镉积累与其生长代谢过程有着密切的关系,其中蛋白质合成过程起着十分关键的作用。

参考文献:

- [1] John M K, Van Laerhoven C J. Differential effects of cadmium on lettuce varieties[J]. *Environ Pollut*, 1976, 4:7-15.
- [2] 熊愈辉, 杨肖娥. 镉对植物毒害与植物耐镉机理研究进展[J]. 安徽农业科学[J]. 2006, 34(13):2969-2971.
XIONG Yu-hui, YANG Xiao-e. Review of the toxic effects of cadmium on plants and their tolerant mechanism[J]. *Journal of Anhui Agri Sci*, 2006, 34(13):2969-2971.
- [3] 杨明杰, 林成丞, 杨肖娥. Cd 对不同种类植物生长和养分积累的影响[J]. 应用生态学报, 1998, 9(1):89-94.
YANG Ming-jie, LIN Cheng-cheng, YANG Xiao-e. Impact of Cd on growth and nutrient accumulation of different plant species[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, 9(1):89-94.
- [4] 周守标, 徐礼生, 吴龙华, 等. 镉和锌在藜天细胞内的分布及化学形态[J]. 应用生态学报, 2008, 19(11):2515-2520.
ZHOU Shou-biao, XU Li-sheng, WU Long-hua, et al. Subcellular distribution and chemical forms of Cd and Zn in *Sedum finianum*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(11):2515-2520.
- [5] Jian Lu, Taiyi Jin, Nordberg G F, et al. Monica Nordberg the application of metallothionein (MT) gene expression in peripheral blood lymphocytes (PBLs) as a biomarker of cadmium exposure[J]. *BioMetals*, 2004, 17: 569-570.
- [6] 严竞竞, 刘伟, 麻远, 等. 植物络合素分析方法进展[J]. 分析化学评述与进展, 2005, 33(9):1339-1344.
YANG Jing-jing, LIU Wei, MA Yuan, et al. Developments of analytical technologies of phytochelators[J]. *Chinese Journal of Analytical Chemistry*, 2005, 33(9):1339-1344.

- [7] 王 云, 张海军, 唐为忠, 等. 硫对镉胁迫下小麦幼苗生长和一些生理特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(3): 1029-1032.
WANG Yun, ZHANG Hai-jun, TANG Wei-zhong, et al. Effect of sulfur on plant growth and some physiological characteristics of wheat seedlings under cadmium stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 27(3): 1029-1032.
- [8] 李继光, 林国林, 杨春文, 等. 有机和无机氮对东南景天生长和镉积累的影响比较[J]. 农业环境科学学报, 2007, 26(1): 99-104.
LI Ji-guang, LIN Guo-lin, YANG Chun-wen, et al. Effects of organic and inorganic nitrogen on growth and cadmium accumulation of *Sedum alfredii* Hance[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2007, 26(1): 99-104.
- [9] 杨志敏, 郑绍健, 胡霁堂, 等. 不同磷水平下植物体内镉的积累、化学形态及生理特性[J]. 应用与环境生物学报, 2000, 6(2): 121-126.
YANG Zhi-min, ZHENG Shao-jian, HU Ai-tang, et al. Accumulation, chemical forms and physiological characterization of cadmium in plants affected by phosphorus[J]. *Chin J Appl Environ*, 2000, 6(2): 121-126.
- [10] Sabreen S, Sugiyama S. Trade-off between cadmium tolerance and relative growth rate in 10 grass species[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 63: 327-332.
- [11] Marcano L, Carruyo I, Del Campo A, et al. Cytotoxicity and mode of action of maleic hydrazide in root tips of *Allium cepa* L[J]. *Environmental Research*, 2004, 94: 221-226.
- [12] Panda K K, Patra J, Panda B B. Persistence of cadmium-induced adaptive response to genotoxicity of maleic hydrazide and methyl mercuric chloride in root meristem cells of *Allium cepa* L.: Differential inhibition by cycloheximide and buthionine sulfoximine[J]. *Mutation Research*, 1997, 389: 129-139.
- [13] Sanità di Toppi L, Gabbriellini R. Response to cadmium in higher plants [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1999, 41: 105-130.
- [14] Sugiyama S. Relative contribution of meristem activities and specific leaf area to shoot relative growth rate in C3 grass species[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19: 925-931.
- [15] Xiong Z T, Liu C, Geng B. Phytotoxic effects of copper on nitrogen metabolism and plant growth in *Brassica pekinensis* Rupr[J]. *Ecotoxicity and Environmental Safety*, 2006, 64: 273-280.
- [16] Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72: 248-254.
- [17] Fei-Bo Wu, Jing Dong, Qiong Qiuqian, et al. Subcellular distribution and chemical form of Cd and Cd Zn interaction in different barley genotypes[J]. *Chemosphere*, 2005, 60: 1437-1446.
- [18] Chaoui A, Habib Ghorbal M, El Ferjani E. Effects of cadmium-zinc interactions on hydroponically grown bean (*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. *Plant Science*, 1997, 126: 21-28.
- [19] Wang XF, Zhou QX. Ecotoxicological effects of cadmium on three ornamental plants[J]. *Chemosphere*, 2005, 60: 16-21.
- [20] Noodén L D. The mode of action of Maleic Hydrazide: Inhibition of growth[J]. *Physiol Plantarum*, 1969, 22: 260-270.
- [21] Ng T Y T, Rainbow P S, Amiard-Triquet C, et al. Metallothionein turnover, cytosolic distribution and the uptake of Cd by the green mussel *Perna viridis*[J]. *Aquatic Toxicology*, 2007, 84: 153-161.
- [22] Zhang Shujie, Hu Feng, Li Huixin. Effects of earthworm mucus and amino acids on cadmium subcellular distribution and chemical forms in tomato seedlings[J]. *Bioresource Technology*, 2009, 100: 4041-4046.
- [23] Salt D E, Prince R C, Pickering L J, et al. Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in Indian Mustard [J]. *Plant Physiology*, 1995, 109: 1427-1433.
- [24] Ku"pper H, Mijovilovich A, Meyer-Klaucke W, et al. Tissue- and age-dependent differences in the complexation of cadmium and zinc in the cadmium/zinc hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* (Ganges Ecotype) revealed by X-Ray absorption spectroscopy[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134: 748-757.

致谢:感谢沈阳应用生态研究所刘宛副研究员对英文摘要的斧正。