

镉低积累作物分子生物学研究进展

黄云¹, 何冠谿^{2,3}, 田维军¹, 李丹丹¹, 蒙露露¹, 何腾兵^{1,4*}

¹贵州大学农学院, 贵州 贵阳

²贵州大学, 农业生物工程研究院, 贵州 贵阳

³贵州大学生命科学学院, 贵州 贵阳

⁴贵州大学, 新农村发展研究院, 贵州 贵阳

Email: *hetengbing@163.com

收稿日期: 2021年6月3日; 录用日期: 2021年7月2日; 发布日期: 2021年7月9日

摘要

[目的]了解基因型在植物吸收、运输、拒镉过程中的作用,有助于开展镉低积累作物研究工作。[方法]通过大量文献阅读,分类、统计出与镉吸收、运输、积累有关的基因。[结果]近几年,已鉴定出多个与Cd²⁺吸收和转运有关的基因或数量性状基因座(Quantitative trait locus, QTLs)。其中,多个基因家族的成员参与了植物中Cd²⁺的吸收、转运和积累过程,包括HMA、ABC、NRAMP、IRT、CAX、CET、MTP、MATE、LCT等基因家族。研究作物耐镉、拒镉机理及相关基因在该过程中的作用,对镉低积累作物的遗传育种有导向意义。

关键词

基因型, 低积累作物, 镉, 吸收, 转运

Advances in Molecular Biology of Cadmium Low Accumulation Crops

Yun Huang¹, Guandi He^{2,3}, Weijun Tian¹, Dandan Li¹, Lulu Meng¹, Tengbing He^{1,4*}

¹College of Agricultural, Guizhou University, Guiyang Guizhou

²Institute of Agro-Bioengineering of Guizhou University, Guiyang Guizhou

³College of Life Sciences, Guizhou University, Guiyang Guizhou

⁴Institute of New Rural Development of Guizhou University, Guiyang Guizhou

Email: *hetengbing@163.com

Received: Jun. 3rd, 2021; accepted: Jul. 2nd, 2021; published: Jul. 9th, 2021

*通讯作者。

文章引用: 黄云, 何冠谿, 田维军, 李丹丹, 蒙露露, 何腾兵. 镉低积累作物分子生物学研究进展[J]. 植物学研究, 2021, 10(4): 437-446. DOI: 10.12677/br.2021.104058

Abstract

[Objective] Understanding the function of genotype in the process of plant absorption, transportation, is important to the work of the screening of low-cadmium accumulation crops. **[Method]** Through reading a large number of literatures, the genes related to cadmium absorption, transportation and accumulation were classified and counted. **[Results]** In recent years, researchers have found and verified that multiple genes or quantitative trait locus (QTLs) related to Cd uptake and transport have been identified. Among them, members of multiple gene families participate in the absorption, transport, and accumulation of Cd in plants, including HMA, ABC, NRAMP, IRT, CAX, CET, MTP, MATE, LCT and other gene families. By studying the mechanism of cadmium tolerance and cadmium rejection and the role of related genes in this process, it has guiding significance for genetic breeding of low-cadmium accumulation crops.

Keywords

Genotype, Low Accumulation Crops, Cadmium, Absorption, Transport

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

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



Open Access

1. 前言

镉(Cadmium, Cd)是毒性最强的土壤重金属, 可经土壤-植物(或动物)-人食物链进入人体, 主要贮存在肝脏和肾, 不仅对肾脏、免疫、神经、心血管、骨骼和生殖系统等有损害作用, 还会导致基因的异常表达, 有致癌性。

随着近年来人类经济社会的快速发展, 土壤中重金属等污染物呈显著增加的态势。2014年, 《全国土壤污染状况调查公报》[1]显示, 我国的土壤环境质量状况, 整体来说不容乐观: 部分地区土壤遭受较为严重的有机及无机污染, 导致耕作土壤的环境质量堪忧, 重金属Cd的过度排放造成的污染最为突出, 其点位超标率高达7.0%。

土壤中重金属Cd成为土壤环境污染中尤为突出的问题, 主要是因为Cd是自然环境中普遍存在且毒性极强的重金属元素[2]; Cd不能被土壤中微生物降解, 在土壤中可存在很长的时间, Kabata Pendias, Pendias H.估计Cd的半衰期可达到15~1000年, 其污染为不可逆的积累过程[3]; Cd具很强移动性、易被作物吸收富集[4]; Cd不但会阻碍植物的正常生长, 而且通过根系积累在植物的可食部分危害人类的健康[5]。

在大面积的耕地土壤受到重金属污染的现实情况下, 如何保证中国的粮食安全是摆在人们面前的一道难题。若农作物中Cd含量超标, 当人们使用了镉超标的农作物后, Cd被人体吸收, 并在肝脏或肾脏逐渐累积, 对人体的呼吸、泌尿、消化、运动、生殖系统等有毒性作用, 可通过蛋白质变化、镉钙作用、基因表达和氧化损伤等作用机制对人体的各大系统造成毒性伤害[6]。

因此面对土壤Cd污染严重、食品安全亟需解决的现实情况, 为了给国民提供有安全保障的农产品, 进行低Cd积累型农作物品种的筛选和培育, 被认为是降低重金属Cd进入人类饮食的行之有效的办法。其原因主要是: 全世界的作物种类丰富, 如水稻、大豆、玉米、小麦、大麦、大白菜等, 且每种作物均有

较多的基因型；污染预防作物品种的选育和鉴定过程简便易操作，且筛选出的预防品种可直接在试验田所在地推广使用，相比于转基因作物，该方法不仅简单易行，且不会带来生态风险；由于作物本身的遗传特异性，不同品种及同一品种不同个体间吸收和积累重金属的能力是有差异的[7]。因此筛选和培育农作物食用部位重金属含量达到相关的食品安全标准要求的低积累品种，可为农产品的安全生产提供安全保障。与工程量大且花费高的物理化学工程等土壤重金属修复技术相比，在不增加额外成本且不变更当地耕作习俗的前提下，因地制宜，种植适合当地气候的重金属低积累作物品种是更加经济、高效的选择。

但在重金属污染源不一的耕地环境中，既有重金属耐性，又能低积累重金属的作物少之又少。因此，结合遗传学技术手段，培育既有重金属耐性，又能低积累重金属的作物对粮食的安全生产及人类健康均有一定程度的导向意义。本文主要综述了国内外 Cd 低积累作物的研究进展及参与 Cd 跨膜转运的蛋白成员，以期为 Cd 低积累作物的遗传育种提供理论依据。

2. 镉低积累作物研究进展

迄今为止，还没有学者对重金属低积累型作物进行明确的定义，大多数学者认为重金属低积累作物品种共有的特征是作物体特别是其地上部分的重金属积累量较低。鉴于他人的研究成果及重金属低积累作物的排斥机制[8] [9]，得出筛选 Cd 低积累作物标准包括：a：可食用部位的 Cd 含量小于国家相关食品安全标准；b：富集系数(EF)小于 1.0；c：转运系数(TF)小于 1.0；d：Cd 污染较严重的耕地土壤中，作物自身具有较强的 Cd 耐性，不仅能够正常生长且生物量无显著下降。

陈亮妹等[10]对以上四个标准进一步补充，筛选出的重金属低积累作物的可食用部位对重金属的低积累特性须满足：种植三季及以上，该特性能够重复出现，同时，经盆栽试验筛选出的品种要投入大田试验进行确认。

目前，我国学者围绕禾本科粮食作物、豆科及茄科等经济作物开展了 Cd 低积累农作物筛选的系列工作，例如水稻、大麦、小麦、玉米(禾本科)；大豆、花生(豆科)及马铃薯、番茄(茄科)等作物 Cd 低积累品种的研究及筛选。田间小区试验结果表明，对土壤进行 Cd 胁迫时，无论低剂量($0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)还是高剂量($1.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)，禾本科农作物籽粒中的 Cd 含量均表现为玉米的最小，小麦的最大[11]。

2.1. 豆科

2.1.1. 大豆

大豆(*Glycine max*)种子包含 35%~40%的蛋白质和 18%~20%的油，是人畜蛋白质和油分的重要来源，其作为重要的食物来源，对 Cd 的吸收和运输也是值得关注的问题。

黄运湘[12]等人采用营养液培养，对 10 个大豆品种的 Cd 毒害效应及耐 Cd 异性进行了研究，综合诊断得出：湘春豆 13、沔 1101 和本地种为抗 Cd 能力较强的品种，其余品种抗 Cd 能力较弱。智杨[13]在 2 种 Cd 处理下(1.0 和 $2.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)，进行了 25 个品种的大豆盆栽实验，根据筛选 Cd 低积累作物标准，鉴定出沈农 10 号，铁丰 31 号，铁豆 36 号，铁丰 37 号、辽豆 21 号为 Cd 低积累大豆。

2.1.2. 花生

花生(*Arachis hypogea*)是豆科、双子叶作物，具有高脂肪、高热量的特点，同时也含有蛋白质、钙、铁、磷、锌等矿物质以及各种维生素、丰富的卵磷脂[14]，不仅是功能性食品，在世界主要的油料作物中的地位也是不可替代的。但由于花生籽粒中 Cd 含量偏高，其安全生产及食用逐渐引起了消费者的关注。我国北方花生产区 2003 年普查结果显示，花生 Cd 含量(C_{Cd})为： $0.2 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1} < C_{Cd} < 0.3 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，大部分花生的浓度可能符合中国的国家标准，国家标准规定花生 Cd 含量不得超过 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (GB2762-2012)。然而，超出了我国无公害食品标准($0.05 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) (NY5303-2012)和部分也超过了我国绿色食物标准的 0.4

$\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的限值(NY/T420-2009),《国际卫生法典》推出的花生 Cd 最高限量标准为 $0.2\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ [15]。

已有研究证实,花生籽粒中的 Cd 主要来源于根系对土壤 Cd 的吸收[16],处于生长期的果荚也可能吸收土壤 Cd 并将其转移到籽粒之中[17]面对这样的难题,筛选 Cd 低积累花生品种解决土壤中、轻度 Cd 污染问题及 Cd 超标食品安全问题的重要途径。

刘君[18]进行田间微区筛选实验,结果表明:籽粒 Cd 含量最低的花生是丰花 3 号($C_{\text{Cd}} = 0.03\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)。

2.2. 禾本科

2.2.1. 小麦

小麦(*Triticum aestivum*)在全球范围内的种植面积广泛,是中国继水稻之后的第二大禾本科作物,品种繁多、种间基因型存在较大差异[19]。据国家食品安全标准(GB2758-2012)规定,小麦籽粒 $\text{Cd} \leq 0.1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ [20]。当下,国内外已有众多学者开展了田间试验筛选小麦 Cd 低积累品种[21]。

孙洪欣[22]等进行田间试验,采集了成熟后的 10 个品种小麦植株,测定相关指标,经综合评价得出济麦 22、中麦 175、良星 66 和鲁元 502 属于籽粒、秸秆中 Cd、Pb 低积累类群的结论。季书勤[23]等研究了河南省 20 个主推小麦品种吸收重金属能力的差异,结果表明小麦各组织部位中 Cd 含量依次为颖壳 < 籽粒 < 鞘 < 茎 < 叶 < 根,且受 Cd 污染的土地上种植的 20 个小麦品种中,开麦 18 号为低吸收型,郑麦 9405 是高吸收型品种。李平远等[24]采用水培育苗的方法研究了不同品种小麦(6 个)在 Cu 及 Cd 浓度分别为 $2.5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的营养液中生物量变化情况、地上部 Cu、Cd 含量、地上部 Cu、Cd 积累量以及(Cu、Cd)叶根比大小的差异,综合评价各因素,结果为临麦 2 号是 Cu 积累量最低, Cd 积累量第三小的品种,相对而言是 Cu、Cd 低积累型小麦。肖亚涛[25]通过大田小区试验,对 4 个小麦品种的农艺特性进行测定,并对其低积累特点的稳定性进行验证,结果表明:尧麦 16 和洛优 9909 是籽粒 Cd 低积累小麦品种,但是,连续种植 3 季后,籽粒中 Cd 含量高于 $0.1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,多代种植后其低积累特性可发生变化。此外,李乐乐[26]等研究发现, Cd 污染程度较轻的碱性土壤上种植多小麦,多数品种冬小麦籽粒 Cd 含量未超标。

2.2.2. 水稻

水稻(*Oryza sativa*)是世界之一四大粮食作物,在我国种植面积非常广泛。据国家食品安全标准(GB2758-2012),大米 Cd 含量不高于 $0.2\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

Liu J.G. [27]等进行试验探究,得出武育粳 7 号是水稻 Cd 低积累品种。张锡洲[28]等采用水培试验的方法,继大量亲本材料 Cd 耐性差异分析后,研究水稻品种间 Cd 积累的遗传差异性,得到 13 种恢复系 Cd 低积累种质水稻资源,分别是“MR183”、“MR86”、“R047”、“R364”、“泸恢 602”、“泸恢 615”、“泸恢 17”、“GR548/M63//527_2”、“R18”、“成恢 838”、“GR548/M63/M63_5”、“GRL17/IRBN95-199_3”和“GRL17/ATTP/L17_3”; 2 种保持系 Cd 低积累型水稻,“玉香 B”和“D62B”。张楠[29]等采用 Cd 污染地区大田试验和网室盆栽试验相结合的方法研究了 30 个品种的水稻对重金属 Pb 和 Cd 的积累情况,筛选出 Cd 和 Pb 低积累型水稻品种 5 个:嘉 33、秀水 128、秀水 05、华两优 164 和 T 优 227。

2.2.3. 玉米

东南景天是 Cd 超积累型景天科植物,周建利[30]等将其和玉米(*Zea mays*)的重金属低积累品种 Yunshi-5 [31]进行间套种配施柠檬酸与 EDTA 混合添加剂处理后,土壤中 Cd 含量从 $1.209\sim 1.269\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 降到约 $0.3\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,使得玉米籽粒、茎及叶 Cd 含量基本符合相关标准,可用于生产饲料及有机肥,提高了其经济价值。杜彩艳[32]等筛选出 5 个 Cd 低积累玉米品种:云优 78、屏单 2 号、红单 6 号、红育 1

号、平单 2 号。雷恩[33]等对玉米的研究显示, 在重金属污染农田中 4 个主栽玉米品种子粒中的 Cd、As 和 Pb 的含量均未超标, 属于重金属低积累品种。其中, 佳单 108 子粒对 Cd 和 Pb 的积累量低, 红单 3 号对总 As 和 Cd 的积累量均较低, 且子粒中 Cd 和总 As 积累量和富集系数较低的品种产量较高。

2.2.4. 大麦

Chen F., Wang F. [34]等通过试验, 综合分析, 得出 W6nk2 是 Cd 低积累品种。

2.3. 茄科

谭小琪[35]等研究结果表明, 达到国家农产品安全质量无公害蔬菜安全要求(GB18406.1-2001)的番茄(*Solanum lycopersicum*)品种有 7 个: 红柿王 F1、元明黄娇子、台湾黄圣女、黄金一点红、新 402、台湾红圣女、台湾珍珠。安玲瑶[36]等也筛选出了番茄镉低积累品种杂 105。马铃薯(*Solanum tuberosum*)具有粮菜兼用、营养成分全、产业链长等优势, 被多个国家作为主粮食用[37]。盆栽试验及大田试验研究结果表明, 马铃薯品种 Cd 耐性为马铃薯品种 Cd 耐性为 BS2 < QS9 < YS505 < LZC < YS801 < WY7, 其中 YS505 为 Cd 低积累品种, WY7 为 Cd 高积累品种[38] [39]。

2.4. 其他

根据国家标准(GB2762-2012), 叶菜类 $Cd \leq 0.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。目前, 也有部分学者围绕蔬菜类经济作物开展了 Cd 低积累作物蔬菜筛选的研究。Zhang K. [40]等研究表明 Shuanggangkangbing 是芹菜(*Apium graveolens*) Cd 低积累品种; 张堃[41]实验得出四季绿油麦是油麦菜(*Lactuca sativa*) Cd 低积累品种; 刘维涛[42]等得出丰源新 3 号是白菜(*Brassica pekinensis*) Cd 低积累品种。

3. 植物对镉的吸收、转运和积累

3.1. 进入植物的途径以及镉在植物体内分配与积累的规律

植物吸收积累 Cd 的过程与其根系对 Cd 的吸收方式、Cd 在木质部的装载和运输、Cd 由木质部到韧皮部的转运、地上部茎叶等器官之间 Cd 的再分配及籽粒 Cd 积累等过程密切相关[43], 具体过程如图 1。

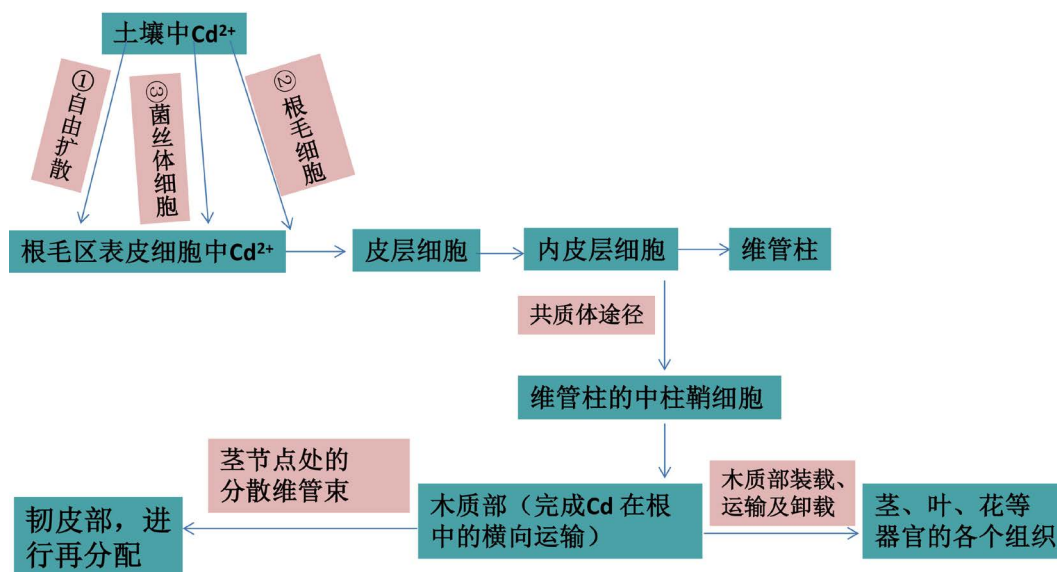


Figure 1. The pathways of cadmium entering into plants and its distribution in plants

图 1. 镉进入植物的途径及其在植物中的分配规律

土壤环境中的 Cd 历经层层关卡, 终于到达根木质部, 在该部位经木质部装载、运输及卸载, 被纵向运输至植物茎、叶、花等器官的各个组织。此外, Cd 被转运到植物地上部后, 在茎节点处的分散维管束内完成从木质部到韧皮部的转运[44]。

3.2. 基因型对植物吸收、转运的影响

土壤类型、PH、气候(温度、水)等非生物因素、植物根际微生物群落组成及植物自身基因型差异均能影响植物对 Cd 的吸收、转运。

基因型在植物吸收和转运 Cd 以及植物 Cd 解毒过程中发挥重要作用。低 Cd 胁迫条件下, 玉米对 Cd 的适应性及耐性因基因型而异, 且基因型影响元素 Cd 的富集转运特征及其在器官间分配积累的规律, 因此有所谓低 Cd、高 Cd 基因型[45]。若生长环境中 Cd 浓度高于植物自身的 Cd 稳态调节能力, 低 Cd 基因型品种会积累过量 Cd, 导致其 Cd 含量升高, 该结果表明遗传因子对环境 Cd 的调控能力是有限的, 不能超过一定阈值[46]。

近年来, 学术界已鉴定出大量与 Cd 吸收和转运有关的基因或 QTL。包括重金属 P 型 ATP 酶(heavy metal P-type ATPases, HMA), ATP 结合盒(ATP binding cassette, ABC), 天然抗性相关巨噬蛋白(natural resistance-associated macrophage protein, NRAMP), 铁调节性转运体(iron-regulated transporter, IRT), 阳离子交换(cation exchanger, CAX), 阳离子外排转运体(cation-efflux transporter, CET), 金属耐受蛋白(metal tolerance proteins, MTP)及多药和有毒化合物排出家族(Multidrug and Toxic Compound Extrusion, MATE), 低亲和力阳离子转运体(Low-affinity cation transporter, LCT)等基因家族成员。已鉴定出的 Cd 转运蛋白, 有液泡膜蛋白, 也有细胞膜蛋白, 它们功能不一。例如, 细胞膜蛋白可调控 Cd 在胞间的跨膜运输, 而胞内 Cd 稳态主要由液泡膜蛋白来维持。表 1 是研究已确定的参与植物吸收及转运 Cd 的转运蛋白。

Table 1. Transmembrane transporter genes related to Cd in plants

表 1. 植物中与 Cd 相关的跨膜转运蛋白基因

基因家族	基因	亚细胞定位	功能	文献
HMA	OsHMA3	液泡膜	将 Cd ²⁺ 运输到液泡	[47]
	OsHMA2	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[48]
	AtHMA4	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[49]
	OsHMA9	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[50]
	StHMA31	细胞核	与马铃薯响应 Cd ²⁺ 胁迫有联系	[51]
ABC	AtABCC1	液泡膜	将 Cd ²⁺ 运输到液泡	[52]
	AtABCC2	液泡膜	将 Cd ²⁺ 运输到液泡	[53]
	AtPDR8	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[54]
	AtMRP3	液泡膜	将 Cd ²⁺ 运输到液泡	[55]
NRAMP	OsNRAMP1	质膜	将 Cd ²⁺ 转移到细胞质	[55]
	OsNRAMP5	质膜	将 Cd ²⁺ 转移到细胞质	[56]
	AtNRAP3	液泡膜	将 Cd ²⁺ 从液泡中输出	[57]
	AtNRAP4	液泡膜	将 Cd ²⁺ 从液泡中输出	[58]
	StNRAMP2	质膜	与马铃薯响应 Cd ²⁺ 胁迫有联系	[59]
IRT	OsIRT2	质膜	将 Cd ²⁺ 转移到细胞质	[60]
	OsIRT1	质膜	将 Cd ²⁺ 转移到细胞质	[61]

Continued

CAX	AtCAX2	液泡膜	参与 Cd ²⁺ 运输和解毒	[62]
	AtCAX4	液泡膜	参与 Cd ²⁺ 运输和解毒	[62]
CET	BjCET2	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[63]
	BjCET3	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[64]
	BjCET4	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[64]
MTP	OsMTP1	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[65]
MATE	AtDTX1	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[66]
LCT	OsLCT1	质膜	将 Cd ²⁺ 移出细胞	[67]

4. 结论与展望

4.1. 结论

1) Cd 低积累作物的研究主要围绕禾本科、豆科、茄科等开展工作, 目前已筛选出的 Cd 低积累作物品种有限;

2) 膜转运蛋白 OsHMA3、AtMRP3、AtABCC2、AtABCC1、AtCAX2、AtCAX4 等均可高选择性将 Cd 转运至液泡;

3) AtNRAP4 及 AtNRAP3 可将 Cd 排出液泡;

4) OsNRAMP1、OsNRAMP5、OsIRT1、OsIRT2 可将 Cd 转移到细胞质;

5) 参与 Cd 外排的蛋白成员主要有 OsHMA2、AtDTX1、AtPDR8、AtHMA4、OsHMA9、BjCET2、BjCET3、BjCET4、OsMTP1、OsLCT1。

但是基因参与 Cd 的吸收、运输、外排的具体机理尚不明确, 研究较少, 仍需继续深入研究。

4.2. 展望

植物对 Cd 吸收积累及分配过程受多种因素(土壤 PH, 气候, 基因型等)调控。国内外学者围绕植物 Cd 胁迫开展的研究主要集中在生理生化层次, 对分子机制的研究也取得了一定的进展。但仍有许多科研工作须进一步推进, 主要包括以下几个方面:

1) 深入探索自发进行 Cd 解毒的分子机制。例如, 植物遭受 Cd 毒害时, 衍生出哪些与 Cd 解毒有关物质, 这些物质怎么形成的, 它们如何精确地识别 Cd²⁺并将其外排出根细胞, 受哪些基因调控等。

2) 深入研究基因在 Cd 低积累作物耐 Cd、拒 Cd 过程中的分子机理。基因在 Cd 低积累作物耐 Cd、拒 Cd 过程中的分子机理目前尚不明确, 研究清楚基因在 Cd 低积累作物耐 Cd、拒 Cd 过程中的分子机理对 Cd 低积累作物品种育种及土壤 Cd 污染条件下农作物安全生产有着重要指导意义。

基金项目

贵州省科技厅基础条件平台建设项目: 贵州省山地畜禽养殖污染控制与资源化检测基础条件平台, 黔科合平台人才[2019]5701 号; 贵州省生物学一流学科建设项目(GNYL [2017]009)。

参考文献

- [1] 中华人民共和国生态环境部. 全国土壤污染状况调查公报(2014 年 4 月 17 日) [J]. 环境教育, 2014(6): 8-10.
- [2] 周启星, 黄国宏. 环境生物地球化学及全球环境变化[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 144-150.
- [3] Kabata, P.A. and Pendias, H. (1992) Trace Elements in Soils and Plants. 2nd Edition, CRC Press, Baton Rouge.

- [4] Chaney, R.L., Reeves, P.G., Ryan, J.A., Simmons, R.W., Welch, R.M. and Scott, A.J. (2004) An Improved Understanding of Soil Cd Risk to Humans and Low Cost Methods to Phytoextract Cd from Contaminated Soils to Prevent Soil Cd Risks. *Biometals*, **17**, 549-553. <https://doi.org/10.1023/B:BIOM.0000045737.85738.cf>
- [5] Mclaughlin, M.J., Parker, D.R. and Clarke, J.M. (1999) Metals and Micronutrients—Food Safety Issues. *Field Crops Research*, **60**, 143-163. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(98\)00137-3](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(98)00137-3)
- [6] 杨望, 赵先英, 张定林, 季卫刚, 刘毅敏. 镉的毒性及损伤机制研究进展[J]. 职业与健康, 2013, 29(8): 1001-1003.
- [7] 杨居荣, 贺建群, 黄翌, 蒋婉茹. 农作物 Cd 耐性的种内和种间差异 I 种间差[J]. 应用生态学报, 1994(2): 192-196.
- [8] Wang, J.L., Fang, W., Yang, Z.Y., Yuan, J.G., Zhu, Y. and Yu, H. (2007) Inter- and Intraspecific Variations of Cadmium Accumulation of 13 Leafy Vegetable Species in a Greenhouse Experiment. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **55**, 9118-9123. <https://doi.org/10.1021/jf0716432>
- [9] Yu, H., Wang, J., Fang, W., Yuan, J.L. and Yang, Z.Y. (2006) Cadmium Accumulation in Different Rice Cultivars and Screening for Pollution-Safe Cultivars of Rice. *Science of the Total Environment*, **370**, 302-309. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.06.013>
- [10] 陈亮妹, 李江遐, 胡兆云, 叶文玲, 吴文革, 马友华. 重金属低积累作物在农田修复中的研究与应用[J]. 作物杂志, 2018(1): 16-24.
- [11] 杨居荣, 贺建群, 黄翌, 蒋婉茹. 农作物 Cd 耐性的种内和种间差异 I 种间差[J]. 应用生态学报, 1994, 5(2): 192-196.
- [12] 黄运湘, 廖柏寒, 王志坤, 包海田. 不同大豆品种镉毒害效应及耐镉差异性[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2008, 34(5): 519-524.
- [13] 智杨. 大豆品种间镉铅低积累性与品质差异性的评估与相关性[D]: [博士学位论文]. 沈阳: 东北大学, 2015.
- [14] 张二全, 杜同年. 花生的营养价值与合理利用[J]. 中国食物与营养, 2003(3): 29-30.
- [15] 《食品中污染物限量》(GB2762-2012)问答[J]. 农业工程技术(农产品加工业), 2013(5): 17-20.
- [16] 万书波, 单世华, 李春娟, 胡文广. 我国花生安全生产现状与策略[J]. 花生学报, 2005, 34(1): 1-4.
- [17] 王才斌, 成波, 郑亚萍, 吴正锋, 初长江, 万书波. 山东省花生田和花生籽仁镉含量及其与施肥关系研究[J]. 土壤通报, 2008, 39(6): 1410-1413.
- [18] 刘君. 不同基因型花生对镉胁迫的响应[D]: [博士学位论文]. 长沙: 湖南农业大学, 2018.
- [19] 欧阳燕莎, 刘爱玉, 李瑞莲. 镉对作物的影响及作物对镉毒害响应研究进展[J]. 作物研究, 2016, 30(1): 105-110.
- [20] 杜绿君. GB2762-2012《食品安全国家标准 食品中污染物限量》解读[J]. 啤酒科技, 2013(3): 1-3.
- [21] 熊孜, 李菊梅, 赵会薇, 马义兵. 不同小麦品种对大田中低量镉富集及转运研究[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(1): 36-44.
- [22] 孙洪欣, 薛培英, 赵全利, 杨铮铮, 杨阳, 冯宇佳, 刘峰, 唐铁朝, 刘文菊. 镉、铅积累与转运在冬小麦品种间的差异[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(8): 1161-1167.
- [23] 季书勤, 郭瑞, 王汉芳, 张德奇, 赵淑章, 许令超. 河南省主要小麦品种重金属污染评价及镉吸收规律研究[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(6): 154-157.
- [24] 李平远, 娄运生, 王琦, 贾可, 梁永超. 6 个小麦品种对铜镉吸收积累差异的比较[J]. 安徽农学通报, 2007, 13(12): 102-104.
- [25] 肖亚涛. 冬小麦籽粒镉低积累品种的生产特性及其低积累机制研究[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2016.
- [26] 李乐乐, 刘源, 李宝贵, 等. 镉低积累小麦品种的筛选研究[J]. 灌溉排水学报, 2019, 38(8): 53-58.
- [27] Liu, J.G., Liang, J.S., Li, K.Q., Zhang, Z.J., Yu, B.Y., Lu, X.L. and Zhu, Q.S. (2003) Correlations between Cadmium and Mineral Nutrients in Absorption and Accumulation in Various Genotypes of Rice under Cadmium Stress. *Chemosphere*, **52**, 1467-1473. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(03\)00484-3](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(03)00484-3)
- [28] 张锡洲, 张洪江, 李廷轩, 余海英. 水稻镉耐性差异及镉低积累种质资源的筛选[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(11): 1434-1440.
- [29] 张楠. 低积累型水稻品种的筛选及其配套阻控技术初探[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [30] 周建利, 邵乐, 朱凤榕, 卫泽斌, 吴启堂. 间套种及化学强化修复重金属污染酸性土壤——长期田间试验[J]. 土壤学报, 2014, 51(5): 1056-1065.
- [31] Guo, X.F., Wei, Z.B., Wu, Q.T., Qiu, J.R. and Zhou, J.L. (2011) Cadmium and Zinc Accumulation in Maize Grain as

- Affected by Cultivars and Chemical Fixation Amendments. *Pedosphere*, **21**, 650-656. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(11\)60167-7](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(11)60167-7)
- [32] 杜彩艳, 张乃明, 雷宝坤, 等. 不同玉米(*Zea mays*)品种对镉锌积累与转运的差异研究[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(1): 16-23.
- [33] 雷恩, 刘艳红. 个旧矿区周边农田高产、重金属低积累玉米品种的筛选[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(9): 124-127.
- [34] Chen, F., Wang, F., Zhang, G.O. and Wu, F.B. (2008) Identification of Barley Varieties Tolerant to Cadmium Toxicity. *Biological Trace Element Research*, **121**, 171-179. <https://doi.org/10.1007/s12011-007-8042-2>
- [35] 谭小琪, 李取生, 何宝燕, 等. 番茄对镉吸收累积的品种差异[J]. 暨南大学学报(自然科学与医学版), 2014, 35(3): 215-220.
- [36] 安玲媛. 作物间作对重金属吸收的影响及其机制的研究[D]: [博士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2012.
- [37] 李子涵, 杨晓晶. 世界及中国马铃薯产业发展分析[J]. 中国食物与营养, 2016, 22(5): 5-9.
- [38] 符东顺. 镉胁迫下马铃薯相关表达基因的转录组测序与候选基因挖掘[D]: [硕士学位论文]. 贵阳: 贵州大学, 2019.
- [39] 夏蔓蔓, 何冠谿, 符东顺, 等. 镉胁迫对不同马铃薯品种形态和生理特性的影响及评价[J]. 种子, 2020, 39(9): 41-46.
- [40] Zhang, K., Wang, J.B., Yang, Z.Y., Xin, G.R., Yuan, J.G., Xin, J.L. and Huang, C. (2013) Genotype Variations in Accumulation of Cadmium and Lead in Celery (*Apium graveolens* L.) and Screening for Low Cd and Pb Accumulative Cultivars. *Frontiers of Environmental Science & Engineering*, **7**, 85-96. <https://doi.org/10.1007/s11783-012-0399-3>
- [41] 张堃. 两种叶菜镉、铅低积累品种筛选及其快速鉴别方法研究[D]: [博士学位论文]. 广州: 中山大学, 2011.
- [42] 刘维涛, 周启星, 孙约兵, 于志国. 大白菜(*Brassica pekinensis* L.)对镉富集基因型差异的研究[J]. 应用基础与工程科学学报, 2010, 18(2): 226-236.
- [43] Uraguchi, S., Mori, S., Kuramata, M., Kawasaki, A., Arao, T. and Ishikawa, S. (2009) Root-to-Shoot Cd Translocation via the Xylem Is the Major Process Determining Shoot and Grain Cadmium Accumulation in Rice. *Journal of Experimental Botany*, **60**, 2677-2690. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp119>
- [44] Tanakak, K., Fujimakil, S., Fujiwara, T., Yonevama, T. and Hayashi, H. (2007) Quantitative Estimation of the Contribution of the Phloem in Cadmium Transport to Grains in Rice Plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, **53**, 72-77. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00116.x>
- [45] 王艳芳, 悦飞雪, 李冬, 等. 镉胁迫对不同基因型玉米生长和镉吸收分配的影响[J]. 核农学报, 2019, 33(7): 1440-1447.
- [46] 刘利, 郝小花, 田连福, 等. 植物吸收、转运和积累镉的机理研究进展[J]. 生命科学研究, 2015, 19(2): 176-184.
- [47] Daisei, U., Naoki, Y., Izumi, K., et al. (2010) Gene Limiting Cadmium Accumulation in Rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 16500-16505. <https://doi.org/10.1073/pnas.1005396107>
- [48] Yamaji, N., Xia, J., Mitani-Ueno, N., Yokosho, K. and Feng, M.J. (2013) Preferential Delivery of Zinc to Developing Tissues in Rice Is Mediated by P-Type Heavy Metal ATPase OsHMA2. *Plant Physiology*, **162**, 927-929. <https://doi.org/10.1104/pp.113.216564>
- [49] Verret, F., Gravot, A., Auroy, P., Leonhardt, N., David, P., Nussaume, L., Vavasseur, A. and Richaud, P. (2004) Over-Expression of AtHMA4 Enhances Root-to-Shoot Translocation of Zinc and Cadmium and Plant Metal Tolerance. *FEBS Letters*, **576**, 306-312. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2004.09.023>
- [50] Lee, S., Kim, Y.Y., Lee, Y. and An, G. (2007) Rice P1B-Type Heavy-Metal ATPase, OsHMA9, Is a Metal Efflux Protein. *Plant Physiology*, **145**, 831-842. <https://doi.org/10.1104/pp.107.102236>
- [51] He, G., Qin, L., Tian, W., et al. (2020) Heavy Metal Transporters-Associated Proteins in *S. tuberosum*: Genome-Wide Identification, Comprehensive Gene Feature, Evolution and Expression Analysis. *Genes (Basel)*, **11**, 1269. <https://doi.org/10.1104/pp.107.102236>
- [52] Park, J., Song, W.Y., Ko, D., Eom, Y., Hansen, T.H., Schiller, M., Lee, T.G., Martinoia, E. and Lee, Y. (2012) The Phytochelatins Trans-Porters AtABCC1 and AtABCC2 Mediate Tolerance to Cadmium and Mercury. *The Plant Journal*, **69**, 278-288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04789.x>
- [53] Sheng, Y., et al. (2019) The WRKY Transcription Factor, WRKY13, Activates PDR8 Expression to Positively Regulate Cadmium Tolerance in Arabidopsis. *Plant, Cell & Environment*, **42**, 891-903. <https://doi.org/10.1111/pce.13457>
- [54] Schneider, T., Schellenberg, M., Meyer, S., Keller, F., Gehrig, P., Riedel, K., Lee, Y., Eberl, L. and Martinoia, E. (2009) Quantitative Detection of Changes in the Leaf-Mesophyll Tonoplast Proteome in Dependency of a Cadmium Exposure of Barley Plants. *Proteomics*, **9**, 2668-2677. <https://doi.org/10.1002/pmic.200800806>

- [55] Takahashi, R., Ishimaru, Y., Senoura, T., Shimo, H., Ishikawa, S., Arao, T., Nakanishi, H. and Nishizawa, N.K. (2011) The OsNRAMP1 Iron Transporter Is Involved in Cd Accumulation in Rice. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 4843-4850. <https://doi.org/10.1093/jxb/err136>
- [56] Sasaki, A., Yamaji, N., Yokosho, K. and Ma, J.F. (2012) Nramp5 Is a Major Transporter Responsible for Manganese and Cadmium Uptake in Rice. *Plant Cell*, **24**, 2155-2167. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.096925>
- [57] Thomine, S., Lelievre, F., Debarbieux, E., Schroeder, J.I. and Barbier-Brygoo, H. (2003) AtNRAMP3, a Multispecific Vacuolar Metal Transporter Involved in Plant Responses to Iron Deficiency. *The Plant Journal*, **34**, 685-695. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01760.x>
- [58] Molins, H., Michelet, L., Lanquar, V., Agorio, A., Giraudat, J., Roach, T., Krieger-Liszka, A. and Thomine, S. (2013) Mutants Impaired in Vacuolar Metal Mobilization Identify Chloroplasts as a Target for Cadmium Hypersensitivity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment*, **36**, 804-817. <https://doi.org/10.1111/pce.12016>
- [59] Tian, W., He, G., Qin, L., et al. (2021) Genome-Wide Analysis of the NRAMP Gene Family in Potato (*Solanum tuberosum*): Identification, Expression Analysis and Response to Five Heavy Metals Stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **208**, Article ID: 111661. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111661>
- [60] Nakanishi, H., Ogawa, I., Ishimaru, Y., Mori, S. and Nishizawa, N.K. (2006) Iron Deficiency Enhances Cadmium Uptake and Translocation Mediated by the Fe²⁺ Transporters OsIRT1 and OsIRT2 in Rice. *Soil Science and Plant Nutrition*, **52**, 464-469. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2006.00055.x>
- [61] Lee, S. and An, G. (2009) Over-Expression of OsIRT1 Leads to Increased Iron and Zinc Accumulations in Rice. *Plant Cell and Environment*, **32**, 408-416. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01935.x>
- [62] 张玉秀, 彭晓静, 柴团耀, 张春玲, 刘金光. 植物液泡膜阳离子/H⁺反向转运蛋白结构和功能研究进展[J]. 生物工程学报, 2011, 27(4): 546-560.
- [63] Xu, J., et al. (2009) The Cation-Efflux Transporter BjCET2 Mediates Zinc and Cadmium Accumulation in *Brassica juncea* L. Leaves. *Plant Cell Reports*, **28**, 1235-1242. <https://doi.org/10.1007/s00299-009-0723-1>
- [64] Lang, M., Ha, O.M., Fan, Q., Wang, W., Mo, S., Zhao, W. and Zhou, J. (2011) Functional Characterization of BjCET3 and BjCET4, Two New Cation-Efflux Transporters from *Brassica juncea* L. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 4467-4480. <https://doi.org/10.1093/jxb/err137>
- [65] Yuan, L., Yang, S., Liu, B., Zhang, M. and Wu, K. (2012) Molecular Characterization of a Rice Metal Tolerance Protein, OsMTP1. *Plant Cell Reports*, **31**, 67-79. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1140-9>
- [66] Li, L., He, Z., Pandey, G.K., Tsuchiya, T. and Luan, S. (2002) Functional Cloning and Characterization of a Plant Efflux Carrier for Multidrug and Heavy Metal Detoxification. *Journal of Biological Chemistry*, **277**, 5360-5368. <https://doi.org/10.1074/jbc.M108777200>
- [67] Uraguchi, S., Kamiya, T., Sakamoto, T., Kasai, K., Sato, Y., Nagamura, Y., Yoshida, A., Kyojuka, J., Ishikawa, S. and Fujiwara, T. (2011) Low Affinity Cation Transporter (OsLCT1) Regulates Cadmium Transport into Rice Grains. *Proceedings of the National Academy of the Sciences of the United States of America*, **108**, 20959-20964. <https://doi.org/10.1073/pnas.1116531109>