

吴博晗,吴向阳,李霞,等. 镉对水稻及种植土壤影响的研究进展[J]. 江苏农业科学,2021,49(18):25-33.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.18.005

镉对水稻及种植土壤影响的研究进展

吴博晗^{1,2}, 吴向阳¹, 李霞^{1,2,3,4,5}, 曹悦^{2,4}, 王净^{2,5}

(1. 江苏大学环境与安全工程学院,江苏镇江 212013; 2. 江苏省农业科学院粮食作物研究所/江苏省优质水稻工程技术研究中心/国家水稻改良中心南京分中心,江苏南京 210014; 3. 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心,江苏扬州 225009; 4. 南京农业大学生命科学院,江苏南京 210095; 5. 南京林业大学生物与环境学院,江苏南京 210037)

摘要: 稻米镉污染已成为影响全球粮食安全的重大问题,介绍镉对水稻的影响以及土壤承载镉的阈值 2 个方面的研究现状,从镉对水稻生长过程中的形态、生理特性、种植土壤及其微生物的影响、水稻在吸收镉过程中几个主要途径及参与水稻运输镉过程的运输蛋白家族等方面,结合土壤对镉的钝化与解毒机制,分析了水稻镉污染的有效缓解途径,并整理了相关的土壤修复措施,并对未来研究进行展望。

关键词: 镉污染;水稻;土壤;环境;运输蛋白

中图分类号: S511.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2021)18-0025-08

镉(Cd)是一种具有很强毒性的重金属元素,美国毒物管理委员会将其列为第 6 位危害人体健康的有毒物质;因此,Cd 也被列为全球主要关注的无机污染元素之一^[1]。Cd 迁移性强、易被作物富集,并沿着食物链直接或间接进入人体,人体摄入过量的 Cd,可能会造成肾脏、肺气肿、贫血和骨骼变异等机体损伤^[2-3]。土壤对 Cd 的吸收过程与其形态密切相关,可溶性 Cd 可被直接吸收,水稻的根系分泌物可使根际呈酸性,改变了 Cd 的形态,进而增加土壤中 Cd 的迁移性与溶解性^[4]。全球半数以上人以稻米为食^[5],受镉污染的大米是人们摄入 Cd 的主要来源;因此,减少水稻对 Cd 的积累或者将水稻种植在镉含量安全的土壤中将是降低 Cd 危害的关键策略^[6]。目前,Cd 对水稻影响的研究主要从水稻积累、耐性机制以及土壤修复等方面入手^[7]。本文主要对近年来 Cd 对水稻生长的影响、抗性生理和分子机制、Cd 污染土壤的修复等方面的研究进展进行总结,以期减少 Cd 污染以及耕地承载 Cd 安全阈值等方面提供参考。

1 镉对水稻的影响

1.1 镉对水稻形态的影响

Cd 主要会对种子的萌发、幼苗的生长、水稻的成熟等阶段产生不同程度的影响。Cd 会抑制种子的活力和幼苗根长,并呈浓度效应,而对发芽势和发芽率的抑制较小^[8-9]。随着水稻持续摄入 Cd,水稻幼苗的根长、根鲜质量、株高、叶数以及叶片的叶绿素含量等指标均呈下降趋势^[10]。Cd 会阻碍水稻根尖分生细胞的有丝分裂过程,并显著诱导染色体畸变^[11]。镉处理后,不同水稻品种的产量、稻米镉含量及富集系数存在差异^[12],Cd 浓度低于 0.012 mg/L 时,水稻产量的变化不显著^[13]。在水稻生育阶段中,与开花期相比,幼苗期 Cd 对水稻的分蘖数、株高和干质量的影响较大,说明穗的分化过程受到 Cd 明显的抑制^[14],Cd 处理的水稻根系和地上部生物量均有所降低^[15]。可见,镉对水稻形态的影响存在浓度、处理时间以及生育期的差异。

1.2 镉对水稻生理特性的影响

水稻幼苗中过氧化物酶的含量会随着 Cd 浓度的增加和处理时间的延长呈明显上升趋势,Cd 通过抑制水稻叶片和根系中相关酶(如淀粉酶、细胞色素氧化酶同功酶和苹果酸脱氢酶等)的表达,从而降低其呼吸作用^[16]。低 Cd 浓度(10 mg/kg)可增加植物的蒸腾作用,但植物的光合作用并未受到明显影响^[17]。Cd²⁺ 浓度从 0.15 mmol/L 增加至 4.62 mmol/L 后,测量绿藻体内镉的吸收动力学过

收稿日期:2020-12-29

基金项目:国家自然科学基金(编号:31571585);省重点研发计划(现代农业)(编号:BE2019377);国家重点研发计划(编号:2016YFD0300501-03)。

作者简介:吴博晗(1997—)男,江西南昌人,硕士研究生,主要从事水稻逆境生理研究。E-mail:455502025@qq.com。

通信作者:李霞,博士,研究员,主要从事水稻逆境生理研究。E-mail:jsplx@jaas.ac.cn。

程,发现光系统 II 的表观活化能强烈依赖于光系统 II 的供体和受体,且不同浓度的镉对光系统 II、水分解系统和光系统 I 活性均有抑制作用^[18]。另外,镉诱导的光合作用损伤的机制也可能是因为 Cd^{2+} 取代了叶绿素中的 Mg^{2+} ,或者镉诱导的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(RuBisCO)活性被抑制等,这些都可能是镉抑制植物光合作用的原因^[19]。随着镉浓度的升高,叶肉细胞中细胞核、细胞质、线粒体、叶绿体受伤程度显著增高,并且细胞膜的通透性改变,且加速光合产物向质外体转移^[20]。另外,镉会增强膜中 H^+ 的被动通透性,以改变线粒体膜结构,从而影响其氧化磷酸化功能^[21]。

1.3 镉对水稻种植土壤及微生物的影响

镉污染使水稻种植土壤富集镉,同时植物根分泌物也会改变土壤的理化性质,并且改变土壤微生物的氧化还原平衡、基因表达、繁殖能力以及行为等方面,最终导致土壤微生物种群数量与物种多样性下降。土壤中存在 5 种形态的镉,即金属可交换态、有机质结合态、碳酸盐结合态、铁锰氧化物结合态和金属残渣态,不同形态的镉含量均与土壤的基本理化性质及土壤微生物的活性显著相关^[22]。随着镉浓度增加,土壤脲酶活性呈下降趋势^[23]。且不同形态的镉也对土壤中脱氢酶和磷酸酶活性的影响不同,乙酸或硝酸盐形态的镉对脱氢酶的敏感性高于硫酸盐、氯化物形态的镉,而后者对碱性磷酸酶的毒性高于前者,这可能是由于与镉结合的离子对不同土壤酶的影响机制不同,包括其在土壤中独特的吸附能力、与土壤组分的相互作用以及改变土壤酶对其底物的亲和力^[24]。Cd 影响土壤 pH 值、阳离子交换量、有机质含量、速效钾含量、有效磷含量和碱解氮含量,属于中等变异性^[25]。

过量的镉通过干扰微生物的基因调控而影响微生物酶蛋白的活性,损害土壤微生物代谢途径,导致细胞凋亡,影响土壤微生物的种群和群落结构,硝化和氨化等过程、土壤酶活性也会受到抑制^[26]。如镉可以降低水稻根际土壤细菌群落丰度及多样性^[27]。而施加阿氏芽孢杆菌 T61 能够有效降低土样中可交换态镉的含量,它不仅可以通过降低营养期水稻茎叶丙二醛含量和抗氧化酶活性来缓解水稻遭受的镉胁迫,而且对镉污染稻田的其他微生物也具有一定的修复效果^[28]。可见,外施微生物菌剂对受镉污染土壤具有一定的修复作用。

2 镉在水稻中吸收和运输

水稻对镉也会产生相应的机制来抵御其危害,主要包括水稻根系的吸收、木质部的装载和运输、木质部到韧皮部的转运、地上部茎叶等器官间的再分配和果实或者种子中的积累等过程^[29]。水稻根系吸收镉后,一部分积累在根细胞壁以及液泡中,另一部分则跨膜运输到木质部,经过茎秆、叶片和颖壳,最终积累到籽粒中^[30]。镉在木质部从自由离子转化为复合物的形式,在根压与蒸腾共同作用下向上运输^[31],并且随蒸腾增加,其运输速率也加快^[32]。深入研究镉在水稻中的运输途径与过程及累积量,有利于找出水稻适宜的收获期,并且可以通过富集作用,减少可食用部位中的镉含量,降低镉摄入量,但是针对水稻吸收 Cd 的生理过程的研究仍不多。已有研究观察到水稻根的细胞壁对 Cd 有固定作用,其中半纤维素起到了固定镉的关键作用,这可能是低镉水稻品种适应镉胁迫的重要机制^[33]。

现有研究表明,植物吸收镉主要包括区域化、螯合以及抗氧化防护等机制,其中谷物相关研究主要来自水稻,内容如下。

2.1 区域化

区域化作用是将矿质元素运输到一些代谢活性不强的植物器官或亚细胞区域,区域化也是植物降低镉运输量、减少镉对植物影响的重要机制之一,如毛葱^[34]、烟草^[35]、油菜^[36]等植物。镉首先通过根的细胞壁被植物吸收,根细胞壁主要由纤维素、木质素等多种物质组成,其中充满了大量的羧基、羟基等活性官能团;因此,当进入植物体内的 Cd 进入细胞壁时,其中有一部分镉会与这些官能团结合,并在细胞壁中形成沉淀,从而减少 Cd 的积累量^[37],之后结合形态的 Cd 转运至液泡内储存,其过程主要由液泡膜上起关键作用的转运蛋白 ABC(ATP-binding cassette transporter,简称 ABC)超家族完成^[38],之后被细胞壁沉淀螯合和转运进入液泡区域化储存。另外,由于基因型、品种的不同,区域化过程也存在显著的差异,其中低积累镉水稻品种更易将进入细胞质内的大多数镉储存于液泡中,降低根系中的镉含量,并进一步降低植物向地上部转运的积累量^[39]。

2.2 螯合

植物的细胞质和液泡内的小分子物质,如谷胱甘肽(glutathione,简称 GSH)、组氨酸、柠檬酸盐、草

酸和磷酸等对螯合过程起着关键的作用。首先, 镉转运载体蛋白将镉转运至液泡, 通过结合液泡中的上述小分子, 螯合或沉淀细胞中的镉; 另外, 镉还能够诱导植物螯合肽 (phytochelatins, 简称 PCs) 的合成, 在液泡膜上形成贫硫低分子络合物, 并结合成不稳定态的硫, 进而形成对镉具有高亲和性的高分子量络合物^[40], 或者通过与 PCs 等配位体结合, 将镉固定在非活性细胞中, 从而钝化重金属镉^[41]。大多数重金属都能结合 PCs, 其中镉与其结合数量最多、速度最快^[42]。PCs 分子的巯基与镉结合以保护细胞避免镉的毒害, 因此 PCs 至少可以结合大量来自植物根系所吸收的镉^[43]。PCs 与镉先后结合成低分子量螯合物与高分子量螯合物, 通过细胞质进入到液泡, 最终稳定地固定于液泡内^[44], 而且高分子量螯合物对镉的结合能力更强, 是液泡中镉积累的主要形式^[45]。同时 PCs 在根系—地上部镉运输方面也具有重要作用, 因为 PCs 及其他硫醇代谢抑制了镉移动^[46]。金属硫蛋白 (metallothioneins, 简称 MTs) 是另一类富含半胱氨酸, 且分子量较小, 具有螯合作用的重金属结合肽^[47], 广泛分布在绝大部分主要分类群中。这种蛋白质的主要功能是储存、运输和结合金属, 使微生物能够解毒重金属^[48]。MTs 与 PCs 的不同之处在于, MTs 是一种 mRNA 翻译链产物, 而 PCs 是一种高分子量络合物, 但是两者均可响应重金属胁迫。可见, PCs 和 MTs 是参与植物螯合作用的重要组分, 但是与水稻相关的研究并不多。

2.3 抗氧化防护

需氧生物的体内均可产生活性氧 (reactive oxygen species, 简称 ROS), 生物各组织中产生的活性氧种类有以下几种: 超氧阴离子自由基 (superoxide anion radical, 简称 $O_2^{\cdot -}$)、过氧化氢 (hydrogen peroxide, 简称 H_2O_2)、羟自由基 (hydroxyl radicals, 简称 $\cdot OH$) 和单线态氧 (singlet oxygen, 简称 1O_2) 等^[49]。水稻在受到镉胁迫时, 体内的氧化还原代谢平衡受到破坏, 使 ROS 在细胞内积累, 而水稻中一些大分子物质如 DNA、蛋白质等, 均能与组织中过量的 ROS 发生反应, 并对植株造成严重伤害^[50]。水稻受到镉胁迫初期表现为 GSH 含量降低和 H_2O_2 的积累^[51]。在 Cd 胁迫时, 水稻幼苗根系和叶片中 GSH 含量均随着处理时间的增加呈现先升后降的趋势^[52]。当 GSH 含量减少和 H_2O_2 积累后, H_2O_2 还可作为抗氧化酶活性和基因调控中的信号分子, 从而使得一些可清除植株体内活性氧的

酶, 如超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, 简称 SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, 简称 POD) 和过氧化氢酶 (catalase, 简称 CAT) 等, 逐渐开始发挥功能。随着镉胁迫的加重, 水稻幼苗叶和根中的脯氨酸含量、SOD 和 POD 活性均增加^[53], 而可溶性蛋白含量、抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbic peroxidase, 简称 APX) 和 CAT 活性显著下降, 体内的丙二醛 (malondialdehyde, 简称 MDA) 大量积累, 植株对 ROS 的清除能力下降^[54]。不同生育时期各抗氧化酶的活性对 Cd 的响应不同; 在分蘖期, Cd 对抗氧化酶活性影响较为明显, 而在孕穗期和抽穗期的影响不显著^[55]。在水稻的分蘖期、乳熟期、孕穗期, 叶片 SOD 活性和 MDA 含量与籽粒中 Cd 含量均呈显著正相关关系^[56]。但通过研究 2 种不同镉累积水平的水稻品种发现, 高镉累积的水稻品种体内的 MDA 含量小于低镉累积的, 而其 SOD、CAT 和 POD 活性则高于低镉累积的^[57], 可见, 抗氧化系统也是水稻响应镉污染的重要机制。

2.4 水稻吸收转运镉相关蛋白

天然抗性相关巨噬细胞蛋白 (natural resistance associated macrophage protein, 简称 NRAMP) 是由一个大家族组成的膜蛋白。研究表明, Os Nramp5 负责将镉从土壤溶液运输到水稻的根细胞^[58]。Nramp5 在水稻的根细胞中吸收镉后, 必须将镉从外皮和内胚层细胞转移到木质部导管, 然后再转移到芽上, 这意味着 Nramp5 是存在于外皮和内胚层的外排转运蛋白^[59]。在镉被 Nramp5 吸收到根细胞中之后, 一部分被隔离在液泡中, 而其余部分则被释放到木质部中, 随后转移到芽中^[60]。水稻中镉从根到茎转移则被报道与另外一个转运蛋白 Os HMA3 (heavy metal ATPase, 简称 HMAs) 的同源物 Os HMA2 介导^[61]。之后转运蛋白 Os HMA2 和锌铁转运蛋白 (zinc-iron transporter protein, 简称 ZIPs) 家族基因 OsZIP7 参与了镉在谷物中的运转^[62]。

2.4.1 ZIPs 家族 锌铁转运蛋白家族基因是一类位于膜上的阳离子转运载体^[63], 已在拟南芥和水稻中发现了许多, 但是对水稻中其生物学功能基因的解析很少^[64]。已有研究表明, 在水稻中 OsZIP1 基因在整个生命周期中在根中大量表达, 在转录和翻译水平上被过量的镉充分诱导, 该基因定位于内质网 (endoplasmic reticulum, 简称 ER) 和质膜 (plasma membrane, 简称 PM), 对镉胁迫下的水稻具有解毒的作用^[65]。锌铁转运蛋白基因 OsZIP5 和 OsZIP9 也参

与水稻 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 的吸收或转运^[66]。可见,关于水稻 ZIPs 家族更多基因有待进一步定位和克隆。

2.4.2 NRAMP 家族 植物 NRAMP 家族已表明主要在运输铁、锰、镉和锌等一系列二价金属阳离子中发挥重要作用^[67]。NRAMP 家族中有多个转运蛋白,其中最早被发现的是定位在质膜上并主要在水稻根系中表达的 OsNRAMP1,其参与植物体内 Fe 和 Cd 的转运,但是表达量在品种间存在差异^[68]。OsNRAMP1 还可协助根的木质部运输 Cd,从而增强镉积累;OsNRAMP5 也位于水稻根部细胞,同样是参与 Mn^{2+} 、 Cd^{2+} 和 Fe^{2+} 吸收的转运蛋白,并且负责其从根部往地上部的运输^[69],它可以在水稻根系、叶片等组织中表达,且随着叶龄的增加,其表达量也会随之降低^[70]。通过 OsNRAMP5 敲除试验,发现其可以小幅度降低产量,但能显著降低 Cd 的积累量,具有较好的利用潜力^[71]。进一步对 OsNRAMP5 不同突变体进行研究,发现突变体 *nramp5* × 7 可在 OsNRAMP5 部分功能丧失的情况下正常生长,说明该突变体有望在镉污染土壤安全生产中使用^[72]。敲除 OsNRAMP1 对 Cd、Mn 的影响小于敲除 OsNRAMP5 的影响,而敲除这 2 个基因会导致植物对这 2 种金属的吸收量大幅下降^[73]。通过生物技术,改变上述相关镉转运基因将是未来降低水稻镉污染的有效策略之一。

2.4.3 HMAs 家族 重金属 ATP 酶 (heavy metal ATPase, 简称 HMAs) 是跨膜金属转运蛋白,在金属稳态中发挥关键作用。OsHMA6 在各发育阶段器官中均有表达,其中在叶片中表达量较高,而 OsHMA9 在水稻根中表达最强,在小穗中表达量极低。OsHMA6 与 OsHMA9 可能是位于细胞膜上的铜外排蛋白^[74]。可以通过 OsHMA3 过度表达来降低水稻籽粒中镉的积累,并且不会影响籽粒产量以及必需微量营养元素的含量,且籽粒中其他金属含量基本保持不变^[75]。

综上所述, HMAs 是镉积累的负向调节基因,通过超表达相关基因可降低镉在植物体中的积累而且对产量没有影响,是水稻镉污染防治的一类有效靶标。因此,随着更多镉转运基因的研究,尤其是基因编辑技术的应用,未来通过生物技术创新耐镉水稻材料将成为可能。

3 水稻镉污染缓解的途径

培育耐镉水稻品种是解决镉污染土壤修复和

保证稻米安全的最有效途径,但是由于镉在植物吸收和转运过程中涉及多个基因、生理过程,耐性机制复杂,而且不同品种间存在差异。因此,相关研究一直是水稻耐镉研究的重大挑战。针对水稻对镉胁迫的耐性机制,科学家研制了一系列外源缓解剂修复镉污染土壤,取得了很好的效果。如外加其他物理、化学或生物物质,通过调控抗氧化系统的应答,来改变水稻对镉的吸收^[76]。通过同位素标记法发现, CdS 是淹水土壤和水稻根系中镉的主要结合形态,在土壤-水稻系统对镉及其轻同位素的固定起一定作用,因此,水分管理也是缓解水稻镉污染的有效措施之一^[77]。施加外源硒后,水稻株高较对照组显著增加,并且促进了水稻对硒的积累;在没有 Fe^{2+} 的情况下,硒通过清除 $O_2^- \cdot$ 和 H_2O_2 , 降低了 SOD 和 CAT 的活性,从而减轻镉毒性^[78-79]。同时施用 Si 和 Se 能显著促进水稻植株生长,降低根和芽的 MDA 含量,减少了镉的转运,导致茎部镉含量显著下降 73.2%^[80]。此外, Si 和 Se 相互作用增加了根细胞壁和细胞器中 GSH 含量、PCs 含量和镉的分布^[81]。硼可以通过减少植物对镉的吸收和促进镉在细胞壁上的吸附来缓解镉胁迫,并激活保护机制^[82]。通过增加外源 H_2O_2 , 可以显著减少水稻幼苗的根、叶及其亚细胞中镉的含量^[83]。淹水处理中,外源亚硒酸盐显著降低了水稻组织中的镉浓度,而好氧处理则显著提高了水稻组织中的镉浓度。此外,亚硒酸盐的添加和淹水处理促进了铁膜的形成,提高了水稻组织中镉的浓度^[84]。

另外,通过增加一些植物激素也能在一定程度上改善镉对水稻的影响。如水杨酸缓解了镉胁迫下根和地上部的生长抑制,增加了蒸腾作用^[85]。外施水杨酸可以通过上调 OsHMA3 基因表达,下调 OsNRAMP2 基因的表达,缓解镉对水稻植株生长的抑制^[86]。在水稻幼苗中施用外源褪黑素后,植株地上和地下部分的生物量都有所增加,还缓解了 SOD 和 POD 对镉胁迫的抑制作用,并呈浓度依赖性, CAT 活性和 MDA 含量也有所降低^[87]。通过外施海藻糖,镉胁迫下水稻幼苗茎叶和根系部分的活性氧均随着海藻糖水平的提升而增大, SOD、CAT 和 POD 活性呈先上升后降低的趋势,说明外源海藻糖可以在一定程度上促进植物抗氧化系统产生反应^[88]。量子化学模拟试验结果表明,镉主要以螯合物形式出现,有效地降低了其在水稻中的流动性和对水稻的毒性,从而可以减轻植株中的镉毒性^[89]。另外,

利用生物修复,将超累积材料种植在镉污染的土壤中,外施谷胱甘肽可增强植物及其土壤对镉的吸收,但对镉在植物体内的转运没有影响,也可以有效清除土壤中过多的镉^[90]。

4 土壤对镉的钝化、解毒以及土壤的修复措施

改良水稻种植的土壤是保证稻米镉含量安全的有效农艺措施。在土壤中添加钝化剂、化肥或其他试剂,使试剂与土壤中的可交换态镉结合,从而降低镉对土壤的毒害污染。通过施加生物炭可不同程度提升土壤 pH 值、有机碳含量及阳离子交换量(cation exchange capacity,简称 CEC),可有效缓解镉对土壤的污染^[91]。通过施加生物炭^[92]和石灰^[93]均可降低土壤中可还原态镉的含量,增加可氧化态和残渣态镉的含量。而钢渣虽然降低了水稻组织和铁膜中镉的积累,但也提高了 As 的积累,可能是由于钢渣降低了孔隙水中可溶性镉的积累,提高了可溶性 As 的积累,这与土壤 pH 值和可溶性营养元素(Si、P)有关,抑制了镉在水稻中的易位^[94]。施用有机硅改性肥料,降低了土壤中可交换态和氧化态镉含量,从而可以缓解水稻镉污染^[95]。选取海泡石、钙镁磷肥和磷酸二氢钾复配钝化剂,能使水稻各器官镉的富集与迁移系数明显降低,水稻产量明显升高^[96]。施用复合改良剂并且结合水分管理模式,可进一步促使土壤中交换态镉的转化,从而降低镉含量^[97]。通过施加镧可抑制多数水稻品种幼苗根系对钙、铁和锌元素的吸收,同时促进地上部对铁和锌元素的吸收,提高水稻根系向地上部转运钙、铁和锌元素的能力,并降低镉胁迫下水稻体内矿质元素间含量的相关性,进而缓解水稻的镉毒害^[98]。科学家研发的一系列水稻和土壤的修复剂,对于减少镉污染对水稻和土壤的危害以及缓解镉污染对稻米的危害均有重要的参考。

5 种植水稻土壤镉污染安全评价

稻米是我国以及东南亚地区人们的主食,维持稻米的镉安全浓度是有效保护人们身体健康的关键。研究土壤重金属的植物有效性对环境安全和食品安全治理均具有十分重要的意义,因此,改变土壤金属植物有效性,是进行更安全的农业食品生产的前提^[99]。通过研究水稻吸收镉的原理,找到其吸收镉的途径。通过抑制其在根部的吸收,从而降低最终可食用部分的镉含量,以降低镉通过食物链

进入人体的风险。在田间土壤中镉含量为 0.15 ~ 2.66 mg/kg 条件下,水稻、小麦、夏玉米和春玉米镉富集系数的均值分别为 0.915、0.155、0.113、0.102,水稻明显高于小麦和玉米,春玉米的镉富集系数最低^[100]。水稻中镉积累量表现为根 > 根颈 > 茎 > 叶鞘 > 叶片 > 穗颈^[101],其中亚细胞中镉分布表现为细胞壁 > 细胞质 > 细胞器和细胞膜^[102]。镉主要集中在根系,分蘖期、抽穗期、灌浆期、成熟期浓度均为最高^[103]。系统研究镉在不同水稻品种以及土壤中的吸收、积累和迁移的规律,将是准确制定镉污染防治措施的理论基础。

培育低积累镉的水稻品种是保证稻米食用安全的最有效途径,目前已有研究观察到存在镉积累差异的水稻种质资源,常规稻品种秀水 519、秀水 03、嘉 58 籽粒中的镉含量较低,籽粒中的镉含量均 ≤ 0.1 mg/kg,而杂交稻品种浙优 18、甬优 9 和甬优 12 籽粒中的镉含量相对较高,均超过 0.3 mg/kg^[104];而镉的转运效率以深两优 475 最高,五优 308 最低,且稻米镉含量为 0.04 ~ 0.06 mg/kg,但均符合食品安全国家标准^[105]。采用 1 mol/L NH_4NO_3 、0.05 mol/L EDTA 和 Mehlich 3 溶液提取的土壤植物有效镉浓度与植物镉浓度的相关性均高于土壤总镉浓度,因此,土壤镉植物有效性是评价土壤镉浓度的有效指标,并建立了包括水稻在内的土壤有效镉阈值范围^[106],相关研究为水稻镉污染的防护提供了有益借鉴。

酶作为催化剂,参与土壤中养分的代谢从而改善土壤质量^[107],通过维持土壤结构的稳定、降解有机废物、形成有机质等方式改善土壤质量^[108],并且可作为判断土壤肥力的重要指标之一,在生态环境的研究领域越来越受研究者的重视^[109]。目前研究较多的酶分别是土壤中微生物的 CAT、蛋白酶、纤维素酶、淀粉酶、蔗糖酶和脲酶^[110]。随着外源镉含量以及时间的增加,CAT、蔗糖酶和脲酶活性均呈下降趋势^[111],其中土壤 CAT 活性呈正弦规律变化,而土壤脲酶活性呈反比例函数下降^[112]。

6 总结与展望

目前水稻应对镉污染的研究已取得较大的进展,镉吸收机制复杂,目前仍有许多领域待深入研究。如水稻中已经发现了几种与镉吸收、液泡螯合、转运和分布有关的转运蛋白,但许多转运蛋白仍有待确定,比如参与木质部卸载和韧皮部镉装载

的转运蛋白。今后还要植物科学家对水稻镉吸收和积累分子机制的深入研究;耐镉水稻品种的研究有限,而且目前研制的耐镉水稻材料,还存在镉耐性与产量的负效应。因此,随着水稻镉吸收机制的进一步研究,水稻育种工作者需要加强镉耐性强且不影响产量的新材料的研究;另一方面,对于受污染的土壤,现有研究多集中在通过增施土壤改良剂来改变土壤中镉的存在形态,从而降低镉对土壤的影响,其检测的指标多为镉形态的转变;而对于土壤种植安全,以及在受污染土壤上种植的作物研究尚不够,而且现有研究多是单从水稻或者土壤的角度研究镉污染,从土壤和水稻2个方面的系统研究尚不多。因此,今后深入研究镉耐性不同的水稻材料,分析环境镉浓度与籽粒镉有效积累的联系,确定水稻土壤镉安全评价的阈值,将对于在镉污染土壤中种植安全稻米有重要参考。随着推进现代分子生物技术的发展,将加快水稻镉吸收的分子机制以及镉在土壤中的迁移转化和机制等研究,将有助于了解镉对水稻的吸收、转运和毒害机制以及经济有效的镉污染修复措施研发,都将为人们有效防治镉危害以及保护耕地健康等环境优化的生态效应均有重要参考。

参考文献:

- [1] 刘少文,焦如珍,董玉红,等. 土壤重金属污染的生物修复研究进展[J]. 林业科学,2017,53(5):146-155.
- [2] 方琳娜,方正,钟豫. 土壤重金属镉污染状况及其防治措施——以湖南省为例[J]. 现代农业科技,2016(7):212-213,219.
- [3] Liu X X, Yin L, Deng X P, et al. Combined application of silicon and nitric oxide jointly alleviated cadmium accumulation and toxicity in maize[J]. Journal of Hazardous Materials, 2020, 395: 122679.
- [4] 董霞,李虹呈,陈齐,等. 不同母质土壤-水稻系统Cd吸收累积特征及差异[J]. 水土保持学报,2019,33(4):342-348.
- [5] 石少龙. 中国大米安全风险[J]. 中国稻米,2020,26(1):6-10.
- [6] Zhao H H, Huang X R, Liu F H, et al. A two-year field study of using a new material for remediation of cadmium contaminated paddy soil[J]. Environmental Pollution, 2020, 263: 114614.
- [7] 黄道友,朱奇宏,朱捍华,等. 重金属污染耕地农业安全利用研究进展与展望[J]. 农业现代化研究,2018,39(6):1030-1043.
- [8] 杨明,陈璐,徐庆国,等. 镉胁迫对不同水稻品种种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 作物研究,2017,31(6):659-663.
- [9] 何俊瑜,任艳芳,朱诚,等. 镉胁迫对不同水稻品种种子萌发、幼苗生长和淀粉酶活性的影响[J]. 中国水稻科学,2008,22(4):399-404.
- [10] 龙应霞,刘荣鹏,刘洋. 镉胁迫对水稻幼苗生长的影响[J]. 农业与技术,2020,40(18):15-17.
- [11] Yang D Q, Liu S X, Xia S P, et al. Effects of cadmium stress on the growth of rice seedlings[J]. Agricultural Science & Technology, 2019, 20(3): 11-16.
- [12] 任树友,何玉亭,李浩,等. 轻度镉污染土壤上不同水稻品种间稻米镉富集及产量差异研究[J]. 四川农业科技,2020(6):50-52.
- [13] 李玉清,周雪梅,姜国辉,等. 含镉水灌溉对水稻产量和品质的影响[J]. 灌溉排水学报,2012,31(4):120-123.
- [14] 陈娟. 镉对水稻植株生长和叶片生理活性的影响[J]. 种子,2009,28(6):38-42.
- [15] Sun Y H, Li Z J, Guo B, et al. Arsenic mitigates cadmium toxicity in rice seedlings[J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 64(3): 264-270.
- [16] Schipper L A, Sparling G P, Fisk L M, et al. Rates of accumulation of cadmium and uranium in a New Zealand hill farm soil as a result of long-term use of phosphate fertilizer[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2011, 144(1): 95-101.
- [17] Dias M C, Monteiro C, Moutinho P J, et al. Cadmium toxicity affects photosynthesis and plant growth at different levels[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(4): 1281-1289.
- [18] Perreault F, Dionne J, Didur O, et al. Effect of cadmium on photosystem II activity in *Chlamydomonas reinhardtii*: alteration of O - J - I - P fluorescence transients indicating the change of apparent activation energies within photosystem II [J]. Photosynthesis Research, 2011, 107(2): 151-157.
- [19] 潘九月,屠王满措,关美艳,等. 水杨酸缓解农作物镉毒害的作用机制研究进展[J]. 生态学杂志,2020,39(12):4216-4223.
- [20] 葛才林,骆剑峰,刘冲,等. 重金属对水稻光合作用和同化物输配的影响[J]. 核农学报,2005,19(3):214-218.
- [21] 王逸群,郑金贵,陈文列,等. Hg²⁺、Cd²⁺污染对水稻叶肉细胞伤害的超微观察[J]. 福建农业大学学报(自然科学版),2004,33(4):409-413.
- [22] 徐宁,胡桂萍,石旭平,等. 桑树修复农田镉和铅的土壤微环境特征分析[J]. 中国农学通报,2019,35(24):66-72.
- [23] 石松林,雷盈,覃紫其,等. 不同镉胁迫条件对土壤微生物活性的影响[J]. 现代农业科技,2019(23):153-154,156.
- [24] Tian H X, Kong L, Megharaj M, et al. Contribution of attendant anions on cadmium toxicity to soil enzymes[J]. Chemosphere, 2017, 187: 19-26.
- [25] 周利军,林小兵,武琳,等. 镉污染稻田土壤理化性质、微生物及酶活性的差异性分析[J]. 环境工程,2020,38(10):202-206,227.
- [26] 徐佳慧,王萌,张润,等. 土壤镉污染的生物毒性研究进展[J]. 生态毒理学报,2020,15(5):82-91.
- [27] 李磊,韩成,王宵宵,等. 镉胁迫下转基因水稻对根际土壤微生物的影响[J]. 江苏农业科学,2019,47(14):282-287.
- [28] 范美玉,黎妮,贾雨田,等. 耐镉阿氏芽孢杆菌缓解水稻受镉胁迫的研究[J]. 农业环境科学学报,2021,40(2):279-286.
- [29] Uraguchi S, Mori S, Kuramata M, et al. Root-to-shoot Cd translocation via the xylem is the major process determining shoot

- and grain cadmium accumulation in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(9) : 2677 – 2688.
- [30] 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.
- [31] Hart J J, Welch R M, Norvell W A, et al. Zinc effects on cadmium accumulation and partitioning in near – isogenic lines of durum wheat that differ in grain cadmium concentration [J]. New Phytologist, 2005, 167(2) : 391 – 401.
- [32] Liu X Q, Peng K J, Wang A G, et al. Cadmium accumulation and distribution in populations of *Phytolacca americana* L. and the role of transpiration [J]. Chemosphere, 2010, 78(9) : 1136 – 1141.
- [33] Liu B, Wang L, Yang J Y, et al. Isolation and characterization of 2 – methyl – 6 – phytyl – 1, 4 – benzoquinol methyltransferase gene promoter from *Arabidopsis thaliana* [J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2008, 24(1) : 33 – 39.
- [34] 邹金华, 张忠贵, 魏爱琪. 毛葱的镉吸收积累及亚细胞分布特征 [J]. 天津师范大学学报(自然科学版), 2014, 34(1) : 72 – 77.
- [35] 雷丽萍, 段淑辉, 周志成, 等. 根细胞壁中镉亚细胞分布对土壤 – 烟草系统中镉吸收、转运的影响 [J]. 地学前缘, 2019, 26(6) : 28 – 34.
- [36] 代晶晶, 徐应明, 王 林, 等. 不同锌营养下喷施锌肥对油菜生长和元素含量的影响 [J]. 环境化学, 2017, 36(5) : 1017 – 1025.
- [37] 时 萌, 王芙蓉, 王棚涛. 植物响应重金属镉胁迫的耐性机理研究进展 [J]. 生命科学, 2016, 28(4) : 504 – 512.
- [38] Park J, Song W Y, Ko D, et al. The phytochelatin transporters AtABCC1 and AtABCC2 mediate tolerance to cadmium and mercury [J]. The Plant Journal, 2012, 69(2) : 278 – 288.
- [39] 马 卉, 焦小雨, 许 学, 等. 水稻重金属镉代谢的生理和分子机制研究进展 [J]. 作物杂志, 2020(1) : 1 – 8.
- [40] Rauser W E. Phytochelatin and related peptides: structure, biosynthesis, and function [J]. Plant Physiology, 1995, 109(4) : 1141 – 1149.
- [41] 李花粉. 根际重金属污染 [J]. 中国农业科技导报, 2000, 2(4) : 54 – 59.
- [42] 杨红霞, 陈俊良, 刘 崑. 镉对植物的毒害及植物解毒机制研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2019, 47(2) : 1 – 8.
- [43] 仲晓春, 陈京都, 郝心宁. 水稻作物对重金属镉的积累、耐性机理以及栽培调控措施进展 [J]. 中国农学通报, 2015, 31(36) : 1 – 5.
- [44] Clemens S, Antosiewicz D M, Ward J M, et al. The plant cDNA *LCT1* mediates the uptake of calcium and cadmium in yeast [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1998, 95(20) : 12043 – 12048.
- [45] 许嘉琳, 鲍子平, 杨居荣, 等. 农作物体内铅、镉、铜的化学形态研究 [J]. 应用生态学报, 1991, 2(3) : 244 – 248.
- [46] 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 : 994 – 1008.
- [47] Leszczyszyn O I, Imam H T, Blindauer C A. Diversity and distribution of plant metallothioneins: a review of structure, properties and functions [J]. Metallomics, 2013, 5(9) : 1146 – 1169.
- [48] Catao Elisa C P, Gallois N, Fay F, et al. Metal resistance genes enrichment in marine biofilm communities selected by biocide – containing surfaces in temperate and tropical coastal environments [J]. Environmental Pollution, 2021, 268 : 115835.
- [49] 王福祥, 肖开转, 姜身飞, 等. 干旱胁迫下植物体内活性氧的作用机制 [J]. 科学通报, 2019, 64(17) : 1765 – 1779.
- [50] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制 [J]. 生物工程学报, 2001, 17(2) : 121 – 125.
- [51] Toppi L S D, Lambardi M, Pazzagli L, et al. Response to cadmium in carrot in vitro plants and cell suspension cultures [J]. Plant Science, 1998, 137(2) : 119 – 129.
- [52] 杨 明, 陈 璐, 徐庆国, 等. 镉胁迫对不同水稻品种种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 作物研究, 2017, 31(6) : 659 – 663.
- [53] 王阳阳, 任艳芳, 周国强, 等. 镉胁迫对不同抗性水稻品种幼苗生长和生理特性的影响 [J]. 中国农学通报, 2009, 25(24) : 450 – 454.
- [54] 杨 波, 何俊瑜, 任艳芳, 等. 过氧化氢对镉胁迫下水稻种子萌发的缓解效应 [J]. 植物生理学报, 2018, 54(6) : 1111 – 1118.
- [55] 于方明, 刘可慧, 刘 华, 等. 镉污染对水稻不同生育期抗氧化系统的影响 [J]. 生态环境学报, 2012, 21(1) : 88 – 93.
- [56] 彭 鸥, 叶长城, 刘玉玲, 等. Cd 胁迫下水稻叶片 SOD 活性和 MDA 含量与糙米中 Cd 含量的相关性研究 [J]. 生态毒理学报, 2019, 14(6) : 233 – 240.
- [57] 史 静, 潘根兴, 夏运生, 等. 镉胁迫对两品种水稻生长及抗氧化酶系统的影响 [J]. 生态环境学报, 2013, 22(5) : 832 – 837.
- [58] 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) : 2115 – 2167.
- [59] Hao X G, Zeng M, Wang J, et al. A node – expressed transporter *OsCCX2* is involved in grain cadmium accumulation of rice [J]. Frontiers in Plant Science, 2018(9) : 476.
- [60] Ueno D, Yamaji N, Kono I, et al. Gene limiting cadmium accumulation in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(38) : 16500 – 16505.
- [61] Namiko S, Mikako M, Nobushige N, et al. Mutations in rice (*Oryza sativa*) heavy metal ATPase 2 (*OsHMA2*) restrict the translocation of zinc and cadmium [J]. Plant & Cell Physiology, 2012, 53(1) : 213 – 214.
- [62] Yamaji N, Xia J X, Ueno 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.
- [63] Takahashi R, Ishimaru Y, Shimo H, et al. The *OsHMA2* transporter is involved in root – to – shoot translocation of Zn and Cd in rice [J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(11) : 1948 – 1957.
- [64] Zheng X, Chen L, Li X F. Arabidopsis and rice showed a distinct pattern in *ZIPs* genes expression profile in response to Cd stress [J]. Botanical Studies, 2018, 59(1) : 1 – 10.
- [65] Liu X S, Feng S G, Zhang B Q, et al. *OsZIP1* functions as a metal efflux transporter limiting excess zinc, copper and cadmium accumulation in rice [J]. BMC Plant Biology, 2019, 19 : 283.
- [66] 职 帅, 李 畅, 陈景光, 等. 锌铁转运蛋白基因 *OsZIP5* 和

- OszIP9* 参与水稻 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 的吸收和转运[J]. 分子植物育种, 2021, 19(1): 137 - 148.
- [67] 袁雪, 马海燕, 马亚飞, 等. 水稻镉积累相关基因家族研究进展[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(16): 1 - 4, 17.
- [68] Takahashi R, Ishimaru Y, Nakanishi H, et al. Role of the iron transporter *OsnRAMPI* in cadmium uptake and accumulation in rice [J]. Plant Signaling & Behavior, 2011, 6(11): 1813 - 1816.
- [69] Ishimaru Y, Takahashi R, Bashir K, et al. Characterizing the role of rice *NRAMP5* in manganese, iron and cadmium transport [J]. Scientific Reports, 2012, 2: 286.
- [70] 肖景华, 吴昌银, 袁猛, 等. 中国水稻功能基因组研究进展与展望[J]. 科学通报, 2015, 60(18): 1711 - 1723.
- [71] 龙起樟, 黄永兰, 唐秀英, 等. 利用 CRISPR/Cas9 敲除 *Osnramp5* 基因创制低镉籼稻[J]. 中国水稻科学, 2019, 33(5): 407 - 420.
- [72] Liu S M, Jiang J, Liu Y, et al. Characterization and evaluation of *OslCT1* and *Osnramp5* mutants generated through CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis for breeding low Cd rice [J]. Rice Science, 2019, 26(2): 88 - 97.
- [73] Chang J D, Huang S, Yamaji N, et al. *OsnRAMPI* transporter contributes to cadmium and manganese uptake in rice [J]. Plant, Cell & Environment, 2020, 43(10): 2476 - 2491.
- [74] Zou W L, Li C, Zhu Y J, et al. Rice heavy metal P-type ATPase *OshMA6* is likely a copper efflux protein [J]. Rice Science, 2020, 27(2): 143 - 151.
- [75] Ochir S, Park B J, Nishizawa M, et al. Simultaneous determination of hydrolysable tannins in the petals of *Rosa rugosa* and allied plants [J]. Journal of Natural Medicines, 2010, 64(3): 383 - 387.
- [76] 王学华, 戴力. 作物根系镉滞留作用及其生理生化机制[J]. 中国农业科学, 2016, 49(22): 4323 - 4341.
- [77] Wiggenhauser M, Aucour A M, Bureau S, et al. Cadmium transfer in contaminated soil - rice systems: insights from solid - state speciation analysis and stable isotope fractionation [J]. Environmental Pollution, 2020, 269: 115934.
- [78] 王波, 张然然, 杨如意, 等. 外源硒和耐硒细菌对镉胁迫下水稻生长、生理和硒镉积累的影响[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(12): 2710 - 2718.
- [79] Huang G X, Ding C F, Li Y S, et al. Selenium enhances iron plaque formation by elevating the radial oxygen loss of roots to reduce cadmium accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of Hazardous Materials, 2020, 398: 122860.
- [80] 刘彩凤, 史刚荣, 余如刚, 等. 硅缓解植物镉毒害的生理生态机制[J]. 生态学报, 2017, 37(23): 7799 - 7810.
- [81] Huang H L, Li M, Rizwan M, et al. Synergistic effect of silicon and selenium on the alleviation of cadmium toxicity in rice plants [J]. Journal of Hazardous Materials, 2021, 401: 123393.
- [82] Muhammad R, Muhammad K, Fang Y Z, et al. Boron supply alleviates cadmium toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) by enhancing cadmium adsorption on cell wall and triggering antioxidant defense system in roots [J]. Chemosphere, 2021, 266: 128938.
- [83] 张然然, 张鹏, 都韶婷. 镉毒害下植物氧化胁迫发生及其信号调控机制的研究进展[J]. 应用生态学报, 2016, 27(3): 981 - 992.
- [84] Huang Q Q, Liu Y Y, Qin X, et al. Selenite mitigates cadmium-induced oxidative stress and affects Cd uptake in rice seedlings under different water management systems [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 168: 128938.
- [85] Guo B, Liang Y C, Zhu Y G. Does salicylic acid regulate antioxidant defense system, cell death, cadmium uptake and partitioning to acquire cadmium tolerance in rice [J]. Journal of Plant Physiology, 2009, 166(1): 20 - 31.
- [86] Majumdar S, Sachdev S, Kundu R. Salicylic acid mediated reduction in grain cadmium accumulation and amelioration of toxicity in *Oryza sativa* L. cv Bandana [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 205: 111167.
- [87] Lv X C, Fang Y X, Zhang L T, et al. Effects of melatonin on growth, physiology and gene expression in rice seedlings under cadmium stress [J]. Phytom - International Journal of Experimental Botany, 2019, 88(2): 91 - 100.
- [88] 李防峻, 周其文, 漆新华, 等. 海藻糖对镉胁迫下水稻幼苗生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(8): 1827 - 1834.
- [89] Wang K, Li F J, Gao M L, et al. Mechanisms of trehalose-mediated mitigation of Cd toxicity in rice seedlings [J]. Journal of Cleaner Production, 2020, 267: 121982.
- [90] Dou X K, Dai H P, Twardowska I, et al. Hyperaccumulation of Cd by *Rorippa globosa* (Turcz.) Thell. from soil enriched with different Cd compounds, and impact of soil amendment with glutathione (GSH) on the hyperaccumulation efficiency [J]. Environmental Pollution, 2019, 255: 113270.
- [91] 黄连喜, 魏岚, 刘晓文, 等. 生物炭对土壤-植物体系中铅镉迁移累积的影响[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(10): 2205 - 2016.
- [92] 李翔, 杨驰浩, 刘晔, 等. 钝化剂对农田土壤镉有效性及不同水稻品种吸收 Cd 的研究 [J/OL]. (2020 - 12 - 15) [2020 - 12 - 20]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2097.X.20201215.0824.002.html>.
- [93] 黄柏豪, 吴秦慧姿, 肖亨, 等. 连施石灰对 Cd 污染土壤 Cd 形态及稻麦吸收 Cd 的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2020(3): 138 - 143.
- [94] He H D, Xiao Q Q, Yuan M, et al. Effects of steel slag amendments on accumulation of cadmium and arsenic by rice (*Oryza sativa*) in a historically contaminated paddy field [J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2020, 27: 40001 - 40008.
- [95] 杨发文, 黄衡亮, 宋福如, 等. 有机硅改性复合肥防治水稻镉污染的效果和初步机制 [J]. 核农学报, 2020, 34(2): 425 - 432.
- [96] 吴迪, 魏小娜, 彭湃, 等. 钝化剂对酸性高镉土壤钝化效果及水稻镉吸收的影响 [J]. 土壤通报, 2019, 50(2): 482 - 488.
- [97] 徐颖菲, 谢国雄, 章明奎. 改良剂配合水分管理减少水稻吸收土壤中镉的研究 [J]. 水土保持学报, 2019, 33(6): 356 - 360.
- [98] 牟美睿, 刘洋, 贲蓓蓓, 等. 镉对镉胁迫下水稻矿质元素吸收与转运的影响 [J]. 南方农业学报, 2020, 51(5): 1022 - 1028.
- [99] Gu Y, Wang P, Zhang S, et al. Chemical speciation and distribution of cadmium in rice grain and implications for bioavailability to humans [J]. Environmental Science & Technology, 2020, 54(19):

李浩霞,尹跃,杨斌,等. 枸杞果胶酯酶基因 *LbPME* 克隆及表达分析[J]. 江苏农业科学,2021,49(18):33-38.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.18.006

枸杞果胶酯酶基因 *LbPME* 克隆及表达分析

李浩霞¹, 尹跃², 杨斌², 安巍², 赵建华²

(1. 宁夏农林科学院荒漠化治理研究所, 宁夏银川 750002; 2. 宁夏农林科学院枸杞科学研究所/国家枸杞工程技术研究中心, 宁夏银川 750002)

摘要:以宁夏枸杞(*Lycium barbarum* L.) 宁杞1号果实为材料,利用 RT-PCR 技术,克隆出 *LbPME* 的全长序列为 1 152 bp,包含完整的开放阅读框(ORF),编码有 384 个氨基酸,蛋白质分子量为 42.63 ku,理论等电点 9.20;*LbPME* 编码的蛋白包含 2 个可能的 N-糖基化结合位点(Asn46 和 Asn183),4 个底物结合位点(Thr166、Gln201、Arg301 和 Trp303)和 2 个酶活性位点(Asp224 和 Asp245)。分析发现,该蛋白由多个呈右手螺旋的 β 折叠肽链组成,且含有 1 个中空三角柱状的 PME 经典结构;*LbPME* 与茄科的烟草的同源性达到 90.86%。利用实时荧光定量技术,发现不同组织中 *LbPME* 均有表达,且在茎中最高而叶中最低,两者存在显著差异;随着果实的发育,*LbPME* 表达量呈现出先升后降趋势,在青果期表达量最高,随后显著降低,在成熟期维持较低水平。本研究结果为进一步探讨枸杞 *LbPME* 的功能奠定了基础。

关键词: 枸杞;果胶酯酶基因;克隆;表达

中图分类号: S188 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2021)18-0033-06

果胶酯酶又称果胶甲酯酶(pectin methylesterase, 简称 PME),是细胞壁代谢的关键酶之一,PME 催化果胶分子去甲酯化后易与钙离子结合,使细胞壁硬

化,延缓细胞的生长;同时,PME 在去甲酯化过程中,释放大量的氢离子,形成低 pH 值的胞外环境,聚半乳糖醛酸酶和果胶裂解酶活性增强,造成果胶大量降解,促进细胞加快生长^[1-2]。在柑橘、香蕉、苹果、葡萄、胡萝卜、番茄、马铃薯、豌豆等植物中均有关于 PME 的报道^[3]。拟南芥 PME 基因仅在花粉中特异表达,缺失该基因会造成花粉管形态异常及种子数减少^[4],而拟南芥 PME 基因的表达受丁香假单胞杆菌番茄致病变种的诱导,当植株受到病菌感染时,该基因表达量大幅上升^[5]。豌豆根尖 PME

收稿日期:2021-01-05

基金项目:国家自然科学基金(编号:32060359);宁夏自治区科技创新领军人才项目(编号:KJT2017004);宁夏自治区农业科技自主创新专项(编号:NKYJ-18-16)。

作者简介:李浩霞(1977—),女,甘肃景泰人,副研究员,主要从事旱作农业及栽培生理研究。E-mail:lihaoxia0943@163.com。

通信作者:赵建华,博士,副研究员,主要从事枸杞种质遗传改良与分子生物学研究。E-mail:zhaojianhua0943@163.com。

12072-12080.

Ecotoxicology and Environmental Safety,2020,201:110866.

[100] 陈洁,王娟,王怡雯,等. 影响不同农作物镉富集系数的土壤因素[J]. 环境科学,2021,42(4):2031-2039.

[107] 刘旭昕. 辽宁阜新地区不同林地类型对土壤质量指标的影响[J]. 安徽农学通报,2019,25(16):113-114.

[101] 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,2014,23(2):312-316.

[108] 张成,卜玉山,郝佳丽,等. 有机物和外源铜对小白菜生长及铜含量的影响[J]. 山西农业大学学报(自然科学版),2013,33(6):477-482.

[102] 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.

[109] 唐伟,韩菲. 我国矿山废弃地受损生态环境的恢复探讨——以唐山石灰石矿为例[J]. 绿色科技,2013(8):199-200,205.

[103] 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.

[110] 刘玉燕,刘敏,刘浩峰. 城市土壤重金属污染特征分析[J]. 土壤通报,2006,37(1):184-188.

[104] 陈德,叶雪珠,张棋,等. 不同水稻品种对 Cd、Zn 的积累特性[J]. 浙江农业科学,2020,61(10):2113-2118,2121.

[111] 沈秋悦,曹志强,朱月芳,等. 重金属 Cd 污染对土壤微生物活性影响的研究[J]. 环境污染与防治,2016,38(7):11-14,24.

[105] 张新柱,刘汇川,胡维军,等. 不同水稻品种对镉、砷的吸收累积特征[J]. 湖南农业科学,2020(6):20-23,30.

[112] 石松林,雷盈,覃紫其,等. 不同镉胁迫条件对土壤微生物活性的影响[J]. 现代农业科技,2019(23):153-154,156.

[106] Hyuck S K, Byoung H S, Gary O, et al. Phytoavailability-based threshold values for cadmium in soil for safer crop production[J].