

DOI: 10.7524/AJE.1673-5897.20181103001

严勋, 唐杰, 李冰, 等. 不同水稻品种对镉积累的差异及其与镉亚细胞分布的关系[J]. 生态毒理学报, 2019, 14(5): 244-256

Yan X, Tang J, Li B, et al. Cadmium accumulation in different rice varieties and its relationship with subcellular distribution of cadmium [J]. Asian Journal of Ecotoxicology, 2019, 14(5): 244-256 (in Chinese)

不同水稻品种对镉积累的差异及其与镉亚细胞分布的关系

严勋, 唐杰, 李冰*, 王昌全, 徐强, 蔡欣, 付铄岚

四川农业大学资源学院, 成都 611130

收稿日期: 2018-11-03 录用日期: 2019-01-02

摘要: 采用土培试验, 以籽粒 Cd 低积累水稻品种(越冬稻和 R1088)和籽粒 Cd 高积累水稻品种(IR34582 和太梗 558)为试验材料, 研究成熟期水稻在 Cd0(不加 Cd)、Cd5(5 mg·kg⁻¹)和 Cd25(25 mg·kg⁻¹)胁迫下, Cd 在水稻各组织中的积累差异及其与 Cd 亚细胞分布的关系, 为培育 Cd 低积累水稻品种和水稻安全生产提供科学依据。结果表明: (1) Cd 胁迫下, 约 65% ~ 83% 的 Cd 积累于根系, 低积累品种根系 Cd 含量显著高于高积累品种, 而地上部却相反; (2) 高积累品种往地上部转运 Cd 的效率以及地上部各组织往籽粒转运 Cd 的效率均显著高于低积累品种; (3) Cd 胁迫下, 低积累品种根中细胞壁(F1)、细胞器(F2)、细胞膜(F3)和可溶部分(F4)中 Cd 含量显著高于高积累品种, 而茎、叶鞘和叶中却相反; (4) 低积累品种根和茎中 F1 中 Cd 分配比例均显著高于高积累品种, 而 F4 中 Cd 分配比例却相反; 在叶鞘和叶中, F1、F4 中 Cd 分配比例在不同品种之间无显著差异。 (5) Cd 胁迫下, TF_{根-茎}和 TF_{茎-糙米}均与 F1 中 Cd 分配比例成显著负相关关系, 而与 F4 中 Cd 分配比例成显著正相关关系。综上, 高积累品种往地上部转运 Cd 的能力强于低积累品种; 低积累品种根和茎中细胞壁限制了 Cd 的迁移; 而高积累品种根和茎中可溶部分在 Cd 从根部向上以及从茎向籽粒转运过程中起着重要作用。

关键词: 镉; 水稻; 亚细胞

文章编号: 1673-5897(2019)5-244-13 中图分类号: X171.5 文献标识码: A

Cadmium Accumulation in Different Rice Varieties and Its Relationship with Subcellular Distribution of Cadmium

Yan Xun, Tang Jie, Li Bing*, Wang Changquan, Xu Qiang, Cai Xin, Fu Shuolan

College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Received 3 November 2018 accepted 2 January 2019

Abstract: In order to provide scientific basis for breeding Cd low accumulation rice varieties and rice safety production, here the characteristics of accumulation difference of Cd in rice tissues and its relationship with Cd subcellular distribution were studied in a soil pot experiment. The experiments were conducted on low Cd accumulation rice varieties (overwintering rice and R1088) and high Cd accumulation rice varieties (IR34582 and Taijing 558) with three different cadmium treatments (0, 5 and 25 mg·kg⁻¹). Here are the results, (1) About 65% ~ 83% of Cd concentrated on roots under Cd stress, and the Cd content of low accumulation varieties in roots was significantly

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0301701); 四川省科技厅重点研发项目(2017SZ0188)

作者简介: 严勋(1994—), 男, 硕士研究生, 研究方向为土壤元素迁移转化与生物有效性, E-mail: yanxunerr@163.com

* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: benglee@163.com

higher than that in high accumulation varieties, but the trend was opposite in the aerial parts. (2) The efficiency of Cd transportation from root to the aerial parts and then to brown rice was significantly higher in the high accumulation varieties than that in the low accumulation varieties. (3) The Cd contents of cell wall (F1), organelle (F2), cell membrane (F3) and soluble part (F4) in roots of low accumulation cultivars were significantly higher than those of high accumulation cultivars under cadmium stress, but the opposite trend was found in stems, leaf sheaths and leaves. (4) The proportion of F1-Cd distribution in the root and shoots of low accumulation cultivars was significantly higher than that of high accumulation cultivars, but the proportion of F4-Cd was opposite, and there was no significant difference in F1- and F4-Cd distribution in leaf and sheath among different varieties. (5) $TF_{\text{root-stem}}$ and $TF_{\text{stem-brown rice}}$ were negatively correlated with F1-Cd distribution, but positively correlated with F4-Cd distribution ratio. In summary, as for the ability of transporting Cd from root to the ground, high accumulation varieties were stronger than low accumulation varieties. Cell wall restricted the migration of Cd in low accumulation varieties' roots and stems. Soluble fraction played an important role in the transportation of Cd from root to stem in high accumulation cultivars' roots and shoots.

Keywords: cadmium; rice; subcellular

近年来,重金属在世界上很多地方(包括中国)已造成严重的土壤污染问题^[1]。Cd 每年大约有 3 万 t 排放到环境中,其中约 13 000 t 来源于人类活动,如发电站、供暖系统、金属加工业、垃圾焚烧炉、城市交通、水泥厂和农业磷肥的施用等^[2]。Cd 比较容易被植物吸收并积累,当植物体内积累过量 Cd 后,会对植物自身产生严重的毒害作用,而 Cd 最终也会随食物链进入人体,对人体造成严重危害,威胁人类健康^[3]。水稻是世界上主要的粮食作物,且易于积累 Cd^[4],其根系对 Cd 有较强的吸收能力,并通过木质部将其转运到地上部最后积累于籽粒中^[5]。因此,在粮食安全生产问题上,含 Cd 大米将对人类健康造成严重的安全隐患。

不同水稻品种对 Cd 吸收和积累存在差异^[6]。研究表明,在 Cd 胁迫下,高积累品种能够更多地往地上部转运 Cd^[7],低积累品种能够合成更多的非蛋白质巯基和谷胱甘肽等物质,从而限制 Cd 的迁移,而阳离子态 Cd 在高积累品种中含量更高^[8-9]。*OsNramp5* 和 *OsHMA2* 与 Cd 的吸收和转运相关,*OsHMA3* 与 Cd 的液泡区隔相关^[10-11],研究发现,Cd 胁迫能显著提升 *OsNramp5* 和 *OsHMA2* 在高积累品种中的表达量,而 *OsHMA3* 在低积累品种中的表达量更高^[12]。这些不同水稻品种在 Cd 胁迫下的生理差异导致了不同水稻品种对 Cd 吸收积累的差异。

植物亚细胞组分中细胞壁对于重金属沉降起着重要作用^[13],当植物细胞壁上的重金属结合位点饱和时,细胞内的重金属会与大量的有机配位体结合形成稳定态的螯合物,并被转运至液泡中储藏,降低

细胞质中自由重金属离子的浓度^[14]。现有研究表明,重金属的亚细胞分布,有利于阐述重金属在植物体内的差异特征^[15-17],关于 Cd 在不同水稻品种亚细胞中的分布研究,大多单一地统计水稻组织亚细胞组分中的 Cd 含量^[18-19],从微观层次阐述 Cd 在不同水稻品种各组织部位亚细胞分布的差异,及其与 Cd 转运关系的报道结论也不统一。而且大部分研究仅以单一品种水稻为研究对象,具有局限性,关于比较不同基因型水稻差异的相关文章相对较少。因此,本研究通过盆栽试验,比较不同水稻品种各组织中 Cd 的分配规律及其与 Cd 亚细胞分布特征的关系,为培育 Cd 低积累水稻品种和水稻安全生产提供科学依据。

1 材料与方法 (Materials and methods)

1.1 供试材料

供试水稻材料为前期筛选得到的籽粒 Cd 低积累水稻品种越冬稻、R1088(下面统一简称“低积累品种”)和籽粒 Cd 高积累水稻品种 IR34582、太粳 558(下面统一简称“高积累品种”),其生育期基本一致(150 d),均由四川农业大学水稻研究所提供。

供试土壤为水耕人为土,采自成都市温江区公平镇惠合村(103.86845 °E, 30.72228 °N),其基本理化性质如表 1 所示。

1.2 试验设计

试验于 2016 年 4 月至 2016 年 10 月在四川农业大学温室内进行,光、水、气和热等环境条件均为自然状态,无人工干扰。挑选颗粒饱满的水稻种子

表 1 供试土壤基本理化性质

Table 1 Basic physicochemical properties of the tested soil

	有机质	全氮	碱解氮	有效磷	速效钾	Cd 全量	Cd 有效态
pH	/(g·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)
	Organic matter	Total N	Hydrolyzable N	Available P	Available K	Total Cd	Available Cd
	/(g·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)
6.55	20.3	1.15	56.3	58.4	119	0.24	0.092

用 30% 的 H₂O₂ 溶液消毒 30 min, 蒸馏水洗净后加 0.1% 的 NaClO 溶液杀菌 20 h, 再用 37 °C 蒸馏水在恒温培养箱进行催芽处理 48 h。选取露白的种子置于放有湿润石英砂的育苗盘中培养, 待水稻种子出苗后, 用 1/4 浓度的营养液进行浇灌培养, 营养液的配制参照李冰等^[20]的方法。在幼苗移栽前 35 d 对供试土壤作加 Cd(CdCl₂·2.5H₂O) 陈化处理, 设置 3 个 Cd 处理水平: Cd0 (不加 Cd)、Cd5 (5 mg·kg⁻¹) 和 Cd25 (25 mg·kg⁻¹), 每个处理设 3 个重复, 4 个水稻材料共计 36 桶, 供试土壤装在 10 L 的塑料桶中, 每桶装 7 kg (干土重)。待幼苗三叶一心时取长势一致、健康的水稻幼苗插秧移栽至培育好的 Cd 污染土壤中。氮、磷和钾肥分别选用尿素、磷酸二氢钾和氯化钾, 用量分别为 200、100 和 105 mg·kg⁻¹ 土, 全部的磷、钾肥和 30% 的氮肥在移栽前一天作为基肥施入, 剩余氮肥在水稻分蘖期(30%)和拔节期(40%)分 2 次进行追施, 随后按照常规管理, 做好防治病虫害工作。于水稻成熟期收获样品进行室内分析测定。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 土壤基本理化性质测定

土壤基本理化性质测定参照张甘霖和龚子同^[21]的方法。

1.3.2 Cd 在水稻植株各器官的亚细胞分布

亚细胞的分离参照 Liu 等^[22]的方法。先将水稻根、茎、叶鞘和叶分别取样置于不同的分类袋中, 然后在分类袋中称取混合均匀的根、茎、叶鞘和叶 1.0 g 鲜样, 加入 20 mL 提取液后, 在研钵中冰浴研磨成匀浆, 提取液组成为 50 mmol·L⁻¹ Tris-HCl 缓冲液 (pH 7.5)+250 mmol·L⁻¹ 蔗糖+1.0 mmol·L⁻¹ 二硫赤藓糖醇(DTE)+5.0 mmol·L⁻¹ 抗坏血酸+1.0% (W/V) 聚乙烯吡咯烷酮(PVPP)。匀浆液首先经 240 μm 尼龙布过滤, 残渣为细胞壁部分(F1); 滤液经高速冷冻离心机 (Model ALLEGRA-64R, Beckman Coulter, Inc. USA) 4 °C 下以 10 000 g 离心 30 min, 沉淀部分为细胞器部分(F2); 取上清液再次经高速冷冻离心

机 4 °C 下以 50 000 g 离心 30 min, 沉淀部分为细胞膜部分(F3), 上清液为可溶部分(F4) (主要包括细胞质、有机物、无机离子和液泡内的大分子)。所有的化学试剂均采用优级纯, 购自成都科隆化学品有限公司。

1.3.3 Cd 含量测定

取细胞壁(F1)、细胞器(F2)和细胞膜(F3)部分在 70 °C 下烘干的样品, 以及水稻成熟期的根及地上部粉碎样共 0.3 g, 加 10 mL HNO₃-HClO₄ (4:1, V/V) 混合液消化 24 h, 在高温条件下消煮至澄清并用去离子水过滤到 50 mL 容量瓶中定容, 用原子吸收分光光度计 (Analyst 800, Perkin Elmer, USA) 测定 Cd 含量。以国家标准物质 GSB-22 (Cd 含量为 0.018±0.002) mg·kg⁻¹ 为内标控制分析质量。所有的化学试剂均采用优级纯, 购自成都科隆化学品有限公司。

1.4 数据处理及分析

运用 SPSS 19.0 进行数据统计与分析, 采用 LSD 检验方法进行差异显著性分析 ($P<0.05$); 运用 Excel 2016 进行数据处理与图表制作。

Cd 转运效率: $TF_{A-B} = B$ 器官中 Cd 含量 / A 器官中 Cd 含量 × 100%^[23-24]。

根据实验数据进行不同水稻品种各组织间转运效率与亚细胞分布比例的相关性分析, 其中, $TF_{根-茎}$ 与细胞壁 Cd 分配比例相关性分析即为 $TF_{根-茎}$ 与根中细胞壁 Cd 分配比例相关性分析。

2 结果与分析 (Results and analysis)

2.1 不同浓度 Cd 处理中水稻各组织 Cd 含量及其转运效率

不同浓度 Cd 处理中水稻各组织部位 Cd 含量情况如表 2 所示。水稻各组织部位 Cd 含量均随 Cd 处理浓度的增加而增加, Cd 主要集中于根系, 低积累品种根系 Cd 所占比例约 83%, 而高积累品种根系 Cd 所占比例约 65%, 各组织部位 Cd 含量依次为根系 > 茎 > 叶鞘 > 叶 > 糙米。Cd5 处理组中, 低积累品种越冬稻和 R1088 根系 Cd 含量分别为 27.2 和 26.5 mg·kg⁻¹, 显著高于高积累品种 ($P<0.05$), 且低积

表 2 不同浓度 Cd 处理中水稻各组织 Cd 含量

Table 2 Cd content in different tissues of rice under different levels of spiked cadmium

Cd 处理浓度		根系 Cd	茎 Cd	叶鞘 Cd	叶 Cd	糙米 Cd
/(mg·kg ⁻¹)	水稻品种	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)
Cd spiked	Rice cultivar	Root Cd	Stem Cd	Sheath Cd	Leaf Cd	Brown rice Cd
/(mg·kg ⁻¹)		/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)	/(mg·kg ⁻¹)
Cd0	越冬稻	1.21±0.05a	0.33±0.03a	0.14±0.01ab	0.10±0.01a	0.03±0.01a
	Overwintering rice					
	R1088	1.15±0.14a	0.39±0.05a	0.12±0.02b	0.11±0.01a	0.04±0.00a
	IR34582	1.20±0.10a	0.40±0.01a	0.15±0.02a	0.12±0.03a	0.04±0.01a
	太梗 558	1.19±0.10a	0.39±0.05a	0.15±0.02a	0.12±0.01a	0.04±0.01a
Cd5	Taijing 558					
	越冬稻	27.2±0.9a	2.62±0.14b	1.35±0.09b	1.06±0.05b	0.10±0.01b
	Overwintering rice					
	R1088	26.5±0.6a	2.60±0.04b	1.23±0.08b	1.17±0.11b	0.07±0.01b
	IR34582	17.4±0.5b	3.91±0.09a	1.95±0.10a	1.66±0.09a	0.67±0.03a
Cd25	太梗 558	15.2±0.2c	3.85±0.05a	1.91±0.07a	1.71±0.03a	0.68±0.02a
	Taijing 558					
	越冬稻	78.5±1.4a	8.39±0.47c	4.78±0.13b	3.73±0.13c	0.56±0.05b
	Overwintering rice					
	R1088	75.4±1.3b	7.68±0.24c	4.50±0.47b	3.64±0.18c	0.50±0.03b
	IR34582	46.4±1.1c	11.1±0.1a	6.40±0.42a	5.39±0.23a	2.40±0.14a
	太梗 558	46.3±1.1c	10.3±0.6b	5.96±0.16a	4.88±0.11b	2.24±0.12a
	Taijing 558					

注:同列不同小写字母表示不同水稻品种在同一 Cd 浓度条件(0、5 和 25 mg·kg⁻¹)下在 $P<0.05$ 上差异显著;下同。

Note: Different small letters within one column mean different rice varieties in the same concentration of Cd (0, 5 and 25 mg·kg⁻¹) showing significant differencebetween Cd treatments at the 0.05 level; the same as below.

累品种越冬稻和 R1088 糙米 Cd 含量分别为 0.10 和 0.07 mg·kg⁻¹,均低于国家标准(GB 2762—2012)的糙米 Cd 含量限值 0.2 mg·kg⁻¹;Cd25 处理中,低积累品种越冬稻和 R1088 根系 Cd 含量分别为 78.5 和 75.4 mg·kg⁻¹,显著高于 Cd 高积累品种 IR34582 和太梗 558($P<0.05$);然而,Cd5 和 Cd25 处理中,低积累品种茎、叶鞘、叶和糙米 Cd 含量却显著低于高积累品种($P<0.05$)。

不同浓度 Cd 处理中水稻各组织 Cd 转运效率情况如由图 1 所示。在 Cd0 处理时,高、低积累水稻各组织间 Cd 转运效率无显著差异;在 5 mg·kg⁻¹ 和 25 mg·kg⁻¹ Cd 胁迫下,低积累品种 TF_{根-茎}、TF_{茎-籽粒}、TF_{叶鞘-籽粒} 和 TF_{叶-籽粒} 均显著低于高积累品种。

2.2 不同水稻品种根系 Cd 亚细胞分布及其分配比例

不同水稻品种根系 Cd 亚细胞分布及其分配比例如表 3 所示。Cd 胁迫下,低积累品种根 F1、F2、F3 和 F4 中 Cd 含量均显著高于高积累品种;根中亚细胞组分 Cd 分配主要集中于 F1 和 F4(大约

75% 以上),Cd 分配比例依次为 F1 > F4 > F3 > F2;低积累品种越冬稻和 R1088 根 F1 分配比例均显著高于高积累品种 IR34582 和太梗 558,而根 F4 分配比例却均显著低于高积累品种 IR34582 和太梗 558;Cd 胁迫下,根 F2 和 F3 中 Cd 分配比例无显著差异。

2.3 不同水稻品种茎中 Cd 亚细胞分布及其分配比例

不同水稻品种茎中 Cd 亚细胞分布及其分配比例如表 4 所示。Cd 胁迫下,低积累品种茎 F1、F2、F3 和 F4 中 Cd 含量均显著低于高积累品种;茎中亚细胞组分 Cd 分配主要集中于 F1 和 F4(大约 75% 以上),Cd 分配比例依次为 F1 > F4 > F2 > F3;低积累品种越冬稻和 R1088 茎 F1 分配比例均显著高于高积累品种 IR34582 和太梗 558,而茎 F4 分配比例却均显著低于高积累品种 IR34582 和太梗 558;Cd 胁迫下,茎 F2 和 F3 中 Cd 分配比例无显著差异。

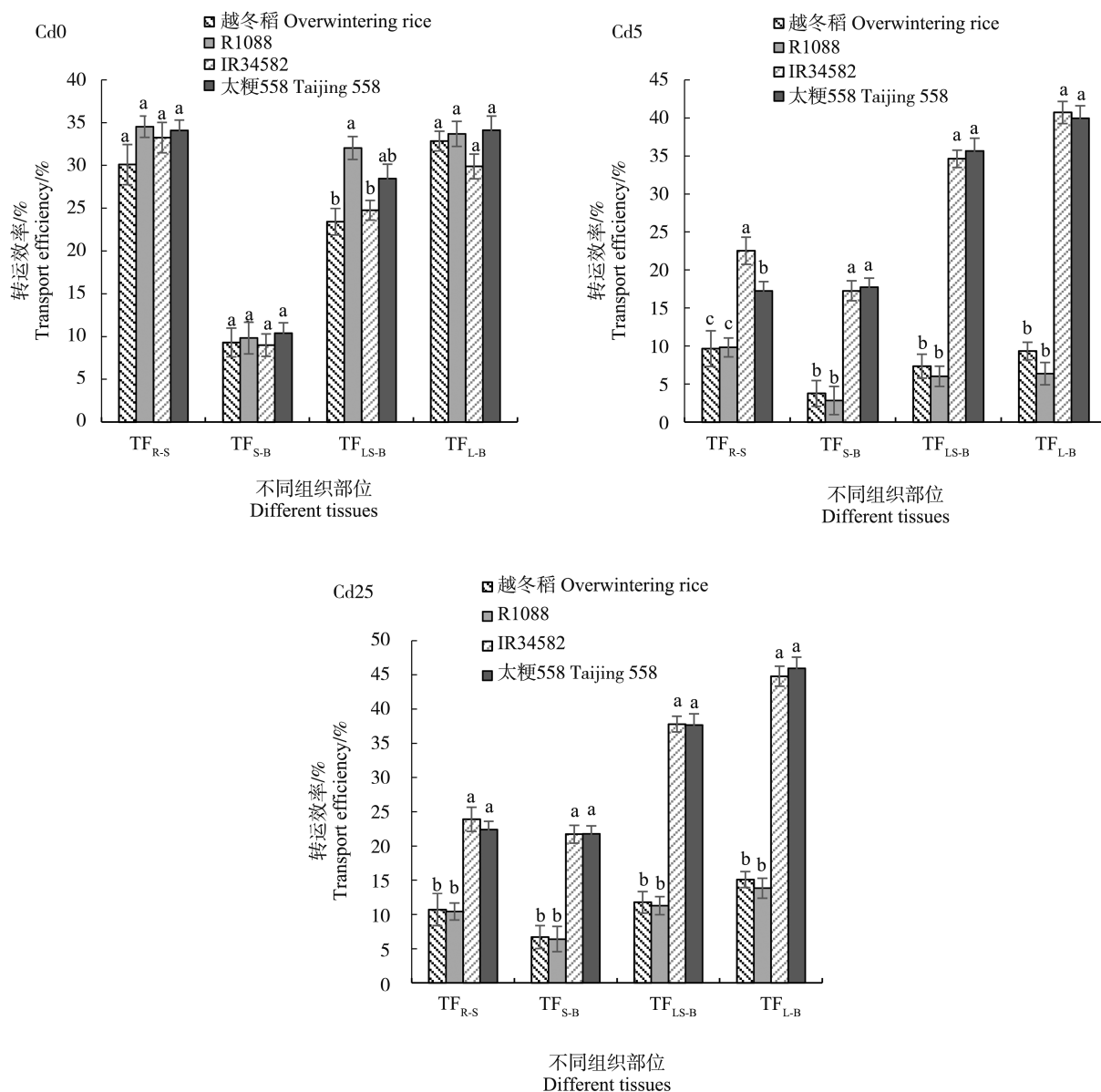


图 1 不同浓度 Cd 处理中水稻各组织间 Cd 转运效率

注:不同小写字母表示在同一 Cd 浓度条件(5 和 25 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)下不同水稻品种各组织间转运效率在 $P<0.05$ 上差异显著,TF_{R-S} 表示 TF_{根-茎},TF_{S-B} 表示 TF_{茎-糙米},TF_{LS-B} 表示 TF_{叶鞘-糙米},TF_{L-B} 表示 TF_{叶-糙米}。

Fig. 1 Cd transport efficiency among rice tissues under different levels of Cd concentration

Note: Different small letters mean the translocation efficiency of different rice varieties in the same concentration of

Cd (5 and 25 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) showing significant difference between Cd treatments at 0.05 levels. TF_{R-S} means

TF_{root-stem}, TF_{S-B} means TF_{stem-brown rice}, TF_{LS-B} means TF_{leaf sheath-brown rice}, TF_{L-B} means TF_{leaf-brown rice}.

2.4 不同水稻品种叶鞘 Cd 亚细胞分布及其分配比例

不同水稻品种叶鞘 Cd 亚细胞分布及其分配比例如表 5 所示。Cd 胁迫下,低积累品种叶鞘 F1、F2、F3 和 F4 中 Cd 含量均显著低于高积累品种;叶鞘亚细胞组分 Cd 分配主要集中于 F1 和 F4(大约

70% 以上),Cd 分配比例依次为 F1 > F4 > F2 > F3;低积累品种叶鞘中 F1、F2、F3 和 F4 中 Cd 分配比例与高积累品种无显著差异。

2.5 不同水稻品种叶中 Cd 亚细胞分布及其分配比例

不同水稻品种叶中 Cd 亚细胞分布及其分配比例如表 6 所示。Cd 胁迫下,低积累品种叶 F1、F2、F3

表 3 不同水稻品种根中 Cd 亚细胞分布及其分配比例

Table 3 Subcellular distribution of Cd in the roots of different rice cultivars

Cd 处理浓度 /(mg·kg ⁻¹)		亚细胞组分 Cd 含量/(mg·kg ⁻¹)				亚细胞组分 Cd 分配比例/%			
		The Cd content in subcellular components/(mg·kg ⁻¹)				Cd allocation proportion in subcellular components/%			
Cd spiked /(mg·kg ⁻¹)	水稻品种 Rice cultivar	细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)	细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)
		Cell wall (F1)	Organelle (F2)	Cell membrane (F3)	Soluble fraction (F4)	Cell wall (F1)	Organelle (F2)	Cell membrane (F3)	Soluble fraction (F4)
Cd0	越冬稻								
	Overwintering rice	0.16±0.01 a	0.04±0.01 a	0.06±0.01 a	0.11±0.02 a	44.2±3.9 a	10.5±1.3 a	15.1±2.7 a	30.3±3.0 a
	R1088	0.16±0.01 a	0.04±0.01 a	0.05±0.01 a	0.10±0.01 a	45.6±2.4 a	10.2±1.8 a	15.1±2.0 a	29.1±1.9 a
	IR34582	0.16±0.01 a	0.04±0.01 a	0.05±0.01 a	0.11±0.01 a	44.5±1.0 a	10.4±1.5 a	14.2±2.5 a	31.0±3.4 a
	太粳 558 Tajjing 558	0.16±0.01 a	0.04±0.01 a	0.05±0.01 a	0.11±0.01 a	45.0±0.4 a	10.8±0.7 a	13.6±0.9 a	30.6±1.7 a
Cd5	越冬稻								
	Overwintering rice	2.29±0.04 a	0.44±0.02 a	0.56±0.03 a	1.65±0.06 a	46.4±0.7 a	8.85±0.45 a	11.3±0.6 a	33.4±0.6 b
	R1088	2.31±0.07 a	0.42±0.02 a	0.55±0.05 a	1.70±0.08 a	46.3±1.4 a	8.47±0.42 a	11.0±0.6 a	34.2±0.9 b
	IR34582	1.26±0.08 b	0.31±0.02 b	0.41±0.01 b	1.27±0.04 b	38.6±1.0 b	9.64±0.47 a	12.7±0.7 a	39.0±0.6 a
	太粳 558 Tajjing 558	1.27±0.08 b	0.30±0.01 b	0.41±0.04 b	1.27±0.06 b	39.1±1.9 b	9.25±0.47 a	12.7±0.9 a	39.0±1.9 a
Cd25	越冬稻								
	Overwintering rice	6.37±0.14 a	0.79±0.03 a	1.04±0.11 a	2.58±0.11 a	59.0±0.0 a	7.36±0.44 a	9.68±0.91 a	23.9±0.8 b
	R1088	6.31±0.04 a	0.75±0.08 a	1.08±0.12 a	2.49±0.06 a	59.4±0.8 a	7.04±0.68 a	10.2±1.0 a	23.4±0.1 b
	IR34582	3.95±0.07 b	0.47±0.05 b	0.73±0.07 b	1.85±0.05 b	56.4±0.4 b	6.70±0.68 a	10.4±1.0 a	26.5±0.9 a
	太粳 558 Tajjing 558	3.49±0.15 c	0.45±0.05 b	0.67±0.08 b	1.40±0.07 b	54.4±1.8 b	7.03±0.87 a	10.4±1.4 a	28.1±1.0 a

表 4 不同水稻品种茎中 Cd 亚细胞分布及其分配比例

Table 4 Subcellular distribution of Cd in the stems of different rice cultivars

Cd 处理浓度 /(mg·kg ⁻¹)		亚细胞组分 Cd 含量/(mg·kg ⁻¹)				亚细胞组分 Cd 分配比例/%			
		The Cd content in subcellular components/(mg·kg ⁻¹)				Cd allocation proportion in subcellular components/%			
Cd spiked /(mg·kg ⁻¹)	水稻品种 Rice cultivar	细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)	细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)
		Cell wall	Organelle	Cell membrane	Soluble fraction	Cell wall	Organelle	Cell membrane	Soluble fraction
		(F1)	(F2)	(F3)	(F4)	(F1)	(F2)	(F3)	(F4)
Cd0	越冬稻								
	Overwintering rice	0.079±0.006a	0.020±0.002a	0.015±0.003a	0.057±0.003a	46.1±2.1a	11.8±0.8a	8.67±1.81a	33.5±1.0a
	R1088	0.074±0.009a	0.019±0.001ab	0.015±0.002a	0.062±0.005a	43.3±4.2a	11.4±0.8a	8.76±0.83a	36.6±4.2a
	IR34582	0.079±0.009a	0.018±0.001b	0.014±0.001a	0.060±0.008a	46.4±2.3a	10.4±1.3a	8.22±0.94a	35.0±2.5a
	太粳 558								
Cd5	Taijing 558	0.084±0.009a	0.018±0.001b	0.016±0.002a	0.059±0.004a	47.7±3.0a	10.1±0.1a	8.79±0.75a	33.4±3.7a
	越冬稻								
	Overwintering rice	0.566±0.045b	0.151±0.011b	0.119±0.009b	0.385±0.015b	46.3±1.4a	12.4±0.3ab	9.77±1.27a	31.6±0.4b
	R1088	0.567±0.040b	0.146±0.011b	0.120±0.010b	0.366±0.023b	47.3±0.5a	12.2±1.1b	9.99±0.33a	30.5±0.8b

续表4

Cd 处理浓度 (mg·kg ⁻¹) Cd spiked (mg·kg ⁻¹)	水稻品种 Rice cultivar	亚细胞组分 Cd 含量/(mg·kg ⁻¹)				亚细胞组分 Cd 分配比例/%			
		The Cd content in subcellular components/(mg·kg ⁻¹)				Cd allocation proportion in subcellular components/%			
		细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)	细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)
		Cell wall (F1)	Organelle (F2)	Cell membrane (F3)	Soluble fraction (F4)	Cell wall (F1)	Organelle (F2)	Cell membrane (F3)	Soluble fraction (F4)
Cd25	IR34582	0.667±0.011a	0.236±0.023a	0.174±0.008a	0.616±0.039a	39.4±1.1b	13.9±0.9a	10.3±0.3a	36.4±1.0a
	太粳 558	0.664±0.040a	0.228±0.023a	0.173±0.012a	0.628±0.036a	39.2±0.8b	13.5±0.8ab	10.3±0.7a	37.1±0.8a
	Taijing 558								
	越冬稻								
	Overwintering rice	0.947±0.023b	0.259±0.025b	0.193±0.010b	0.494±0.015b	50.0±0.3a	13.7±0.9a	10.2±0.5a	26.1±0.8b
	R1088	0.933±0.023b	0.239±0.029b	0.186±0.022b	0.490±0.057b	50.5±1.6a	13.0±1.9a	10.1±1.0a	26.5±2.4b
	IR34582	1.15±0.05a	0.334±0.012a	0.254±0.014a	0.820±0.015a	44.9±1.1b	13.1±0.3a	9.96±0.76a	32.1±0.4a
	太粳 558 Taijing 558	1.11±0.02a	0.313±0.011a	0.268±0.014a	0.808±0.066a	44.5±1.5b	12.5±0.5a	10.7±0.2a	32.3±1.5a

表 5 不同水稻品种叶鞘中 Cd 亚细胞分布及其分配比例

Table 5 Subcellular distribution of Cd in the sheaths of different rice cultivars

Cd 处理浓度 (mg·kg ⁻¹) Cd spiked (mg·kg ⁻¹)	水稻品种 Rice cultivar	亚细胞组分 Cd 含量/(mg·kg ⁻¹)				亚细胞组分 Cd 分配比例/%			
		The Cd content in subcellular components/(mg·kg ⁻¹)				Cd allocation proportion in subcellular components/%			
		细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)	细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)
		Cell wall (F1)	Organelle (F2)	Cell membrane (F3)	Soluble fraction (F4)	Cell wall (F1)	Organelle (F2)	Cell membrane (F3)	Soluble fraction (F4)
Cd0	越冬稻								
	Overwintering rice	0.050±0.003a	0.012±0.001a	0.009±0.001a	0.042±0.004a	44.1±2.1a	10.3±0.8a	8.18±0.57a	37.5±3.3a
	R1088	0.050±0.001a	0.012±0.002a	0.009±0.001a	0.044±0.005a	43.6±2.6a	10.5±1.4a	7.85±0.37a	38.1±3.0a
	IR34582	0.053±0.005a	0.012±0.001a	0.010±0.001a	0.042±0.003a	45.2±2.9a	10.7±0.9a	8.52±1.20a	35.6±3.3a
	太粳 558	0.049±0.003a	0.012±0.001a	0.009±0.001a	0.045±0.006a	42.5±2.4a	10.8±1.4a	8.12±0.29a	38.6±3.2a
	Taijing 558								
	越冬稻								
	Overwintering rice	0.355±0.011b	0.138±0.009b	0.099±0.005b	0.247±0.018b	42.3±1.1a	16.5±0.7a	11.8±0.9a	29.4±1.8a
Cd5	R1088	0.351±0.022b	0.131±0.009b	0.092±0.007b	0.249±0.018b	42.7±0.8a	15.9±0.1a	11.2±1.0a	30.3±0.4a
	IR34582	0.560±0.027a	0.218±0.016a	0.154±0.008a	0.427±0.026a	41.2±1.1a	16.0±0.8a	11.4±0.7a	31.4±1.4a
	太粳 558	0.556±0.026a	0.209±0.014a	0.147±0.005a	0.423±0.011a	41.6±2.0a	15.7±1.0a	11.0±0.3a	31.7±0.7a
	Taijing 558								
	越冬稻								
	Overwintering rice	0.543±0.062b	0.213±0.026b	0.156±0.007b	0.429±0.017b	40.4±2.2a	15.9±1.0a	11.7±1.3a	32.1±2.1a
	R1088	0.537±0.044b	0.204±0.014b	0.147±0.017b	0.405±0.010b	41.5±1.8a	15.8±1.4a	11.4±1.0a	31.4±1.3a
	IR34582	0.881±0.019a	0.301±0.013a	0.226±0.013a	0.671±0.038a	42.4±1.3a	14.5±0.5a	10.9±0.7a	32.3±1.2a
Cd25	太粳 558	0.863±0.028a	0.312±0.012a	0.224±0.009a	0.661±0.062a	41.9±1.7a	15.2±0.7a	10.9±0.4a	32.1±2.2a
	Taijing 558								

表 6 不同水稻品种叶中 Cd 亚细胞分布及其分配比例

Table 6 Subcellular distribution of Cd in the leaves of different rice cultivars

Cd 处理浓度 /(mg·kg ⁻¹)		亚细胞组分 Cd 含量/(mg·kg ⁻¹)				亚细胞组分 Cd 分配比例/%			
		The Cd content in subcellular components/(mg·kg ⁻¹)				Cd allocation proportion in subcellular components/%			
Cd spiked /(mg·kg ⁻¹)	水稻品种 Rice cultivar	细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)	细胞壁(F1)	细胞器(F2)	细胞膜(F3)	可溶部分(F4)
		Cell wall (F1)	Organelle (F2)	Cell membrane (F3)	Soluble fraction (F4)	Cell wall (F1)	Organelle (F2)	Cell membrane (F3)	Soluble fraction (F4)
Cd0	越冬稻								
	Overwintering rice	0.041±0.003a	0.007±0.001a	0.005±0.001ab	0.031±0.002a	49.0±1.9a	8.06±0.72a	6.01±1.08a	37.0±2.8a
	R1088	0.044±0.003a	0.006±0.001a	0.004±0.001ab	0.033±0.002a	50.4±0.6a	7.41±0.40a	4.49±0.87a	37.7±0.1a
	IR34582	0.046±0.005a	0.007±0.001a	0.006±0.002a	0.034±0.005a	49.7±3.4a	7.58±0.42a	6.84±2.04a	35.9±2.2a
	太粳 558 Taijing 558	0.043±0.002a	0.007±0.001a	0.004±0.001b	0.032±0.001a	50.0±2.6a	7.83±0.90a	4.58±0.82a	37.6±0.9a
Cd5	越冬稻								
	Overwintering rice	0.317±0.017b	0.077±0.006b	0.073±0.004b	0.180±0.008b	48.9±1.4a	12.0±1.1a	11.3±0.6b	27.8±0.3b
	R1088	0.271±0.010b	0.076±0.005b	0.074±0.003b	0.189±0.010b	44.4±0.1b	12.5±0.9a	12.1±0.2a	31.0±0.7a
	IR34582	0.531±0.017a	0.152±0.008a	0.137±0.005a	0.338±0.029a	45.9±2.0b	13.1±0.8a	11.8±0.3ab	29.1±2.2ab
	太粳 558 Taijing 558	0.546±0.018a	0.152±0.003a	0.131±0.006a	0.346±0.013a	46.5±0.9b	13.0±0.2a	11.2±0.3a	29.4±0.9ab
Cd25	越冬稻								
	Overwintering rice	0.467±0.008b	0.114±0.011b	0.105±0.006b	0.274±0.011b	48.6±0.2a	11.9±1.0a	10.9±0.7a	28.6±1.3a
	R1088	0.472±0.009b	0.113±0.010b	0.105±0.004b	0.280±0.014b	48.7±1.0a	11.6±0.6a	10.8±0.0a	28.9±0.4a
	IR34582	0.845±0.021a	0.213±0.010a	0.192±0.009a	0.490±0.024a	48.6±0.6a	12.2±0.2a	11.0±0.2a	28.2±0.4a
	太粳 558 Taijing 558	0.843±0.008a	0.210±0.007a	0.188±0.012a	0.499±0.010a	48.4±0.2a	12.1±0.4a	10.8±0.8a	28.7±0.4a

F3 和 F4 中 Cd 含量均显著低于高积累品种;叶中亚细胞组分 Cd 分配主要集中于 F1 和 F4(大约 75% 以上),Cd 分配比例依次为 F1 > F4 > F2 > F3;低积累品种叶中 F1、F2、F3 和 F4 中 Cd 分配比例与高积累品种无显著差异。

2.6 不同水稻品种各组织间转运效率与亚细胞分布比例的相关性分析

不同水稻品种各组织间转运效率与 Cd 亚细胞分布比例的相关性分析如表 7 所示。TF_{根-茎}与细胞壁(F1)Cd 分配比例相关性分析即为 TF_{根-茎}与根中细胞壁(F1)的 Cd 分配比例相关性分析。

在 Cd5 中,TF_{根-茎}和 TF_{茎-糙米}均与 F1 分配比例成显著负相关,相关系数分别为-0.893 和-0.974($P<0.01$),TF_{根-茎}和 TF_{茎-糙米}均与 F4 分配比例成显著正相关,相关系数分别为 0.869 和 0.979($P<0.01$);在 Cd25 中,TF_{根-茎}和 TF_{茎-糙米}均与 F1 分配比例成显著负相

关,相关系数分别为 -0.852 和 -0.934 ($P<0.01$)。TF_{根-茎}和 TF_{茎-糙米}均与 F4 分配比例成显著正相关,相关系数分别为 0.887 和 0.934($P<0.01$)。

Cd 胁迫下,根中 F1、F4 均与 TF_{根-茎}相关性显著;茎中 F1、F4 均与 TF_{茎-糙米}相关性显著;而叶鞘中 F1、F4 均与 TF_{叶鞘-糙米}相关性不显著;叶中 F1、F4 均与 TF_{叶-糙米}相关性不显著。

在 Cd5 中,TF_{根-茎}与 F2 分配比例成显著正相关,相关系数为 0.704($P<0.05$),TF_{根-茎}与 F3 分配比例成显著正相关,相关系数为 0.711 ($P<0.01$),而在 Cd25 中相关性不显著;在 Cd5 中,TF_{叶鞘-糙米}与 F4 分配比例成显著正相关,相关系数为 0.660($P<0.05$),而在 Cd25 中相关性不显著。

3 讨论 (Discussion)

水稻不同器官对 Cd 的吸收能力存在很大差异,其中以根吸收富集 Cd 的能力最强,一般以根>

表 7 不同水稻品种各组织间转运效率与 Cd 亚细胞分布比例的相关系数(*r*)
Table 7 Correlation coefficient (*r*) between the subcellular distribution ratios
of Cd and translocation factors (TF) of Cd in rice

Cd 处理浓度/(mg·kg ⁻¹) Cd spiked/(mg·kg ⁻¹)	TF _{A-B}	细胞壁(F1) Cell wall (F1)	细胞器(F2) Organelle (F2)	细胞膜(F3) Cell membrane (F3)	可溶部分(F4) Soluble fraction (F4)
Cd0	TF _{根-茎}	0.015	-0.372	-0.144	0.294
	TF _{root-stem}				
	TF _{茎-糙米}	0.343	-0.132	0.191	-0.372
	TF _{stem-brown rice}				
	TF _{叶鞘-糙米}	0.083	0.170	-0.174	-0.087
	TF _{leaf sheath -brown rice}				
	TF _{叶-糙米}	-0.062	0.311	-0.158	0.102
	TF _{leaf -brown rice}				
Cd5	TF _{根-茎}	-0.893**	0.704*	0.711**	0.869**
	TF _{root-stem}				
	TF _{茎-糙米}	-0.974**	0.673*	0.308	0.979**
	TF _{stem-brown rice}				
	TF _{叶鞘-糙米}	-0.450	-0.308	-0.179	0.660*
	TF _{leaf sheath -brown rice}				
	TF _{叶-糙米}	-0.058	0.519	-0.273	-0.120
	TF _{leaf -brown rice}				
Cd25	TF _{根-茎}	-0.852**	-0.273	0.260	0.887**
	TF _{root-stem}				
	TF _{茎-糙米}	-0.934**	-0.282	0.140	0.934**
	TF _{stem-brown rice}				
	TF _{叶鞘-糙米}	0.376	-0.548	-0.346	0.138
	TF _{leaf sheath -brown rice}				
	TF _{叶-糙米}	-0.187	0.391	0.043	-0.223
	TF _{leaf -brown rice}				

注：“*”代表相关性在 *P*<0.05 水平上显著；“**”代表相关性在 *P*<0.01 水平上显著。

Note: “*” significance at *P*<0.05; “**” significance at *P*<0.01.

茎叶>籽粒的顺序递减^[25]。有研究表明,Cd 胁迫下,不同 Cd 积累特性水稻根系 Cd 含量均显著高于地上部^[26-27]。本研究与前人研究结果一致,Cd 胁迫下,Cd 大多数积累于根系部位,低积累品种可以积累 80% 以上的 Cd,高积累品种可以积累 60% 以上的 Cd。这说明根系的滞留作用是植物应对 Cd 胁迫的重要机制^[28-29]。

根系对 Cd 的吸收转运、地上部对 Cd 的分配决定了籽粒 Cd 的积累。转运效率反映 Cd 在水稻组织中的转运能力,转运效率越大,其在组织间的转运能力就越强,对籽粒 Cd 积累的影响就越大^[18]。有研究发现,高积累水稻品种根系、茎和叶 Cd 含量均高于低积累水稻品种^[30]。本研究中,Cd 胁迫下高积累水稻品种根系 Cd 含量显著低于低积累水稻品

种,而地上部各部位 Cd 含量却均显著高于低积累水稻品种。这可能与不同水稻品种间本身的遗传特性相关^[31-32]。已有研究表明,高积累品种根系往地上部转运 Cd 的效率高于低积累水稻品种^[30,33],本研究结果与前人的研究结果类似,低积累品种往地上部转运 Cd 的能力显著低于高积累品种,越冬稻和 R1088 转运效率 TF_{根-茎} 只有 10% 左右,而 IR3482 和太粳 558 高达 20% 以上;同时,越冬稻和 R1088 地上部往糙米转运 Cd 的能力也均显著低于 IR3482 和太粳 558。相比低积累品种,高积累品种更多地往地上部转运 Cd 是导致不同 Cd 积累特性的重要机理^[34]。

在亚细胞水平上能深入研究水稻对 Cd 的吸收转运、积累和耐受机制^[35]。细胞壁沉降 Cd 以及细

胞内的区隔化作用是植物体内部钝化 Cd 的 2 个重要过程^[36],细胞壁是保护水稻免受 Cd 毒害的第一道屏障,其上的纤维、半纤维和果胶等物质能阻止 Cd 进入原生质层^[37],因此,不同水稻品种各组织亚细胞组分中,细胞壁的 Cd 含量及分配比例均最高。当少量 Cd 进入植物细胞原生质层后,只有少部分会以游离态的形式存在于细胞中,大部分会与一些小分子化合物以螯合态的形式存在于可溶部分中^[38],所以 Cd 大部分存在于细胞壁和可溶部分中^[30,39]。目前,关于 Cd 在亚细胞中的分布仍存在争议,张路等^[40]研究发现,Cd 胁迫下,水稻材料中 Cd 的亚细胞分布表现为可溶部分>细胞壁>细胞器,而另有研究发现,Cd 的亚细胞分布表现为细胞壁>可溶部分>细胞器^[39]。本研究发现,在 Cd 胁迫下,不同基因型水稻同一品种各组织 Cd 亚细胞分配比例均表现为细胞壁>可溶部分>细胞膜、细胞器,对比高、低积累水稻品种间根和茎亚细胞组分 Cd 分配比例发现,越冬稻和 R1088 细胞壁分配比例均显著高于 IR3482 和太粳 558;而越冬稻和 R1088 可溶部分分配比例却均显著低于 IR3482 和太粳 558;在叶鞘和叶中,两者分配比例在不同品种之间无显著差异,这与 Liu 等^[22]的研究结果一致。这些研究结果的差异可能是由于实验处理以及栽培品种的不同导致^[40],而高、低积累水稻品种间根和茎亚细胞组分 Cd 分配比例的不同,可能是导致它们从根部往地上部转运 Cd 以及从茎往糙米转运 Cd 的能力存在差异的直接原因。

亚细胞组分细胞壁在水稻 Cd 沉积中起主要作用,并抑制 Cd 从根到茎的转运^[41],可溶部分则是水稻将 Cd 转运到籽粒中主要的 Cd 亚细胞池^[42]。本研究发现,高、低积累品种间,根与茎的细胞壁和可溶部分 Cd 分配比例存在较大差异。通过相关性分析发现,在 Cd 胁迫下,TF_{根-茎}和 TF_{茎-糙米}与细胞壁中 Cd 分配比例均成显著负相关,而 TF_{根-茎}和 TF_{茎-糙米}与可溶部分分配比例均呈显著正相关。由此可以推知,根和茎中细胞壁和可溶部分 Cd 的亚细胞分布是影响 Cd 从根部转运到地上部以及茎到籽粒的重要因素。一定浓度 Cd 胁迫下(Cd5 时),TF_{根-茎}与根中细胞器和细胞膜分配比例存在显著相关性,而在 Cd25 时相关性不显著,TF_{叶鞘-糙米}与可溶部分分配比例也存在相同关系,这可能因为 Cd 超过一定范围后打破了植物对 Cd 的耐受机制^[43],影响了 Cd 在水稻中的吸收转运所致。

不同水稻品种对 Cd 的吸收、转运和分配存在差异,不仅仅是亚细胞组分 Cd 分配比例不同所致。有研究发现,非蛋白巯基(NPT)和谷胱甘肽(GSH)是影响 Cd 迁移的重要物质^[9],水稻 *OsHMA2* 等基因编码的阳离子转运蛋白能够携带 Cd²⁺ 从根系向地上部运输^[44],水稻在成熟过程中,*OsPCR1* 与 Cd 向籽粒的运输密切相关^[45],其具体生理、分子机理有待进一步研究。

本文得出的主要结论如下:

(1)在不同水稻品种中,Cd 大部分积累于水稻根系中;低积累品种根系 Cd 含量高于高积累品种,而地上部各组织部位 Cd 含量均低于高积累品种;高积累品种往地上部转运 Cd 的能力更强。

(2)不同基因型水稻品种各组织部位 Cd 的亚细胞分布存在差异,低积累品种根和茎中细胞壁 Cd 分配比例高于高积累品种,而可溶部分 Cd 分配比例却低于高积累品种。这说明细胞壁和可溶部分在 Cd 迁移过程中起着重要作用。

(3)在高、低积累品种中,TF_{根-茎}和 TF_{茎-糙米}均与细胞壁 Cd 分配比例成显著负相关关系,而与可溶部分成显著正相关关系。这说明细胞壁具有较强的 Cd 固持能力,是限制 Cd 迁移的重要物质;而 Cd 的迁移是伴随可溶部分一同进行,可溶部分 Cd 分配比例越高,Cd 迁移能力越强。

致谢:感谢四川农业大学水稻研究所李健博士在实验中提供的帮助。

通讯作者简介:李冰(1976—),男,土壤学博士,教授,研究方向为土壤元素迁移转化与生物有效性。

参考文献 (References):

- [1] Zhao F J, Ma Y, Zhu Y G, et al. Soil contamination in China: Current status and mitigation strategies [J]. *Environmental Science & Technology*, 2015, 49(2): 750-759
- [2] 范士凯. 脱落酸应用和氮素形态降低植物镉积累的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2015: 1-2
Fan S K. Effects of abscisic acid application and nitrogen forms on decreasing cadmium accumulation in plants [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2015: 1-2 (in Chinese)
- [3] Gill S S, Khan N A, Tuteja N. Differential cadmium stress tolerance in five Indian mustard (*Brassica juncea* L.) cultivars: An evaluation of the role of antioxidant machinery [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, 6(2): 293-300

- [4] Yang J L, Li Y Y, Zhang Y J, et al. Cellwall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex [J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(2): 602-611
- [5] Jing S, Pan G, Zhang N. Effect of cadmium stress on Cd and Zn uptake and accumulation of different cultivars of hybrid rice [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2013, 33(10): 2904-2910
- [6] 李坤权, 刘建国, 陆小龙, 等. 水稻不同品种对镉吸收及分配的差异[J]. *农业环境科学学报*, 2003, 22(5): 529-532
- Li K Q, Liu J G, Lu X L, et al. Uptake and distribution of cadmium in different rice cultivars [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2003, 22(5): 529-532 (in Chinese)
- [7] 邓伟, 张玉焯, 敖和军, 等. 不同镉积累型水稻品种苗期镉积累及转运变化特征[J]. *中国稻米*, 2018, 24(4): 96-90
- Deng W, Zhang Y Z, Ao H J, et al. Cadmium accumulation and transfer capacity among different types of rice cultivars at seedling stage [J]. *China Rice*, 2018, 24(4): 96-90 (in Chinese)
- [8] 李江遇, 张军, 马友华, 等. 不同水稻品种对镉的吸收转运及其非蛋白巯基含量的变化[J]. *生态环境学报*, 2017, 26(12): 2140-2145
- Li J X, Zhang J, Ma Y H, et al. Uptake and translocation of cadmium and content of non-protein thiols in different rice cultivars [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2017, 26(12): 2140-2145 (in Chinese)
- [9] Xu Q, Wang C, Li S, et al. Cadmium adsorption, chelation and compartmentalization limit root-to-shoot translocation of cadmium in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(12): 11319-11330
- [10] Sasaki A, Yamaji N, Ma J F. Overexpression of *OsHMA3* enhances Cd tolerance and expression of Zn transporter genes in rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20): 6013-6021
- [11] 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
- [12] 刘婷. 镉在不同基因型水稻根系的分布及转运特征[D]. 杭州: 浙江大学, 2017: 11-12
- Liu T. Distribution and transport of cadmium in different genotype rice roots [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2017: 11-12 (in Chinese)
- [13] Francine M K, Louise W A, Pythagore F S, et al. Antioxidant properties of cell wall polysaccharides of *Stevia rebaudiana* leaves [J]. *Journal of Coastal Life Medicine*, 2014, 2(12): 962-969
- [14] Brunetti P, Zanella L, De P A, et al. Cadmium-inducible expression of the ABC-type transporter *AtABCC3* increases phytochelatin-mediated cadmium tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(13): 3815-3829
- [15] Wang A X, Fang Y M. Subcellular distribution and compartmentalization effects of heavy metal elements from atmosphere in *Platanus hispanica* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, 31(3): 479-485
- [16] 白雪, 陈亚慧, 耿凯, 等. 镉在三色堇中的积累及亚细胞与化学形态分布[J]. *环境科学学报*, 2014, 34(6): 1600-1605
- Bai X, Chen Y H, Geng K, et al. Accumulation, subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Viola tricolor* L. [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2014, 34(6): 1600-1605 (in Chinese)
- [17] 李冰, 舒艳, 李科林, 等. 人工湿地宽叶香蒲对重金属的累积与机理[J]. *环境工程学报*, 2016, 10(4): 2099-2108
- Li B, Shu Y, Li K L, et al. Accumulation and mechanism of heavy metals in *Typha latifolia* L. in constructed wetland [J]. *Chinese Journal of Environmental Engineering*, 2016, 10(4): 2099-2108 (in Chinese)
- [18] 张雯, 林匡飞, 周健, 等. 不同硫浓度下叶面施硒对水稻幼苗镉的亚细胞分布及化学形态的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2014, 33(5): 844-852
- Zhang W, Lin K F, Zhou J, et al. Effects of selenium foliar spray on subcellular distribution and chemical forms of cadmium in rice seedlings in different sulfur concentrations [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2014, 33(5): 844-852 (in Chinese)
- [19] 段桂兰, 王芳, 岑况, 等. 秸秆还田对水稻镉积累及其亚细胞分布的影响[J]. *环境科学*, 2017, 38(9): 3927-3936
- Duan G F, Wang F, Cen K, et al. Effects of straw incorporation on cadmium accumulation and subcellular distribution in rice [J]. *Environmental Science*, 2017, 38(9): 3927-3936 (in Chinese)
- [20] 李冰, 王昌全, 李枝, 等. Cd胁迫下杂交水稻对Cd的吸收及其动态变化[J]. *生态环境学报*, 2014, 25(2): 312-316
- Li B, Wang C Q, Li Z, et al. Absorption of Cd by hybrid rice under the Cd stress and its dynamic change [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2014, 25(2): 312-316 (in Chinese)
- [21] 张甘霖, 龚子同. 土壤调查实验室分析方法[M]. 北京: 科学出版社, 2012: 47-79

- Zhang G L, Gong Z T. Soil Survey Laboratory Methods [M]. Beijing: Science Press, 2012: 47-79 (in Chinese)
- [22] Liu J G, Qu P, Zhang W, et al. Variations among rice cultivars in subcellular distribution of Cd: The relationship between translocation and grain accumulation [J]. Environmental & Experimental Botany, 2014, 107(6): 25-31
- [23] 蔡秋玲, 林大松, 王果, 等. 不同类型水稻镉富集与转运能力的差异分析[J]. 农业环境科学学报, 2016, 35(6): 1028-1033
- Cai Q L, Lin D S, Wang G, et al. Differences in cadmium accumulation and transfer capacity among different types of rice cultivars [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2016, 35(6): 1028-1033 (in Chinese)
- [24] 周静, 杨洋, 孟桂元, 等. 不同镉污染土壤下水稻镉富集与转运效率差异[J]. 生态学报, 2017, 12(2): 331-339
- Zhou J, Yang Y, Meng G Y, et al. Cadmium accumulation and translocation efficiency of rice under different cadmium-polluted soils [J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 12(2): 331-339 (in Chinese)
- [25] 肖清铁, 王经源, 郑新宇, 等. 水稻根系响应镉胁迫的蛋白质差异表达[J]. 生态学报, 2015, 35(24): 8276-8283
- Xiao Q T, Wang J Y, Zheng X Y, et al. Analysis of the differently expressed proteins in rice roots in response to cadmium stress [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(24): 8276-8283 (in Chinese)
- [26] 徐强. 不同基因型水稻(*Oryza sativa* L.)耐镉的生理响应机制研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2014: 16-17
- Xu Q. Physiological responses of different rice (*Oryza sativa* L.) genotypes under cadmium stress [D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2014: 16-17 (in Chinese)
- [27] 廖前超. 钾肥施用对水稻镉毒害的影响[D]. 成都: 四川农业大学, 2016: 11-12
- Liao Q C. Effect of potassium fertilizer application on cadmium toxicity in rice [D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2016: 11-12 (in Chinese)
- [28] 贾月慧, 韩莹琰, 刘杰, 等. 生菜对镉胁迫的生理响应及体内镉的累积分布[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(8): 1610-1618
- Jia Y H, Han Y Y, Liu J, et al. Physiological adaptations to cadmium stresses and cadmium accumulation in lettuce [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2018, 37(8): 1610-1618 (in Chinese)
- [29] 刘媛, 魏虹, 马文超, 等. 秋华柳对镉的积累及其亚细胞分布特征[J]. 林业科学, 2018, 54(8): 48-55
- Liu Y, Wei H, Ma W C, et al. Accumulation and subcellular distribution of cadmium in *Salix variegata* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2018, 54(8): 48-55 (in Chinese)
- [30] 付钰岚, 王昌全, 李冰, 等. 外源 Cd 在不同品种水稻组织中的细胞分布和化学形态特征研究[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(6): 903-910
- Fu S L, Wang C Q, Li B, et al. Histocyte distribution and cadmium forms in different rice cultivar seedlings with exogenous cadmium supply [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(6): 903-910 (in Chinese)
- [31] 张路, 张锡洲, 李廷轩, 等. 水稻镉安全亲本材料对镉的吸收分配特性[J]. 中国农业科学, 2015, 48(1): 174-184
- Zhang L, Zhang X Z, Li T X, et al. Cd uptake and distribution characteristics of Cd pollution-safe rice materials [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(1): 174-184 (in Chinese)
- [32] 周全, 王宏, 张迎信, 等. 不同镉浓度处理下水稻植株镉含量变化及其镉调控相关基因表达分析[J]. 中国水稻科学, 2016, 30(4): 380-388
- Zhou Q, Wang H, Zhang Y X, et al. Changes in cadmium concentration in rice plants under different cadmium levels and expression analysis of genes related to cadmium regulation [J]. Chinese Journal of Rice Science, 2016, 30(4): 380-388 (in Chinese)
- [33] 唐杰, 徐强, 王昌全, 等. Cd 胁迫下不同水稻品种组织细胞中 Cd 的转运分配研究[J]. 生态环境学报, 2016, 25(12): 2014-2020
- Tang J, Xu Q, Wang C Q, et al. Research of Cd stress on transfer and distribution of Cd in histocyte of different rice varieties [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2016, 25(12): 2014-2020 (in Chinese)
- [34] 龙小林, 向珣朝, 徐艳芳, 等. 镉胁迫下籼稻和粳稻对镉的吸收、转移和分配研究[J]. 中国水稻科学, 2014, 28(2): 177-184
- Long X L, Xiang X Z, Xu Y F, et al. Absorption, transfer and distribution of cadmium in Indica and Japonica rice under cadmium stress [J]. Chinese Journal of Rice Science, 2014, 28(2): 177-184 (in Chinese)
- [35] 史静, 潘根兴. 外加镉对水稻镉吸收、亚细胞分布及非蛋白巯基含量的影响[J]. 生态环境学报, 2015, 24(5): 853-859
- Shi J, Pan G X. Effects of Cd-spiking treatment on Cd accumulation, subcellular distribution and content of non-protein thiols in rice [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2015, 24(5): 853-859 (in Chinese)
- [36] Siebers N, Siangliw M, Tongcumpou C. Cadmium uptake and subcellular distribution in rice plants as affected by phosphorus: Soil and hydroponic experiments [J]. Journal of Soil Science & Plant Nutrition, 2013, 13(4): 833-844
- [37] Wang J, Su L, Yang J, et al. Comparisons of cadmium

- subcellular distribution and chemical forms between low-Cd and high-Cd accumulation genotypes of watercress (*Nasturtium officinale* L. R. Br.) [J]. Plant & Soil, 2015, 396(1-2): 325-337
- [38] 杨菲, 唐明凤, 朱玉兴. 水稻对镉的吸收和转运的分子机理[J]. 杂交水稻, 2015, 30(3): 2-8
- Yang F, Tang M F, Zhu Y X. Molecular mechanism of cadmium absorption and transport in rice [J]. Hybrid Rice, 2015, 30(3): 2-8 (in Chinese)
- [39] 李虹颖, 唐杉, 王允青, 等. 硒对水稻镉含量及其在亚细胞中的分布的影响[J]. 生态环境学报, 2016, 25(2): 320-326
- Li H Y, Tang S, Wang Y Q, et al. Mechanism of Se on Cd content and subcellular distribution in rice [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2016, 25 (2): 320-326 (in Chinese)
- [40] 张路, 张锡洲, 李廷轩, 等. Cd胁迫对水稻亲本材料Cd吸收分配的影响[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(12): 2288-2295
- Zhang L, Zhang X Z, Li T X, et al. Effects of cadmium stress on uptake and distribution of cadmium in different rice varieties [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2014, 33(12): 2288-2295 (in Chinese)
- [41] Xue M, Zhou Y, Yang Z, et al. Comparisons in subcellular and biochemical behaviors of cadmium between low-Cd and high-Cd accumulation cultivars of pakchoi (*Brassica chinensis* L.) [J]. Frontiers of Environmental Science & Engineering, 2014, 8(2): 226-238
- [42] 万敏, 周卫, 林葆. 镉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 M, Zhou W, Lin B. Subcellular and molecular distribution of cadmium in two wheat genotypes differing in shoot/ root Cd partitioning [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(6): 671-675 (in Chinese)
- [43] 刘爱中, 邹冬生, 刘飞. 龙须草对镉的耐受性和富集特征[J]. 应用生态学报, 2011, 22(2): 473-480
- Liu A Z, Zou D S, Liu F. Cadmium tolerance and enrichment characteristics of *Eulaliopsis binata* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22 (2): 473-480 (in Chinese)
- [44] Yamaji N, Xia J, Mitaniueno N, et al. Preferential delivery of zinc to developing tissues in rice is mediated by P-type heavy metal ATPase *OsHMA2* [J]. Plant Physiology, 2013, 162(2): 927-939
- [45] 黄志熊, 王飞娟, 蒋晗, 等. 两个水稻品种镉积累相关基因表达及其分子调控机制[J]. 作物学报, 2014, 40(4): 581-590
- Huang Z X, Wang F J, Jiang H, et al. Comparison of cadmium-accumulation-associated genes expression and molecular regulation mechanism between two rice cultivars (*Oryza sativa* L. subspecies japonica) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(4): 581-590 (in Chinese) ◆