

# 不同镉耐性水稻非蛋白巯基及镉的亚细胞和分子分布

王 芳<sup>1</sup>, 丁 杉<sup>1</sup>, 张春华<sup>2</sup>, 葛 澄<sup>1</sup>

(1.南京农业大学 资源与环境科学学院, 南京 210095; 2.南京农业大学 生命科学学院实验中心分子生物技术合作示范实验室, 南京 210095)

**摘要:**采用镉(Cd)耐性不同的水稻品种 N07-6 和 N07-63,通过室内水培试验,比较了  $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 胁迫下水稻的非蛋白巯基(NPT)、Cd 的亚细胞和分子分布的差异。结果表明,Cd 处理后,两品种水稻植株 Cd 含量存在明显差异,N07-63 根部向地上部转移的 Cd 显著少于 N07-6。Cd 胁迫诱导了两个品种 NPT 含量的增加,N07-63 的增幅显著高于 N07-6。Cd 绝大部分分布在水稻的细胞壁和细胞可溶部分。N07-63 茎叶和根部细胞壁结合的 Cd 占总 Cd 的比例高于 N07-6,而细胞可溶部分 Cd 的比例低于 N07-6。从 Cd 的分子分布来看,水稻茎叶细胞可溶部分的 Cd 一部分与大分子量蛋白质结合,其余大部分与植物螯合肽(PCs)结合,而根细胞可溶部分的 Cd 绝大部分与 PCs 结合,N07-63 的 Cd-PCs 结合程度高于 N07-6。由此说明,与 N07-6 相比,N07-63 细胞壁对 Cd 的束缚和细胞可溶部分 Cd-PCs 的络合程度更高,Cd 的毒害效应更小,向地上部转运的 Cd 更少。

**关键词:**水稻;镉;非蛋白巯基;亚细胞分布;分子分布

中图分类号:X503.231 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2010)04-0625-05

## Non-protein Thiols, Subcellular and Molecular Distribution of Cadmium in Two Rice Cultivars with Difference Tolerance

WANG Fang<sup>1</sup>, DING Shan<sup>1</sup>, ZHANG Chun-hua<sup>2</sup>, GE Ying<sup>1</sup>

(1. College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Demonstration Laboratory of Molecular Biological Techniques, College of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** A hydroponic experiment was conducted to study the content of non-protein thiols (NPT), subcellular and molecular distributions of Cd in the two rice cultivars (N07-6 and N07-63) with different tolerance treated with  $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd. The results showed that Cd contents differed clearly in two rice cultivars after Cd treatment. The amount of Cd translocated from root to shoot in N07-63 was significantly lower than that in N07-6. Cadmium induced increases of NPT contents for the two cultivars, and the increment of N07-63 was significantly higher than N07-6. Most Cd was distributed in the cell wall and cellular soluble fractions. Compared with N07-6, N07-63 had higher proportions of total Cd in the cell wall of shoot and root, but lower in the cellular soluble fractions. From the molecular distribution of Cd in rice, we observed that Cd was associated partly with proteins with large molecular weight in shoot cellular soluble fraction. The rest was mainly bound to phytochelatins (PCs). However, most Cd was complexed with PCs in the soluble fraction of rice root cells, and the association between Cd and PCs was stronger in N07-63 than that in N07-6. Therefore, Cd toxicity and translocation were lower in N07-63 due to the more Cd binding in the cell wall and more chelation between Cd and PCs in the cellular soluble fraction.

**Keywords:** rice; Cd; non-protein thiols; subcellular distribution; molecular distribution

农业土壤 Cd 污染及其在土壤-植物系统中的迁移已经成为当今普遍关注的全球环境问题之一。水稻是我国重要的粮食作物,相对其他植物而言,其吸收

积累 Cd 的能力较强,从而可能引起籽粒中 Cd 超标,危害人类健康。水稻籽粒 Cd 含量的影响因素包括土壤 Cd 的生物有效性,水稻根部对 Cd 的吸收以及向地上部的转运等,其中,将 Cd 固定在根部、限制向地上部的转运是水稻耐 Cd 能力的表现之一<sup>[1]</sup>。许多研究表明<sup>[2-5]</sup>,水稻对 Cd 的吸收积累及其耐性存在明显的品种差异。因此,明确水稻不同部位 Cd 累积的机制对于选育耐性强、转运少的品种具有重要意义。

收稿日期:2009-09-07

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30700479)

作者简介:王 芳(1983—),女,新疆库尔勒人,在读硕士,主要从事环境生物学方面的研究。

通讯作者:葛 澄 E-mail:yingge711@njau.edu.cn

植物 Cd 的解毒机制包括:与细胞壁结合、与细胞可溶部分中含巯基的分子络合、将 Cd 转移至液泡。因此,水稻对 Cd 的耐性可以从 Cd 的亚细胞分布、分子分布得到体现。而这两者之间的关系却报道不多。He 等<sup>[6]</sup>利用分子生物学技术获得了敏感水稻,研究了该品种与耐性品种在 Cd 吸收、亚细胞分布和化学形态上的差别,但没有研究细胞可溶部分 Cd 与何种物质结合。于辉等<sup>[7]</sup>利用两种籽粒含量不同的品种,研究了 Cd 的化学形态及亚细胞和分子分布,但该文对水稻的耐 Cd 机制未作深入探讨。本试验在前人的研究基础上,选择遗传背景相似但耐性不同的两个水稻品种,进行水培试验,测定植株体内的 NPT 含量和 Cd 的亚细胞及分子分布,以了解不同耐性水稻品种对 Cd 的吸收和体内分布差异,为培育高抗性、低积累的水稻品种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

水稻品种 N07-6(敏感品种)和 N07-63(耐性品种)由嘉兴农科院程旺大课题组提供,这两个品种的 Cd 耐性差异已在前期研究中得到确认<sup>[8]</sup>。水培营养液参照国际水稻研究所(IRRI)的标准配制。Cd 溶液以分析纯  $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$  配制。

### 1.2 培养与胁迫

种子经过浸泡、消毒、催芽,恒温培养 7 d 后移至温室,挑选生长一致的幼苗用营养液培养,3 d 更换一次营养液。待幼苗三叶期时设置对照和 Cd 处理,3 个重复,胁迫 7 d 后收获。Cd 处理浓度设置为  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。由于水稻的 Cd 耐性相对较强,如果 Cd 浓度较低,在较短的时间内(如 7 d)Cd 大部分结合在水稻细胞壁上,毒害效应不明显。为使两个供试品种的 Cd 耐性差异得到更好的体现,本文采用了  $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 Cd 浓度,该浓度也与其他研究<sup>[9]</sup>的设置相同。

### 1.3 测定方法

#### 1.3.1 Cd 含量测定

将一部分水稻鲜样 90 ℃杀青 15 min,70 ℃烘 24 h。粉碎干样后,称取 0.10 g 用 1:4(V/V)的  $\text{HNO}_3-\text{HClO}_4$  混合酸消煮。消煮完全后定容,Cd 含量由 ICP-AES(Perkin Elmer Optimal 2100DV)测定。

#### 1.3.2 非蛋白巯基(NPT)测定

NPT 采用 DTNB 显色法<sup>[10]</sup>测定。称取样品鲜样 1.00 g,加入 4 mL 预冷的 5%(W/V)碘基水杨酸,冰浴研磨,冰浴 30 min,然后离心(Beckman-Coulter Avanti

J-25,8 000×g,4 ℃)15 min。取上清液 0.8 mL,依次加入 3.05 mL  $0.25 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 Tris-HCl (pH8.3) 和 0.15 mL  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 DTNB,室温下放置 20 min,然后用分光光度计(波长 412 nm)测定样品吸光度值。

#### 1.3.3 Cd 的亚细胞分布

将 4 g 水稻样品匀浆(蔗糖  $250 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ;Tris-HCl(pH7.5) $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ;DTT  $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ),用差速离心法<sup>[11]</sup>将样品分为细胞壁(F1)、细胞器(F2)和细胞可溶部分(F3),以 1:4(V/V)的  $\text{HNO}_3-\text{HClO}_4$  混合酸消煮 F1 和 F2,向 F3 样品中加入 EDTA,随后定容,ICP-AES (Perkin Elmer Optimal 2100DV) 测定各组分 Cd 含量。

#### 1.3.4 细胞可溶部分 Cd 的分子分布

参考 Guo 等<sup>[12]</sup>的方法,分别称取 Cd 处理的鲜样约 8.5 g,加入 17 mL 预冷的匀浆液( $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Tris-HCl(pH8.6), $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  蛋白酶抑制剂 PMSF),用差速离心法分离出细胞可溶部分,冷冻干燥,复溶,过滤后,用葡聚糖凝胶 G-75 柱(Sephadex G-75 Fine)进行凝胶过滤,每管 5 mL,收集 40 个流分。将每个流分分装,一部分用 ICP-AES 测定 Cd 浓度,另一部分用碘基水杨酸化沉淀蛋白,离心,取上清液,用 DTNB 显色法<sup>[10]</sup>测定 NPT 浓度。

### 1.4 数据统计分析

采用 MS-Excel 和 SPSS 软件进行数据分析。

## 2 结果与讨论

### 2.1 不同品种水稻对镉的吸收和积累差异

水稻幼苗各部分 Cd 的含量和累积量可以反映出水稻吸收和转运 Cd 的能力。由表 1 可见,两品种根部 Cd 含量和累积量明显高于茎叶,N07-63 根部的 Cd 含量显著高于 N07-6,而茎叶的结果则正好相反,N07-6 含有更多的 Cd,这说明该品种具有更强的 Cd 转运能力,转移率(茎叶和根部 Cd 含量的比值,S/R)显著高于 N07-63(表 1)。然而从水稻各部分 Cd 的累积量来看,两品种差异不显著。

### 2.2 不同品种水稻非蛋白巯基(NPT)含量

非蛋白巯基(non-protein thiol,NPT)是植物重金属解毒机制中的主要物质之一,它主要由富含巯基的物质组成,包括植物螯合肽(PCs)、谷胱甘肽(GSH)、 $\gamma$ -谷氨酰半胱氨酸( $\gamma$ -EC)、半胱氨酸(cysteine)等<sup>[13]</sup>。巯基能结合 Cd 离子,减少细胞内自由态 Cd,达到解毒的目的。因此,水稻不同部位的 NPT 含量可以反映水稻对 Cd 的耐受能力。

表1 两品种水稻的 Cd 含量、累积量、转移率

Table 1 Cd content, accumulation and translocation ratio of two rice cultivars

品种	Cd 含量/mg·kg <sup>-1</sup> DW		Cd 累积量/μg·株 <sup>-1</sup>		转移率/%
	茎叶	根部	茎叶	根部	
N07-6	158.74±8.14a	839.08±39.31b	2.28±0.12a	5.34±0.15a	18.93±1.00a
N07-63	129.22±5.30b	990.34±25.78a	2.44±0.31a	7.50±0.55a	13.06±0.86b

注:不同字母表示品种间差异显著( $P<0.05$ )

由图1可见,在 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的Cd胁迫浓度下,两种水稻的NPT含量均显著高于对照,与对照相比,N07-6与N07-63茎叶的NPT含量分别增加了1.8和0.2倍(图1A);根部则分别增加了1.6倍、4.1倍(图1B)。这与以往的报道一致,例如:安志装等<sup>[13]</sup>发现,在一定供硫水平下,Cd处理显著提高了水稻中的NPT含量;Zeng等<sup>[14]</sup>对超积累植物 *Arabis paniculata* 的研究也得到了类似的结果,Cd胁迫显著增加了其根部的NPT含量。Cd处理后,品种N07-63不同部位的NPT含量均显著高于N07-6( $P<0.05$ ),说明N07-63合成更多含巯基的物质与Cd络合,解毒能力更强。

### 2.3 Cd 的亚细胞分布

由表2可知在亚细胞水平上,品种N07-63茎叶

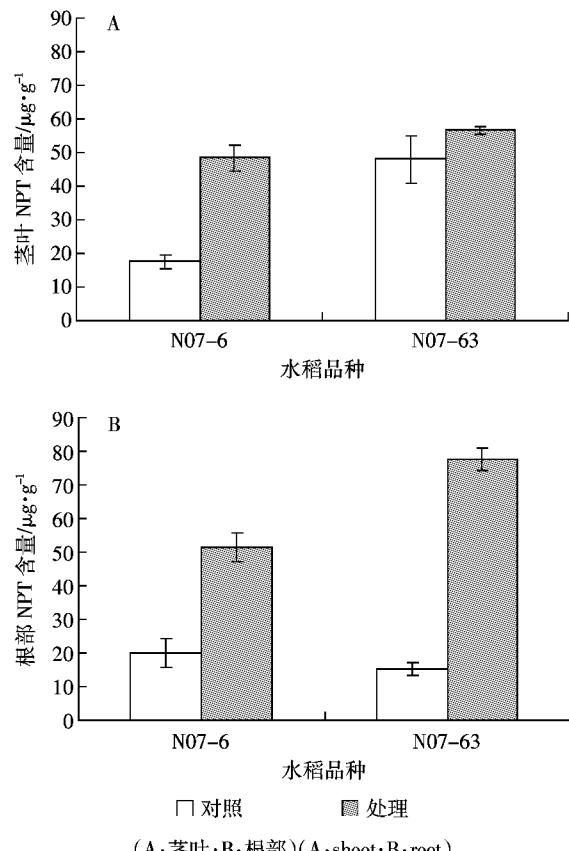


图1 Cd 胁迫处理后水稻体内 NPT 含量变化

Figure 1 NPT contents in rice under CK and Cd treatment

的Cd主要积累在细胞壁组分,其次是细胞可溶部分,分别占59.83%和33.18%;而N07-6茎叶的Cd在细胞可溶部分的分布较多,占52.13%。水稻根部的Cd则主要分布在细胞可溶部分,两品种的比例分别为50.52%(N07-6)和43.96%(N07-63),无显著差异。该分布趋势与于辉等<sup>[7]</sup>的结果一致,他们发现,在相近的Cd处理浓度下,低镉积累品种(广源占No.3)水稻茎叶细胞壁和细胞可溶部分的分配率分别为44.59%和40.81%,根部则分别为30.88%和49.58%。细胞器是植物细胞生命活动的主要场所,Cd在该部位积累量越低,细胞正常代谢受到Cd的破坏就越少。水稻各部位细胞器中的Cd不超过8.09%,虽然N07-6根部细胞器的分配率显著低于N07-63,但其茎叶中Cd的分配率明显高于根部,说明N07-6有更多的Cd在转运过程中进入茎叶细胞的细胞器中,以致该品种产生了更明显的Cd毒害症状。

比较两个水稻品种可以发现,细胞壁组分的Cd含量存在显著差异,其中耐性品种N07-63根部细胞壁的Cd含量显著高于N07-6,这表明水稻根部的耐Cd机制之一是将大部分Cd累积在细胞壁上,减少Cd向地上部的转运,阻止Cd对细胞的毒害。两品种根部细胞可溶部分Cd含量差异不显著,但N07-63根部的NPT含量显著高于N07-6,转移率显著低于N07-6,可以推测,N07-63根部细胞中富含巯基的物质络合了大量的自由态Cd,形成的复合物可能被区域化在细胞液泡中,从而减少了根部的Cd离子通过共质体途径向地上部运输。

### 2.4 细胞可溶部分 Cd 和 NPT 的结合形态分布

为了进一步明确Cd在细胞可溶部分的结合形态,我们将差速离心得到的细胞可溶部分采用凝胶过滤技术进行分析测定。在洗脱过程中,先洗脱出的流分的分子量相对较大,后洗脱出的流分的分子量较小。一般认为,细胞可溶部分中结合态的Cd都是与不同分子量的可溶蛋白类物质配合<sup>[1,15]</sup>。从已得的标准蛋白(牛血清蛋白 BSA 66.2 kDa; 溶菌酶 Lysozyme 14.4 kDa; 金属硫蛋白 MT 6~7 kDa)紫外吸收峰图(未

表2 两品种水稻Cd的亚细胞分布  
Table 2 Subcellular distribution of Cd for the two rice cultivars

植株部位	水稻品种	Cd含量/mg·kg <sup>-1</sup> DW			分配率/%			回收率/%
		F1	F2	F3	F1	F2	F3	
茎叶	N07-6	90.72±7.20a	15.30±0.94a	104.22±21.31a	45.38b	7.52a	52.13a	105.03
	N07-63	63.47±5.80b	6.57±0.58b	35.20±1.01b	59.83a	6.19a	33.18b	99.20
根部	N07-6	384.11±42.81b	56.31±13.13b	537.37±39.68a	36.11a	5.29b	50.52a	91.92
	N07-63	524.80±61.89a	103.48±22.73a	562.28±19.46a	41.03a	8.09a	43.96a	93.08

注:F1为细胞壁组分,F2为细胞器组分,F3为细胞可溶部分;不同字母表示品种间差异显著( $P<0.05$ )。

列出)可知,8~15流分数的蛋白分子量大于10 kDa,16~21流分数的蛋白分子量在5~10 kDa之间,流分数为22以后的蛋白分子量小于5 kDa。如前所述,NPT包括植物螯合肽(PCs, Phytochelatins),所以通过对各流分NPT的测定可以了解到Cd和PCs的结合情况。

由图2可见,两种水稻幼苗茎叶在第8~16流分中均出现了Cd的浓度峰,其中N07-63在第12~15流分中还有一个较小的峰(B图中c峰),说明与N07-6相比,该品种有更多的大分子蛋白和Cd结合。而由NPT的分布也可知在第18~24流分中含有较多的NPT,两图中Cd(图A中a,b峰;图B中d,e峰)与NPT(图A中I峰;图B中II峰)的出峰位置基本吻合,根据其分子量(5 kDa左右)可以推断,水稻中的PCs(3~5 kDa)结合了大部分的Cd。

由图3可见,水稻根部也有部分Cd与大分子量蛋白结合,但与茎叶的结合情况相比,这部分结合的Cd在细胞可溶部分总Cd中所占的比例很少。在万敏<sup>[15]</sup>和于辉<sup>[17]</sup>的研究中也表明,茎叶细胞可溶部分的Cd与高分子蛋白结合较多,与之相比较,根部则有更多的Cd和PCs络合。NPT的出峰位置(图A中I峰;图B中II峰)主要在第17~24流分,对应的蛋白分子量大体在5~10 kDa之间,这些与Cd的出峰位置(图A的a,b峰;图B的c,d峰)基本对应,说明根部的PCs络合了细胞可溶部分中绝大部分的Cd离子。

由NPT的分布情况(图2、图3)可知,茎叶和根部的巯基主要由PCs提供。N07-63茎叶和根部细胞可溶部分的NPT含量显著高于N07-6,而Cd含量结果与之相反,由此可以推测,在50 μmol·L<sup>-1</sup>的Cd处理浓度下,N07-63茎叶和根部细胞中合成PCs的能力更强,Cd-PCs的含量更高。结合两品种细胞壁分配率的结果(表2)可知,N07-63具有更强的解毒能力,同时向地上部转运的Cd也更少。

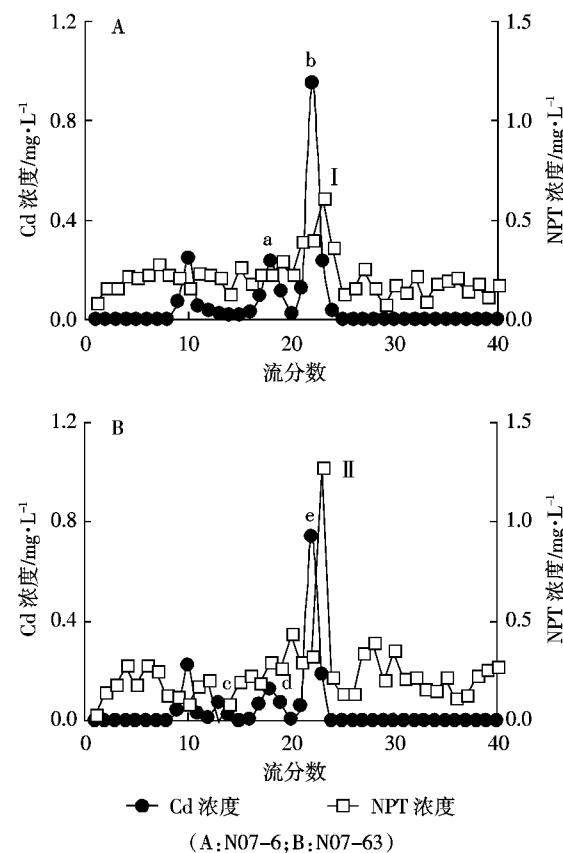


图2 两品种水稻茎叶可溶部分凝胶过滤洗脱液各流分的Cd和NPT浓度

Figure 2 Cd and NPT concentrations in the eluents from gel-filtration of shoot cellular soluble fraction of the two rice cultivars

### 3 结论

本试验通过两个水稻品种的比较研究,明确了水稻的Cd耐性和转运与其NPT含量及Cd的亚细胞和分子分布密切相关。在50 μmol·L<sup>-1</sup>Cd胁迫浓度下,N07-63根部Cd和NPT含量都显著高于N07-6,但转移率显著低于N07-6,说明Cd与NPT结合并转移至液泡可以减少Cd向地上部的转运,并减轻Cd对水稻茎叶的毒害。

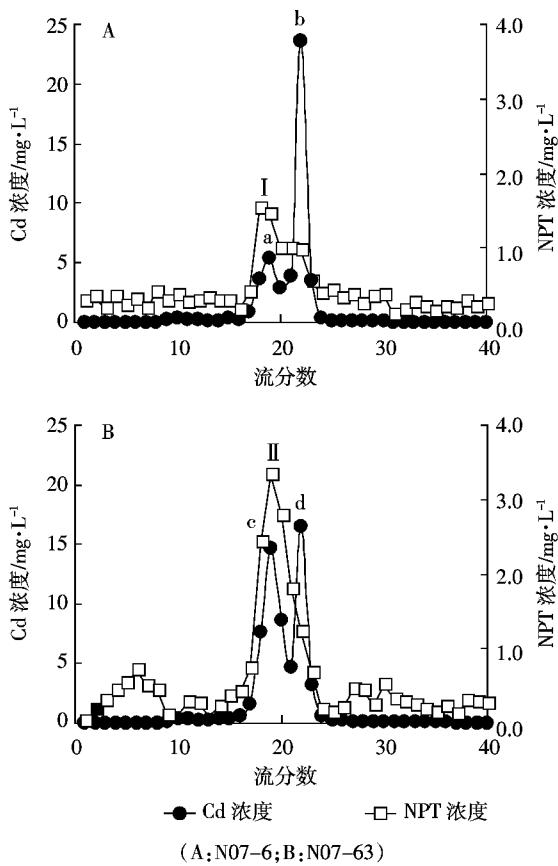


图3 两品种水稻根部可溶部分凝胶过滤洗脱液各流分的Cd和NPT浓度

Figure 2 Cd and NPT concentrations in the eluents from gel-filtration of root cellular soluble fraction of the two rice cultivars

从两品种 Cd 的亚细胞和分子分布结果可以看出,结合在 N07-63 茎叶和根部细胞壁上的 Cd 比例更高,细胞可溶部分 Cd 的比例则低于 N07-6; N07-63 各部位细胞可溶部分的 NPT 含量显著高于 N07-6,合成 PCs 的能力更强,Cd-PCs 的含量更高,因此对 Cd 具有更强的耐性。

#### 参考文献:

- [1] 黄秋婵,黎晓峰,李耀燕,等.镉对水稻的毒害效应及耐性机制的研究进展[J].安徽农业科学,2007,35(7):1971-1974.  
HUANG Qiu-chan, LI Xiao-feng, LI Yao-yan, et al. Review of toxic effect of cadmium on *Oryza sativa* and tolerant mechanism[J]. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2007, 35(7):1971-1974.
- [2] 吴启堂,陈 卢,王广寿.水稻不同品种对 Cd 吸收累积的差异和机理研究[J].生态学报,1999,19(1):104-107.  
WU Qi-tang, CHEN Lu, WANG Guang-shou. Differences on Cd uptake and accumulation among rice cultivars and its mechanism[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(1):104-107.
- [3] 李坤权,刘建国,陆小龙,等.水稻不同品种对 Cd 吸收及分配的差异[J].农业环境科学学报,2003,22(5):529-532.  
LI Kun-quan, LIU Jian-guo, LU Xiao-long, et al. Uptake and distribution of cadmium in different rice cultivars[J]. *Journal of Agro-Environmental Science*, 2003, 22(5):529-532.
- [4] 宋阿琳,娄运生,梁永超.不同水稻品种对铜镉的吸收与耐性研究[J].中国农学通报,2006,22(9):408-411.  
SONG A-lin, LOU Yun-sheng, LIANG Yong-chao. Research on copper and cadmium uptake and tolerance in different rice varieties[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(9):408-411.
- [5] 柯庆明,林文雄,梁康径,等.镉胁迫对不同水稻基因型生长的影响[J].中国农学通报,2008,24(3):338-340.  
KE Qing-ming, LIN Wen-xiong, LIANG Kang-jing, et al. Effects of Cd stress on growth of rice (*Oryza sativa* L.) with different Cd-tolerance[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(3):338-340.
- [6] 何江,朱春,任永福,等.镉胁迫下野生型和突变型水稻中镉的吸收、亚细胞分布和化学形态[J].土壤学报,2008,18(3):371-377.  
HE J Y, ZHU C, REN Y F, et al. Uptake, subcellular distribution, and chemical forms of cadmium in wild-type and mutant rice[J]. *Pedosphere*, 2008, 18(3):371-377.
- [7] 于 辉,杨中艺,杨知建,等.不同类型镉积累水稻细胞镉化学形态及亚细胞和分子分布[J].应用生态学报,2008,19(10):2221-2226.  
YU Hui, YANG Zhong-yi, YANG Zhi-jian, et al. Chemical forms and subcellular and molecular distribution of Cd in two Cd-accumulation rice genotypes[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(10):2221-2226.
- [8] 居 婷.镉胁迫下水稻谷胱甘肽转硫酶(GST)活性变化及其纯化鉴定[D].南京:南京农业大学,2009:29-35.  
JU Ting. Glutathione S-transferase (GST) activity and its purification and identification in rice seedlings under Cd stress[D]. Nanjing Agricultural University, 2009:29-35.
- [9] 何玉玲,顾延,张春海,等.镉胁迫下水稻幼苗的生物量和镉的吸收与分布[J].植物生长调节剂,2009,59:51-61.  
HE Y L, GE Y, ZHANG C H, et al. Cadmium toxicity and translocation in rice seedlings are reduced by hydrogen peroxide pretreatment [J]. *Plant Growth Regul*, 2009, 59:51-61.
- [10] Rama Devi S, Prasad M N V. Copper toxicity in *Ceratophyllum demersum* L. (Coontail) a free floating macrophyte: Response of antioxidant enzymes and antioxidants[J]. *Plant Science*, 1998, 138:157-165.
- [11] 王霞,刘永刚,曾国明,等.小麦细胞内镉的亚细胞分布和化学形态[J].环境与实验植物学,2008,62:389-395.  
WANG X, LIU Y G, ZENG G M, et al. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Bechmeria nivea* L. Gaud [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62:389-395.
- [12] 郭玉玲,马世英,等.不同植物对镉、镍的吸收、分布和结合[J].植物营养学报,1995,18(12):2691-2706.  
GUO Y L, MARSCHNER H. Uptake, distribution, and binding of cadmium and nickel in different plant species[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1995, 18(12):2691-2706.
- [13] 安志装,王校常,严蔚东,等.镉硫交互处理对水稻吸收累积镉及其蛋白巯基含量的影响[J].土壤学报,2004,41(5):728-733.  
AN Zhi-zhuang, WANG Xiao-chang, YAN Wei-dong, et al. Effects of sulfate and cadmium interaction on cadmium accumulation and content of non-protein thiols in rice seedling[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2004, 41(5):728-733.
- [14] 曾祥伟,马立勤,邱仁林,等.拟南芥对镉的响应及其对 Cd<sup>2+</sup>的耐受性[J].环境与实验植物学,2009,66:242-248.  
ZENG X W, MA L Q, QIU R L, et al. Responses of non-protein thiols to Cd exposure in Cd hyperaccumulator *Arabis paniculata* Franch[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 66:242-248.
- [15] 万敏,周卫,林藻.积累不同类型的小麦细胞镉的亚细胞和分子分布[J].中国农业科学,2003,36(6):671-675.  
WAN Min, ZHOU Wei, LIN Zhao. Subcellular and molecular distribution of cadmium in two wheat genotypes differing shoot/root Cd partitioning[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(6):671-675.