

刘仲齐, 张长波, 黄永春. 水稻各器官镉阻控功能的研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(4): 721–727.

LIU Zhong-qi, ZHANG Chang-bo, HUANG Yong-chun. Research advance on the functions of rice organs in cadmium inhibition: A review[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(4): 721–727.

水稻各器官镉阻控功能的研究进展

刘仲齐, 张长波, 黄永春

(农业农村部产地环境质量重点实验室, 农业农村部环境保护科研监测所, 天津 300191)

摘要:土壤镉(Cd)污染是引起稻米镉污染的重要因素,但二者之间并非简单的线性关系。本文围绕植物根系、茎叶、穗轴和稻谷对Cd的拦截作用及其调控机理进行综述,表明:在长期的自然进化过程中,水稻的根茎叶组织和穗轴、颖壳、果皮、种皮等组织具备了识别必需元素和有害元素的特殊功能,能够把大量的Cd固定在营养体的细胞壁中,或封存在液泡中。经过各类细胞的层层拦截,只有极少数的Cd汇聚到穗轴中,穗轴中的Cd浓度与稻米中的Cd含量高度线性相关。籽粒灌浆成熟后,Cd主要分布在颖壳和富含蛋白质的糊粉层与胚中,淀粉中的Cd含量最低。水稻根系和节是Cd含量最高的营养器官。通过栽培措施和遗传调控,发掘和利用营养器官对Cd的拦截潜力和过滤功能,有助于降低稻米Cd污染风险。

关键词:水稻;镉;营养器官;阻控机理;分布特征

中图分类号:X52 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2019)04-0721-07 doi:10.11654/jaes.2019-0213

Research advance on the functions of rice organs in cadmium inhibition: A review

LIU Zhong-qi, ZHANG Chang-bo, HUANG Yong-chun

(Key Laboratory of Original Agro-Environmental Pollution Prevention and Control, Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Tianjin 300191, China)

Abstract: Cadmium(Cd) contamination in farmlands is an important factor causing rice cadmium pollution, but there is not a simple linear relationship between them. During the long process of natural evolution, rice organs including root, leaf, spike, glume, pericarp, seed coat and others have evolved the special function to discriminate essential elements from harmful ones. A large amount of cadmium is fixed in the cell walls of vegetative organs or compartmentalized in vacuoles. After many interceptions from miscellaneous cells, only a small amount of cadmium flows into the spike rachises. Cadmium concentration in rachises is positively and linearly correlated with cadmium content in rice grains. After grain filling and maturation, cadmium is mainly distributed in glume, aleurone layer and embryo with high protein. Starch has the lowest content of cadmium in grains. Rice roots and nodes have much higher cadmium concentration than other organs. There is a great potential in reducing the risk of cadmium pollution in rice grains by exploring the interception and filtration function of vegetative organs to cadmium through cultivation measures and genetic manipulation.

Keywords: rice; cadmium; vegetative organs; inhibition mechanism; distribution characteristics

镉(Cd)是我国农田土壤中最常见的重金属元素,由于Cd及其化合物具有较强的水溶性和脂溶性,生物活性较高,能在植物体内积累,对农产品质量和

人体健康产生潜在的威胁,所以受到了广泛的关注和研究。以Cd对土壤基本功能、生态系统安全、动植物和人体健康产生影响的允许值为依据,世界各国

收稿日期:2019-02-28 录用日期:2019-03-05

作者简介:刘仲齐(1964—),男,甘肃清水人,博士,研究员,主要从事农业环境生物学研究。E-mail:liuzhongqi508@163.com

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFD0801100);中国农科院科技创新工程项目(CAAS-XTCX2016018)

Project supported: The National Key Research and Development Program of China (2017YFD0801100); Funds for Science and Technology Innovation Project from the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-XTCX2016018)

制定出了不同的土壤环境标准,其中欧洲和美国确定的土壤Cd限值一般为 $0.8\sim 3.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。参照世界各国Cd的土壤环境标准值,我国的《土壤环境质量标准》(GB 15618—1995)中规定,耕地土壤Cd污染的临界值为 $0.3\sim 0.6\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。以此为依据,把耕地分成清洁、尚清洁、轻度污染、中度污染和重度污染五大类(耕地质量等级GB/T 33469—2016)。大量的盆栽试验结果一致表明,土壤Cd污染程度和稻米中的Cd含量高度正相关^[2-3]。但是,在田间自然条件下,土壤Cd污染程度与稻米中的Cd含量没有密切的线性相关^[4-6]。笔者多年多点的调查结果表明,在清洁区($\text{pH}<5.5$, $\text{Cd}<0.3\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)中,仍有20%左右的稻米,其Cd含量超过了国家食品安全标准($0.2\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$);而在中度和重度污染区,Cd含量低于 $0.2\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的稻米约占20%,Cd含量低于国际食品安全标准($0.4\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)的稻米约占40%。事实上,耕层土壤中的Cd含量一直处于动态变化之中,而不是恒定不变的常数,取样时间、取样地点引起的Cd含量差异和氧化还原电位差异可以高达5倍以上^[4,7-8]。土壤环境质量、气候因素、栽培措施等不可控因素对Cd的生物活性也有显著干扰^[9-10]。此外,水稻品种类型和根茎叶的阻控能力以及稻谷的选择性吸收与稻米中的Cd含量关系更为密切^[11-13]。单纯依据土壤中的Cd总量进行耕地质量评价,容易高估土壤Cd污染风险。

同位素示踪结果表明,必需元素和水分在水稻体内的移动速度非常快,例如,N的移动速度为 $520\text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$, H_2O 的移动速度为 $110\text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$;而Cd的移动速度很慢,只有 $2.4\text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$ ^[14-15]。这说明水稻细胞能够辨识必需元素和有害元素,对Cd的跨膜运输和在组织间的转运有明显的拦截作用。本文围绕植物根系、茎叶、穗轴和稻谷对Cd的拦截作用及其调控机理进行综述,以期为进一步完善Cd污染农田水稻安全生产技术提供参考依据。

1 水稻根系对Cd转运过程的阻控

水稻根系是由种子根和不定根组成的须根系,主要集中在 $0\sim 20\text{ cm}$ 的耕作层内,占总根量的90%以上。稻根的颜色有白色、黄褐色和黑色之分,白色根的活力最强,黄褐色根活力下降,而黑根已基本失去活力。根毛的伸长区是各种离子进入根系的主要部位。水稻根系伸长区的Cd离子流速是根冠区的4~8倍,高Cd积累品种的根系伸长区的Cd离子流速显著大于低Cd积累品种^[16]。土壤溶液中的Cd离子通过

自由空间扩散到根系细胞壁和细胞质之间后,一部分Cd沉积在细胞壁上;另一部分Cd穿过细胞膜进入到细胞质中,其中的少部分继续进行跨膜运输,进入液泡和其他细胞器中储存起来,其余的Cd向地上部转运。水稻根系累积Cd的能力在品种间有非常显著的差异。在水培和盆栽试验中,水稻根系中的Cd浓度可以高达 $500\sim 1600\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ^[12,17-19];而在重金属污染农田环境中,水稻根系中的Cd浓度一般为 $5\sim 63\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ^[5,20-21]。

1.1 根系边缘细胞和根表铁膜对有害离子的阻控

根边缘细胞(Root border cells)是从根冠表皮分离出来并聚集在根尖周围的一群特殊细胞,其发育受遗传调控,能在逆境中发挥多种生物学功能。水稻和其他许多植物的根尖组织在受到环境中铜、镉、硼、铅、汞、铁和砷等元素的胁迫后,可通过胞外产生黏液层来抵御外界胁迫侵害,随后刺激机体产生一系列活性氧(Reactive oxygen species, ROS), ROS可作为信号分子刺激或诱导细胞凋亡,这些凋亡的边缘细胞与根尖脱离,分散到根际环境中^[22-24],起到一种排除重金属的毒害和保护根尖组织生物活性的作用。而在根毛区和伸长区等较老的根组织表面,铁锰膜是保护水稻根系免受重金属毒害的主要组织。

在淹水的自然条件下,水稻根系分泌的氧气和其他氧化性物质,将淹水环境中的还原性物质如 Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 、有机质等进行氧化,导致铁锰氧化物在根表沉积而形成红棕色铁膜,既能保护根系免受镉、铅、铊、砷等有害重金属的毒害^[25],又能促进植物对铁、磷等养分的吸收^[26]。水稻根表铁膜的形成和发育,既受土壤营养成分和通气条件的影响,也受品种类型和栽培条件的影响。水稻根系的泌氧特性、氧化电位和氧化面积、磷利用能力等在品种间有很大的差异,直接影响根表铁膜的发育^[27-28]。磷营养缺乏或者是营养液中磷和 Fe^{2+} 浓度比低于1:3时容易诱导水稻根表铁膜的形成^[26]。但在稻田中即使土壤没有明显缺磷,水稻根表也有铁膜沉积。淹水条件下土壤微生物对有机物的降解能刺激根系分泌更多的氧,加速根际 Fe^{2+} 的氧化,促进根表铁膜的形成^[29]。

1.2 细胞壁对Cd的固定和封存

植物细胞壁的主要成分为纤维素、半纤维素,同时含有少量的结构蛋白。细胞壁能将重金属离子隔离在胞外,主动参与植物对重金属胁迫的响应过程,进而降低进入原生质体的重金属离子数量^[30-31]。根系细胞壁上沉积的Cd约占水稻根系中Cd总量的45~

90%^[32-33]、小麦和大麦等植物根系Cd总量的26%~80%^[34]。细胞壁对Cd的吸附固定主要靠细胞壁中各种大分子物质提供的带负电的配位基团来完成,如羟基、羧基、醛基、氨基、磷酸基、胺基、酰胺基等^[30,35],细胞壁中纤维素、半纤维素、果胶的含量和结构甚至会因Cd的结合而改变^[36]。用一氧化氮(NO)增加根部细胞壁果胶、半纤维素含量,就能显著增加水稻根细胞壁中的Cd积累量和水稻的耐Cd能力^[37]。细胞壁中的一些酶蛋白则通过一系列生理生化反应参与到植物对Cd的固定作用中。如果因缺磷而降低拟南芥和铝敏感水稻品种根尖细胞壁的多糖含量及果胶甲酯酶(Pectin methylesterase, PME)的活性,就能显著降低细胞壁对Cd和Al的吸持能力^[38-39],增磷则会提高水稻根系细胞壁中的Cd含量^[40]。一些无机离子如钙、锌、硅等通过增加Cd在细胞壁中的沉积和自由空间中交换态Cd的比重等途径缓解Cd对水稻的毒害,抑制水稻对Cd的吸收及其向地上运输^[32,41-43]。

1.3 细胞膜对镉的阻控作用

细胞膜又称原生质膜,是分隔细胞内外不同介质和组成成分的界面,能选择性地物质转运,实现屏蔽有害物质进入细胞质的目的。细胞膜进行物质转运的方式主要有被动运输和主动运输两大类,这两种运输方式对Cd在根系内的转运和积累都有显著的影响。主动运输需要消耗大量热量并且需要载体。例如,位于根系细胞膜上的锌转运蛋白家族(ZRT)和铁转运蛋白家族(IRT)主要负责把环境中的Zn、Fe、Mn、Cd等重金属转运到细胞质中^[44]。水稻根系细胞膜上的自然抗性巨嗜细胞蛋白(Natural resistance-associated macrophage protein)也与Cd的吸收转运密切相关。水稻中已发现至少有7个不同的基因(*OsNramp1*~*OsNramp7*)调控着金属离子的转运种类和转运能力,Nramp1主要负责Fe²⁺和Cd²⁺的转运,Nramp5主要负责Mn²⁺和Cd²⁺的转运^[18,45]。

对于大多数金属离子而言,主要通过顺浓度差或电位差跨膜扩散的过程(即被动运输)进入根系细胞。因为被动运输需要载体或离子通道,所以具有特异性、饱和性和竞争性抑制三个显著的特点。植物根系对Cd²⁺的吸收既受根系周围环境中Cd浓度的影响^[46-47],又受Ca²⁺、Mn²⁺、K⁺等阳离子的影响^[9,48],存在明显的竞争性抑制现象。遗憾的是,根系细胞膜上的离子通道如何调控Cd吸收转运的分子机理尚不清楚。

1.4 细胞器对Cd的封存

细胞器拥有的细胞内膜与细胞膜具有相似的结构和功能,也能通过选择性吸收把Cd转运到细胞器内,通过区隔化作用把Cd封存起来,以减弱或消除Cd对细胞质中各种正常生理活动的干扰。参与多种重金属转运的重金属ATPase(HMA)不仅存在于细胞膜上,而且广泛分布于叶绿体、高尔基体、液泡、内囊体等细胞器的质膜上^[44]。液泡作为植物细胞一类特殊的细胞器,对于维持整个细胞和组织的渗透压起着非常重要的作用。液泡中的物质类型非常丰富,主要有无机盐、有机酸、糖类、脂类、蛋白质、树胶、鞣酸类、生物碱和花色素苷等物质,这些代谢物能与金属离子形成络合物或螯合物从而降低其毒性。或者是水稻根系厚壁组织、薄壁组织和周皮细胞胞质中的Cd先与植物螯合肽(PCs)结合,然后在液泡膜上OsHMA3等重金属转运蛋白的作用下,转运至液泡中被封存起来^[49-50]。

2 茎叶对Cd的阻控与拦截

水稻茎秆由节间和节构成,节上着生叶和芽。茎基部有7~13个节间不伸长,称为蘖节;茎的上部有4~7个明显伸长的节间,形成茎秆。一般生育期长的品种茎节数和伸长节间数较多,生育期短的品种则较少。节表面隆起,内部充实,外层是表皮,细胞壁很厚,节组织中的厚壁细胞充满原生质,生活力旺盛,是生叶、发根、分蘖的活力中心。叶、分蘖及根的输导组织都在茎节内会合,因此,节内维管束的配置比较复杂。基部节的Cd含量和Cd流速都明显大于顶部节^[14];节中的Cd浓度约是节间组织中Cd浓度的5~10倍^[20,51]。在轻度污染环境中,顶部2节的Cd浓度略低于根系中的Cd浓度^[20];而在高污染环境中,穗下节中的Cd浓度高达40 mg·kg⁻¹,比根系中的Cd含量高出2倍以上^[51]。扫描电镜分析结果表明,Cd主要分布在节和节间维管束组织的细胞壁上^[42]。水稻开花期穗下节组织中表达水平显著提高的LCD基因,可以有效降低穗轴和稻米中的Cd含量^[52]。

水稻的完全叶由叶鞘和叶片组成。叶鞘抱茎,有保护分蘖芽、幼叶、嫩茎、幼穗和增强茎秆强度的作用,又是重要的贮藏器官之一。叶片为长披针形,是进行光合作用和蒸腾作用的主要器官。近根叶和中部过渡叶在水稻开花后开始衰老和枯死,并将其中储存的营养物质输出,为根系生长、分蘖分化、节间伸长、幼穗分化等提供营养保障。最上部的3片生殖生长叶,对中上部节间的发育、籽粒发育和灌浆等起重要作用。水稻开花期,顶部3片叶中的Cd浓度达到

最大值,叶鞘的含量显著高于叶片^[2,53],灌浆过程中叶片的Cd输出量是决定稻米中Cd含量的主要因素^[54]。水稻叶片的耐Cd性和Cd积累能力在品种间有显著差异^[54-55]。开花期喷施富含Si、Mn、Zn及离子通道抑制剂的叶面肥,之所以能够显著降低稻米中的Cd含量,就是抑制了Cd从叶片向籽粒的转运过程^[20,51,56-57]。

3 穗轴和稻壳对Cd的阻控与拦截

水稻的穗为圆锥花序,主梗称之为穗轴,穗轴上着生一次枝梗,一次枝梗上着生二次枝梗,各次枝梗上着生小穗梗,小穗梗顶端着生小穗。穗轴结构与茎相似,横切面边缘部分排列着小维管束,中央排列着大维管束。穗颈节间大维管束数与一次枝梗数接近,节间越粗,大维管束越多。来自根茎叶的Cd最终都汇聚到了穗轴中,使穗轴成为Cd进入稻谷的最后一站。穗轴中的Cd含量和稻谷中的Cd含量高度线性相关,低Cd积累品种穗轴中的Cd含量显著低于高Cd积累品种^[2,54,58]。

着生于穗轴枝梗上的稻花受精后发育成一粒稻谷,成熟稻谷由稻壳(颖)、糠层(果皮、种皮、糊粉层的总称)、胚及胚乳等部分组成。水稻籽粒中的Cd主要分布在皮层、外胚乳、糊粉层和胚中,其中胚乳的Cd含量较低^[59]。这主要是因为稻米中的储藏蛋白特别是球蛋白与Cd的结合能力较强,稻米蛋白质结合了54.8%的Cd,而淀粉只结合了10.8%的Cd;蛋白质中的含硫氨基酸含量与Cd结合能力显著正相关^[60]。

4 结论与展望

在农田生态系统中,土壤中的Cd进入水稻根系的过程受到自然环境、栽培措施、品种类型等多种因素的影响。Cd进入根系后,根系细胞立即启动各种抵御机制来缓解其生理毒害,其中边缘组织的死亡脱落、根表铁膜和根系细胞壁对Cd的固定是防止Cd向地上部转运的最有效手段。根系、茎节、叶鞘等厚壁细胞丰富的器官和组织中,积累的Cd浓度通常较高。细胞膜的选择透性能保障水分和必需元素的优先转运,有效滞缓Cd的跨膜运输。蒸腾作用和离子通道基因的表达水平对Cd在水稻各器官间的转运有显著影响。因此,未来研究应在以下3个方面进一步加强。

(1)水稻根系对Cd固定机理的研究。耕层土壤的营养特性、通气状况和水稻体内抗逆基因的表达水平等因素,都会影响根系铁锰膜和细胞壁的发育及其

对Cd的固定效应,研究能够促进铁锰膜和细胞壁发育的栽培措施及其分子调控机制,提高根系组织捕获和固定Cd的潜力,就能使转运到地上部的Cd大幅度下降,保证地上部的正常发育,缓解Cd污染对产量和品质特性的不良影响。

(2)茎叶阻控Cd向水稻籽粒转运机理的研究。穗下节中特殊基因的表达和喷施叶面调理剂,都能有效抑制Cd从营养器官向水稻籽粒的转运,是降低稻米Cd含量的有效手段。深入系统地研究水稻灌浆期茎秆和穗轴等器官拦截Cd转运的生理机制和分子调控原理,提高茎叶和穗轴组织拦截Cd的潜力,就能使汇聚到穗轴末端的Cd浓度大幅度下降,减少其进入籽粒的机会。

(3)水稻细胞膜对Cd敏感性的调控机理研究。Cd离子通过“蹭车”的方式伴随着必需元素进行跨膜运输,Cd离子流速在水稻各器官间、品种间存在很大的差异,这与膜蛋白对Cd的敏感性密切相关。通过研究细胞膜的信号识别系统,进一步提高膜蛋白对Cd的敏感性和识别能力,提升各级组织的拦截作用,就能大幅度降低Cd从根际污染环境进入水稻根系的数量及其向地上部各器官转运的效率,使稻米中的Cd含量降到安全无害的水平。

参考文献:

- [1] 赵晓军, 陆泗进, 许人骥, 等. 土壤重金属镉标准值差异比较研究与建议[J]. 环境科学, 2014, 35(4):1491-1497.
ZHAO Xiao-jun, LU Si-jin, XU Ren-ji, et al. Soil heavy metal cadmium standard limit and range of background value research[J]. *Environmental Science*, 2014, 35(4):1491-1497.
- [2] 居学海, 张长波, 宋正国, 等. 水稻籽粒发育过程中各器官镉积累量的变化及其与基因型和土壤镉水平的关系[J]. 植物生理学报, 2014, 50(5):634-640.
JU Xue-hai, ZHANG Chang-bo, SONG Zheng-guo, et al. Changes in cadmium accumulation in rice organs during grain development and their relationship with genotype and cadmium levels in soil[J]. *Plant Physiol J*, 2014, 50(5): 634-640.
- [3] 易亚科, 周志波, 陈光辉. 土壤酸碱度对水稻生长及稻米镉含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(3):428-436.
YI Ya-ke, ZHOU Zhi-bo, CHEN Guang-hui. Effects of soil pH on growth and grain cadmium content in rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(3):428-436.
- [4] Liu Y, Zhang C, Zhao Y, et al. Effects of growing seasons and genotypes on the accumulation of cadmium and mineral nutrients in rice grown in cadmium contaminated soil[J]. *Sci of the Total Environ*, 2017, 579: 1282-1288.
- [5] Du Y, Hu X F, Wu X H, et al. Affects of mining activities on Cd pollution to the paddy soils and rice grain in Hunan Province, Central South

- China[J]. *Environ Monit Assess*, 2013, 185(12): 9843-9856.
- [6] 彭 华,戴金鹏,纪雄辉,等. 稻田土壤与稻米中的镉含量关系初探[J]. 湖南农业科学, 2013(7): 68-72.
- PENG Hua, DAI Jin-peng, JI Xiong-hui, et al. Correlation between cadmium content in paddy soil and in rice[J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2013(7): 68-72.
- [7] Shimajima E, Tamagawa I, Horiuchi M, et al. Observation of water and solute movement in a saline, bare soil, groundwater seepage area, Western Australia. Part 2. Annual water and solute balances[J]. *Soil Research*, 2016, 54(1): 78-93.
- [8] Yang F, An F, Ma H, et al. Variations on soil salinity and sodicity and its driving factors analysis under microtopography in different hydrological conditions[J]. *Water*, 2016, 8: 227. doi:10.3390/w8060227.
- [9] Sarwar N, Saifullah, Malhi S S, et al. Role of mineral nutrition in minimizing cadmium accumulation by plants[J]. *J Sci Food Agric*, 2010, 90(6): 925-937.
- [10] Shahid M, Shukla A K, Bhattacharyya P, et al. Micronutrients (Fe, Mn, Zn and Cu) balance under long-term application of fertilizer and manure in a tropical rice-rice system[J]. *J Soils Sediments*, 2016, 16(3):737-747.
- [11] Liu J G, Qian M, Cai G L, et al. Uptake and translocation of Cd in different rice cultivars and the relation with Cd accumulation in rice grain[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2007, 143(1/2): 443-447.
- [12] Uruguchi S, Fujiwara T. Cadmium transport and tolerance in rice: perspectives for reducing grain cadmium accumulation[J]. *Rice*, 2012, 5: 5.
- [13] Zhang H, Zhang X, Li T, et al. Variation of cadmium uptake, translocation among rice lines and detecting for potential cadmium-safe cultivars[J]. *Environ Earth Sci*, 2014, 71(1): 277-286.
- [14] Fujimaki S, Suzui N, Ishioka N S, et al. Tracing cadmium from culture to spikelet: Noninvasive imaging and quantitative characterization of absorption, transport, and accumulation of cadmium in an intact rice plant[J]. *Plant Physiol*, 2010, 152(4): 1796-1806.
- [15] Kobayashi N I, Tanoi K, Hirose A, et al. Characterization of rapid intervascular transport of cadmium in rice stem by radioisotope imaging[J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(2): 507-517.
- [16] 韩立娜, 居学海, 张长波, 等. 水稻镉离子流速的基因型差异及其与镉积累量的关系研究[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(1): 37-42.
- HAN Li-na, JU Xue-hai, ZHANG Chang-bo, et al. Genotypic variation of Cd^{2+} flux and its relationship with Cd accumulation in rice plant[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2014, 33(1):37-42.
- [17] 刘侯俊, 梁吉哲, 韩晓日, 等. 东北地区不同水稻品种对 Cd 的累积特性研究[J]. 农业环境科学学报, 2011, 30(2): 220-227.
- LIU Hou-jun, LIANG Ji-zhe, HAN Xiao-ri, et al. Accumulation and distribution of cadmium in different rice cultivars of northeastern China[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2011, 30(2):220-227.
- [18] Sasaki A, Yamaji N, Yokosho K, et al. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(5): 2155-2167.
- [19] Ueno D, Koyama E, Yamaji N, et al. Physiological, genetic, and molecular characterization of a high-Cd-accumulating rice cultivar, Jarjan[J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(7): 2265-2272.
- [20] Chen R, Zhang C, Zhao Y, et al. Foliar application with nano-silicon reduced cadmium accumulation in grains by inhibiting cadmium translocation in rice plants[J]. *Environ Sci Pollut Res*, 2018, 25(3): 2361-2368.
- [21] 单天宇, 刘秋辛, 阎秀兰, 等. 镉砷复合污染条件下镉低吸收水稻品种对镉和砷的吸收和累积特征[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(10): 1938-1945.
- SHAN Tian-yu, LIU Qiu-xin, YAN Xiu-lan, et al. Cd and As absorption and transport characteristics of rice in a paddy field co-contaminated by Cd and As[J]. *Journal of Agro-Environmental Science*, 2017, 36(10): 1938-1945.
- [22] Hawes M C, McLain J, Ramirez-Andreotta M, et al. Extracellular trapping of soil contaminants by root border cells: New insights into plant defense[J]. *Agronomy*, 2016, 6: 5. doi:10.3390/agronomy601005
- [23] Cai M Z, Zhang S N, Xing C H, et al. Interaction between iron plaque and root border cells ameliorates aluminum toxicity of *Oryza sativa* differing in aluminum tolerance[J]. *Plant Soil*, 2012, 353(1/2): 155-167.
- [24] 王亚男, 姜 华, 王 煜, 等. 不同状态绿豆根边缘细胞对 Cd^{2+} 的响应[J]. 土壤学报, 2013, 50(1): 165-170.
- WANG Ya-nan, JIANG Hua, WANG Yu, et al. Response of mung bean root border cells to cadmium in relation to their status[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2013, 50(1): 165-170.
- [25] 郭 伟, 林咸永, 程旺大. 不同地区土壤中分蘖期水稻根表铁氧化物的形成及其对砷吸收的影响[J]. 环境科学, 2010, 31(2): 496-502.
- GUO Wei, LIN Xian-yong, CHENG Wang-da, et al. Effect of iron plaque formation of root surface on As uptake by rice seedlings grown on different types of soils[J]. *Environmental Science*, 2010, 31(2): 496-502.
- [26] 傅友强, 杨旭健, 吴道铭, 等. 磷素对水稻根表红棕色铁膜的影响及营养效应[J]. 中国农业科学, 2014, 47(6): 1072-1085.
- FU You-qiang, YANG Xu-jian, WU Dao-ming, et al. Effect of phosphorus on reddish brown iron plaque on root surface of rice seedlings and their nutritional effects[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(6): 1072-1085.
- [27] Atulba S L, Gutierrez J, Kim G W, et al. Evaluation of rice root oxidizing potential using digital image analysis[J]. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 2015, 58(3): 463-471.
- [28] Zhou H, Zeng M, Zhou X, et al. Heavy metal translocation and accumulation in iron plaques and plant tissues for 32 hybrid rice (*Oryza sativa* L.) cultivars[J]. *Plant and Soil*, 2015, 386(1): 317-329.
- [29] Pi N, Tam N F, Wong M H. Effects of wastewater discharge on formation of Fe plaque on root surface and radial oxygen loss of mangrove roots[J]. *Environmental Pollution*, 2010, 158(2): 381-387.
- [30] 刘清泉, 陈亚华, 沈振国, 等. 细胞壁在植物重金属耐性中的作用. 植物生理学报, 2014, 50(5): 605-611.
- LIU Qing-quan, CHEN Ya-hua, SHEN Zhen-guo, et al. Roles of cell wall in plant heavy metal tolerance[J]. *Plant Physiology Journal*, 2014,

- 50 (5): 605-611.
- [31] Krzesłowska M. The cell wall in plant cell response to trace metals: polysaccharide remodeling and its role in defense strategy[J]. *Acta Physiol Plant*, 2011, 33 (1): 35-51.
- [32] 焦欣田, 薛卫杰, 赵艳玲, 等. 硅锌互作对水稻幼苗镉吸收转运特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(11): 2491-2497.
- JIAO Xin-tian, XUE Wei-jie, ZHAO Yan-ling, et al. Effects of silicon and zinc interaction on the uptake of cadmium in rice seedlings [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(11): 2491-2497.
- [33] Nishizono H, Zchikawa H, Suzuki S, et al. The role of the root cell wall in heavy metal tolerance of *Athyrium yokosense*[J]. *Plant Soil*, 1987, 101(1): 15-20.
- [34] 赵艳玲, 张长波, 刘仲齐. 植物根系细胞抑制镉转运过程的研究进展[J]. 农业资源与环境学报, 2016, 33(3): 209-213.
- ZHAO Yan-ling, ZHANG Chang-bo, LIU Zhong-qi. Inhibiting cadmium transport process in root cells of plants: A review[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2016, 33(3): 209-213.
- [35] Haynes R J. Ion exchange properties of roots and ionic interactions within the root apoplasm: Their role in ion accumulation by plants[J]. *Bot Rev*, 1980, 46 (1): 75-99.
- [36] Cheng S, Hua Yu, Meng Hu, et al. *Miscanthus* accessions distinctively accumulate cadmium for largely enhanced biomass enzymatic saccharification by increasing hemicelluloses and pectin and reducing cellulose CrI and DP[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 263: 67-74.
- [37] Xiong J, An L, Lu H, et al. Exogenous nitric oxide enhances cadmium tolerance of rice by increasing pectin and hemicelluloses contents in root cell wall[J]. *Planta*, 2009, 230 (4): 755-765.
- [38] 黄文方, 陈晓阳, 邢承华, 等. 磷对水稻耐铝性及根尖细胞壁组分的影响[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(2): 161-167.
- HUANG Wen-fang, CHEN Xiao-yang, XING Cheng-hua, et al. Effects of phosphorous on aluminum tolerance and cell wall polysaccharide components in rice root tips[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2013, 27(2): 161-167.
- [39] Zhu X F, Lei G J, Jiang T, et al. Cell wall polysaccharides are involved in P-deficiency-induced Cd exclusion in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Planta*, 2012, 236(4): 989-997.
- [40] 李桃, 李军, 韩颖, 等. 磷对水稻镉的亚细胞分布及化学形态的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(9): 1712-1718.
- LI Tao, LI Jun, HAN Ying, et al. Effects of phosphorus on subcellular distribution and chemical speciation of cadmium in rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(9): 1712-1718.
- [41] Hayakawa N, Tomioka R, Takenaka C. Effects of calcium on cadmium uptake and transport in the tree varieties *Gambela innovans*[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2011, 57: 691-695.
- [42] Ma J, Cai H, He C, et al. A hemicellulose-bound form of silicon inhibits cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells[J]. *New Phytol*, 2015, 206: 1063-1074.
- [43] Ma J, Zhang X, Wang L. Synergistic effects between [Si-hemicellulose matrix] ligands and Zn ions in inhibiting Cd ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells[J]. *Planta*, 2017, 245: 965-976.
- [44] 金枫, 王翠, 林海建, 等. 植物重金属转运蛋白研究进展[J]. 应用生态学报, 2010, 21(7): 1875-1882.
- JIN Feng, WANG Cui, LIN Hai-jian, et al. Heavy metal transport proteins in plants: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(7): 1875-1882.
- [45] Takahashi R, Ishimaru Y, Senoura T, et al. The *OsNRAMP1* iron transporter is involved in Cd accumulation in rice[J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(14): 4843-4850.
- [46] 刘仲齐, 张长波. 重金属调控非选择性阳离子通道生理功能的研究进展[J]. 农业资源与环境学报, 2017, 34(1): 1-5.
- LIU Zhong-qi, ZHANG Chang-bo. Advance in regulation of heavy metals on nonselective cation channels: A review[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2017, 34(1): 1-5.
- [47] 张参俊, 张长波, 王景安, 等. 非选择性阳离子通道对水稻幼苗镉吸收转运特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2015, 34(6): 1028-1033.
- ZHANG Shen-jun, ZHANG Chang-bo, WANG Jing-an, et al. Effects of nonselective cation channels on Cd accumulation and transfer characteristics in rice seedling[J]. *Journal of Agro-Environmental Science*, 2015, 34(6): 1028-1033.
- [48] Zhou Y, Xia X M, Lingle C J. Cadmium-cysteine coordination in the BK inner pore region and its structural and functional implications[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112 (16): 5237-5242.
- [49] Nocito F F, Lancilli C, Dendena B, et al. Cadmium retention in rice roots is influenced by cadmium availability, chelation and translocation[J]. *Plant Cell and Environment*, 2011, 34(6): 994-1008.
- [50] Gao L, Chang J, Chen R, et al. Comparison on cellular mechanisms of iron and cadmium accumulation in rice: Prospects for cultivating Fe-rich but Cd-free rice[J]. *Rice*, 2016, 9: 1-12.
- [51] 韩潇潇, 任兴华, 王培培, 等. 叶面喷施锌离子对水稻各器官镉积累特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38 (接受)
- HAN Xiao-xiao, REN Xing-hua, WANG Pei-pei, et al. Effects of foliar application with zinc on the characteristics of cadmium accumulation in organs of rice plants[J]. *Journal of Agro-Environmental Science*, 2019, 38(in press).
- [52] Uraguchi S, Kamiya T, Sakamoto T, et al. Low-affinity cation transporter (*OsLCT1*) regulates cadmium transport into rice grains[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(152): 20959-20964.
- [53] 张亮亮, 樊小林, 张立丹, 等. 碱性肥料对稻田土壤和稻米镉含量的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(3): 891-896.
- ZHANG Liang-liang, FAN Xiao-lin, ZHANG Li-dan, et al. Effects of alkaline fertilizer on cadmium content in rice and paddy soil[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(3): 891-896.
- [54] 文志琦, 赵艳玲, 崔冠男, 等. 水稻营养器官镉积累特性对稻米镉含量的影响[J]. 植物生理学报, 2015, 51(8): 1280-1286.
- WEN Zhi-qi, ZHAO Yan-ling, CUI Guan-nan, et al. Effects of cadmium accumulation characteristics in vegetative organs on cadmium content in grains of rice[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(8): 1280-1286.
- [55] 王龙, 杨益新, 高子平, 等. 水稻幼苗镉积累特征和离体叶片耐镉性的基因型差异[J]. 生态毒理学报, 2016, 11(6): 187-196.
- WANG Long, YANG Yi-xin, GAO Zi-ping, et al. Genotypic differ-

- ence of cadmium accumulation characteristics and cadmium tolerance in detached leaves of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2016, 11(6):187-196.
- [56] 贺前锋, 李鹏祥, 易凤姣, 等. 叶面喷施硒肥对水稻植株中镉、硒含量分布的影响[J]. *湖南农业科学*, 2016(1): 37-39.
- HE Qian-feng, LI Peng-xiang, YI Feng-jiao, et al. Effects of selenium fertilizer foliage application on distribution of cadmium and selenium in rice[J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2016(1):37-39.
- [57] 张 烁, 陆仲烟, 唐 琦, 等. 水稻叶面调理剂的降Cd效果及其对营养元素转运的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2018, 37(11): 2507-2513.
- ZHANG Shuo, LU Zhong-yan, TANG Qi, et al. Effects of foliar modulators on cadmium accumulation and transport of nutrient elements in rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(11): 2507-2513.
- [58] 张标金, 罗林广, 魏益华, 等. 不同基因型水稻镉积累动态差异分析[J]. *中国农学通报*, 2015, 31(9): 25-30.
- ZHANG Biao-jin, LUO Lin-guang, WEI Yi-hua, et al. Analysis of cadmium accumulation dynamics in rice with distinct genotypes[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(9): 25-30.
- [59] 王亚军, 潘传荣, 钟国才, 等. 稻谷中镉元素残留分布特征分析[J]. *粮食与饲料工业*, 2010, 10:56-59.
- WANG Ya-jun, PAN Chuan-rong, ZHONG Guo-cai, et al. Analysis on distribution characteristics of cadmium residues in paddy[J]. *Cereal & Feed Industry*, 2010, 10: 56-59.
- [60] Wei S, Guo B, Feng L, et al. Cadmium distribution and characteristics of cadmium-binding proteins in rice (*Oryza sativa* L.) kernel[J]. *Food Science and Technology Research*, 2017, 23 (5): 661-668.