

土壤镉污染对艾纳香生长 及体内镉积累和分布特征的影响^①

王俊丽¹, 梁娟¹, 任建国²

1. 贵州医科大学 公共卫生学院/环境污染与疾病监控教育部重点实验室, 贵阳 550025;

2. 贵州医科大学 生物与工程学院, 贵阳 550025

摘要: 研究土壤镉(Cd)污染(0.5, 2.0, 5.0, 10.0, 20.0 和 40.0 mg/kg)下艾纳香生长及体内 Cd 的积累和分布特征, 以初步了解艾纳香耐镉机制. 结果表明: 经过 120d 的盆栽试验, 0.5 mg/kg Cd 处理对艾纳香的生长基本无影响, 而 2~40 mg/kg Cd 处理则对植株产生危害, 其存活率分别为 70%, 60%, 30%, 10% 和 0%. 10 mg/kg Cd 处理对艾纳香叶、根和植株生物量有明显抑制作用. 根、茎、嫩叶和衰老叶中 Cd 的质量分数随着 Cd 处理质量分数的增加而增加. Cd 在艾纳香各器官积累量从大到小顺序为: 衰老叶、嫩叶、茎、根; 植株地上部富集系数(3.57~9.51)和转移系数(2.12~9.23)随着 Cd 处理质量分数的增加而降低, 但均大于 1. 根、茎和叶中 Cd 的亚细胞质量分数从大到小顺序均为: 可溶组分、细胞壁、细胞器, 且随着 Cd 处理质量分数的增加而增加. 不同器官细胞壁 Cd 积累相对比例从大到小顺序均为: 茎、叶、根, 可溶组分、细胞器 Cd 积累相对比例因受土壤 Cd 处理质量分数的影响而变得复杂. 艾纳香主要通过可溶组分对镉储存实现对 Cd 胁迫的适应.

关键词: 艾纳香; 镉; 亚细胞分布; 富集系数; 转运系数

中图分类号: S567.1

文献标志码: A

文章编号: 1000-5471(2017)09-0084-06

艾纳香[*Blumea balsamifera*]又称大风艾、大艾、冰片艾等, 属菊科艾纳香属多年生木质草本植物, 主要分布在东南亚, 是我国传统的中药材及制取天然冰片的重要植物来源, 以其全草或地上部分入药, 具有温中活血、祛风除湿、消炎镇痛之功效, 可用于治疗寒湿泻痢、腹痛肠鸣、肿胀、筋骨疼痛、跌打损伤、痔疮和高血压等. 前人调查研究显示, 贵州省农业土壤存在 Cd 重污染^[1], 包括艾纳香 GAP 地道药材种植基地^[2-3]. 有调查研究^[4-5]指出黔产艾纳香对土壤中低质量分数 Cd(小于 GAP 限定标准)具有较强的富集作用, 并已出现了大面积超标现象, 因此通过对基地土壤重金属质量分数来评价艾纳香生产是否属于 GAP 范围有一定局限性. 关于艾纳香对土壤低质量分数 Cd 的富集作用机制还未见有人报道过, 为此本研究采用土壤盆栽试验, 以贵州省罗甸县艾纳香幼苗为供试材料, 研究其在不同 Cd 质量分数处理下生长状况以及对 Cd 的吸收、积累和分布特征, 以初步探讨其对镉耐性的作用机制.

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试植物

选取贵州省罗甸县同一艾纳香 GAP 种植示范基地内生长良好、长势一致的艾纳香幼苗(四叶期)作为供试植物.

① 收稿日期: 2017-02-20

基金项目: 贵州省科学技术基金项目(黔科合 J 字[2013]2041 号); 贵州省三地联合项目[施中药科合专项(2012)6 号]; 贵阳医学院科学基金项目(2012003).

作者简介: 王俊丽(1976-), 女, 内蒙古包头人, 博士, 副教授, 主要从事环境科学研究.

通信作者: 任建国, 博士.

1.1.2 供试土壤

贵州医科大学(花溪校区)内的绿化用土(黄壤土)为试验使用土壤. 土壤样品采回后置于阴凉通风处自然风干, 去除石块、木片等杂物, 锤碎后过 2 mm 筛, 充分混匀后备用. 供试土壤的主要理化性质为: 有机质(10.49%)、全氮(0.24%)、有效磷(5.53 mg/kg)、速效钾(192.22 mg/kg)、pH(7.20), 未检出 Cd.

1.2 方法

1.2.1 盆栽处理

根据贵州省农业土壤中 Cd 的背景值及污染程度^[1,6] 设定本研究的 Cd 处理质量分数. 每盆装土 1.5 kg, 称取分析纯的 $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$, 用纯水配制成含 Cd 溶液, 喷洒于风干过筛后的供试土壤, 充分混匀, 使土壤中 Cd 质量分数分别为 0.5, 2.0, 5.0, 10.0, 20.0 和 40.0 mg/kg(风干土重), 同时以不添加 Cd 的土壤作为对照(CK), 每个处理 10 盆, 平衡 4 周后, 将长势一致的艾纳香幼苗根部冲洗干净后随机种植于各盆中, 每盆 1 株. 视花盆中缺水情况, 不定期浇水, 使土壤含水量维持在田间持水量的 60%~70%.

1.2.2 生长性状测定

不定期观察植株受危害症状. 定期观察记录供试艾纳香幼苗存活数(间隔期为 30 d). 土壤种植试验结束后, 测定各处理植株的高度; 根、茎和叶经自来水、重蒸水清洗, 室温晾干后称量其鲜质量. 新鲜根、茎和叶样品置于 105 °C 烘箱中至恒重, 分别测定其干质量.

1.2.3 器官 Cd 质量分数测定

1.2.3.1 样品处理

将经过自来水、重蒸水清洗过的阴干新鲜根、茎和叶样品置于 50 °C 烘箱中保持 48 h 后用植物粉碎机粉碎后, 再用研钵研磨成粉状, 过 1 mm 筛后置于 105 °C 恒温干燥箱中恒温 2 h, 将样品连同盛样称量瓶放入干燥器中保存备用.

1.2.3.2 样品 Cd 质量分数测定

分别称取一定量的保存根、茎、叶样品, 加 7 mL $\text{HNO}_3\text{-H}_2\text{O}_2$ (5:2, V/V), 用微波消解仪进行消解, 然后用 contrAA700 石墨炉原子吸收光谱法测定 Cd 质量分数. 富集系数(BCF)和转运系数(TF)计算分别见文献[7]和[8]; 土壤中镉的测定见参考文献[9].

1.2.4 亚细胞组分 Cd 质量分数测定

采用差速离心法进行亚细胞组分分离^[10]. 取称量好的一80 °C 冰箱冷冻保存的新鲜根、茎、叶样本置于研钵中, 按 1:10 的料液比加入预冷的提取缓冲液(组成: 250 mmol/L 蔗糖、50 mmol/L Tris-HCl (pH7.5)和 1 mmol/L 的二硫代苏糖醇)充分研磨成匀浆液后, 在高速冷冻离心机(4 °C)中以 3 000 r/min 离心 15 min, 沉淀为细胞壁组分, 上清液在 15 000 r/min 下离心 30 min, 沉淀为细胞器组分, 上清液为可溶组分(含细胞质、液泡内高分子、大分子有机物质和无机离子).

分离所得的细胞壁和细胞器组分烘干后参照 1.2.3 进行消解和 Cd 质量分数的测定, 可溶物质组分用超纯水定容后再用 contrAA700 石墨炉原子吸收光谱法测定 Cd 质量分数. 亚细胞组分 Cd 质量分数为每 g 新鲜植物样品中各组分所含 Cd 的 μg 数. 根、茎和叶 Cd 的亚细胞组分相对比例为各组分含 Cd 量占器官总 Cd 量的百分比.

1.3 数据统计与分析

采用 SPSS 16.0 软件进行数据录入和统计分析.

2 结果与分析

2.1 镉对艾纳香生长的影响

2.1.1 镉对艾纳香危害及存活的影响

随着 Cd 处理质量分数的增加, 艾纳香幼苗生长情况有所不同. 图 1 为艾纳香幼苗种植 40 d 后的生长情况. 与对照 CK(a)相比, 低质量分数 Cd 处理(b, c)有刺激植株生长的作用. Cd 处理质量分数的增加(d, e, f, g)则表现为对植物的危害, 如植株矮化、分蘖减少和叶片褪绿.

Cd 处理对植株生长的影响随时间有所变化. 土壤 Cd 质量分数越大, 植株出现受害症状时间越早. 土

壤 Cd 处理为 2.0, 5.0, 10.0, 20.0 和 40.0 mg/kg 时, 植株分别在处理后 104, 87, 42, 30 和 20 d 出现受害症状. 受害症状最早出现在下部衰老叶, 继而发展到中、上部叶片, 最初表现为叶片失绿黄化、出现褐色斑点, 继而发展为叶片边缘干枯、向上卷曲和斑块形成, 严重时导致植株死亡.

种植 120 d 后, 0, 0.5, 2.0, 5.0, 10.0, 20.0 和 40.0 mg/kg Cd 处理艾纳香植物的存活率分别为 100%, 80%, 70%, 60%, 30%, 10% 和 0%, 由此说明高质量分数 Cd 处理会使植株死亡严重. 由于 20 和 40 mg/kg Cd 质量分数严重抑制植株的生长, 种植试验结束后所获得的生物材料不足以进行下面的试验, 其相关数据未列出.

2.1.2 镉对艾纳香株高、生物量的影响

不同质量分数 Cd 处理下艾纳香植株株高有所不同, 0.5 mg/kg Cd 处理的株高与对照(CK)无差异, 但与其它质量分数 Cd 处理下的株高存在明显差异(表 1), 由此可看出, 低质量分数 Cd 处理对植株高度无影响, 而 2.0~10.0 mg/kg Cd 处理则抑制其伸长生长. 不同质量分数 Cd 处理对植株茎生物量影响不大, 但高质量分数 Cd 处理(≥ 10.0 mg/kg) 会明显影响整个植株和叶、根的生物量, 表现为植株生物量明显减少. Cd 对各器官抑制作用从大到小顺序为叶、根、茎.

表 1 不同 Cd 处理对艾纳香株高和生物量(干质量)的影响

Cd 处理 /(mg · kg ⁻¹)	株高 /cm	生物量/g			
		叶	茎	根	整株
CK	15.24 ± 4.24 ^a	4.81 ± 1.81 ^a	1.28 ± 0.63 ^a	3.68 ± 1.24 ^a	9.78 ± 3.61 ^{ab}
0.5	17.5 ± 2.59 ^a	5.24 ± 2.54 ^a	1.54 ± 0.65 ^a	3.14 ± 1.72 ^{ab}	11.18 ± 4.17 ^a
2.0	11.47 ± 1.63 ^b	3.35 ± 1.12 ^{ab}	1.29 ± 0.78 ^a	1.82 ± 0.96 ^{ab}	6.46 ± 1.98 ^{abc}
5.0	12.33 ± 1.92 ^b	3.05 ± 1.13 ^{ab}	0.67 ± 0.40 ^a	1.82 ± 0.82 ^{ab}	5.54 ± 2.20 ^{bc}
10.0	10.63 ± 2.18 ^b	1.17 ± 0.51 ^b	0.58 ± 0.68 ^a	1.30 ± 0.73 ^b	4.24 ± 1.08 ^c

2.2 镉在艾纳香体内的器官分布

不同 Cd 质量分数处理下艾纳香各器官中 Cd 质量分数及地上部富集系数、转运系数的变化情况如表 2 所示. CK 中未检出 Cd, 其它 Cd 质量分数处理下的根、茎、嫩叶和下部衰老叶中 Cd 质量分数随着 Cd 处理质量分数的增加而明显增加. 各器官中 Cd 质量分数的从高到低顺序是: 下部老叶、功能叶、茎、根.

不同质量分数 Cd 处理下, 地上部富集系数为 3.57~9.51, 转运系数为 2.12~9.23, 其值均大于 1, 试验结果表明黔产艾纳香对 Cd 具有较强的富集和转运能力. 随着土壤中 Cd 添加量的提高, 富集系数和转运系数呈现下降趋势.

表 2 Cd 在艾纳香体内器官的积累和分布情况

Cd 处理 /(mg · kg ⁻¹)	Cd 质量分数/($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ DW)				富集系数	转运系数
	根	茎	嫩叶	衰老叶		
CK	ND	ND	ND	ND	-	-
0.5	0.33 ± 0.29 ^c	0.94 ± 1.03 ^d	5.53 ± 1.59 ^c	5.90 ± 2.89 ^c	9.21 ± 1.86 ^a	9.23 ± 2.63 ^a
2.0	6.73 ± 0.61 ^b	10.99 ± 4.36 ^c	22.34 ± 5.36 ^b	22.78 ± 7.57 ^b	9.51 ± 1.48 ^a	3.45 ± 1.58 ^b
5.0	12.15 ± 3.89 ^a	19.73 ± 4.70 ^b	33.21 ± 4.85 ^a	36.37 ± 10.27 ^a	6.12 ± 0.74 ^b	2.73 ± 1.62 ^b
10.0	14.16 ± 3.78 ^a	27.05 ± 3.88 ^a	38.18 ± 4.15 ^a	40.61 ± 9.59 ^a	3.57 ± 0.83 ^c	2.12 ± 0.65 ^b

注: “-”表示无法计算; ND 表示 Cd 未检出.

2.3 镉在艾纳香体内的亚细胞分布

从表 3 可知, CK 各器官的各亚细胞组分中均未检出 Cd, 其它 Cd 处理根、茎和叶中各亚细胞组分的 Cd 质量分数随着 Cd 处理质量分数的增加而逐渐增加; 艾纳香根、茎和叶亚细胞组分中 Cd 质量分数的从

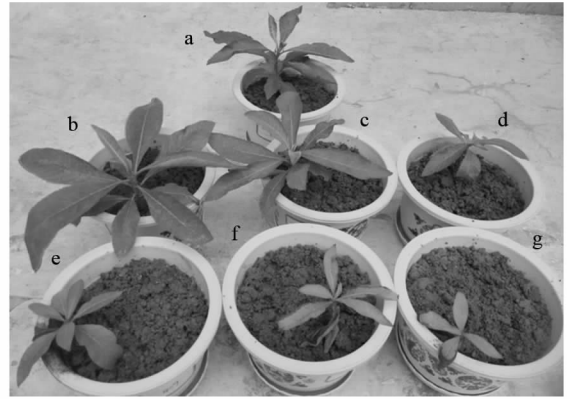


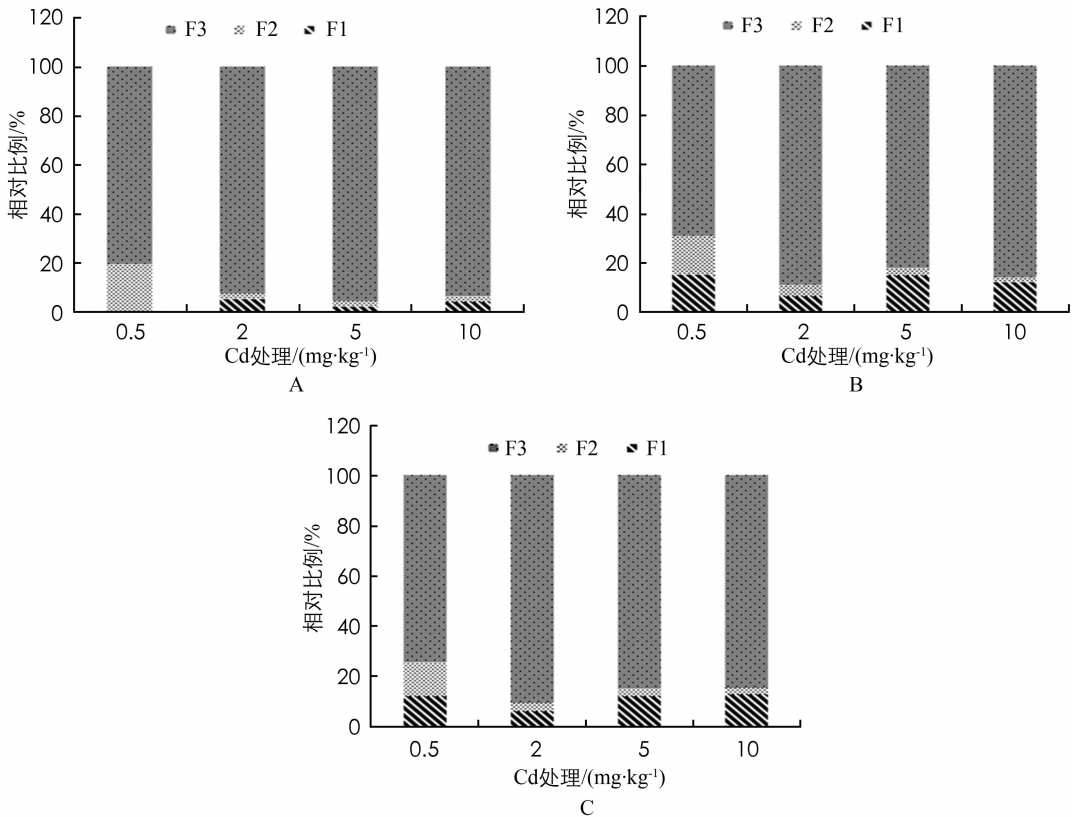
图 1 不同 Cd 处理下艾纳香生长情况

高到低顺序总体表现为: 可溶组分(F3)、细胞壁(F1)、细胞器(F2), 表明可溶组分是 Cd 的主要积累部位, 其次是细胞壁。

表 3 艾纳香体内各器官 Cd 的亚细胞质量分数

部位	Cd 处理 /($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	Cd 质量分数/($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 鲜质量)		
		细胞壁(F1)	细胞器(F2)	可溶组分(F3)
叶	CK	ND	ND	ND
	0.5	0.10 ± 0.07^b	0.11 ± 0.03^b	0.62 ± 0.24^c
	2.0	0.30 ± 0.06^b	0.16 ± 0.01^b	4.46 ± 0.41^b
	5.0	0.73 ± 0.32^a	0.19 ± 0.04^a	5.25 ± 1.19^{ab}
	10.0	0.96 ± 0.071^a	0.20 ± 0.03^a	6.37 ± 0.67^a
茎	CK	ND	ND	ND
	0.5	0.07 ± 0.05^d	0.07 ± 0.02^b	0.29 ± 0.05^d
	2.0	0.18 ± 0.04^c	0.12 ± 0.02^a	2.42 ± 0.52^c
	5.0	0.68 ± 0.07^b	0.15 ± 0.04^a	3.75 ± 0.31^b
	10.0	0.85 ± 0.05^a	0.15 ± 0.02^a	6.03 ± 0.23^a
根	CK	ND	ND	ND
	0.5	ND	0.04 ± 0.02^b	0.16 ± 0.10^c
	2.0	0.12 ± 0.02^b	0.05 ± 0.02^b	2.15 ± 0.72^b
	5.0	0.13 ± 0.06^b	0.14 ± 0.04^a	5.93 ± 1.59^a
	10.0	0.25 ± 0.06^a	0.16 ± 0.03^a	5.98 ± 1.02^a

Cd 在不同器官亚细胞的分布比例因 Cd 处理质量分数不同有所差异(图 2)。在 4 个 Cd 质量分数处理下, 根、茎和叶的可溶组分 Cd 积累比例最大(69.1%~95.6%), 但不同 Cd 质量分数下, 不同器官可溶组分中 Cd 所占比例有所不同。



注: F1 为细胞壁组分, F2 为细胞器组分, F3 为可溶物质组分。

图 2 艾纳香根(A)、茎(B)和叶(C)Cd 的亚细胞组分比例

在 Cd 处理质量分数为 0.5 mg/kg 时,无论是根、茎或叶,其细胞器 Cd 占有较大比例(13.8%~19.4%),其中以根细胞器积累 Cd 比例最大,叶细胞器最少,随着 Cd 处理质量分数的增加其积累比例均有下降,且各器官细胞器积累 Cd 比例基本无明显差异。

根、茎和叶细胞壁 Cd 积累比例因 Cd 处理质量分数不同而有所不同,在 0.5~5.0 mg/kg Cd 处理质量分数下,各器官细胞壁 Cd 积累比例从大到小顺序为茎、叶、根;但在 10.0 mg/kg Cd 处理质量分数下,各器官细胞壁 Cd 积累比例从大到小顺序为叶(12.7%)、茎(12.1%)、根(3.9%)。

3 讨 论

在本研究 0.5~40.0 mg/kg 的土壤 Cd 处理中,仅低质量分数(0.5 mg/kg)Cd 处理对艾纳香株高无明显影响作用,否则质量分数越大,其抑制株高的作用越明显;同时低质量分数 Cd 处理(0.5~2.0 mg/kg)对艾纳香植株生物量基本无影响,这说明了艾纳香具有对低质量分数 Cd 的耐性.就不同质量分数 Cd 处理对植株器官的影响来看,0.5~10.0 mg/kg Cd 处理对茎生物量无明显影响作用,0.5~5.0 mg/kg Cd 处理分别对叶和根生物量无明显影响作用,这种不同器官对 Cd 胁迫响应结果不同的现象有待进一步研究.本试验中,20.0 和 40.0 mg/kg 高质量分数 Cd 处理的植株在培养 120 d 后存活率分为 10%和 0%,进一步说明了严重镉污染可导致艾纳香死亡。

不同植物对 Cd 胁迫的适应表现在不同组织器官(根、茎和叶)对 Cd 积累能力的差异以及 Cd 的不同亚细胞(细胞壁、可溶组分和细胞器等)分布上.本研究发现叶,特别是衰老叶是艾纳香积累 Cd 的主要器官,这或许与其固定大量 Cd 来保护幼嫩叶免受毒害作用有关^[11],其次为茎和根;Cd 在各器官的亚细胞分布中主要存在于可溶组分,其次为细胞壁和细胞器,该结果与本研究组砂培试验结果完全一致^[12],暗示液泡对 Cd 的区室化作用对减轻 Cd 毒害或增强艾纳香对 Cd 的耐性起着主要作用。

植物对重金属的吸收分布情况是耐性物种选择的重要指标,富集系数反映植物对重金属的富集能力,转运系数能反映出重金属在植物体内的运输和分配情况^[13-14].在本研究中,艾纳香在土壤 Cd 质量分数为 10.0 mg/kg 时,其根部和地上部重金属 Cd 的累积质量分数分别为 14.16 和 35.13 mg/kg,与超富集植物龙葵在 25.0 mg/kg 镉质量分数下茎、叶镉累积量 103.8 和 124.6 mg/kg^[15]相比来说,其 Cd 富集能力较弱,且不符合超富集植物特点^[16],但从地上部 Cd 富集系数和转运系数来看,在土壤 Cd 质量分数为 0.5 mg/kg 时,其富集系数和转运系数较大,接近于 10,这一特点或许暗示了艾纳香对低质量分数 Cd 污染土壤具有一定修复作用。

参考文献:

- [1] 宋春然,何锦林,谭红,等.贵州省农业土壤重金属污染的初步评价[J].贵州农业科学,2005,33(2):13-16.
- [2] 邓秋静,谢锋,宋春然,等.黔南州农业土壤重金属现状及评价[J].贵州环保科技,2005,11(2):24-29.
- [3] 刘峰,胡继伟,秦樊鑫,等.黔产艾纳香对土壤中重金属的吸收富集特征研究[J].时珍国医国药,2009,20(3):629-631.
- [4] 秦樊鑫,胡继伟,张明时,等.贵州省 GAP 基地 26 种中药材重金属含量调查与评价[J].中成药,2007,29(10):1483-1487.
- [5] 刘峰,黄先飞,秦樊鑫,等.贵州省艾纳香种植基地土壤重金属污染现状评价[J].安徽农业科学,2009,37(9):4249-4253.
- [6] 曾广铭,吉玉碧,谭红,等.贵州省农业土壤中镉的背景值研究[J].现代农业科技,2007(3):73-74,77.
- [7] CHAMBERLAIN A C. Fallout of Lead and Uptake by Crops[J]. Atmospheric Environment, 1983, 17(4): 693-706.
- [8] BAKER A J M, REEVES R D, HAJAR A S M. Heavy Metal Accumulation and Tolerance in British Populations of the Metallophyte *Thlaspi caerulescens* J. & C. Presl (Brassicaceae) [J]. New Phytologist, 1994, 127(1): 61-68.
- [9] 周林爱,曹民杰.石墨炉原子吸收法测定土壤中 Pb、Cd 含量[J].光谱仪器与分析,2001(4):25-26.
- [10] 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(3): 389-395.
- [11] XIN J L, HHANG B F, YANG Z Y, et al. Comparison of Cadmium Subcellular Distribution in Different Organs of Two

Water Spinach (*Ipomoea aquatica* Forsk.) Cultivars [J]. *Plant and Soil*, 2013, 372(1/2): 431–444.

- [12] 梁 娟,周华芳,任建国,等. 黔产艾纳香对镉胁迫的生理响应及其体内镉分布特征 [J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(5): 271–274.
- [13] REEVES R D. The Hyperaccumulation of Nickle by Serpentine Plants [M]. Andover: Intercept Ltd. 1992: 253–277.
- [14] MONNI S, SALEMAA M, WHITE C, et al. Copper Resistance of *Calluna vulgaris* Originating from the Pollution Gradient of a Cu-Ni Smelter, in South-West Finland [J]. *Environmental Pollution*, 2000, 109(2): 211–219.
- [15] 魏树和,周启星,王 新. 超积累植物龙葵及其对镉的富集特征 [J]. *环境科学*, 2005, 26(3): 167–171.
- [16] BAKER A J M, BROOKS R R. Terrestrial Higher Plants Which Hyperaccumulate Metallic Elements-A Review of Their Distribution, Ecology and Phytochemistry [J]. *Biorecovery*, 1989, 1: 81–126.

On Effects of Soil Cadmium Contamination on Growth of *Blumea Balsamifera* and Cadmium Accumulation and Subcellular Distribution in Plant

WANG Jun-li¹, LIANG Juan¹, REN Jian-guo²

1. School of Pubic Health, Guizhou Medical University/Key Laboratory of Environmental Pollution Monitoring and Disease Control, Ministry of Education, Guiyang 550025, China;

2. School of Biology and Engineering, Guizhou Medical University, Guiyang 550025, China

Abstract: To understand the tolerant mechanism of *Blumea balsamifera* to cadmium preliminarily, the experiment was conducted to investigate the effects of different cadmium concentrations of the soil (0.5, 2.0, 5.0, 10.0, 20.0 and 40.0 mg/kg) on plant growth and cadmium accumulation and subcellular distribution in plant. The results show as follows: 1. The treatment at cadmium concentration of 0.5 mg/kg had no effects on plant growth, while those between cadmium concentration of 2–40 mg/kg did harm to the plants, and resulted in survival rates of 70%, 60%, 30%, 10% and 0, respectively; The treatment at cadmium concentration of 10mg/kg had the obvious inhibitory effects on the biomasses of leaf, root and the whole plant. 2. The cadmium concentrations in root, stem, young leaf and old leaf increased with the increasing of cadmium concentrations of the soil; The order of cadmium accumulation in plant different organs was old leaf>young leaf>stem>root. All the accumulator factors (3.57–9.51) and translocation factors (2.12–9.23) decreased with the increasing of cadmium concentrations of the soil, and were significantly higher than 1. 3. The orders of subcellular cadmium contents in root, stem and leaf were soluble fraction> cell wall > organelle, and all the subcellular cadmium contents increased with the increasing of cadmium concentrations of the soil; The relative ratio of cadmium accumulation in cell wall of plant different organs was the following order, stem>leaf>root, while those of cadmium accumulation in soluble fraction and organelle became complicated for the same cadmium treatments of the soil. 4. The adaptation of *Blumea balsamifera* to cadmium stress could be achieved by cadmium storage in soluble fraction.

Key words: *blumea balsamifera*; Cadmium; subcellular distribution; accumulator factor; translocation factor