

蜈蚣草毛状体对砷的富集作用及其意义*

李文学 陈同斌** 陈 阳 雷 梅

(中国科学院地理科学与资源研究所环境修复中心, 北京 100101)

摘要 利用配备 EDX 的环境扫描电子显微镜等手段研究了蜈蚣草羽叶的微形态及砷元素在蜈蚣草中的微区分布. 结果表明, 在羽叶的正反表皮观察到大量的毛状体, 其结构为多细胞组成, 呈匍匐状, 平均长度为 160 μm , 平均直径 28 μm . X 射线能谱分析表明, 在加砷处理中, 蜈蚣草的表皮、羽叶毛状体存在有明显的砷峰, 并且毛状体中砷的含量分别为表皮细胞与叶肉细胞的 2.4, 3.9 倍, 在同一毛状体中, 帽细胞中的砷含量较低, 而在节细胞和基细胞中的砷含量较高. 这一发现为揭示蜈蚣草富集砷和耐砷毒的机理提供了新的线索.

关键词 砷 蜈蚣草 毛状体 环境扫描电子显微镜 微区定位

土壤重金属污染是国内外普遍关注的环境问题, 其治理受到广泛的重视. 2002 年, 陈同斌等人^[1]首次报道了第一种重金属超富集植物——蜈蚣草. 同年, 陈同斌等人^[2,3]在湖南省郴州市建立了世界上第一个利用超富集植物修复砷污染土壤的试验基地, 成功地将蜈蚣草用于砷污染土壤的修复.

超富集植物对重金属的富集和解毒机理是一个非常关键的科学问题, 对于提高实际修复效率具有重要的理论指导意义. 自从发现蜈蚣草(*Pteris vittata* L.)对砷的超富集功能以来, 其独特的耐砷及富砷机制引起了国内外学者的广泛关注, 并对其生物学特性及生理学行为进行了深入地研究. 一些学者曾从砷的微区分布、化学形态及其对砷的吸收特性等角

度探索蜈蚣草等超富集植物对砷的富集机理^[4~7]. 一些研究认为, 蜈蚣草、大叶井口边草富集的砷很可能被区室化到上、下表皮细胞中^[8,9]. 但是仍不清楚在蜈蚣草中是否存在其他的贮藏砷的器官. 本文采用配备EDX的环境扫描电子显微镜(ESEM), 发现在蜈蚣草的表皮存在毛状体, 并证实其对砷具有显著的富集功能. 这一发现为揭示蜈蚣草对砷的富集和耐性机理提供了新的线索.

1 材料与方法

1.1 砂培实验

试验设对照和加 10 mg/L 砷 2 个处理, 各处理重复 4 次. 供试植物为蜈蚣草, 从湖南采集孢子进行人

2004-04-09 收稿, 2004-08-11 收修稿

* 国家杰出青年科学基金项目(批准号: 40325003)、国家重大基础研究前期研究专项(批准号: 2002CCA03800)、国家自然科学基金重点项目(批准号: 40232022)和国家高技术研究发展计划项目(批准号: 2001AA645010)资助

** 联系人, E-mail: chentb@igsnrr.ac.cn

工繁殖获得幼苗,待其长至约2 cm高时移栽到12 cm × 15 cm的塑料盆,每盆装石英砂0.7 kg,移栽3株。移栽1周后,对照处理添加正常营养液,加砷处理则在正常营养液的基础上添加10 mg/L的As。砷采用 NaH_2AsO_4 ,营养液采用Hogland配方, pH = 7.0。培养过程中每隔2天淋洗培养基质并更换营养液,以保持砷的浓度及形态。幼苗培养环境:昼夜温度26℃/15℃,光照强度300 $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,平均相对湿度60%。生长110天后,分别收获叶、叶柄、地下茎和根,一部分经过烘干粉碎后进行化学分析,另一部分活体植物样品留作显微观察和环境扫描电子显微镜测定。

1.2 样品分析

砷的测定方法采用陈同斌等人^[11]的方法并略有改进,样品采用 $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$ 消解,原子荧光光谱仪(海光AFS-2202)测定待测液中砷的浓度。分析中所用试剂均为优级纯,采用国家标准参比物质(GBW-08501)进行分析质量控制,分析误差均控制在允许的误差范围之内。

1.3 环境扫描X射线电子显微镜测定和毛状体的观察

新鲜样品用导电银胶粘在样品台上,在XL-30环境扫描电子显微镜(Philips公司)下观察。样品台温度为4℃,样品室气压为5 Torr,能谱仪为EDAM公司产品,加速电压为25 kV,光斑为5 μm ,样品倾斜角为0°,X射线与样品之间的夹角为45°,工作距离为10.0 mm。每个样品分别扫描3次,取平均值,计算机自动扣除各元素的背景值,通过对图谱中各元素的峰谱面积积分计算其相对含量的百分数^[10]。利用Olympus公司BH-2型显微镜观察毛状体,选取帽细胞中部作为毛状体直径^[11],随机选取30个毛状体测定其平均长度和直径,并计算单位面积上毛状体的分布密度。

2 结果与分析

2.1 蜈蚣草不同部位的含砷量

虽然加砷与对照处理之间蜈蚣草的地上部生物量、地下茎生物量有微小的波动,但是差异并不显著(表1)。与对照相比,加砷处理的蜈蚣草根系生物量

降低近23%,差异达到显著水平,表明在本试验条件下,加砷对蜈蚣草的地上部和地下茎并未产生明显的影响,但是对根系的生长有明显的抑制作用。

表1 砷对蜈蚣草生物量和砷含量的影响

处理	生物量/ $\text{g} \cdot \text{pot}^{-1}$			含砷量/ $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 干重			
	根	地下茎	地上部	根	地下茎	叶片	叶柄
对照	0.60 a	0.25 a	1.39 a	1.2 c	2.6 b	4.5 a	1.3 c
加砷	0.46 b	0.31 a	1.31 a	229 d	2695 b	7219 a	1548 c

a) 同一系列数据后标注不同字母表示处理间(生物量,竖行;含砷量,横行)差异达到5%显著性水平

与对照处理相比,加砷可以显著提高蜈蚣草各部位含砷量,其根、地下茎、羽叶和叶柄的含砷量分别提高191, 1037, 1604和1191倍。无论加砷与否,植物各部位砷含量的顺序均为:羽叶 > 地下茎 > 叶柄 > 根(表1)^[12]。加砷处理中,蜈蚣草羽叶含砷量高达7219 mg/kg,显著高于其他部位,因此,蜈蚣草吸收的砷主要富集于羽叶中。由于其他部位的砷含量较低,低于X射线电子能谱显微分析的仪器检测下限,所以在进行X射线电子能谱显微分析砷的分布时主要选取羽叶。

2.2 毛状体的显微观察

显微观测表明,蜈蚣草羽叶表面的上、下表皮(图1(a)和(b))及叶柄表面(图1(c))上均分布有大量的毛状体。就羽叶而言,毛状体主要生长在主叶脉和次叶脉上,在表皮的其他部位只有零星分布(图1(a)和(b))。在成熟的羽叶中,毛状体沿主叶脉的分布密度为3.6个/mm;在幼嫩羽叶中,毛状体沿主叶脉的分布密度达到6.2个/mm,表明毛状体在幼嫩的羽叶上分布较多,随着羽叶的成熟,其毛状体的分布密度显著下降。

蜈蚣草羽叶上的毛状体几乎全部为匍匐状,其头部趋向植物的表皮,此形态在图1(c)和(d)中表现得尤为明显,这主要是由于节细胞弯曲造成的(图1(d)~(h))。毛状体由多细胞组成,细胞数目多少不等,一般为2~8个(图1(f)~(h))。毛状体的基细胞相对较大,包埋于表皮细胞中。由于组成毛状体的细胞数不等,从而使其长度变化较大,最短的为28 μm ,最长

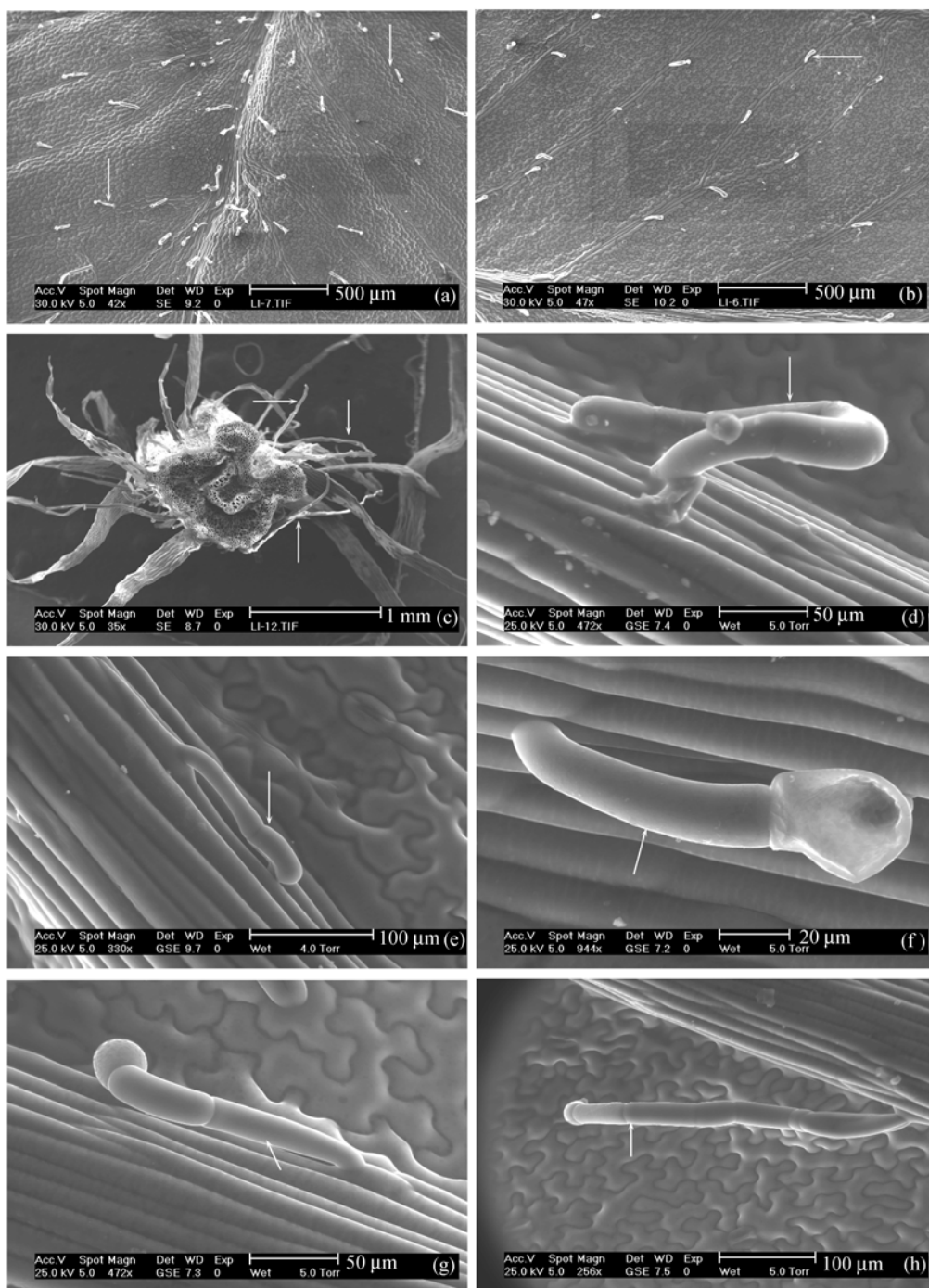


图 1 毛状体的显微结构(图中的箭头指向毛状体)

(a) 羽叶上表皮; (b) 羽叶下表皮; (c) 叶柄横截面; (d)和(e) 典型的匍匐状毛状体; (f) 两个细胞组成的毛状体; (g) 4个细胞组成的毛状体; (h) 7个细胞组成的毛状体

的达到 690 μm , 平均为 $(160 \pm 133) \mu\text{m}$. 毛状体的直径多在 21~40 μm 之间, 平均值为 $(28 \pm 5) \mu\text{m}$, 其平均体积为 $9.85 \times 10^{-5} \text{ mm}^3$.

2.3 砷在蜈蚣草羽叶的微区分布

在加砷处理中, 蜈蚣草叶肉细胞的砷相对较少, 但在表皮和毛状体的 X 射线能谱图中存在明显的砷峰, 且毛状体中砷峰明显高于表皮(图 2), 毛状体中砷的相对重量为表皮细胞的 2.4 倍(表 2). 根据表 1 的结果可知, 在加砷处理中, 羽叶的砷含量为根系砷含量的 31.5 倍. 而该处理中, 羽叶毛状体中砷的相对重量为羽叶表皮细胞的 2.36(表皮细胞)~3.87 倍(叶肉细胞), 因此, 羽叶毛状体的砷含量大致相当于根系砷含量的 74~122 倍. 这表明蜈蚣草富集的砷很可能被区室化到上、下表皮细胞及毛状体中, 羽叶毛状体是除表皮细胞外另一富集砷的主要器官, 其对砷的耐性也非常高.

从不同部位的毛状体来看, 虽然在叶柄的毛状体中也同样能够检测到砷峰的存在, 但是其峰高不如羽叶的毛状体明显(图 2). 说明不同部位的毛状体对砷都有一定的富集能力, 但是羽叶上的毛状体对砷的富集能力比叶柄上的毛状体更强. 不同部位的毛状体砷含量的这种差异, 与羽叶的砷含量明显高于叶柄这一规律相符.

与对照处理的羽叶毛状体相比, 加砷处理中的羽叶毛状体磷、硫和钙元素的 X 射线峰有显著升高(表 2), 其相对重量分别提高 80%, 68%和 50%; 而氯与钾元素的相对重量明显降低, 仅为对照处理的 33%与 48%. 表 2 的数据还表明, 在加砷处理中, 羽叶毛状体的磷含量高于表皮与叶肉细胞, 但钾的含量显著低于表皮细胞和叶肉细胞. 因此, 其毛状体中元素的组成特点是: 对砷和磷具有明显的富集作用.

2.4 砷在毛状体中的微区定位

对于同一毛状体而言, 不同类型的细胞其砷含量也有所不同(表 3). 在帽细胞中, 砷元素的 X 射线峰较低, 相对重量约为 18%. 在节细胞和基细胞中, 砷的 X 射线峰有显著增高, 与帽细胞相比, 砷的相对重量分别增加到 23.6%, 22.7%, 表明砷在毛状体的

中下部含量较高, 而在顶端分布有降低的趋势.

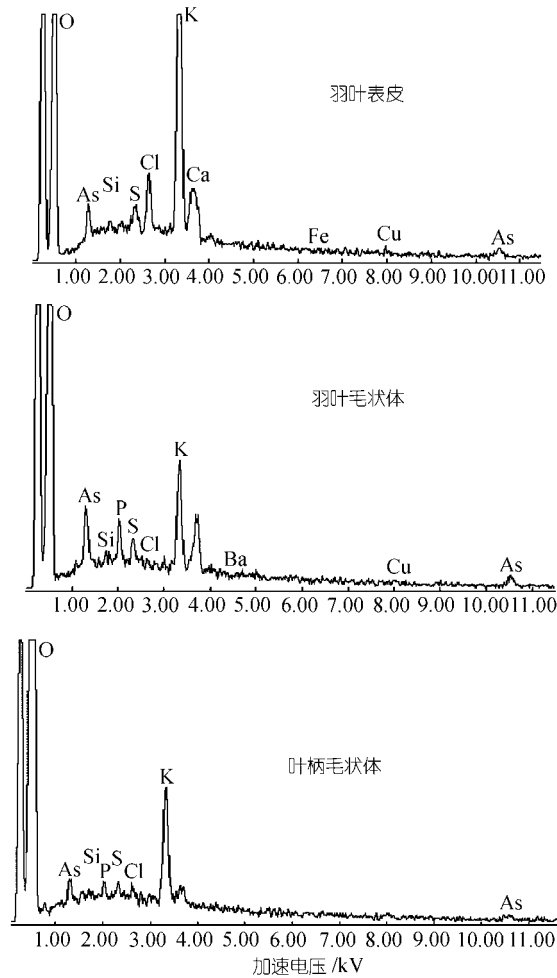


图 2 加砷处理中蜈蚣草不同部位的 X 射线能谱图

表 2 蜈蚣草不同细胞中的元素含量

元素	相对重量/ % ^{a)}					
	对照处理(不加砷)			加砷处理(10 mg/L)		
	表皮细胞	叶肉细胞	羽叶毛状体	表皮细胞	叶肉细胞	羽叶毛状体
Si	3.7	4.5	4.8	3.1	5.0	3.1
P	7.8	10.9	6.4	2.6	7.5	11.5
S	5.2	6.8	4.3	4.3	10.0	7.2
Cl	7.7	5.9	6.8	8.5	7.4	2.3
K	59.9	58.9	57.0	58.8	42.7	27.6
Ca	5.4	3.5	9.7	9.4	13.2	14.5
Fe	1.0	1.1	2.2	1.4	3.6	2.3
Cu	4.4	4.4	4.1	2.0	4.6	4.9
As	n.d. ^{b)}	n.d.	n.d.	10.0	6.11	23.6

a) 元素特征性 X 射线系为 K α . b) n.d.示低于 X 射线电子能谱的检测下限

表 3 加砷处理中蜈蚣草毛状体不同细胞的元素含量

元素	相对重量/% ^{a)}		
	帽细胞	节细胞	基细胞
Si	4.0	3.1	4.2
P	6.7	11.5	12.0
S	6.3	7.2	7.1
Cl	6.0	2.3	2.2
K	39.5	27.6	27.7
Ca	7.4	14.5	18.9
Fe	3.9	2.3	0.8
Cu	7.7	4.9	4.4
As	18.6	23.6	22.7

a) 元素特征性 X 射线系为 K α

磷和钙在毛状体中的分布与砷相似, 在节细胞与基细胞分布较多. 与帽细胞相比, 节细胞和基细胞中钙元素的相对重量约为帽细胞的 2.0, 2.6 倍. 与钙和磷元素分布相反, 氯和钾在帽细胞中的相对含量要远高于节细胞和基细胞. 以钾离子为例, 其在帽细胞中的相对重量达 39%, 比节细胞和基细胞分别高出近 43%, 42%.

3 讨论

植物表皮的毛状体主要起源于表皮细胞的突起和细胞分裂, 它常用作植物的分类指标, 在植物分类中具有重要意义^[13~15]. 但是, 关于毛状体的功能及其在蕨类植物进化中的意义, 至今仍不太清楚^[16]. 毛状体具有抑制水分过度蒸腾的作用, 有的也可以分泌粘液、挥发油和其他化学物质, 从而防止动物吞食和对昆虫的侵染等起到保护作用^[13], 有的学者甚至研究毛状体中的有机化合物及其在植物分类和制药业中的应用^[17,18]. 但是, 关于超富集植物毛状体对砷的富集现象则至今无人报道.

3.1 毛状体对砷的富集作用及其意义

本研究利用 ESEM 对蜈蚣草进行活体观察, 发现其毛状体对砷具有特殊的富集能力. 蜈蚣草体内的砷主要富集在地上部, 各部位含砷量依次为毛状体 > 羽叶细胞 > 地下茎 > 叶柄 > 根. 羽叶是蜈蚣草体内砷含量最高的、富集砷的主要部位^[1,3], 而羽叶毛状体的砷含量又明显高于羽叶, 因此, 羽叶的毛状体是目前已知的含砷量最高的植物细胞. 本实验中蜈蚣草成熟羽叶的长度一般为 26~41 cm, 宽度 5~7

mm, 因此每个成熟羽叶的表面积约为 130~287 mm². 如果按照成熟羽叶中毛状体沿主叶脉的分布密度为 3.6 个/mm(幼嫩羽叶主叶脉的毛状体分布密度为 6.2 个/mm)进行计算, 每个羽叶表面至少存在 468~1033 个毛状体. 根据前面所述的研究结果, 每个毛状体的体积平均为 9.8×10^{-5} mm³, 这样, 每个羽叶中毛状体的总体积达到 $(4.79 \sim 10.2) \times 10^{-2}$ mm³, 为贮藏砷提供了巨大的空间, 表明毛状体在蜈蚣草中对砷的富集起到较重要的作用. 为什么毛状体细胞能够耐受如此高浓度的砷仍是一个非常值得深入研究和探索的问题. 通过对羽叶毛状体对砷的富集和耐性过程的研究, 将有助于揭示植物中砷的富集行为以及植物对砷的耐性和解毒机制.

利用同步辐射 X 射线荧光方法(SRXRF)研究大叶井口边草羽叶中砷的微区分布表明, 羽叶中的砷主要分布于叶脉中^[19], 叶脉的砷含量高于叶肉组织. 本研究发现, 毛状体在叶脉上的分布密度明显大于叶肉细胞, 毛状体的这一分布特点有利于蜈蚣草将更多的砷从叶脉转运到毛状体中.

蜈蚣草是一种对砷具有极强的耐性和富集能力的超富集植物(表 1), 其积累砷的浓度可以比普通植物高数万倍乃至数十万倍^[1]. 但是, 其富集砷和耐受高浓度砷的机理至今仍不清楚. 本研究发现, 毛状体具有大量富集砷的特殊能力, 因此蜈蚣草将吸收的砷转移和贮存到毛状体中, 使其不再对母体植株产生毒害作用, 从而起到区隔化作用, 达到减轻砷对蜈蚣草毒害的目的. 事实上, 在普通植物中, 毛状体可以对植物中的毒素产生区隔化作用, 避免毒素的毒害作用^[13]. 在研究其他植物对镍、镉的耐性机理时, 发现毛状体对镍、镉也具有明显的区隔化作用^[20~22]. 蜈蚣草毛状体大量富集砷的发现, 为解释其耐砷毒能力和砷富集机理提供了新线索.

3.2 毛状体中磷、砷的相互关系

英国学者 Meharg 等人^[23~26]、美国学者 Carbonell 等人^[27]认为, 植物吸收砷酸盐主要是通过磷酸盐转运系统, Wang 等人^[6]在水培条件下的研究结果也表明, 蜈蚣草对砷酸盐与磷酸盐的吸收呈拮抗关系. Lambkin 等人^[28]实验表明, 添加低浓度的砷可以促进

大麦对磷的吸收,但是添加高浓度的砷则抑制磷的吸收.因此,目前的观点普遍认为:磷、砷在元素周期表中属于同一族元素,它们在土壤中的化学性质和在植物中的吸收行为均表现为拮抗作用.本研究小组曾以蜈蚣草^[29]和大叶井口边草^[8]这类砷超富集植物作为试验材料,对植物中砷与磷关系进行过研究.结果表明,磷与砷的吸收和分布呈正相关;两者具有相同的累积趋势.这些结果表明,至少在砷的超富集植物中,植物对磷、砷的吸收并不存在拮抗关系.而Tu等人^[30]有关蜈蚣草的结果也再次证实了我们的观点.因此,关于植物对磷、砷的吸收是否存在拮抗作用,目前尚存在不同的观点和争论.

本实验中,比较加砷处理中蜈蚣草不同部位的磷、砷含量可以得知,其磷、砷的相对重量均为毛状体高于叶表皮细胞和叶肉细胞(表2).在同一毛状体的不同细胞中,砷含量较高的细胞中磷含量也较高(表3),因此,我们以前的研究^[29]和本文的ESEM结果都一致表明,无论是从组织水平还是从细胞水平来考虑,磷与砷都存在类似的分布趋势,两者之间不呈拮抗作用.这再次证明,在砷超富集植物中,磷、砷的分布信息并不支持国际上流行的,植物中磷、砷呈拮抗作用的观点.

3.3 ESEM在砷微区定位中的应用

传统生物样品的微形态观察和元素的微区定位都必须经过脱水、干燥和导电等一系列预处理,经过这些预处理后,所观察到的现象并不能完全反映活体生物样品的真实情况^[31],而且在植物的切片等样品预处理过程中可能会切破一些细胞,从而易造成元素的流失,因此容易产生一些人为的假像.在本实验的预试验中,我们采用同样的蜈蚣草羽叶样品(砷含量高达7219 mg/kg),试图用配备电子探针的扫描电子显微镜(JSM-6301F, JEOL)进行砷的微区定位.但结果发现,由于扫描电子显微镜对砷的检测下限较高,经过上述步骤处理过的样品由于砷浓度低于仪器的检测下限而检测不到砷的信号,因此无法揭示砷的微区分布信息.

对于含水的、导电性差的样品,无须经过表面喷涂处理,采用ESEM观察可获得清晰的图像;加速电

压高时,ESEM也可直接获得绝缘样品的X射线数据,从而消除了由导电涂层引起的X射线干涉,亦无须在低电压下分析复杂的X射线中的L线和M线^[30].与基于正负电子对撞机的同步辐射X射线吸收荧光(XRF)相比,虽然其能量较低,检测灵敏度不如XRF^[19],但ESEM的设备价格相对便宜,且使用成本较低.因此,本文的研究结果表明,ESEM是超富集植物中砷等重金属微区定位的一种重要手段.

参 考 文 献

- 1 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.科学通报,2002,47(3):207~210 [摘要] [PDF]
- 2 陈同斌,韦朝阳.一种治理砷污染土壤的方法.2001,中国发明专利申请号:CN01120519.9
- 3 廖晓勇,陈同斌,谢 华,等.磷肥对砷污染土壤的植物修复效率的影响:田间实例研究.环境科学学报,2004,24(3):455~462
- 4 Webb S M, Gaillard J F, Ma L Q, et al. XAS speciation of arsenic in a hyperaccumulating fern. Environmental Science & Technology, 2003, 37: 754~760 [DOI]
- 5 Zhao F J, Dunham S J, McGrath S P. Arsenic hyperaccumulation by different fern species. New Phytologist, 2002, 156: 27~31 [DOI]
- 6 Wang J R, Zhao F J, Meharg A A, et al. Mechanisms of arsenic hyperaccumulation in *Pteris vittata*: Uptake kinetics, interactions with phosphate, and arsenic speciation. Plant Physiology, 2002, 130: 1552~1561 [DOI]
- 7 Zhang W, Cai Y, Tu C, et al. Arsenic speciation and distribution in an arsenic hyperaccumulating plant. The Science of Total Environment, 2002: 300: 167~177 [DOI]
- 8 陈同斌,黄泽春,黄宇营,等.砷超富集植物中元素的微区分布及其与砷富集的关系.科学通报,2003,48(11):1163~1168 [摘要] [PDF]
- 9 Lombi E, Zhao F J, Fuhrmann M, et al. Arsenic distribution and speciation in the fronds of the hyperaccumulator *Pteris vittata*. New Phytologist, 2002, 156: 195~203 [DOI]
- 10 梁永超,丁瑞兴.硅对大麦根系中离子的微域分布影响及其与大麦耐盐性的关系.中国科学, C辑, 2002, 32(2): 113~121 [摘要] [PDF]
- 11 Ranger C M, Hower A A. Glandular morphology from a perennial alfalfa clone resistant to the potato leafhopper. Crop Science, 2001, 41: 1427~1435
- 12 Liao X Y, Chen T B, Lei M, et al. Root distributions and elemental accumulations of Chinese brake (*Pteris vittata* L.) from As-contaminated soils. Plant and Soil, 2004, 261: 109~116 [DOI]
- 13 Wagner G J, Wang E, Shepherd R W, et al. New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. Annals of Botany, 2004, 93: 3~11 [DOI]

- 14 Wagner G J. Screcting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiology*, 1991, 96: 675~679
- 15 包文美, 王全喜, 敖志文. 东北蕨类植物配子体发育的研究——VIII 铁角蕨. *植物研究*, 1995, 15(1): 61~64
- 16 曾汉元, 丁炳扬. 蕨类植物配子体发育的研究. *植物研究*, 2003, 23(2): 154~158
- 17 Nishida R, Kawai K, Amano T, et al. Pharmacophagous feeding stimulant activity of *neo-clerodane* diterpenoids for the turnip sawfly, *Athalia rosae ruficornis*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2004, 32(1): 15~25 [\[DOI\]](#)
- 18 Urzúa A, Contreras R, Jara P, et al. Comparative chemical composition of the trichome secreted exudates and of the waxy coating from *Haplopappus velutinus*, *H. illiniyus*, *H. schumanni* and *H. uncinatus*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2004, 32(2): 215~218 [\[DOI\]](#)
- 19 黄泽春, 陈同斌, 雷 梅, 等. 砷超富集植物中砷化学形态及其转化的ESAFS研究. *中国科学, C辑*, 2003, 33(6): 488~494 [\[摘要\]](#) [\[PDF\]](#)
- 20 Psaras G K, Constantinidis T H, Cotsopoulos B Y. Relative abundance of nickel in the leaf epidermis of eight hyperaccumulators: evidence that the metal is excluded from both guard cells and trichomes. *Annals of Botany*, 2000, 86(1): 73~78 [\[DOI\]](#)
- 21 Choi Y E, Harada E, Wada M, et al. Detoxification of cadmium in tobacco plants: formation and active excretion of crystal containing cadmium and calcium through trichome. *Planta*, 2001, 213: 45~50 [\[DOI\]](#)
- 22 Ager F J, Ynsa M D, Domínguez J R, et al. Nuclear micro-probe analysis of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interaction with Materials and Atoms*, 2003, 210: 401~406 [\[DOI\]](#)
- 23 Meharg A A, Hartley-Whitaker J. Arsenic uptake and metabolism in arsenic resistant and nonresistant plant species. *New Phytologist*, 2002, 154: 29~43 [\[DOI\]](#)
- 24 Meharg A A, Naylaor J, Macnair M R. Phosphorus nutrition of arsenate-tolerate and nontolerate phenotypes of velvetgrass. *Journal of Environmental Quality*, 1994, 23(2): 234~238
- 25 Meharg A A, Macnair M R. An altered phosphate uptake system in arsenate-tolerate *Holcua lantus* L. *New Phytologist*, 1990, 116(1): 29~35
- 26 Meharg A A, Macnair M R. Suppression of the high affinity phosphate uptake syatem: a mechanism of arsenate tolerance in *Holcua lantus* L. *Journal of Experimental Botany*, 1992, 43(249): 519~524
- 27 Carbonell A A, Aarabi M A, Delaune R D, et al. Arsenic in wetland vegetation: availability, phytotoxicity, uptake and effects on plant growth and nutrition. *The Science of the Total Enviroment*, 1998, 217(3): 189~199 [\[DOI\]](#)
- 28 Lambkin D C, Alloway B J. Arsenate-induced phosphate release from soils and its effect on plant phosphorus. *Water, Air and Soil Pollution*, 2003, 144(1): 41~56 [\[DOI\]](#)
- 29 陈同斌, 范稚莲, 雷 梅, 等. 磷对超富集植物蜈蚣草吸收砷的影响及其科学意义. *科学通报*, 2002, 47(15): 1156~1159 [\[摘要\]](#) [\[PDF\]](#)
- 30 Tu C, Ma L Q. Effects of arsenate and phosphate on their accumulation by arsenic-hyperaccumulator *Pteris vittata* L. *Plant and Soil*, 2003, 249: 373~382 [\[DOI\]](#)
- 31 朱 武, 干蜀毅. ESEM 的特点及 X 射线分析. *真空电子技术*, 2000, 6: 21~23