

Application Progress of Hairy Roots for Phytoremediation

Qianyun Lu, Yuchen Cao, Youming Chen, Qiong Yan*

College of Life Science and Bioengineering, School of Science, Beijing Jiaotong University, Beijing
Email: qyan@bjtu.edu.cn

Received: Jun. 5th, 2017; accepted: Jun. 22nd, 2017; published: Jun. 28th, 2017

Abstract

Hairy root tissue is a kind of genetically modified (gm) tissue that is obtained by agrobacterium transforming the explant of plants, having the traits of simple cultivating, fast growing, stable genetic and phenotypic characteristics, etc. Recent years the application of hairy root tissue in phytoremediation technology has caused the attention and the hairy root tissue as the model of root system has been increasingly used in the study of the phytoremediation of heavy metals and organic pollutants. Results indicate that hairy root tissue gradually becomes a convenient laboratory research tool in the study of phytoremediation technology. The application and research progress of hairy root tissue in the phytoremediation was reviewed in this paper, including enrichment of heavy metals pollutants in agriculture field; elimination of phenolic, dye, and PCBs pollutants in industry field; degradation of TNT and radionuclide pollutants in military field; remove of antibiotics pollutants in medical field, etc. And the prospects of hairy root tissue used in the phytoremediation research were also discussed.

Keywords

Hairy Root, Phytoremediation, Heavy Metals Pollutants, Organic Pollutants

转基因毛状根组织在植物修复研究中的应用进展

卢倩云, 曹宇琴, 陈友明, 晏琼*

北京交通大学理学院生命科学与生物工程研究院, 北京
Email: qyan@bjtu.edu.cn

收稿日期: 2017年6月5日; 录用日期: 2017年6月22日; 发布日期: 2017年6月28日

*通讯作者。

文章引用: 卢倩云, 曹宇琴, 陈友明, 晏琼. 转基因毛状根组织在植物修复研究中的应用进展[J]. 生物过程, 2017, 7(2): 19-30. <https://doi.org/10.12677/bp.2017.72004>

摘要

毛状根组织是由农杆菌转化植物外植体获得的转基因组织，具有培养简单、生长速度较快、遗传性状和表型特征稳定等优点。近年来毛状根组织在植物修复技术中的应用研究引起了研究者的关注，毛状根组织被作为根的模式体系越来越多地应用于重金属和有机污染物的植物修复技术研究中，已日益成为植物修复技术研究中的一种便捷的实验室研究工具。本文综述了毛状根组织在植物修复中的应用研究进展，包括农业领域重金属污染物的富集，工业领域酚醛、染料和PCBs污染物的去除，军事领域TNT和放射性核素污染物的降解，医药领域抗生素污染物的消除等，并对毛状根组织在植物修复技术研究中的应用前景进行了展望。

关键词

毛状根，植物修复，重金属污染物，有机污染物

Copyright © 2017 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

自1907年Smith和Townsend发现发根农杆菌(*Agrobacterium rhizogenes*)能诱导植物形成毛状根(hairy root)之后，Riker等再一次阐述了该现象[1]。植物被发根农杆菌感染后在伤口处形成不定根，该不定根除菌后能迅速生长，并产生多个分枝，呈毛发状，自此毛状根作为一个自然发生的基因工程例子登上了生物学的舞台。80年代以来，随着植物生物技术的发展，有关毛状根的研究进展十分迅速，除了应用毛状根技术诱导植物次生代谢产物的累积与生物转化外，将毛状根应用于去除环境中的有机和无机污染物方面也有了长足的进展。尽管毛状根第一次应用于植物修复中的研究是从土壤中去除无机污染物，但它也高效地适用于有机污染物的去除。随着基因组学、蛋白质组学、代谢组学的发展，毛状根组织作为根系研究的模式系统更有助于研究污染物在植物根中的新陈代谢机制。毛状根组织培养技术为研究植物修复提供了便捷可靠的实验室研究体系，受到了研究者的重视。

1983年，美国科学家Chaney等首次提出运用植物去除土壤中重金属污染物的设想，人们逐渐将污染物治理的研究重点转向了植物修复技术[2]。植物修复技术是目前国际公认的最安全、有效的修复技术，主要有超富集植物、植物与微生物(动物)联合修复和植物与基因工程联合修复这3种植物修复技术，并取得了显著成效[3]。但应用超富集植物大规模地去除污染物还存在一些不足，包括：1) 对土壤中重金属形态以及形态之间相互转化等方面的研究不足。2) 寻找开发生物量大、富集重金属能力强的超富集植物是植物修复技术走向工程应用的首要任务[4]。3) 还需从分子生物水平加强对植物解毒机理等基础理论的研究。4) 后处理，即如何处理修复后所得的植物生物质仍需要关注[5]。而毛状根体系可以为解决上述植物修复中的问题(2)和(3)提供良好的实验室研究平台，因为其具有植物细胞固有的代谢能力和毒性忍耐机制，可以作为植物修复研究的模式植物系统。从2000年开始有文献报道利用毛状根组织作为模式体系进行植物修复的研究，目前的研究集中在毛状根对有机污染物和重金属的去除方面。这些研究结果表明毛状根组织可以有效地降低培养基中的有机物与重金属的含量，并且研究者对这些污染物在毛状根组织内的代谢机制进行了探讨[6]-[12]。本文综述了目前毛状根体系在研究植物修复的复杂生化及分子机制方面的一些应用。

2. 毛状根应用于植物修复研究的特点及优势

2.1. 毛状根应用于植物修复研究的特点

根是植物接触环境污染物主要器官，也是第一个开始抵抗污染物的位点，而毛状根在生理上十分接近真正的根，因此毛状根能够通过普通的代谢途径降解那些有危害的化合物。同时利用毛状根代替整株植物开展研究，没有嫩芽，就没有易位效应的影响，能够更好地理解只存在于根中的代谢机制。此外毛状根完全生长在一个无菌状态下，可以被用来区分是来自根际微生物的还是植物细胞的反应能力。并且毛状根有一个相对较短的培养期，全年都能够有一个好的稳定的生物量而不受季节的限制，这就为植物修复提供了一个长期的、可靠的、可再生的实验系统[13]。已有的研究表明目前毛状根体系是在没有土壤和微生物影响的情况下开展植物修复研究的有效工具和较好的模式系统[13] [14]。

2.2. 毛状根应用于植物修复研究的优势

相对于完整的植株和常规的细胞或组织培养，毛状根培养系统具有生长快速、不需外源植物激素、生长稳定等优点，在合适的培养条件下，毛状根可以合成与原来植物相同的活性物质以应对环境胁迫压力。

2.2.1. 毛状根相对于整株植物的优势

在实际应用中通常必须采用整株植物进行环境污染的修复。但对于前期的实验室研究而言，采用整株植物体系进行研究，不仅寿命有限，而且每次实验都需要重新建立模型，不具有替代性和重复性；同时需要考虑光照和温度等多种气候条件，才能保证植物进行正常的生长发育[14]。而毛状根在适宜的培养基上生长迅速，周期短，生产效率高。一条毛状根来源于一个转化细胞，具有克隆性，可以避免嵌合体，易于筛选出稳定的毛状根无性繁殖系。毛状根体系一旦建立就可以多次进行大量繁殖，随时提供需要，与用整株植物进行实验研究相比可以节约大量的时间。此外，通常认为植物降解污染物依赖于根际的微生物，而毛状根的培养是在无菌条件下进行的，可以对这个问题进行有效的研究。

2.2.2. 毛状根相对于悬浮细胞的优势

相对悬浮细胞而言，毛状根在植物修复研究方面具有更多的优势。毛状根具备未转化的正常根的所有形态和生理特征，具有稳定的遗传性状和表型特征，能够提供稳定的可重复的研究系统，更重要的是毛状根本身是植物感染根农杆菌后形成的转基因产物，进一步引入相关植物修复基因时，可以通过农杆菌的 Ri 质粒直接转化，能够有效提高转化效率。转基因毛状根是进行代谢途径研究的有效工具，因此可以用来筛选具有重金属富集潜力的转化植株，然后再进行再生和大规模培养。

3. 已诱导出的用于植物修复技术研究的毛状根组织

随着毛状根诱导技术的日趋成熟，研究者构建了很多植物的毛状根系统，目前已经应用于与植物修复技术有关的毛状根系统多达 20 余种(表 1)。

4. 毛状根组织在植物修复研究中的应用

目前毛状根组织在农业领域重金属污染物的富集，工业领域酚醛、染料和 PCBs 污染物的去除，军事领域 TNT 和放射性核素污染物的降解，医药领域抗生素污染物的消除等方面都有应用，并且取得了较好的研究进展。

4.1. 毛状根在农业重金属污染物富集研究中的应用

与有些污染物可以完全被植物降解不同，土壤中的重金属是不能被化学或生物降解的，而植物吸收

Table 1. Induced hairy root tissue used in phytoremediation
表 1. 已诱导出用于植物修复技术的毛状根组织

污染物的种类	应用于污染修复的毛状根	作者及时间
重金属	褐脉少花龙葵(<i>Solanum nigrum L. var pauciflorum</i>)	施和平等(2010) [15]
镉	黄瓜(<i>Cucumis sativus L.</i>)	张艳等(2007) [16] (2009) [17]
	三叶鬼针草(<i>Bidens pilosa</i>)	谌金吾等 (2005) [18]
	油菜(<i>Brassica campestris L.</i>)	李晓丽等 (2015) [19]
	白花曼陀罗(<i>Datura metel L.</i>)	王凤英等 (2014) [20]
	裂叶沙参(<i>Adenophora lobophylla</i>)	Wu et al. (2001) [21]
	泡沙参灯花草(<i>Adenophora potaninii</i>)	Wu et al. (2001) [21]
	伯士隆庭芥(<i>Alyssum bertolonii</i>)	Boominathan et al. (2003) [22]
	天蓝遏蓝菜(<i>Thlaspi caerulescens</i>)	Boominathan et al. (2003) [22]
	南美蟛蜞菊(<i>Wedelia trilobata</i>)	施和平等(2012) [37]
	镍	番茄(<i>Lycopersicon esculentum Mill.</i>)
伯士隆庭芥		Boominathan et al. (2003) [22]
天蓝遏蓝菜		Boominathan et al. (2003) [22]
<i>Alyssum murale</i>		Vinterhalter B et al. (2008) [34]
<i>Berkheya coddii</i>		Boominathan Ret al.(2004) [35]
锌	龙葵(<i>Solanum nigrum</i>)	Subroto MA et al. (2007) [36]
	烟草(<i>Nicotiana tabacum L.</i>)	Ibanez SG et al. (2011) [27] Talano MA et al. (2010) [50]
		Sosa Alderete LG et al. (2009) [47] (2012b) [48] (2012a) [49]
	甜菜(<i>Beta vulgaris</i>)	Singh S et al. (2006) [9]
	萝卜(<i>Raphanus sativus L.</i>)	Singh S et al. (2006) [9]
酚类化合物	胡萝卜(<i>Daucus carota L. var. sativa Hoffm.</i>)	Santos de Araujo B et al. (2006) [28]
	甘薯(<i>Ipomoea batatas</i>)	Santos de Araujo B et al. (2004) [29]
	澳洲茄(<i>Solanum aviculare</i>)	Santos de Araujo B et al. (2004) [29]
	金盏花(<i>Calendula officinalis L.</i>)	Morita M et al. (2001) [24]
	欧洲油菜(<i>Brassica napus L.</i>)	Coniglio MS et al. (2008) [51] Gonzalez PS et al. (2012a) [46] Agostini E et al. (2003) [6]
	番茄	Gonzalez PS et al. (2006) [45] Gonzalez PS et al. (2008) [26]
		Morita M et al. (2001) [24] Patil P et al. (2009) [30]
含氮染料	金盏花	Morita M et al. (2001) [24] Patil P et al. (2009) [30]
	芥菜(<i>Brassica juncea</i>)	Telke AA et al. (2011) [31]
	孔雀草(<i>Tagetes patula L.</i>)	Telke AA et al. (2011) [31]
	颠茄(<i>Atropa belladonna</i>)	Morita M et al. (2001) [24]

Continued

含氯芳香族化合物	龙葵	Mackova M et al. (1997a) [56] Kucerova P et al. (2000) [59] Rezek J et al. (2007) [60]
	颠茄	Morita M et al. (2001) [24]
抗生素	太阳花(<i>Helianthus annuus</i>)	Meharg AA et al. (2000) [62]
	山葵(<i>Wasabia japonica</i>)	Huber C et al. (2009) [61]
铀	芥菜	Eapen et al. (2003) [23]
	苋色藜(<i>Chenopodium amaranticolor</i>)	Eapen et al. (2003) [23]
	胡萝卜	Straczek A et al. (2009) [64]
	辣根(<i>Armoracia rusticana</i>)	Soudek P et al. (2011) [63]
TNT	长春花(<i>Catharanthus roseus</i>)	Bhadra R et al. (1999) [25] Hughes JB et al. (1997) [65]
	穗花狐尾藻(<i>Myriophyllum spicatum</i>)	Hughes JB et al. (1997) [65]
	<i>Myriophyllum aquaticum</i>	Hughes JB et al. (1997) [65]

代谢重金属的机制差别很大[32]。因此毛状根主要被用于研究植物对重金属的耐受和摄取机制、筛选超富集植物与农药脱毒等方面。

4.1.1. 利用毛状根开展的植物超富集和耐受重金属机制的研究

毛状根已经被证明是研究超累积植物在重金属吸收、累积和耐受方面的有效工具以及重要的生理学和生物化学模型生物[33]。Boominathan R 和 Doran PM 通过镉超富集植物遏蓝菜(*Thlaspi caerulescens*)、镍超富集植物伯士隆庭芥(*Alyssum bertolonii*)的毛状根研究重金属的吸收和分布,发现遏蓝菜和伯士隆庭芥的毛状根在高浓度的镉或镍中能够健康生长,遏蓝菜毛状根可以吸收约 13%的镉,并且遏蓝菜和模式植物烟草(*Nicotiana tabacum L.*)毛状根中的绝大部分镉存在于细胞壁上;伯士隆庭芥毛状根可以吸收 28%的镍,但伯士隆庭芥和烟草毛状根中 85/95%的镍与合胞体有关。同时他们发现在细胞膜 H-ATPase 抑制剂 DES (diethylstilbestrol)存在的情况下遏蓝菜和烟草毛状根的鲜重显著减少;DES 的处理使遏蓝菜毛状根合胞体中镉的浓度以及根的保留能力增加了 6 倍,而在伯士隆庭芥毛状根合胞体中镍的保留量和跨膜转运却减少了。这些结果显示在遏蓝菜毛状根中镉的耐受和超富集的机制能够耐受细胞膜的去极化效应,而镍耐受和超富集植物伯士隆庭芥的毛状根却不能[22]。Vinterhalber B 等发现 *Alyssum murale* 的毛状根具有高浓度镍耐受能力且能达到干重 24,700 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ [34]。在证明了庭芥属的毛状根能够超富集累积镍以后,这个物种的毛状根就开始作为模式生物应用于研究如何从收获的植物中提取丰富的镍;这一方法也适应于从采矿区附近的植物中收获富含重金属的植物材料[35]。Subroto 等通过龙葵(*Solanum nigrum*)毛状根研究了锌的提取和累积,发现 A4 和 K1 这两种菌株诱导的毛状根都能够在含有 13.98 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ 锌的培养基中生长,并且在 15~18 天的培养周期里对锌的累积率依次达到 98%和 90% [36]。施和平等通过外源添加钙对镉胁迫下南美蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)毛状根的生长、抗氧化酶活性和镉吸收效应的研究发现,Cd 和 10~30 $\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ 钙组合培养可促进毛状根生长,提高毛状根中可溶性蛋白的含量,降低根中丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量,并且抑制毛状根的过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性及超氧化物歧化酶(superoxidodismutase, SOD)活性[37]。Wu 等把裂叶沙参(*Adenophora lobophylla*)和泡沙参灯花草(*Adenophora potaninii*)的毛状根对镉的反应做了一个系统的比较,发现这两个密切联系的物种可能应用不同的镉脱毒策略,前者能够合成高水平的植物螯合肽(phytochelatin, PC),而后者有一个镉排出系统[21]。

王凤英等发现白花曼陀罗(*Datura metel L.*)再生植株及毛状根具有很强的耐重金属镉的能力, 其中毛状根对重金属镉的耐受力比再生植株的要强, 这为今后利用具有生长能力强、根系发达的白花曼陀罗毛状根再生植株来提高对重金属镉污染的环境进行植物修复奠定了前期的工作基础和提供了可能性[20]。另外, 镉对植物生长、根的形态和侧根发生及其毒害的影响具有浓度剂量效应和因植物类型而异[16] [17] [18]。张艳等液体培养黄瓜(*Cucumis sativus L.*)毛状根时发现, 培养液中的镉浓度小于 $10 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ 时能促进毛状根生长, 镉浓度大于 $15 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ 则抑制黄瓜毛状根的生长[17]。施和平等的研究发现, 镉浓度小于 $50 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ 时几乎不影响褐脉少花龙葵(*Solanum nigrum L. var pauciflorum*)毛状根的生长, 甚至还能略促进生长; 镉浓度大于 $100 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ 即高浓度镉会抑制毛状根的生长, 且浓度愈高抑制作用愈明显[15]。

4.1.2. 毛状根在植物转基因改造研究中的应用

重金属超富集植物是植物修复技术的关键, 目前已发现的重金属超富集植物国内外共约 450 余种, 其中镍超富集植物最多, 约 320 种; 铜超富集植物 34 种; 锌超富集植物 18 种[38]。目前超富集植物要真正大规模应用于实际污染土壤的修复, 还需要进一步提高其对重金属的特异性吸收和富集的能力。转基因技术的发展为超富集植物的基因改造提供了广阔的空间。理论上, 凡是参与重金属吸收、转运等过程的基因均可作为目的基因在超富集植物中表达, 并介导对重金属污染土壤的修复。因此在重金属耐受途径和基因调控研究的基础上利用转基因技术表达与重金属耐受或积累有关的关键基因以进一步提高超富集植物的修复能力是目前植物修复领域的热点, 而毛状根体系可以成为开展转基因改造研究的实验平台。

目前对超富集植物的基因改造主要围绕生产金属螯合肽或复合物基因的改造, 如金属硫蛋白(metallothionein, MT)和植物络合素的相关基因改造, 异源基因 *MT* 的改造, 以及对金属离子运载蛋白基因改造方面改造。已有不少文献报道了利用毛状根体系开展的转基因改造工作, 如曹庆丰和慕平等分别在黄瓜毛状根和烟草毛状根中转入 *GFP* 基因, 探究外源基因在毛状根中的遗传稳定性[39] [40]; 杨致荣等探究了转 *GUS* 长春花(*Catharanthus roseus*)毛状根体系的构建; 张晓军探究了转 *rol* 基因杨树(*Populus L.*)毛状根生长状况的改变[41] [42]。刘静轶开展的应用转基因 *IRT1* 油菜(*Brassica campestris L.*)毛状根对镉吸附的研究表明, 野生型和转 *IRT1* 基因的毛状根都能有效富集培养基中的镉; 在不同浓度的镉环境下, 转入了 *IRT1* 基因的毛状根比野生型毛状根的生长状况更好, 对镉的富集量更高[43]。

4.2. 毛状根在工业污染物去除研究中的应用

在工业领域污染物的降解方面, 利用毛状根进行研究的物质主要包括酚类化合物、含氮染料和 PCBs。

4.2.1. 毛状根在酚类化合物去除中的应用

酚类是最主要的有机污染物之一, 酚类污染物能够通过杀虫剂的应用和芳香族有机污染物的部分降解进入环境中。它们能够对人体健康产生威胁, 甚至产生致命或致畸的影响。近年来, 植物修复技术已经成为酚类污染物脱毒的有利手段; 在某些情况下也用于检测植物耐受高水平酚类的能力。例如通过筛选一些植物物种如芥菜(*Brassica juncea*)、甜菜(*Beta vulgaris*)、萝卜(*Raphanus sativus L.*)、印楝(*Azadirachta Indica A. Juss*)等发现芥菜对酚类的去除表现出了极大的潜能[6] [9]。研究者继而研究了不同植物物种的毛状根对苯酚和氯酚的敏感性, 发现装饰性植物澳洲茄(*Solanum aviculare*)的毛状根对于这些污染物的修复具有最大效率[28]。此外, 来自芥菜、番茄(*Lycopersicon esculentum Mill.*)、烟草、胡萝卜的毛状根都被成功地应用于去除水体中的酚类和 2,4-DCP (2,4-Dichlorophenol), 并且研究者还对过程中的影响因素如 pH、温度、共基质的浓度、处理时间都进行了优化[26] [27] [28]。更重要的是, 毛状根能够连续高效地去除含酚化合物, 但其降解产物往往不同, 这就预示着异生型生物分子的转化模式与植物物种有关。另外, 最终降解产物的毒性是需要阐明的另一个重要特征, 因为植物修复转化为非毒性的物质具有偏爱性, 毛状

根能够帮助研究者进行这样的研究。

植物代谢污染物的能力取决于同化酶的生化特征和其他能够延长组织寿命的保护机制,像过氧化物酶(Peroxidase, Px)同工酶具有底物偏爱性,对酚类化合物的催化效率也不同,从这层意义上来说,毛状根的培养为与污染物代谢有关的酶提供了有用的信息。油菜毛状根被用来研究酸性氧化酵素在 2,4-DCP 和酚类化合物去除过程中的作用;来自番茄毛状根的基本氧化酵素同工酶极有可能与 2,4-DCP 和分子化合物的去除有关,烟草毛状根也具有相同的效果[6] [8] [26] [44]。众所周知,在酚类的去除过程中, Px 能够被 3 个明显的机制灭活;然而通过应用番茄毛状根的 Px 同工酶显示,添加保护性化合物聚乙二醇(Polyethylene glycol, PEG)能够减少聚合物吸附到酶的活性位点,增加活性酶的寿命并且增加酚类化合物的去除效率,保持处理后 Px 的活性[26]。值得注意的是,建立和理解污染物降解相关酶的机制研究是非常重要的,而利用毛状根能够筛选和大量生产应用于降解污染物的酶。人们研究了胡萝卜、甜薯(*Dioscorea esculenta* (Lour.) Burkill)毛状根降解酚类、苯邻二酚醛的动力学机制以比较它们对酚类脱毒的能力,得出了的结论是毛状根可以作为 Px 同工酶的酶源。利用毛状根获得的一些纯化或部分纯化的酶可以作为有害酚类修复的高效催化剂。此外,在进行酚醛去除的基础实验时,其产生成本是要考虑的。因此,使用植物材料,像根组织作为酶源即可形成一种好的替代品。在这层意义上,毛状根是一类具有广阔前景的系统,它们能够生产和释放像 Px 一样的酶,去除像酚类一样的有机污染物。另外,毛状根也为污染物与组织之间的接触提供了一个更大的表面积,可以应用于生物反应器大规模地去除酚类[29] [49] [50]。

4.2.2. 毛状根在含氮染料去除中的应用

近年来,有超过 2000 种的不同含氮染料应用于不同的材料染色,如纺织品、皮革、塑料、化妆品和食品。这些工业生产的化学品都是异型生物质,都对生物降解过程都有抵抗能力。通过植物去除纺织染料的污染是植物修复中最易忽视的一个领域,而利用毛状根对探索酶的状态和染料的代谢产物极有助益。金盏花(*Calendula officinalis* L.)毛状根是从其他植物毛状根培养物中筛选出来的、应用于活性红 198 脱色最好的模式生物,能够去除浓度高达 $100 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ 的活性红 198 [30]。它能够成功地应用于至少 5 个连续的脱色循环,并且也可以应用于其他染料的脱色,像甲基橙。近期 Telke 等证明芥菜的毛状根也具有为纺织染料脱色的高潜能,它要比孔雀草(*Tagetes patula* L.)毛状根为甲基橙脱色的效率更强,能够在 4 天里脱色 92% [31]。应用植物或毛状根为纺织染料脱色与细胞内的酶有关,像漆酶、木质素过氧化物酶、酪氨酸酶和 NADH-DCIP 还原酶[30] [52]。在 2011 年有人报道了从芥菜毛状根中提取细胞内漆酶应用于纺织染料的去除[31];并且提取出的漆酶的脱色效率因不同氧化还原剂的存在而不同,其中 ABTS(2,2-联氮-二(3-乙基-苯并噻唑-6-磺酸)二铵盐)具有最高的催化效率。这些结果从另外一个方面证明了毛状根或植物修复的另一个优势是从可以根的分泌液中提取酶和相关化合物应用于有害物质的脱毒或隔绝。

4.2.3. 毛状根在 PCBs 污染物降解中的应用

PCBs 是异型含氯芳香族化合物,应用于很多领域,包括电路板、杀虫剂、粘合剂、除尘剂、除油剂、火焰缓凝剂、热量转换器、液压机密封剂等等,当地生产、使用、溢出及不正当处理都会导致环境污染。PCBs 能够在有机体的脂肪组织和组成生态系统的几乎每一个部分中被检测到。因此利用植物修复去除环境中的 PCBs 极为重要[53]。2001 年, Morita 等人发现颠茄(*Atropa belladonna*)毛状根能够吸收和有效地分解大量的 PCBs 和二恶英,提出了一种低成本的处理方法并获得了专利[24]。

理解 PCBs 这些化合物的代谢机制对于有效地提高植物对其的修复能力至关重要。研究者利用近 40 种植物品种的体外组织培养物开展了 PCBs 的代谢机制研究,这些研究主要使用的是一种叫 Delor103 的商业模式污染物,它由 59 种 PCB 同源化合物构成,平均每个联苯有 3 个氯原子[54] [55] [56] [57]。在降解 PCBs 时,毛状根比愈伤组织表现出更强的潜能,如龙葵毛状根, SNC-90,是目前代谢 PCBs 能力最

高的植物组织[66]。根据 Sanderam 提出的绿色肝脏模型[58]，使用龙葵毛状根，人们发现活化的 PCBs 的转化代谢产物随着 PCBs 分子的碳原子数的增加而减少[59] [60]。另外，人们还发现不同的植物品种，甚至不同植物组织对代谢不同的 PCBs 同分异构体也有不同的潜能。

4.3. 毛状根在军事领域污染物转化研究中的应用

4.3.1. 毛状根在放射性核素污染物积累中的应用

超累积植物的毛状根也应用于研究植物根中放射性核素的提取和累积的生理学。芥菜和苋色藜 (*Chenopodium amaranticolor*) 的毛状根通过一小段时间的孵化可以从浓度高达 5000 μM 的污水中去除铀，无磷酸盐存在时去除效率接近 86%，而添加磷酸盐后去除效率可以达到 98% [23]。另外有文献描述了辣根 (*Armoracia rusticana*) 毛状根积累铀的能力，发现磷酸盐的存在对辣根毛状根的生长和污染物的积累有刺激作用[63]。有人利用胡萝卜毛状根提出了一种用于确定铀毒性临界值的试验，这一实验有助于研究在控制变量的情况下铀在根中的毒性和分布；它也应用于检测进一步的生理学过程如应激酶、基因材料、脂质过氧化反应效应以及微生物相互作用的影响[64]。

4.3.2. 毛状根在爆炸性化合物 TNT 降解中的应用

爆炸性化合物具有严重的环境污染风险，爆炸性化合物的植物修复是减少环境污染水平的另一个重要领域。TNT 是一种常见的环境污染物，具有分布广、滞留时间长的特点。目前人们主要研究了植物转移爆炸性化合物的能力，毛状根尤其在阐明硝基衍生物转化途径方面做出了贡献。例如，研究者发现小长春花毛状根是一种能够吸收、转化 TNT 为二硝基苯胺衍生物的体外培养物；进而他们使用小长春花 (*Vinca minor* L.) 毛状根开展了关于硝基衍生物转化产物、化学本质、转化顺序的基础研究[26] [65]。由于毛状根是无菌培养，获得的所有结果都代表了植物根系降解 TNT 的潜能，而不包括任何与某些重要微生物或生物体系的关系。这些结果可以延伸到整个植株上去，因为众所周知植物代谢物光谱与植物细胞培养在原则上是一致的，尽管数量上可能会有不同。然而就实际应用而言，需要进一步在真实情况下开展体外实验。研究人员通过比较不同植物种系转化 TNT 的结果发现，TNT 和其衍生物的最终去向会因植物种系的不同而不同，降解产物的浓度也不同，这揭示了 TNT 的代谢是由不同的酶系控制的，它们在不同植物种系中有不同的基质特异性。这些发现表明筛选和研究不同植物种系降解 TNT 能力十分重要[14]。另外，有科学家使用辣根毛状根作为模式生物探索了 DNT、TNT、ADNTs、DANTs 爆炸物在植物体内的代谢途径，并且研究了这些污染物对与其代谢有关的像 GST、Px 等物质的活性的影响，由此他们认为硝基苯胺衍生物能够对植物造成巨大压力，导致植物产生强烈的防御反应[66]。

所有的这些利用毛状根开展的与 TNT 转化途径有关的研究都有助于理解其吸收与去除的动力学。更重要的是这些发现为研究 TNT 转化途径的基因学和生化方法打开了一扇大门。然而关于最终产物的毒性和其对生态系统的影响还有待研究。

4.4. 毛状根在医药领域污染物消除研究中的应用

人们在水环境和饮用水中检测到了药品及其代谢物；然而，人们却很少了解药品在植物中的去向和毒性。同时基于生态毒理学的研究，扑热息痛、抗生素这样的药物是对水生生物有害的。扑热息痛是一种广泛应用的退烧药，其主要代谢产物扑热息痛葡萄糖苷是一种不能溶解且结合残留物的前体，可与细胞壁的木质素部分相连接，使这些异生型化合物以一种稳定的、不能降解的形式存在。有科学家以山葵毛状根作为模式生物，在植物组织中研究了扑热息痛的去向和代谢途径[61]。这一结果标志着研究植物体内扑热息痛去向的开始，也为用植物学方法从废水中去除药品提供了新观点。太阳花 (*Helianthus annuus*) 毛状根及其渗出液能够催化四环素和氧四环素在废水培养基中的快速降解，证明了这些毛状根具有体外

修复这两种抗生素污染的潜能[62]。

5. 毛状根在植物修复应用中的局限性

尽管毛状根在植物修复技术研究中已有不少的应用，但直接利用毛状根进行污染环境修复的应用仍存在一定的局限性。

首先，由于培养毛状根和开展的实验大多数是以无菌的营养液或琼脂为基质，无培养环境微生物的参与，所以利用毛状根体系研究的成果应用于实际环境的污染修复能否达到预期的目的还有待商榷。其次，大规模生产毛状根直接应用于污染环境修复的技术还不成熟，不能盲目应用于实践中。此外，利用毛状根开展的实验体系都是在控制单变量的条件下进行的，而实际应用中并没有办法保证跟实验室相同的环境因素。最后也是很重要的一点，利用毛状根研究成功的植株，在应用于实践中是否会打破原有的生态平衡，或者进入食物链对人类健康造成危害，这些风险还有待科学的评估。

6. 小结

目前植物修复技术的研究热点集中于提高植物在修复过程中吸收、代谢和耐受污染物的能力，毛状根组织可以成为突破这一难题最快捷高效的研究工具。

毛状根组织是一类高效的模式系统，它有助于发现植物修复的局限性和理解有毒化合物的代谢机制以及植物和微生物去除环境污染的相互作用。它们适合于研究重金属的吸收和耐受、与污染物代谢有关的重要蛋白、污染物毒性、以及植物的抗氧化应激反应和信号传导途径。在体外，毛状根可以用来预测植物对环境污染物的反应并有助于在随后的传统的整株植物实验中进行合理设计以达到降低成本的目的。另外，毛状根-微生物相互作用的分子和生态学机制能够提供更加有效的植物修复新策略。研究表明毛状根与细菌和其他微生物的联合应用更有助于污染物的吸收和去除，在这个方向上的研究也有利于开发更有用的植物修复技术。

尽管人们已经广泛地了解了与污染物去除有关的基因和酶，然而最大的挑战之一是怎样应用这些基本信息来提高植物修复的效率，这就需要获得基因修饰过的植物和微生物。而在实验阶段应用转基因修饰的毛状根组织开展修复研究比整株植物更加快速高效。另外，随着基因组学、蛋白质组学、代谢组学的发展，新颖的脱毒酶已陆续被发现，它们不仅能够使污染物更好转化，也能使那些植物细胞不能代谢的复合化合物矿物化。从这一层面来讲，转基因毛状根可以用它们的分泌物作为酶源来完全降解这些污染物，如果人们能够更加广泛地接受基因修饰的生物，那么这些改良的植物在实际应用领域会发挥更大潜能。

基金项目

中央高校基本科研业务费(2014JBM118)资助。

参考文献 (References)

- [1] Riker, A.J., Banfield, W.M., Wright, W.H., *et al.* (1930) Studies on Infectious Hairy Root of Nursery Apple Trees. *Journal of Agricultural Research*, **41**, 507-540.
- [2] Chaney, R.L., Nalik, M., Li, Y.M., *et al.* (1997) Phytoremediation of Soil Metals. *Current Opinion in Biotechnology*, **8**, 279-284. [https://doi.org/10.1016/S0958-1669\(97\)80004-3](https://doi.org/10.1016/S0958-1669(97)80004-3)
- [3] 陈小慧, 何威明, 王睿, 等. 3种污染土壤植物修复技术研究进展[J]. 中国农技推广, 2016, 32(2): 43-47.
- [4] 王松良, 郑金贵. 土壤重金属污染的植物修复与金属超富集植物及其遗传工程研究[J]. 中国生态农业学报, 2007, 15(1): 190-194.
- [5] 解兴春. 砷超富集植物蜈蚣草产后处理与处置[D]: [硕士学位论文]. 昆明: 昆明理工大学, 2014.

- [6] Agostini, E., Coniglio, M.S., Milrad, S.R., *et al.* (2003) Phytoremediation of 2,4-Dichlorophenol by *Brassica napus* Hairy Root Cultures. *Biotechnology and Applied Biochemistry*, **37**, 139-144. <https://doi.org/10.1042/BA20020079>
- [7] Bhadra, R., Wayment, D.G., Williams, R.K., *et al.* (2001) Studies on Plant-Mediated Fate of the Explosives RDX and HMX. *Chemosphere*, **44**, 1259-1264. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(00\)00272-1](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(00)00272-1)
- [8] Wevar, O.A.L., Agostini, E., Talano, M.A., *et al.* (2005) Overexpression of a Basic Peroxidase in Transgenic Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. cv. Pera) Hairy Roots Increases Phytoremediation of Phenol. *Plant Science*, **169**, 1102-1111. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.07.007>
- [9] Singh, S., Melo, J.S., Eapen, S. And D'Souza, S.F. (2006) Phenol Removal Using *Brassica juncea* Hairy Roots: Role of Inherent Peroxidase and H₂O₂. *Journal of Biotechnology*, **123**, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2005.10.023>
- [10] Gujarathi, N.P. and Linden, J.C. (2005) Oxytetracycline Inactivation by Putative Reactive Oxygen Species Released to Nutrient Medium of *Helianthus annuus* Hairy Root Cultures. *Biotechnology and Bioengineering*, **92**, 393-402. <https://doi.org/10.1002/bit.20698>
- [11] Gujarathi, N.P., Haney, B.J., Park, H.J., *et al.* (2005) Hairy Roots of *Helianthus annuus*: A Model System to Study Phytoremediation of Tetracycline and Oxytetracycline. *Biotechnology and Bioengineering*, **21**, 775-780. <https://doi.org/10.1021/bp0496225>
- [12] Banerjee, S., Shang, T.Q., Wilson, A.M., *et al.* (2002) Expression of Functional Mammalian P450 2E1 in Hairy Root Cultures. *Biotechnology and Bioengineering*, **77**, 462-466. <https://doi.org/10.1002/bit.10151>
- [13] 刘静轶, 王晓轩, 胡红刚, 等. 植物组织在重金属污染环境修复中的应用研究进展[J]. 环境科学与技术, 2014, 37(3): 93-99.
- [14] Doran, P.M. (2009) Application of Plant Tissue Cultures in Phytoremediation Research: Incentives and Limitations. *Biotechnology and Bioengineering*, **103**, 60-76. <https://doi.org/10.1002/bit.22280>
- [15] 施和平, 曾宝强, 王云灵, 等. 镉及其与钙组合对褐脉少花龙葵毛状根生长、抗氧化酶活性和吸收镉的影响[J]. 生物工程学报, 2010, 26(2): 147-158.
- [16] 张艳. 重金属镉对黄瓜毛状根生长的影响及其与锌的关系[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南师范大学, 2007.
- [17] 张艳, 施和平, 曾宝强. 重金属镉及其与锌组合对黄瓜毛状根生长及其抗氧化酶活性的影响[J]. 生物工程学报, 2009, 25(1): 60-68.
- [18] 谌金吾, 孙一铭, 王凤英, 等. 三叶鬼针草毛状根的诱导及其对重金属 Cd、Pb 蓄积[J]. 环境科学学报, 2015, 35(5): 1596-1602.
- [19] 李晓丽. 重金属镉超富集植物油菜毛状根转基因诱导[J]. 北京农业, 2015(12): 20-21.
- [20] 王凤英. 镉对白花曼陀罗再生植株和毛状根生长及吸收镉的影响[D]: [硕士学位论文]. 重庆: 西南大学, 2014.
- [21] Wu, S., Zu, Y. and Wu, M. (2001) Cadmium Response of the Hairy Root Culture of the Endangered Species *Adenophora lobophylla*. *Plant Science*, **160**, 551-562. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00429-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00429-5)
- [22] Boominathan, R. and Doran, P.M. (2003) Organic Acid Complexation, Heavy Metal Distribution and the Effect of ATPase Inhibition in Hairy Roots of Hyperaccumulator Plant Species. *Journal of Biotechnology*, **101**, 131-146. [https://doi.org/10.1016/S0168-1656\(02\)00320-6](https://doi.org/10.1016/S0168-1656(02)00320-6)
- [23] Eapen, S., Suseelan, K.N., Tivarekar, S., *et al.* (2003) Potential for Rhizofiltration of Uranium Using Hairy Root Cultures of *Brassica juncea* and *Chenopodium amaranticolor*. *Environmental Research*, **91**, 127-133. [https://doi.org/10.1016/S0013-9351\(02\)00018-X](https://doi.org/10.1016/S0013-9351(02)00018-X)
- [24] Morita, M., Yamazaki, T., Kamiya, T., *et al.* (2001) Method of Decontaminating Medium Containing Polychlorinated Biphenyls or Dioxins. US Patent, US20016303844.
- [25] Bhadra, R., Wayment, D.G., Hughes, J.B. and Shanks, J.V. (1999) Confirmation of Conjugation Processes during TNT Metabolism by Axenic Plant Roots. *Environmental Science & Technology*, **33**, 446-452. <https://doi.org/10.1021/es980635m>
- [26] Gonzalez, P.S., Agostini, E. and Milrad, S.R. (2008) Comparison of the Removal of 2,4-Dichlorophenol and Phenol from Polluted Water, by Peroxidases from Tomato Hairy Roots, and Protective Effect of Polyethylene Glycol. *Chemosphere*, **70**, 982-989. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.08.025>
- [27] Ibanez, S.G., Medina, M.I. and Agostini, E. (2011) Phenol Tolerance, Changes of Antioxidative Enzymes and Cellular Damage in Transgenic Tobacco Hairy Roots Colonized by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Chemosphere*, **83**, 700-705. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.02.021>
- [28] Santos, D.A.B., Dec, J., Bollag, J.M., *et al.* (2006) Uptake and Transformation of Phenol and Chlorophenols by Hairy Root Cultures of *Daucus carota*, *Ipomoea batatas* and *Solanum aviculare*. *Chemosphere*, **63**, 642-651. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2005.08.005>

- [29] Santos, D.A.B., Omena, D.O.J., Salgueiro, M.S., *et al.* (2004) Comparative Studies of the Peroxidases from Hairy Roots of *Daucus carota*, *Ipomea batatas* and *Solanum aviculare*. *Plant Science*, **167**, 1151-1157. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.06.015>
- [30] Patil, P., Desai, N., Govindwar, S., Jadhav, J.P., *et al.* (2009) Degradation Analysis of Reactive Red 198 by Hairy Roots of *Tagetes patula* L. (Marigold). *Planta*, **230**, 725-735. <https://doi.org/10.1007/s00425-009-0980-9>
- [31] Telke, A.A., Kagalkar, A.N., Jagtap, U.B., *et al.* (2011) Biochemical Characterization of Laccase from Hairy Root Culture of *Brassica juncea* L. and Role of Redox Mediators to Enhance Its Potential for the Decolorization of Textile Dyes. *Planta*, **234**, 1137-1149. <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1469-x>
- [32] Wu, G., Kang, H.B., Zhang, X.Y., *et al.* (2010) A Critical Review on the Bioremoval of Hazardous Heavy Metals from Contaminated Soils: Issues, Progress, Eco-Environmental Concerns and Opportunities. *Journal of Hazardous Materials*, **174**, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.09.113>
- [33] Doran, P.M. (2011) Hairy Root Studies in Phytoremediation and Phytomining. In: Golubev, I.A., Ed., *Handbook of Phytoremediation*, Nova Science, New York, 591-612.
- [34] Vinterhalter, B., Savic, J., Platisa, J., *et al.* (2008) Nickel Tolerance and Hyperaccumulation in Shoot Cultures Regenerated from Hairy Root Cultures of *Alyssum murale* Waldst et Kit. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, **94**, 299-303. <https://doi.org/10.1007/s11240-008-9343-7>
- [35] Subroto, M.A., Priambodo, S. and Indrasti, N.S. (2007) Accumulation of Zinc by Hairy Root Cultures of *Solanum nigrum*. *Biotechnology*, **6**, 344-348. <https://doi.org/10.3923/biotech.2007.344.348>
- [36] Boominathan, R., Saha-Chaudhury, N.M., Sahajwalla, V. and Doran, P.M. (2004) Production of Nickel Bio-Ore from Hyperaccumulator Plant Biomass: Applications in Phytomining. *Biotechnology and Bioengineering*, **86**, 243-250. <https://doi.org/10.1002/bit.10795>
- [37] 施和平, 王云灵, 曾宝强, 等. 外源钙对镉胁迫下南美蟛蜞菊毛状根生长、抗氧化酶活性和镉吸收的缓解效应[J]. 生物工程学报, 2012, 28(6): 747-762.
- [38] Bhargava, A., Acarmona, F.F., Bhargava, M. and Srivastava, S. (2012) Approaches for Enhanced Phytoextraction of Heavy Metals. *Journal of Environmental Management*, **105**, 103-120. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.04.002>
- [39] 曹庆丰, 向太和, 孟莎莎, 等. 长期培养的黄瓜毛状根中外源基因遗传稳定性分析[J]. 园艺学报, 2012, 39(8): 1583-1588.
- [40] 慕平利. Ri 质粒介导 fps 基因转化烟草的研究[D]: [硕士学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2006.
- [41] 杨致荣, 王兴春, 薛金爱, 等. 发根农杆菌介导的长春花高效转基因体系的建立[J]. 植物生理学报, 2012, 48(10): 997-1004.
- [42] 张晓军. 转 rol 基因杨树苗期性状对比研究[D]: [硕士学位论文]. 保定: 河北农业大学, 2011.
- [43] 刘静轶. 发根农杆菌介导 IRT1 基因转化镉超富集植物油菜的研究[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京交通大学, 2014.
- [44] Coniglio, M.S., Busto, V.D., Gonzalez, P.S., *et al.* (2008) Application of *Brassica napus* Hairy Root Cultures for Phenol Removal from Aqueous Solutions. *Chemosphere*, **72**, 1035-1042. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2008.04.003>
- [45] Gonzalez, P.S., Capozucca, C., Tigier, H., *et al.* (2006) Phytoremediation of Phenol from Wastewater, by Peroxidases of Tomato Hairy Root Cultures. *Enzyme and Microbial Technology*, **39**, 647-653. <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2005.11.014>
- [46] Gonzalez, P.S., Maglione, G.A., Giordana, M., *et al.* (2012) Evaluation of Phenol Detoxification by *Brassica napus* Hairy Roots, Using *Allium cepa* Test. *Environmental Science and Pollution Research*, **19**, 482-491. <https://doi.org/10.1007/s11356-011-0581-6>
- [47] Sosa, A.L.G., Talano, M.A., Ibanez, S.G., *et al.* (2009) Establishment of Transgenic Tobacco Hairy Roots Expressing Basic Peroxidases and Its Application for Phenol Removal. *Journal of Biotechnology*, **139**, 273-279. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2008.11.008>
- [48] Sosa, A.L.G., Racagni, G., Agostini, E. and Medina, M.I. (2012) Phospholipid Turnover and Phospholipase D Activity in Tobacco Hairy Roots Exposed to Phenol. *Environmental and Experimental Botany*, **77**, 141-145. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.006>
- [49] Sosa, A.L.G., Ibanez, S.G., Agostini, E., *et al.* (2012) Phytoremediation of Phenol at Pilot Scale by Tobacco Hairy Roots. *Journal of Environmental Sciences*, **3**, 398-407.
- [50] Talano, M.A., Frontera, S., Gonzalez, P., *et al.* (2010) Removal of 2,4-Dichlorophenol from Aqueous Solutions Using Tobacco Hairy Root Cultures. *Journal of Hazardous Materials*, **176**, 784-791. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.11.103>

- [51] Ghodake, G.S., Telke, A.A., Jadhav, J.P., *et al.* (2009) Potential of *Brassica juncea* in Order to Treat Textile Effluent Contaminated Sites. *International Journal of Phytopharmacology*, **11**, 297-312.
- [52] Kagalkar, A.N., Jagatap, U.B., Jadhav, J.P., *et al.* (2009) Biotechnological Strategies for Phytoremediation of the Sulphonated Azo Dye Direct Red 5B Using *Blumea malcolmii* Hook. *Bioresource Technology*, **100**, 4104-4110. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2009.03.049>
- [53] Van Aken, B., Correa, P.A. and Schnoor, J.L. (2010) Phytoremediation of Polychlorinated Biphenyls: New Trends and Promises. *Environmental Science and Technology*, **44**, 2767-2776. <https://doi.org/10.1021/es902514d>
- [54] Kucerova, P., Mackva, M., Polachova, L., *et al.* (1999) Correlation of PCB Transformation by Plant Tissue Cultures with Their Morphology and Peroxidase Activity Changes. *Collection of Czechoslovak Chemical Communications*, **64**, 1497-1509. <https://doi.org/10.1135/cccc19991497>
- [55] Kucerova, P., Wiesche, C., Wolter, M., *et al.* (2001) The Ability of Different Plant Species to Remove Polycyclic Aromatic Hydrocarbons and Polychlorinated Biphenyls from Incubation Media. *Biotechnology Letters*, **23**, 1355-1359. <https://doi.org/10.1023/A:1010502023311>
- [56] Mackova, M., Macek, T., Kucerova, P., *et al.* (1997) Degradation of Polychlorinated Biphenyls by Hairy Root Culture of *Solanum nigrum*. *Biotechnology Letters*, **19**, 787-790. <https://doi.org/10.1023/A:1018348511978>
- [57] Mackova, M., Macek, T., Ocenaskova, J., *et al.* (1997) Biodegradation of Polychlorinated Biphenyls by Plant Cells. *International Biodeterioration & Biodegradation*, **39**, 317-325. [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(97\)00028-0](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(97)00028-0)
- [58] Sandermann, H. (1994) Higher Plant Metabolism of Xenobiotics: The “Green Liver” Concept. *Pharmacogenetics*, **4**, 225-241.
- [59] Kucerova, P., Mackova, M., Chroma, L., *et al.* (2000) Metabolism of Polychlorinated Biphenyls by *Solanum nigrum* Hairy Root Clone SNC-90 and Analysis of Transformation Products. *Plant and Soil*, **225**, 109-115. <https://doi.org/10.1023/A:1026551728196>
- [60] Rezek, J., Macek, T., Mackova, M. and Triska, J. (2007) Plant Metabolites of Polychlorinated Biphenyls in Hairy Root Culture of Black Nightshade *Solanum nigrum* SNC-90. *Chemosphere*, **69**, 1221-1227. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.05.090>
- [61] Huber, C., Bartha, B., Harpaintner, R. and Schröder, P. (2009) Metabolism of Acetaminophen (Paracetamol) in Plants—Two Independent Pathways Result in the Formation of a Glutathione and a Glucose Conjugate. *Environmental Science and Pollution Research*, **16**, 206-213. <https://doi.org/10.1007/s11356-008-0095-z>
- [62] Meharg, A.A. and Cairney, J.W.G. (2000) Co-Evolution of Mycorrhizal Symbionts and Their Hosts to Metal-Contaminated Environments. *Advances in Ecological Research*, **30**, 69-112. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60017-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60017-3)
- [63] Soudek, P., Petrova, S., Benesova, D. and Vanek, T. (2011) Uranium Uptake and Stress Responses of *in Vitro* Cultivated Hairy Root Culture of *Armoracia rusticana*. *Agrochimica-Pisa*, **55**, 15-28.
- [64] Straczek, A., Wannijn, J., Vanhees, M., *et al.* (2009) Tolerance of Hairy Roots of Carrots to U Chronic Exposure in a Standardized *in Vitro* Device. *Environmental and Experimental Botany*, **65**, 82-89. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.03.004>
- [65] Hughes, J.B., Shanks, J., Vanderford, M., *et al.* (1997) Transformation of TNT by Aquatic Plants and Plant Tissue Cultures. *Environmental Science and Technology*, **31**, 266-271. <https://doi.org/10.1021/es960409h>
- [66] Nepovim, A., Podlipna, R., Soudek, P., *et al.* (2004) Effects of Heavy Metals and Nitroaromatic Compounds on Horseradish Glutathione S-Transferase and Peroxidase. *Chemosphere*, **57**, 1007-1015. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2004.08.030>

期刊投稿者将享受如下服务：

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击：<http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱：bp@hanspub.org