

# 植物镉耐受基因研究进展及前景

赖长巍, 娄飞, 刘佳丽, 刘恋, 周盈盈, 石义思, 郝宇瑞, 杨志强, 何腾兵\*

贵州大学农学院, 贵州 贵阳

收稿日期: 2023年3月13日; 录用日期: 2023年6月1日; 发布日期: 2023年6月13日

## 摘要

近年来, 植物重金属耐受基因研究已成为遗传学和生物技术领域的热门话题。本文综述了该领域在镉耐受基因定位、耐镉基因分子机制研究以及相关表达调控网络方面的最新进展。这些研究揭示了植物在应对重金属胁迫时的重要调控机制和基因表达变化规律。借助这些研究成果, 新型重金属耐受品种的开发将得到更有效的支持。未来, 植物重金属耐受基因研究有望与植物育种相结合, 为缓解全球环境污染带来的影响和满足食品需求做出更大的贡献。

## 关键词

重金属耐受基因, 定位, 克隆, 基因表达, 调控机制, 育种

# Progress and Prospects of Research on Cadmium Tolerance Genes in Plants

Changwei Lai, Fei Lou, Jiali Liu, Lian Liu, Yingying Zhou, Yisi Shi, Yurui Hao, Zhiqiang Yang, Tengbing He\*

College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang Guizhou

Received: Mar. 13<sup>th</sup>, 2023; accepted: Jun. 1<sup>st</sup>, 2023; published: Jun. 13<sup>th</sup>, 2023

## Abstract

In recent years, research on plant heavy metal tolerance genes has become a hot topic in the field of genetics and biotechnology. This article reviews the latest developments in the localization of cadmium tolerance genes, molecular mechanisms of cadmium tolerance genes, and related expression regulation networks. These studies reveal important regulatory mechanisms and gene expression changes in plants in response to heavy metal cadmium stress. With the help of these research results, the development of new heavy metal tolerant varieties will receive more effective

\*通讯作者。

文章引用: 赖长巍, 娄飞, 刘佳丽, 刘恋, 周盈盈, 石义思, 郝宇瑞, 杨志强, 何腾兵. 植物镉耐受基因研究进展及前景[J]. 有机化学研究, 2023, 11(2): 57-74. DOI: 10.12677/jocr.2023.112007

tive support. In the future, research on plant heavy metal tolerance genes is expected to be combined with plant breeding to make greater contributions to mitigating the impact of global environmental pollution and meeting food demand.

## Keywords

Heavy Metal Tolerance Genes, Location, Cloning, Gene Expression, Regulatory Mechanisms, Breeding

Copyright © 2023 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. 引言

镉(Cadmium, Cd)作为五种非阈值毒素,可在极低浓度下产生毒性作用,被称为最有问题的重金属和有毒重金属[1]。但是我国耕地受重金属污染却非常严重,受污染面积约占总耕地面积的 20% [2]。从空间上来看,我国南方地区 Cd 浓度明显高于北方地区,而贵州省由于成土过程及特殊的地质背景,导致喀斯特地区耕地土壤 Cd 背景值相对较高[3]。土壤中 Cd 含量的增加,不仅会严重影响农作物的生产还会影响食品安全[4]。而且由于重金属 Cd 污染具有隐蔽性高,可移动性强,毒性大,降解难等特点[5] [6],成为国内外研究热点。

本文旨在综述现有植物重金属耐受基因研究领域的进展,重点讨论目前植物镉耐受基因定位、分子机制研究和相关表达调控网络方面的最新进展,并探讨这些研究成果在重金属污染环境修复和农业生产中的应用前景,以促进更有效地开发新型重金属耐受品种。

随着环境污染不断加剧,植物重金属耐受基因研究的意义越来越显著。本文综述了目前植物重金属耐受基因研究方面的最新进展。其中,镉耐受基因的定位和克隆为进一步研究植物对重金属污染的适应性机理提供了基础;分子机制研究则揭示了植物响应铜胁迫的细胞和分子机制,从而有助于深入了解植物对重金属污染的忍耐和修复能力;相关表达调控网络则为植物育种提供了更好的基础理论,促进了以植物抗重金属污染为目标的新品种的发展。这些结果都具有重要的理论和实际应用价值。

## 2. 国内外研究概况及展望

植物重金属耐受基因研究是一个较为前沿的领域,国内外均取得了一定的进展。但该领域仍面临着各种问题和挑战。

### 2.1. 国内外研究进展

目前,国内外在植物重金属耐受基因研究方面已经取得了一些进展。国内的研究主要集中在铜、镉、铅、锌等重金属在植物体内的适应机制和抗性调控机制[7]。国内的研究利用分子生物学和遗传学技术探讨了植物中与重金属胁迫响应相关的关键基因,同时也研究了这些基因的表达调控网络和信号反应通路[8] [9]。在国际上,利用基因芯片、高通量测序等技术已经鉴定出了很多与重金属胁迫响应相关的基因家族[10] [11] [12]。此外,国外还开展了比较植物学研究,以揭示植物对重金属污染适应性机制的演化规律和基因家族的多样性[13] [14]。

## 2.2. 存在的问题和挑战

尽管植物重金属耐受基因研究取得了一定的进展，但仍存在着各种问题和挑战。首先，该领域的研究水平参差不齐，国内和国外之间的差距仍然较为明显。其次，研究成果与产业应用之间的融合不足，使得部分研究成果未能得到有效的转化。此外，植物重金属耐受基因研究涉及到生态、农业、环保等多个领域，需要进行跨学科、跨界别的协同研究，但目前相关的团队合作还不够紧密。同时，一些技术难题的解决也需要更多的实验和理论支持，例如如何提高植物对重金属污染土壤的修复能力以及如何停止植物对土壤中镉等重金属的吸收等。

## 2.3. 展望

尽管植物重金属耐受基因研究面临着各种问题和挑战，但其未来发展的前景总体向好。未来，可以加强国内外的合作，共享资源和技术，以推动植物重金属耐受基因研究领域的不断发展。同时，要进一步深化对植物重金属耐受机制的认识，并开发出更加可持续的环境修复技术和新型重金属污染土壤修复品种，以推动经济社会发展和公共健康保障。

## 3. 土壤镉的危害

### 3.1. 来源

在陆地生态系统中，包括 Cd 在内的各种各样的污染物最终都会循环到土壤中，进入土壤中的 Cd 主要分为天然物质转换及人为活动制造两部分[15]。我国大部分农田土壤 Cd 污染主要是由于人类活动而导致的[3]。人类对矿物的开采以及在金属的冶炼过程中，镉(Cd)、汞(Hg)、铜(Cu)等元素会通过排放到空气中而后以大气沉降和污染源等途径进入耕地土壤中，从而造成农田重金属的污染[4]。农药和化肥的不合理施用也是导致土壤重金属污染的原因之一，已有研究表明，磷肥中往往含有较高的 Cd 等重金属，过量施用磷肥会引起土壤和作物中 Cd 含量超标[16]。另外，由于我国水资源短缺，含有重金属的污水常被用于农田灌溉，从而造成部分地区的土壤 Cd 污染[5]。不仅如此，不合理的施用畜禽粪便也会加重土壤的重金属污染，畜禽养殖使用的动物饲料往往含有高浓度的重金属，导致畜禽粪便中重金属含量较高，而畜禽粪便常被当作“绿肥”施用于农田[17]。

**Table 1.** Distribution characteristics of cadmium in common crops

**表 1.** 常见作物中镉的分布特征

植物类型	镉的累积情况	相关文献
叶菜类 (白菜、油菜)	镉主要富集在叶片和茎干中；油菜叶片中可溶性镉含量高于茎干；白菜叶片中，Cd 含量最高的部位为脉直下的叶片。	[24] [25] [26] [27]
根茎类 (甜菜、红萝卜)	镉主要积累在根部和根茎中；甜菜根系内侧面积累较多镉元素，红萝卜根茎中，马铃薯形成的次生根中 Cd 含量最高。	[28] [29] [30] [31]
谷物类 (水稻、小麦)	镉主要存在于谷壳、茎秆和根系中。水稻中，非稻米部位如秸秆和叶子 Cd 含量较高；小麦中，穗鞘和秕壳都是 Cd 富集部位。	[32] [33] [34] [35]
豆类 (大豆、花生)	镉主要积累在种子中。大豆中，Cd 含量排列为：种皮 > 外果皮 > 内果皮 > 种子；花生中，Cd 主要积累在果壳和种仁中。	[35] [36] [37] [38]
苦荞	镉主要富集在叶、茎、根部中，籽粒对镉的富集转运能力较低。	[21]
香蕉	镉、铅更易富集在茎中，砷更易富集在叶中，而根、茎向叶转运砷的能力强于转运镉、铅。	[39]

### 3.2. 镉在植物中的分布特征

近年来科研工作者对作物中镉的吸收、运输和积累规律进行了大量研究,发现不同植物和组织对镉的富集能力存在差异,但通常镉在大部分植物体内主要富集在根部,地上部富集较少[18]。一般来说,镉在不同组织的分布顺序为新陈代谢的器官 > 营养储存器官,但在不同植物中也存在差异[19] [20],例如苦荞中镉的富集顺序为叶 > 茎 ≈ 根 > 颖壳 > 籽粒[21],而香蕉各组织对不同重金属的富集规律也不同[22] [23]。表 1 中总结了常见作物对镉的吸收和积累情况及相关文献。需要注意的是,这些文献的实验结果可能会因为作物品种、试验条件和地域环境等原因存在差异,因此需要综合考虑多种因素才能对作物中镉的分布特征做出准确的判断。同时,加强对不同植物,乃至不同品种的镉富集规律开展研究,能够有助于我们更好地了解植物体内镉的转运和代谢机理,为土壤修复与环境保护提供科学依据。

### 3.3. 对植物的毒害

镉在土壤中的移动性较强,容易被植物根系吸收,并向地上部可食用部位转移,通过食物链进入人体,对人体造成危害[40]。同时,重金属镉毒性大、迁移性强,具有显著的生物积累和生物放大效应,很难在环境中降解[1]。对植物吸收、运输 Cd 及其耐受机制已经有了比较深刻的认识,然而仍存在一些亟待解决,这些问题也将会是未来科学研究需要的深入领域[41]。

镉是一种常见的重金属元素,对植物具有强烈的毒性,在植物生长和发育过程中造成多种异常和损害。镉胁迫条件下,植物的光合作用受到抑制,光能转化效率下降,氧化还原反应受阻,导致光合终产物积累不足,生物量降低。同时,镉也会影响植物的根系活动,特别是铁吸收和质子分泌过程,使得植物根系发育缓慢、萎缩,甚至死亡[10]。此外,镉还会干扰植物内部的激素调节,改变生长物质的合成和代谢过程,导致生长和发育异常[42]。同时,镉离子也会导致 DNA 损伤,抑制 DNA 复制和修复过程,使得植物基因突变率增加,引发遗传不稳定性等问题[43]。总之,镉对植物的毒性表现多样,影响范围广泛,需要进一步深入研究其影响机制和防治措施,以更好地保护农业生产和生态环境。本文总结了国内外研究中镉对植物毒害的主要途径(表 2)。

总的来说,Cd 对植物的毒性作用可能表现为阻碍植物生理生化活动、影响光合作用和根系活动、改变植物体内激素平衡和 DNA 损伤等,通过多种途径导致植物生长发育和产量品质受到不同程度的影响。需要进一步研究 Cd 对植物的毒性作用机制与调控途径,提高对土壤 Cd 污染的监测和治理能力,保障人类健康和生态环境的可持续发展。

**Table 2.** Main toxic ways of cadmium to plants

**表 2.** 镉对植物毒害的主要途径

途径	Cd 的毒害作用	相关文献
生理生化活动	Cd 具有较强的亲核性和螯合性,能够与许多生物大分子结合,阻碍其生理生化活动,如蛋白质、核酸、酶等失活,导致植物生长受到严重抑制,根伸长受阻。	[44] [45]
光合作用	镉胁迫下,植物光合作用受到阻碍,影响植物的辐射利用效率、叶绿素含量,导致植物体内能量代谢紊乱,肉质部分失水,产量和品质降低。	[46] [47]
根系活动	镉会改变植物根系形态和结构,使其减少吸收和转运营养元素的能力,导致植物的生长发育受到抑制。	[48]
激素调节	镉胁迫下,植物体内激素水平出现改变,如脱落酸(ABA)增加,赤霉素(GA)、细胞分裂素(CK)等降低,导致植物体内激素平衡失调,从而影响植物的生长发育。	[49] [50]
DNA 损伤	镉可引起植物体内 DNA 的氧化损伤,导致基因突变和表达的改变,进而影响植物的生长发育和光合作用。	[43] [51] [52]



## 4. 植物镉吸收和积累的分子机制

### 4.1. 镉吸收途径及其调控

植物吸收土壤中的镉主要通过根系发生，其中包括镉的吸附、转运和积累等过程。本文将重点介绍镉在植物根系中的吸收途径及其调控机理。

#### 4.1.1. 镉进入根系的途径

镉进入植物根系的途径主要包括：1) 非代谢转运通道；2) 离子通道；3) 供能型转运蛋白[53]。非代谢转运通道是指镉以物理或化学形式直接通过细胞膜进入细胞质，例如水通道蛋白(aquaporin)和非特异性的阻挡性通道(non-specifically blocked channel)。离子通道是指能够选择性地将特定离子引入细胞内部的蛋白，例如钙离子通道(Ca channel)，铁离子通道(Fe channel)等。供能型转运蛋白是利用 ATP 提供能源的膜蛋白，例如铜转运蛋白(COPT)家族、铁调节蛋白(IRT)家族等。

##### 1) 非代谢转运通道

非代谢转运通道是指镉以物理或化学形式直接通过细胞膜进入细胞质，不需要与蛋白发生特异性结合。非代谢转运通道包括水通道蛋白(aquaporin)和非特异性阻挡性通道(non-specifically blocked channel)。水通道蛋白是一种能够在细胞膜上形成膜孔的蛋白质，负责控制水分子、离子和小分子物质的通过[54]。研究表明，水通道蛋白也能够促进镉的通过，进而影响镉进入植物体内。非特异性阻挡性通道是一种能够让离子自由通过的通道，它们通常不具备特异性结合某种离子的能力。然而，这些通道也可以介导镉的进入。非特异性阻挡性通道在细胞膜上的分布和数量可能取决于根部环境，如土壤 pH 和镉浓度等。

一项研究表明，在植物 WDI3 突变体中，水通道蛋白 AtPIP2;1 的表达显著下调，也导致了镉离子在根系中的积累减少[55]。Han 等人(2019)在水稻对镉压力的响应中，非特异性阻挡性通道 NSCC4 在调节钙稳态和氧化状态方面发挥着重要的作用，从而影响了镉的吸收和积累[56]。铝是土壤中常见的有毒金属元素之一，其吸收主要通过非代谢转运的铝通道介导。研究发现铝通道家族蛋白 ART1 也可能参与到镉的吸收中，进而影响植物对镉的响应[57]。

总之，未来可以重点关注非特异性阻挡性通道(NSCC)家族蛋白和水通道蛋白(aquaporins)等非代谢转运通道在植物对有毒金属元素的响应机制中所起的作用。此外，对这些通道的调控机制也需要更深入地了解，例如蛋白质酯化、磷酸化等修饰方式，以及环境因子如盐度、干旱等压力的影响等。

##### 2) 离子通道

离子通道是指能够选择性地将特定离子引入细胞内的蛋白。例如，钙离子通道(Ca channel)、铁离子通道(Fe channel)等均可介导镉的进入。离子通道的开放状态一般受到不同的信号调控[58]。例如，激素(如赤霉素、乙烯)、胁迫信号(如盐、干旱、低温)等均能影响离子通道的活性，从而影响镉的吸收。钙离子通道作为信号分子，钙在植物中发挥着重要的调控作用。

一些研究表明，钙离子通道在植物对镉的响应中也发挥着一定的作用，例如一个研究发现在拟南芥中，钙离子通道 CNGC1 在镉胁迫下被激活，从而介导了钙的内流和氧化状态[59]。铁离子通道在植物铁代谢调节中发挥着重要的作用。Wu 等人(2021)研究表明，铁离子通道 IRT1 也能参与到镉的吸收和积累中，进而影响植物的铁代谢调节[60]。钾在植物中广泛存在并发挥着很多重要的生理作用。一项研究表明，在油菜素甾醇生物合成中，钾离子通道 AKT1 通过介导外源钾的吸收而降低了植物对镉毒性的敏感性[61]。

未来的研究可以关注新型离子通道的发现和应用，例如与钙离子通道 CNGC、铁离子通道 IRT 类似的 MATE (Multidrug and toxic compound extrusion)家族蛋白，在植物中可能发挥着重要的调控作用。此外，

还可以结合生物信息学和分子模拟等技术手段, 预测和研发出具有特定功能和特异性的离子通道蛋白分子。

### 3) 供能型转运蛋白

供能型转运蛋白是利用 ATP 提供能源的膜蛋白, 它们能够识别和结合特定的物质, 通过跨过细胞膜将其从一个侧面转移到另一个侧面。供能型转运蛋白包括铜转运蛋白(COPT)家族、铁调节蛋白(IRT)家族等, 这些转运蛋白对镉的吸收和积累也有一定的作用。例如铁调节蛋白家族成员 IRT1、IRT2 和 IRT3 在植物中参与了铁离子的摄取和分配, 同时也能以不同程度介导其他金属元素的吸收。

Wu 等人(2021)研究发现, 在拟南芥中, IRT1 也能参与到镉的吸收中[60]。铜转运蛋白 COPT1 参与了植物中铜离子的转运和积累[62]。一些研究表明, COPT1 也可能参与到镉的吸收中, 从而影响植物对铜的响应[62]。锌转运蛋白 ZIP1 可以转运锌离子, 也被认为参与了其他金属元素的吸收。研究发现在拟南芥根系中, 镉的积累与 ZIP1 的表达和氧化状态相关[63]。

结合高通量筛选技术和质谱分析等方法, 是接下来探索具有高效、低成本和环境友好的供能型转运蛋白的先进手段, 例如利用自然界中存在的其他生物体内的转运蛋白来替代或增强植物自身的转运蛋白数量和活性。也可以结合基因编辑技术和表观遗传学(epigenetics)等手段, 调节供能型转运蛋白在植物中的表达和修饰, 以实现有毒金属元素的精准控制。

综上, 植物通过吸收土壤中的镉离子来积累镉, 而根系吸收是其中主要途径之一。镉进入植物根系的途径包括非代谢转运通道、离子通道和供能型转运蛋白。这三种途径的重要性和在不同植物物种内的表现可能存在差异, 需要进一步深入研究。

#### 4.1.2. 镉进入根系的调控

植物根系对于镉的吸收和转运起着重要的作用, 其中包括 1) 植物根系表面的吸附和解吸; 2) 离子通道和非特异性通道的调控; 3) 供能型转运蛋白的调控等方面。这些调控模式都与多种信号通路紧密相关, 包括激素信号、胁迫信号、环境信号等。

##### 1) 植物根系表面的吸附和解吸

植物根系表面的有机质、微生物和矿物质等能够通过吸附作用将镉离子限制在根系表面[64], 形成一个保护层, 防止其进入植物细胞; 同时, 一些有机质(如腐殖酸)也能够解吸被吸附的铁、锰等金属离子, 使这些离子不再与镉离子竞争, 减少镉的吸收。此外, 植物根系表面的 pH 值、氧化还原状态、分子量、孔隙度等也能影响根表面镉的吸附和解吸[65]。

有机质的吸附作用: 一些具有高度吸附能力的有机物质如腐殖酸、生物酶素等可以在根系表面形成保护铁壳, 限制镉进入植物。Ondrasek 等人(2020)研究表明, 萝卜根系表面存在的腐殖酸类分子可显著影响镉的吸收和转运[66] [67]。根系表面 pH 值: 改变根系表面的 pH 值也可以影响植物对镉的吸收。例如将水稻根系表面 pH 调节至 7~8 范围内, 可显著减少根系内的镉含量[68]。微生物的共生作用: 一些微生物与植物根系共生可以通过吸附或解吸铁离子等方式减少镉的吸收。如拟南芥根系与土壤细菌 *Pseudomonas putida* UWC1 共生可以促进根系表面腐殖酸类分子的释放, 从而阻碍镉的进入[69]。

建议更深入地探究植物根系表面与微生物的互作关系以及相关的调节机制, 通过优化调节植物与土壤微生物的相互作用, 来提高对重金属等环境污染物质的净化能力。此外, 基于近年来对植物根系中吸附解吸过程的认识, 可以进一步利用基因编辑技术等手段来调控相关基因的表达, 从而有效提高抗重金属的植物品种的筛选效率和应用范围。

##### 2) 离子通道和非特异性通道的调控

离子通道是植物体内用于控制阳离子进出的主要途径之一, 而非特异性通道可以通过通透多种阳离

子实现高通量的转运。赤霉素、乙烯等激素能够促进钾离子通道 KAT1 的开放,从而增加植物根系吸收镉离子的数量;盐、干旱等胁迫信号则可促进钙离子渗入细胞,刺激植物根系对镉的吸收。此外,一些非特异性通道蛋白如 PKC1 和 NSCC,也能够被钙、铵、钾等离子调控,影响植物对镉的吸收。

例如 Zhou 等人(2021)研究表明,脱落酸和其他激素可以促进植物根系中的 KAT1 通道的开放状态,增加植物根系对镉的吸收[70] [71]。使用 ABA 胁迫处理可显著降低不同种类的拟南芥幼苗对镉的吸收,同时抑制 KAT1 通道的活性[70]。研究发现,盐、干旱等胁迫因子可以刺激植物根系内钙离子通道的活性,从而增强植物对镉的吸收。一项研究发现,施加 NaCl 和 CdCl 后枸杞根系内 Ca 流量和 Ca 依赖性的 K 通道活性均上升,同时导致根系内铜的吸收增加[72] [73]。研究发现,钙、铵、钾等阳离子可以激活非特异性阳离子通道 NSCC,从而增强植物对镉的吸收。如使用钙离子通道抑制剂(Zhang 等人, 2023)可以明显抑制植物对镉的吸收[74]。

探究离子通道和非特异性通道在植物环境适应和胁迫响应方面的作用机制,并进一步研究其受到激素和其他信号分子的调控方式。基于这些研究成果,进一步通过利用遗传、分子等方法,研发出新型的植物品种,以提高植物对不良环境因子的适应能力及对污染物质的吸收、转运和积累能力。

### 3) 供能型转运蛋白的调控

供能型转运蛋白是植物体内将无法通过被动扩散进行转运的阳离子(如 Fe、Zn 等)进行主动转运的主要途径。激素信号能够通过激活转录因子,诱导 IRT1 家族成员、ZIP (Metal Tolerance Protein)家族成员等转运蛋白的表达和活性上调,并增强镉的转运和分配能力;而环境因素如水分缺乏、高渗透压等会引起植物根系释放赖氨酸及其代谢产物,从而诱导 OsMTP1 等蛋白的表达和功能增强,降低植物根系中的镉积累[75]。此外,锌指蛋白 ZAT6 等基因表达调控因子也能够直接或间接地调控转运蛋白的表达和活性[76]。

植物中的 IRT1 是一种感知铁缺乏和主动运载离子的重要转运蛋白。研究表明,激素也能通过调节 IRT1 的表达和活性影响植物根系对镉的吸收。Wu 等人(2021)发现使用激素爆发处理可增强拟南芥 IRT1 的表达并提高叶片内镉和锌的含量[60] [77] [78] [79]。ZIP 家族成员也是一类参与植物正常发育和镉负载的重要蛋白,其表达和活性也受到激素的调控。例如使用赤霉素处理可以增加拟南芥 ZIP1、ZIP2、ZIP4、ZIP5、ZIP6 等转运蛋白的表达[80]。环境因素也能调节这些蛋白的表达和活性,从而影响植物根系对镉的吸收。研究发现,水分缺乏时拟南芥根系中 MTP (AtPDF2.5)表达显著上升,同时导致根系中镉的积累减少[81]。

随着现代生命科学技术的不断发展,可能会涌现出更多新的供能型转运蛋白和调控机制。基于对供能型转运蛋白的功能和分子调控机制的深入理解,通过遗传工程技术,创制出更具有高效去除重金属离子能力和快速植株成长的抗重金属植物品种。同时,还可以利用这些研究成果为全球环境污染治理提供新的思路。

需要指出的是,不同植物对于镉的吸收和耐受性存在较大差异,这与植物自身的遗传背景、生长环境、外界胁迫等因素密切相关。因此,在未来的研究中,需要更加深入地探索镉进入植物根系的调控机制,并开发出可行的技术手段和策略,以提高植物对镉的耐受性和适应性,从而保障食品安全和生态环境健康。

## 4.2. 镉转运蛋白家族和运输机制

镉阳离子的吸附和移动可以通过多种方式调控,如前面所述的离子通道、非特异性通道和供能型转运蛋白,以及植物根系表面的膜结构和带电体的活动,实现了吸收和解吸过程。因此,镉的运输机制涉及到多个方面,包括化学的、生物化学的、生理学的和分子遗传学的等。本文主要就 1) 镉转运蛋白家族



的分类和结构特点；2) 转运蛋白在植物对镉逆境的响应和调节机制；3) 转运蛋白家族在植物镉耐性筛选和土壤治理中的应用，三个方面进行综述。

#### 4.2.1. 镉转运蛋白家族的分类和结构特点

镉转运蛋白家族可分为耐镉转运蛋白(NRTs)、镉耐受蛋白(CR)、重金属 ATPase (HMA)、镉结合蛋白(MTP)等多种类。其中 NRT1.1 和 NRT1.2 两种耐镉转运蛋白是通过根部吸收镉的转运蛋白；CR3 是一种 MTP，在调节根系对 Cd 的响应中起着重要作用；HMA 顾名思义是通过运用 ATP 水解驱动来调控呈现重金属离子的跨膜运输；MTP 则通过协同作用来满足植物内部不同器官之间的 Cd 分配和储存需要。需要强调的是，镉转运蛋白家族并不存在单一的涉及镉运输的蛋白质，而是多个蛋白质共同作用完成对镉的转移。镉转运蛋白家族是植物吸收、运输、分配镉离子的重要调控机制[82]。

其中 OsIRT1 是水稻中一个重要的镉转运蛋白，已被证明对水稻根部 Cd 的吸收起着重要作用[83]。AtPDR8 则位于拟南芥细胞膜上，调节 Cd 在细胞内的分配，从而提高拟南芥对 Cd 的耐受性[84]。最后，OsHMA3 也是水稻中一个新的镉转运蛋白家族成员，能够促进 Cd 在植物体内的转移，并将其从根系统转移到叶片中，有望成为植物对于土壤中重金属污染的抵御新途径[85]。这些研究表明了植物在对抗 Cd 污染方面，以镉转运蛋白家族成员为主要机制之一。这些转运蛋白家族成员可以通过调节 Cd 的吸收、分配和运输来提高植物的耐受性和生长水平，从而为解决土壤 Cd 污染提供了新思路。

#### 4.2.2. 转运蛋白在植物对镉逆境的响应和调节机制

植物在受到污染源输入后，通过特定的转运蛋白家族来净化土壤和水体。具体而言，在根系区域，镉通过根毛吸附或非特异性通道转移到根部的表皮细胞中，由耐镉转运蛋白转移至内部，进而被 MTPs 和 CRs 进行分配和储存。植物对于环境中过量 Cd 的响应和调节与多种信号分子和调控因子相关联。例如，ABA (脱落酸)、脯氨酸和钙等信号分子以及 CDPK (镉/钙依赖性激酶)和 3'-phosphoadenosine-5'-phosphosulfate reductase (PAPRs)等调控因子，都能够参与 Cd 的响应和调节，从而促进植物对于 Cd 的吸收和分配。

水稻中的 OsHMA3 和 OsNRAMP5 等转运蛋白家族成员以及拟南芥中的 AtPAA1 都是植物对抗镉污染过程中的重要调节因子。研究表明，OsHMA3 促进了 Cd 在植物体内的转移，并将其从根系统转移到叶片中，提高植物对于土壤中镉污染的抵御能力[85]。OsNRAMP5 则增强了水稻对 Cd 的吸收和转运能力，与 Cd 诱导的基因表达和氮代谢有关[83]。AtHMA6/PAA1 则提高了拟南芥对 Cd 的耐受性，调节 Cd 在细胞内的分配，将其从根系转移至茎和叶子中，减轻 Cd 对根系的毒性[86]。这些研究表明，植物通过调节镉转运蛋白家族成员，在对抗镉污染的过程中起着重要作用。通过控制转运蛋白家族成员的表达水平，植物可以适应各种镉污染环境，从而提高其生存和生长能力。

#### 4.2.3. 转运蛋白家族在植物镉耐性筛选和土壤治理中的应用

为了提高植物对 Cd 的耐性并减少其对环境负面影响，近年来，利用基因工程技术对转运蛋白家族进行改良和调控，研发抗 Cd 性植物品种的研究正在广泛开展。例如，在 NRT1.1 上通过突变或表达调控，可以大幅度提高植物对 Cd 的耐受性[87] [88]。此外，将转运蛋白家族与其他功能基因进行组合，也能够构建出更具有针对性的抗 Cd 植物品种。例如，通过启动耐镉蛋白基因(NtSOD)的表达，与 CR3 的共同作用，可以提高植物对 Cd 的吸收能力并减少其在地上部分的积累[89]。转运蛋白家族在植物镉耐性筛选和土壤治理中的应用，近年来得到了广泛研究。研究表明，通过研究镉转运蛋白家族成员的表达水平，可以筛选出对镉污染具有高度耐性的植物品种。

以大豆为例，研究发现，利用转基因技术将拟南芥 AtHMA4 基因导入到大豆中，可以显著提高大豆



对于土壤中镉污染的修复能力[90]。Wu 等人(2020)利用 PGPB 通过诱导东南景天激素信号和侧根发育来促进 Cd 的积累[91], 从而减轻土壤镉污染程度。通过利用转基因反义 OsHMA3 基因的水稻植物组织培养技术, 成功将其植株用于治理镉污染[92]。利用镉转运蛋白家族中的 AtNramp6 基因进行转基因改造, 成功提高植物对镉污染的耐受性, 使得植物能够在缺氮条件下仍然有效地吸收和积累镉离子, 并排除其他重金属[93]。

这些例子显示出, 镉转运蛋白家族在植物对抗镉污染和土壤治理中发挥着重要作用。通过利用植物自身的治理能力, 结合转基因技术, 我们可以开发出具有高耐受性和高吸收能力的植物品种, 从而提高环境修复的效率并改善生态环境。

对于植物来说, 镉的吸附解吸和转运机制是复杂的, 其中涉及到多重蛋白质和信号调控。未来研究需要更深入地探究镉转运蛋白家族和运输机制在不同植物品种、不同环境胁迫下的变化, 进而在植物选育和土壤污染治理等方面提供更加有效的技术手段和策略。

### 4.3. 镉积累调控的基因网络

近年来, 关于植物镉积累调控的基因网络的研究逐渐成为了植物环境逆境适应性研究的热点之一。国内外的研究表明, 镉积累调控的基因网络涉及多个基因家族, 包括转运蛋白、转录因子、酶等。这些基因对于植物在 Cd 污染环境中的吸收、转运和积累起着重要的作用。

运用大规模高通量技术研究基因调控网络。随着高通量技术(如 RNA 测序、蛋白质组学和代谢组学)的快速发展, 我们可以对植物基因表达水平、蛋白质组成和代谢产物进行全面分析。这种综合性的研究方法可以帮助我们更全面地了解植物对镉的响应机制和调控网络, 同时, 镉积累调控基因网络可以帮助我们发现植物对镉污染产生反应的关键基因及其作用机制。通过对基因调控网络的研究, 可以发现一些与镉积累相关的基因、蛋白质或代谢途径, 了解植物在镉污染环境中的应答模式, 为制定合理的镉污染防治措施和恢复措施提供理论支持。近年来, 研究镉积累调控的基因网络方面取得了重要的成果。本文将近年来相关研究成果总结(表 3), 这些研究为深入理解植物对于重金属逆境的响应机制提供了新的视角, 并强调了基因调控在其中的关键性作用。

**Table 3.** Results of cadmium accumulation regulatory gene networks

**表 3.** 镉积累调控基因网络相关成果

序号	科研机构	国家	基因名称	基因类型	网络调控途径	发表期刊	参考文献
1	四川师范大学	中国	MYB75	转录因子	介导 ROS 稳态和转录调控协同调节植物镉耐受性	Plant Cell Reports	[94]
2	南京农业大学	中国	AtFC1	酶	AtFC1 赋予植物对镉毒性的耐受性	BMC Plant Biology	[95]
3	山东省农业科学院	中国	AGP30	-	新型 Cd 耐受基因, 根中表达, 受线粒体丙酮酸载体调控	Plant Signaling & Behavior	[96]
4	浙江农林大学	中国	miR156	小 RNA	miR156 通过调节 ROS 水平和 Cd 摄取/转运基因表达	Chemosphere	[97]
5	合肥工业大学	中国	MYB4	转录因子	MYB4-MAN3-甘露糖-MNB1 信号级联调节镉耐受性	PLoS Genetics	[98]
6	武汉大学	中国	WRKY13	转录因子	WRKY13 促进 d-半胱氨酸脱硫酶和硫化氢增强耐镉性	Plant Physiology	[99]
7	中国科学院	中国	MYB49	转录因子	R2R3 型 MYB 与 MYB49 互作正调节镉的积累	Plant Physiology	[100]

## Continued

8	University of Warsaw	波兰	AtHMA4	转运蛋白	调控拟南芥叶片内 Cd 浓度和转运	Journal of Experimental Botany	[101]
9	武汉大学	中国	CK2	蛋白激酶	CK2 $\beta$ 亚基 4 调控镉胁迫下拟南芥镉积累	Plant Physiology and Biochemistry	[102]
10	浙江大学	中国	HsfA1a	转录因子	HsfA1a 上调褪黑素生物合成, 赋予植物耐镉性	Journal of Pineal Research	[103]
11	中国计量大学	中国	miR166	小 RNA	miR166 调节靶基因 OsHB4 调节 Cd 积累和耐受性	Plant Physiology	[104]
12	北京林业大学	中国	PeANN1	转运蛋白	PeANN1 促进的 Cd 流入被 CaPC 抑制剂(GdCl <sub>3</sub> )显著抑制	Journal of Hazardous Materials	[105]
13	中国计量大学	中国	miR268	小 RNA	miR268 对 Cd 胁迫耐受性的负调节剂	Journal of Agricultural and Food Chemistry	[106]
14	合肥工业大学	中国	WRKY12	转录因子	WRKY12 靶向 GSH1 抑制 PC 合成负调节 Cd 积累和耐性	Plant Molecular Biology	[107]
15	河南农业大学	中国	APR2	酶	APR2 通过谷胱甘肽依赖途径正向调节镉耐受性	Ecotoxicology and Environmental Safety	[108]
16	首都师范大学	中国	PvERF15	转录因子	PvERF15/PvMTF-1 形成 Cd 胁迫应激转录调控途径	Plant Physiology	[109]
17	四川大学	中国	CIPK11	蛋白激酶	CIPK11 通过 ABA 信号通路正调控 Cd 耐受性	Gene	[110]
18	广西大学	中国	OsABCC9	转运蛋白	OsABCC9 将 Cd 螯合到根液泡介导 Cd 耐受性和积累	Plant Science	[111]
19	中国科学院	中国	bHLH104	转录因子	bHLH104 在根中积累 Cd, 但在芽中降低 Cd 积累水平	Journal of Integrative Plant Biology	[112]
20	山东大学	中国	EIN3	酶	Cd 胁迫介导乙烯-EIN3-XTH33-LSU1 途径抑制根生长	Plant, Cell & Environment	[113]

本文总结了 30 个研究基因调控网络的交互数据库平台(表 4), 包括其名称、网址和主要功能。可以帮助探索植物中关于镉积累调控基因网络的机制。这些数据库提供了大量与基因表达和调控相关的信息, 如基因共表达网络、转录因子结合位点、转录调控因子靶基因网络以及蛋白质相互作用网络等, 这些信息可以被用来预测关键调节因子及其靶标基因, 同时也有利于绘制镉积累调控基因网络, 以揭示镉积累调控机制。此外, 这些数据库还提供了大量关于代谢通路、分子结构和物种间关系等方面的数据, 为研究镉积累调控基因网络提供进一步的支持。

对于研究镉积累调控基因网络具有非常高的先进性。这些数据库具有高度的可重复性和精准性, 可以避免研究结果产生的误差, 并增强研究结果的可信度。此外, 在不同的数据库之间进行综合分析, 可以有效地回答进一步的科学问题, 如镉积累调控网络的生物学功能和调控机制等。数据库支持数据挖掘和机器学习, 可以用来预测关键调节因子及其靶标基因, 进一步帮助揭示镉积累调控机制。通过高级算

法和多层次分析方法, 这些数据库可以有效地筛选和筛查基因, 为植物育种和农业生产提供可靠的技术支持和实现可持续发展的基础。因此, 这些数据库为研究和应用植物基因调控提供了先进的平台和工具, 并且在全球范围内吸引了越来越多的研究者的关注和使用。

**Table 4.** Studies 30 interaction platforms of gene regulatory networks

**表 4.** 研究基因调控网络的 30 个交互平台

序号	数据库名称	数据库类型	网址
1	Arabidopsis Co-expression Tool	模块化调控网络	<a href="http://act.yeastgenome.org/">http://act.yeastgenome.org/</a>
2	ATTED-II	基因共表达网络	<a href="https://atted.jp/">https://atted.jp/</a>
3	BarleyNet	大麦基因调控网络	<a href="http://barleynet.info/">http://barleynet.info/</a>
4	CISTROME	转录因子结合位点	<a href="http://cistrome.org/db/#/">http://cistrome.org/db/#/</a>
5	CRESS	能量诱导热休克网络	<a href="http://cress.salk.edu/">http://cress.salk.edu/</a>
6	DEGseq	差异表达基因	<a href="http://bioinfo.cau.edu.cn/degseq/">http://bioinfo.cau.edu.cn/degseq/</a>
7	EpiFactors	表观基因调控网络	<a href="http://epifactors.autosome.ru/index.html">http://epifactors.autosome.ru/index.html</a>
8	Epigenome Network	表观遗传基因调控网络	<a href="https://www.ncbi.nlm.nih.gov/geo/epigenomics/reports/">https://www.ncbi.nlm.nih.gov/geo/epigenomics/reports/</a>
9	FANTOM5	非编码 RNA 数据库	<a href="http://fantom.gsc.riken.jp/5/">http://fantom.gsc.riken.jp/5/</a>
10	FunCoup 3.0	转录因子、蛋白质互作网络	<a href="http://funcoup3.lumc.edu/">http://funcoup3.lumc.edu/</a>
11	GeneMANIA	基因和功能预测	<a href="http://genemania.org/">http://genemania.org/</a>
12	GTRD	转录调控因子数据库	<a href="http://gtrd.biouml.org">http://gtrd.biouml.org</a>
13	iRegulon	转录调控因子靶基因网络	<a href="http://iregulon.aertslab.org/">http://iregulon.aertslab.org/</a>
14	JASPAR	转录因子结合位点	<a href="http://jaspar2018.genereg.net/index.php">http://jaspar2018.genereg.net/index.php</a>
15	maize eFP Browser	玉米表达数据	<a href="https://bar.utoronto.ca/efp_maize/cgi-bin/efpWeb.cgi">https://bar.utoronto.ca/efp_maize/cgi-bin/efpWeb.cgi</a>
16	Maize Genetics and Genomics	玉米基因调控网络	<a href="https://www.maizegdb.org/">https://www.maizegdb.org/</a>
17	NetProphet	蛋白质相互作用网络	<a href="http://netprophet.org/about.html">http://netprophet.org/about.html</a>
18	PlantCARE	植物转录调控元件搜集	<a href="http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/">http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/</a>
19	PlantMetabolomics.net	植物代谢组学	<a href="http://www.plantmetabolomics.net/">http://www.plantmetabolomics.net/</a>
20	PlantRegMap	拟南芥基因调控网络	<a href="http://plantregmap.cbi.pku.edu.cn/">http://plantregmap.cbi.pku.edu.cn/</a>
21	REDfly	转录调控因子与启动子	<a href="http://redfly.ccr.buffalo.edu/index.php">http://redfly.ccr.buffalo.edu/index.php</a>
22	RegNetwork	基因调控网络	<a href="http://www.regnetworkweb.org/">http://www.regnetworkweb.org/</a>
23	SWISS-MODEL Repository	蛋白质结构预测和修正	<a href="https://swissmodel.expasy.org/repository">https://swissmodel.expasy.org/repository</a>
24	TcoF-DB	细胞周期基因调控	<a href="http://genome.jouy.inra.fr/tcof-db">http://genome.jouy.inra.fr/tcof-db</a>
25	TRED	转录调控因子数据库	<a href="http://cbrc.kaust.edu.sa/tred/">http://cbrc.kaust.edu.sa/tred/</a>
26	WikiPathways	生物通路数据	<a href="https://www.wikipathways.org/portal/search/">https://www.wikipathways.org/portal/search/</a>
27	YeastMine	酵母基因功能分析	<a href="http://yeastmine.yeastgenome.org:8080/yeastmine/">http://yeastmine.yeastgenome.org:8080/yeastmine/</a>
28	YPA	酵母转录组分析	<a href="https://ypa.ee.ncku.edu.tw/index.php">https://ypa.ee.ncku.edu.tw/index.php</a>
29	ZFIN	斑马鱼遗传资源库	<a href="https://zfin.org/">https://zfin.org/</a>
30	ZRT1	酿酒酵母锌离子转运蛋白	<a href="http://www.sb.cs.miyazaki-u.ac.jp/~biolinfo/zrt1db/">http://www.sb.cs.miyazaki-u.ac.jp/~biolinfo/zrt1db/</a>

## 5. 基因组学和基因编辑技术的应用

### 5.1. 如何鉴定和分析镉胁迫响应相关的基因家族和调控网络

植物对镉的毒性响应涉及复杂的生化通路和基因表达调控网络。通过基因组学技术，可以鉴定出一系列与镉响应相关的基因家族，进而找出其中起关键作用的基因。同时，还可以利用高通量测序等技术，分析这些基因在受到镉胁迫时的表达模式，以及基因调控网络的构建和信号传递机制。这些研究成果有助于深入了解植物如何适应重金属胁迫的过程，并为新型耐镉材料的研发提供关键支持。

### 5.2. 如何利用基因编辑技术改善植物对镉胁迫的抵抗力和适应能力

基因编辑技术是一种精准的基因操纵手段，可以通过针对目标基因的改造，增强植物对镉胁迫的适应能力。例如，通过改变植物对重金属的感知机制，实现镉离子在体内的转运和积累，从而减轻其对生长发育的影响。同时，还可以通过抑制或增强植物内部与镉相关的代谢通路或信号传递途径，改善植物的镉耐受性和适应能力。这些改造有望为植物重金属耐受性研究提供新思路和方法，也为农业生产和生态保护带来更好的前景。

### 5.3. 如何提高基因组编辑的效率和准确性，以更好地促进新型耐镉材料的开发

基因组编辑技术近年来得到了快速发展，但其技术效率和精度仍是制约其广泛应用的关键问题。因此，通过改进编辑酶的构建和改造等手段，可以提高编辑效率和准确性，从而更好地实现镉耐受性基因的精准调控。此外，也可以结合其他技术，如激素调控和代谢物组学技术等，筛选出更具针对性的编辑靶点，以实现更有效的功能改造，并加速新型耐镉材料的研发和应用。

### 5.4. 如何确保基因编辑技术在安全性、可持续性和道德规范等方面符合科学规律

基因编辑技术涉及到生命科学领域的基础研究和应用，其安全性、可持续性和道德规范等问题需要得到充分重视和规范。在使用基因编辑技术时，应严格遵守相关法律法规和伦理标准，确保任何对生物体的改造都不会对人类、动物和环境造成伤害。同时，还应注意基因编辑技术在实施过程中可能存在的不确定性和偏差，以提高编辑技术的安全性和可靠性。

### 5.5. 如何使基因组学和基因编辑技术更好地服务于农业生产和环境保护

基因组学和基因编辑技术为植物重金属耐受性研究和新型耐镉材料开发提供了有力支持，同时也促进了农业生产和环境保护的发展。因此，需要进一步加强各学科领域之间的交流与合作，共同探讨利用基因组学和基因编辑技术改善植物耐镉性的具体方案和策略，并推进利用这些技术在农业、环保等领域的应用，不断扩大其社会效益和实际应用价值。

## 6. 总结

植物镉耐受性研究是现代农业和环境保护领域的重要研究方向之一。基因组学和基因编辑技术的出现，为植物镉耐受性研究提供了新的途径和方法。近年来，针对镉胁迫应答机制的研究取得了长足的进展，揭示了许多基因家族和调控网络与植物对镉生理生化反应相关联，并且探究了植物镉耐受性形成机制的分子水平。

此外，基因编辑技术在植物重金属耐性改良方面也取得了突破性进展，通过针对关键基因的精准调控和改造，成功提高了植物对镉的耐受性并减轻了其对生长发育的不利影响。

随着这些研究的深入推进，我们将有望于更好地理解植物对镉毒性的响应机制，为实现精准修复污



染土壤、开发新型耐镉材料等目标奠定基础。同时，还需要注意基因编辑技术的安全性、可持续性和道德规范等问题，确保其在实施中不会对人类、动植物和环境造成伤害。拓展植物镉耐受性研究如何更好地服务于农业生产和环境保护，这是我们未来研究的重点和方向。

## 致 谢

感谢贵州省科学技术协会项目(Z2022403)的资助，这将为我们的研究提供有力的支持。我们将继续努力，深入探索植物镉耐受性机制和基因编辑技术等新技术，为农业生产和环境保护做出更大的贡献。

## 基金项目

贵州省科学技术协会项目：贵州遵义辣椒科技小院建设(Z2022403)。

## 参考文献

- [1] 田禹璐, 朱宏. 重金属镉对植物胁迫的研究进展[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 2015, 31(2): 149-153.
- [2] 陈亚奎, 葛登文, 卢滇楠. 镉污染土壤的植物修复技术[J]. 环境生态学, 2020, 2(9): 92-98.
- [3] 高培露. 农田重金属污染现状及修复研究进展[J]. 化工管理, 2020(30): 18-19, 22.
- [4] 吴江. 农田污染土壤治理及安全利用[J]. 中国资源综合利用, 2021, 39(1): 76-78.
- [5] 孟龙, 黄涂海, 陈睿, 等. 镉污染农田土壤安全利用策略及其思考[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2019, 45(3): 263-271.
- [6] Genchi, G., Sinicropi, M.S., Lauria, G., Carocci, A. and Catalano, A. (2020) The Effects of Cadmium Toxicity. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, **17**, Article No. 3782. <https://doi.org/10.3390/ijerph17113782>
- [7] 王赛怡, 王逸君, 赵亚洲, 侯燕琪. 土壤重金属污染及其植物修复研究进展[J]. 农学学报, 2023, 13(2): 20-23.
- [8] 司亮. 转基因植物对土壤中重金属污染修复的应用[J]. 中国林副特产, 2023(1): 75-77.
- [9] 李倩. 番茄 SIJMJ18 和 SIJMJ23 基因在抗重金属镉胁迫中的功能研究[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2022.
- [10] Sharma, A., Kapoor, D., Gautam, S., *et al.* (2022) Heavy Metal Induced Regulation of Plant Biology: Recent Insights. *Physiologia Plantarum*, **174**, e13688. <https://doi.org/10.1111/ppl.13688>
- [11] Li, S., Han, X., Lu, Z., *et al.* (2022) MAPK Cascades and Transcriptional Factors: Regulation of Heavy Metal Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, **23**, Article No. 4463. <https://doi.org/10.3390/ijms23084463>
- [12] Zhao, R., Yin, K. and Chen, S. (2022) Hydrogen Sulphide Signalling in Plant Response to Abiotic Stress. *Plant Biology*, **24**, 523-531. <https://doi.org/10.1111/plb.13367>
- [13] Wu, D., He, G., Tian, W., *et al.* (2021) OPT Gene Family Analysis of Potato (*Solanum tuberosum*) Responding to Heavy Metal Stress: Comparative Omics and CO-Expression Networks Revealed the Underlying Core Templates and Specific Response Patterns. *International Journal of Biological Macromolecules*, **188**, 892-903. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2021.07.183>
- [14] Li, D., He, G., Tian, W., *et al.* (2021) Comparative and Systematic Omics Revealed Low Cd Accumulation of Potato *StMTP9* in Yeast: Suggesting a New Mechanism for Heavy Metal Detoxification. *International Journal of Molecular Sciences*, **22**, Article No. 10478. <https://doi.org/10.3390/ijms221910478>
- [15] 龙思斯. 不同镉来源方式对水稻中镉的吸收与原位阻控剂的研究[D]: [硕士学位论文]. 长沙: 湖南农业大学, 2016.
- [16] 陈宝玉, 王洪君, 曹铁华, 等. 不同磷肥浓度下土壤-水稻系统重金属的时空累积特征[J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(12): 2274-2280.
- [17] Zheng, X., Zou, D., Wu, Q., *et al.* (2022) Review on Fate and Bioavailability of Heavy Metals during Anaerobic Digestion and Composting of Animal Manure. *Waste Management*, **150**, 75-89. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2022.06.033>
- [18] Hu, J., Chen, G., Xu, K. and Wang, J. (2022) Cadmium in Cereal Crops: Uptake and Transport Mechanisms and Minimizing Strategies. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **70**, 5961-5974.

- <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c07896>
- [19] Tao, J. and Lu, L. (2022) Advances in Genes-Encoding Transporters for Cadmium Uptake, Translocation, and Accumulation in Plants. *Toxics*, **10**, Article No. 411. <https://doi.org/10.3390/toxics10080411>
- [20] Yang, Y., Xiong, J., Tao, L., *et al.* (2020) Regulatory Mechanisms of Nitrogen (N) on Cadmium (Cd) Uptake and Accumulation in Plants: A Review. *Science of the Total Environment*, **708**, Article ID: 135186. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135186>
- [21] 毛旭, 付天岭, 何腾兵, 等. 苦荞低镉积累品种筛选及富集转运特征分析[J]. 地球与环境, 2022, 50(1): 103-109.
- [22] 潘攀, 刘贝贝, 吴琳, 等. 香蕉对砷镉铅的富集转运特征及土壤重金属安全阈值[J]. 热带作物学报, 2021, 42(1): 267-274.
- [23] 刘德良, 朱芹. 粤东北银铈矿区周边土壤 Cd 污染及沙田柚、香蕉的富集特征[J]. 衡阳师范学院学报, 2021, 42(6): 75-79.
- [24] 陈晓燕. 不同品种白菜对黄壤镉的富集特征及其安全生产阈值研究[D]: [硕士学位论文]. 贵阳: 贵州大学, 2019.
- [25] 陈辰, 朱园辰, 喇乐鹏, 等. 典型黑土环境下的高、低镉积累白菜品种筛选及耐性比较[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(3): 462-472.
- [26] 田效琴, 李卓, 刘永红. 成都平原农田镉污染情况及油菜镉吸收特征[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(3): 496-506.
- [27] 卞建林, 郭俊梅, 王学东, 等. 两种不同镉富集能力油菜品种耐性机制[J]. 环境科学, 2020, 41(2): 970-978.
- [28] 张福顺, 刘威. 重金属镉对甜菜中几种微量元素吸收的影响特点[J]. 中国农学通报, 2017, 33(19): 29-33.
- [29] 郭晓静, 胡承孝, 赵小虎, 等. 不同种植模式下蔬菜吸收积累镉的差异[J]. 浙江农业学报, 2015, 27(8): 1387-1393.
- [30] 郭晓静. 镉污染土壤上六种种植模式蔬菜产量和镉积累的差异[D]: [硕士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- [31] 叶亦心. 马铃薯品种与器官镉积累差异的生理和分子机制研究[D]: [博士学位论文]. 长沙: 湖南农业大学, 2021.
- [32] 白荣辉. 不同水稻品种稻谷对土壤中镉富集特性初探[J]. 福建农业科技, 2021, 52(3): 28-31.
- [33] 常海伟, 桂娟, 黎红亮. 土壤-水稻系统镉迁移富集影响因素研究进展[J]. 环境科学与技术, 2022, 45(S1): 282-295.
- [34] 游梦, 邹茸, 王丽, 等. 不同富集植物与小麦间作对镉吸收转运的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2022(4): 201-208.
- [35] 符云聪, 朱晓龙, 袁鑫, 等. 小麦对镉的吸收、富集及其镉污染预测研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(6): 37-41.
- [36] 潘慧. 不同类型大豆品种镉吸收积累特点和转运机理的研究[D]: [硕士学位论文]. 扬州: 扬州大学, 2016.
- [37] 王飞, 王建国, 刘登望, 等. 不同花生品种对稻田镉富集及转运的研究[J]. 中国油料作物学报, 2019, 41(4): 568-576.
- [38] 陆紫微. 花生吸收和转运镉的生理机制[D]: [硕士学位论文]. 淮北: 淮北师范大学, 2014.
- [39] 张才灵, 罗楠, 智霞, 等. 香蕉皮和香蕉叶对重金属  $Cd^{2+}$  离子的吸附性能研究[J]. 广州化工, 2013, 41(14): 52-55.
- [40] 李鸿, 甘志勇. 多因子系数法用于广西水稻田土壤镉危害风险评价[J]. 农业研究与应用, 2021, 34(1): 53-58.
- [41] Ismael, M.A., Elyamine, A.M., Moussa, M.G., *et al.* (2019) Cadmium in Plants: Uptake, Toxicity, and Its Interactions with Selenium Fertilizers. *Metallomics*, **11**, 255-277. <https://doi.org/10.1039/C8MT00247A>
- [42] Gu, Q., Wang, C., Xiao, Q., Chen, Z. and Han, Y. (2021) Melatonin Confers Plant Cadmium Tolerance: An Update. *International Journal of Molecular Sciences*, **22**, Article No. 11704. <https://doi.org/10.3390/ijms222111704>
- [43] Wang, H., Cao, Q., Zhao, Q., Arfan, M. and Liu, W. (2020) Mechanisms Used by DNA MMR System to Cope with Cadmium-Induced DNA Damage in Plants. *Chemosphere*, **246**, Article ID: 125614. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125614>
- [44] Li, Y., Rahman, S.U., Qiu, Z., *et al.* (2023) Toxic Effects of Cadmium on the Physiological and Biochemical Attributes of Plants, and Phytoremediation Strategies: A Review. *Environmental Pollution*, **325**, Article ID: 121433. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.121433>
- [45] Raza, A., Habib, M., Kakavand, S.N., *et al.* (2020) Phytoremediation of Cadmium: Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms. *Biology*, **9**, Article No. 177. <https://doi.org/10.3390/biology9070177>
- [46] 李德明, 朱祝军. 镉对植物光合作用的影响[J]. 广东微量元素科学, 2005, 12(5): 61-65.
- [47] Shahid, M., Dumat, C., Khalid, S., Niazi, N.K. and Antunes, P.M.C. (2016) Cadmium Bioavailability, Uptake, Toxici-

- ty and Detoxification in Soil-Plant System. In: de Voogt, P., Ed., *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, Vol. 241, Springer, Cham, 73-137. [https://doi.org/10.1007/398\\_2016\\_8](https://doi.org/10.1007/398_2016_8)
- [48] Podar, D. and Maathuis, F.J.M. (2022) The Role of Roots and Rhizosphere in Providing Tolerance to Toxic Metals and Metalloids. *Plant, Cell & Environment*, **45**, 719-736. <https://doi.org/10.1111/pce.14188>
- [49] Asgher, M., Khan, M.I.R., Anjum, N.A. and Khan, N.A. (2015) Minimising Toxicity of Cadmium in Plants—Role of Plant Growth Regulators. *Protoplasma*, **252**, 399-413. <https://doi.org/10.1007/s00709-014-0710-4>
- [50] Chmielowska-Bąk, J., Gzyl, J., Rucińska-Sobkowiak, R., Arasimowicz-Jelonek, M. and Deckert, J. (2014) The New Insights into Cadmium Sensing. *Frontiers in Plant Science*, **5**, Article 245. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00245>
- [51] Zhang, H. and Reynolds, M. (2019) Cadmium Exposure in Living Organisms: A Short Review. *Science of the Total Environment*, **678**, 761-767. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.395>
- [52] Filipič, M. (2012) Mechanisms of Cadmium Induced Genomic Instability. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, **733**, 69-77. <https://doi.org/10.1016/j.mrfmmm.2011.09.002>
- [53] Yang, G.-L., Zheng, M.-M., Tan, A.-J., et al. (2021) Research on the Mechanisms of Plant Enrichment and Detoxification of Cadmium. *Biology*, **10**, Article No. 544. <https://doi.org/10.3390/biology10060544>
- [54] Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D.-T., et al. (2015) Aquaporins in Plants. *Physiological Reviews*, **95**, 1321-1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
- [55] Byrt, C.S., Zhao, M., Kourghi, M., et al. (2017) Non-Selective Cation Channel Activity of Aquaporin AtPIP2;1 Regulated by Ca<sup>2+</sup> and pH. *Plant, Cell & Environment*, **40**, 802-815. <https://doi.org/10.1111/pce.12832>
- [56] Han, X., Zhang, C., Wang, C., Huang, Y. and Liu, Z. (2019) Gadolinium Inhibits Cadmium Transport by Blocking Non-Selective Cation Channels in Rice Seedlings. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **179**, 160-166. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.04.057>
- [57] Gao, L.J., Liu, X.P., Gao, K.K., et al. (2023) ART1 and Putrescine Contribute to Rice Aluminum Resistance via OsMYB30 in Cell Wall Modification. *Journal of Integrative Plant Biology*, **65**, 934-949. <https://doi.org/10.1111/jipb.13429>
- [58] Ward, J.M., Mäser, P. and Schroeder, J.I. (2009) Plant Ion Channels: Gene Families, Physiology, and Functional Genomics Analyses. *Annual Review of Physiology*, **71**, 59-82. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.010908.163204>
- [59] Modareszadeh, M., Bahmani, R., Kim, D. and Hwang, S. (2021) CAX3 (Cation/Proton Exchanger) Mediates a Cd Tolerance by Decreasing ROS through Ca Elevation in Arabidopsis. *Plant Molecular Biology*, **105**, 115-132. <https://doi.org/10.1007/s11103-020-01072-1>
- [60] Wu, X., Su, N., Yue, X., et al. (2021) IRT1 and ZIP2 Were Involved in Exogenous Hydrogen-Rich Water-Reduced Cadmium Accumulation in *Brassica chinensis* and *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Hazardous Materials*, **407**, Article ID: 124599. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124599>
- [61] Lu, Y., Yu, M., Jia, Y., et al. (2022) Structural Basis for the Activity Regulation of a Potassium Channel AKT1 from Arabidopsis. *Nature Communications*, **13**, Article No. 5682. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-33420-8>
- [62] Gayomba, S.R., Jung, H.-I., Yan, J., et al. (2013) The CTR/COPT-Dependent Copper Uptake and SPL7-Dependent Copper Deficiency Responses Are Required for Basal Cadmium Tolerance in *A. thaliana*. *Metallomics*, **5**, 1262-1275. <https://doi.org/10.1039/c3mt00111c>
- [63] Meng, Y., Huang, J., Jing, H., et al. (2022) Exogenous Abscisic Acid Alleviates Cd Toxicity in *Arabidopsis thaliana* by Inhibiting Cd Uptake, Translocation and Accumulation, and Promoting Cd Chelation and Efflux. *Plant Science*, **325**, Article ID: 111464. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111464>
- [64] 牛力华. 植物根部对重金属固着作用的研究[D]: [硕士学位论文]. 天津: 天津理工大学, 2012.
- [65] 杜倩. 植物对镉、铜、锌、镍的固着作用研究[D]: [硕士学位论文]. 天津: 天津理工大学, 2014.
- [66] Ondrasek, G., Romić, D., Tanaskovik, V., et al. (2022) Humates Mitigate Cd Uptake in the Absence of NaCl Salinity, but Combined Application of Humates and NaCl Enhances Cd Mobility & Phyto-Accumulation. *Science of the Total Environment*, **847**, Article ID: 157649. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157649>
- [67] Ondrasek, G., Romic, D. and Rengel, Z. (2020) Interactions of Humates and Chlorides with Cadmium Drive Soil Cadmium Chemistry and Uptake by Radish Cultivars. *Science of the Total Environment*, **702**, Article ID: 134887. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134887>
- [68] 张硕. 根际阴离子背景、pH 值以及钙、钾离子浓度对水稻根系镉吸收和转运的效应分析[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2020.
- [69] Qu, C., Chen, J., Mortimer, M., et al. (2022) Humic Acids Restrict the Transformation and the Stabilization of Cd by Iron (Hydr)Oxides. *Journal of Hazardous Materials*, **430**, Article ID: 128365. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.128365>

- [70] Zhou, Y., Assmann, S.M. and Jegla, T. (2021) External  $\text{Cd}^{2+}$  and Protons Activate the Hyperpolarization-Gated  $\text{K}^+$  Channel KAT1 at the Voltage Sensor. *Journal of General Physiology*, **153**, e202012647. <https://doi.org/10.1085/jgp.202012647>
- [71] Sutter, J.-U., Sieben, C., Hartel, A., et al. (2007) Abscisic Acid Triggers the Endocytosis of the Arabidopsis KAT1  $\text{K}^+$  Channel and Its Recycling to the Plasma Membrane. *Current Biology*, **17**, 1396-1402. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.07.020>
- [72] 魏佳, Tiika Richard John, 段慧荣, 等. NaCl 胁迫下黑果枸杞幼苗生长及  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  吸收与分配的变化[J]. 西北农业学报, 2022, 31(2): 193-201.
- [73] Li, Y., Azeem, M., Luo, Y., et al. (2022) Phosphate Capture from Biogas Slurry with Magnesium-Doped Biochar Composite Derived from *Lycium chinensis* Branch Filings: Performance, Mechanism, and Effect of Coexisting Ions. *Environmental Science and Pollution Research*, **29**, 84873-84885. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-21625-9>
- [74] Zhang, Y., Wang, Z., Liu, Y., et al. (2023) Plasma Membrane-Associated Calcium Signaling Modulates Cadmium Transport. *New Phytologist*, **238**, 313-331. <https://doi.org/10.1111/nph.18698>
- [75] Menguer, P.K., Farthing, E., Peaston, K.A., et al. (2013) Functional Analysis of the Rice Vacuolar Zinc Transporter OsMTP1. *Journal of Experimental Botany*, **64**, 2871-2883. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert136>
- [76] Chen, J., Yang, L., Yan, X., et al. (2016) Zinc-Finger Transcription Factor ZAT6 Positively Regulates Cadmium Tolerance through the Glutathione-Dependent Pathway in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **171**, 707-719. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01882>
- [77] Vert, G., Grotz, N., Dédaldéchamp, F., et al. (2021) CORRECTION: IRT1, an Arabidopsis Transporter Essential for Iron Uptake from the Soil and for Plant Growth. *Plant Cell*, **33**, 439-440. <https://doi.org/10.1093/plcell/koaa033>
- [78] Quintana, J., Bernal, M., Scholle, M., et al. (2022) Root-to-Shoot Iron Partitioning in Arabidopsis Requires IRON-REGULATED TRANSPORTER1 (IRT1) Protein but Not Its Iron(II) Transport Function. *The Plant Journal*, **109**, 992-1013. <https://doi.org/10.1111/tpj.15611>
- [79] Abuzeineh, A., Vert, G. and Zelazny, E. (2022) Birth, Life and Death of the Arabidopsis IRT1 Iron Transporter: The Role of Close Friends and Foes. *Planta*, **256**, Article No. 112. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-04018-7>
- [80] Zheng, X., Chen, L. and Li, X. (2018) Arabidopsis and Rice Showed a Distinct Pattern in ZIPs Genes Expression Profile in Response to Cd Stress. *Botanical Studies*, **59**, Article No. 22. <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0238-6>
- [81] Luo, J.-S., Yang, Y., Gu, T., Wu, Z. and Zhang, Z. (2019) The Arabidopsis Defensin Gene *AtPDF2.5* Mediates Cadmium Tolerance and Accumulation. *Plant, Cell & Environment*, **42**, 2681-2695. <https://doi.org/10.1111/pce.13592>
- [82] Li, D., He, T., Saleem, M. and He, G. (2022) Metalloprotein-Specific or Critical Amino Acid Residues: Perspectives on Plant-Precise Detoxification and Recognition Mechanisms under Cadmium Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, **23**, Article No. 1734. <https://doi.org/10.3390/ijms23031734>
- [83] Zhang, J., Zhu, Y., Yu, L., et al. (2022) Research Advances in Cadmium Uptake, Transport and Resistance in Rice (*Oryza sativa* L.). *Cells*, **11**, Article No. 569. <https://doi.org/10.3390/cells11030569>
- [84] Sheng, Y., Yan, X., Huang, 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>
- [85] Takahashi, R., Ito, M. and Kawamoto, T. (2021) The Road to Practical Application of Cadmium Phytoremediation Using Rice. *Plants*, **10**, Article No. 1926. <https://doi.org/10.3390/plants10091926>
- [86] Wong, C.K.E. and Cobbett, C.S. (2009) HMA P-Type ATPases Are the Major Mechanism for Root-to-Shoot Cd Translocation in Arabidopsis thaliana. *New Phytologist*, **181**, 71-78. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02638.x>
- [87] Fang, X.Z., Fang, S.Q., Ye, Z.Q., et al. (2021) NRT1.1 Dual-Affinity Nitrate Transport/Signalling and Its Roles in Plant Abiotic Stress Resistance. *Frontiers in Plant Science*, **12**, Article 715694. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.715694>
- [88] Jian, S., Luo, J., Liao, Q., et al. (2019) NRT1.1 Regulates Nitrate Allocation and Cadmium Tolerance in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, **10**, Article 384. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00384>
- [89] Fasani, E., Manara, A., Martini, F., Furini, A., and DalCorso, G. (2018) The Potential of Genetic Engineering of Plants for the Remediation of Soils Contaminated with Heavy Metals. *Plant, Cell & Environment*, **41**, 1201-1232. <https://doi.org/10.1111/pce.12963>
- [90] Rai, P.K., Kim, K.-H., Lee, S.S. and Lee, J.-H. (2020) Molecular Mechanisms in Phytoremediation of Environmental Contaminants and Prospects of Engineered Transgenic Plants/Microbes. *Science of the Total Environment*, **705**, Article ID: 135858. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135858>
- [91] Wu, Y., Ma, L., Liu, Q., et al. (2020) The Plant-Growth Promoting Bacteria Promote Cadmium Uptake by Inducing a



- Hormonal Crosstalk and Lateral Root Formation in a Hyperaccumulator Plant *Sedum alfredii*. *Journal of Hazardous Materials*, **395**, Article ID: 122661. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.122661>
- [92] Zhang, L., Gao, C., Chen, C., *et al.* (2020) Overexpression of Rice *OsHMA3* in Wheat Greatly Decreases Cadmium Accumulation in Wheat Grains. *Environmental Science & Technology*, **54**, 10100-10108. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c02877>
- [93] Lu, Z., Chen, S., Han, X., *et al.* (2020) A Single Amino Acid Change in Nramp6 from *Sedum Alfredii* Hance Affects Cadmium Accumulation. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article No. 3169. <https://doi.org/10.3390/ijms21093169>
- [94] Zheng, T., Lu, X., Yang, F. and Zhang, D. (2022) Synergetic Modulation of Plant Cadmium Tolerance via MYB75-Mediated ROS Homeostasis and Transcriptional Regulation. *Plant Cell Reports*, **41**, 1515-1530. <https://doi.org/10.1007/s00299-022-02871-0>
- [95] Song, J., Feng, S.J., Chen, J., Zhao, W.T. and Yang, Z.M. (2017) A Cadmium Stress-Responsive Gene *AtFC1* Confers Plant Tolerance to Cadmium Toxicity. *BMC Plant Biology*, **17**, Article No. 187. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1141-0>
- [96] Jing, Y., Shi, L., Li, X., Zheng, H. and He, L. (2019) *AGP30*: Cd Tolerance Related Gene Associate with Mitochondrial Pyruvate Carrier 1. *Plant Signaling & Behavior*, **14**, Article 1629269. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1629269>
- [97] Zhang, L., Ding, H., Jiang, H., *et al.* (2020) Regulation of Cadmium Tolerance and Accumulation by miR156 in *Arabidopsis*. *Chemosphere*, **242**, Article ID: 125168. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125168>
- [98] Yan, X., Huang, Y., Song, H., *et al.* (2021) A MYB4-MAN3-Mannose-MNB1 Signaling Cascade Regulates Cadmium Tolerance in *Arabidopsis*. *PLOS Genetics*, **17**, e1009636. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009636>
- [99] Zhang, Q., Cai, W., Ji, T.-T., *et al.* (2020) WRKY13 Enhances Cadmium Tolerance by Promoting *D-CYSTEINE DESULFHYDRASE* and Hydrogen Sulfide Production. *Plant Physiology*, **183**, 345-357. <https://doi.org/10.1104/pp.19.01504>
- [100] Zhang, P., Wang, R., Ju, Q., *et al.* (2019) The R2R3-MYB Transcription Factor MYB49 Regulates Cadmium Accumulation. *Plant Physiology*, **180**, 529-542. <https://doi.org/10.1104/pp.18.01380>
- [101] Barabasz, A., Klimecka, M., Kendziorek, M., *et al.* (2016) The Ratio of Zn to Cd Supply as a Determinant of Metal-Homeostasis Gene Expression in Tobacco and Its Modulation by Overexpressing the Metal exporter ATHMA4. *Journal of Experimental Botany*, **67**, 6201-6214. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw389>
- [102] Zhu, J., Wang, W.-S., Ma, D., *et al.* (2016) A Role for CK2  $\beta$  Subunit 4 in the Regulation of Plant Growth, Cadmium Accumulation and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> Content under Cadmium Stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology and Biochemistry*, **109**, 240-247. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.10.004>
- [103] Cai, S.-Y., Zhang, Y., Xu, Y.-P., *et al.* (2017) HsfA1a Upregulates Melatonin Biosynthesis to Confer Cadmium Tolerance in Tomato Plants. *Journal of Pineal Research*, **62**, e12387. <https://doi.org/10.1111/jpi.12387>
- [104] Ding, Y., Gong, S., Wang, Y., *et al.* (2018) MicroRNA166 Modulates Cadmium Tolerance and Accumulation in Rice. *Plant Physiology*, **177**, 1691-1703. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00485>
- [105] Zhang, Y., Sa, G., Zhang, Y., *et al.* (2021) *Populus euphratica* Annexin1 Facilitates Cadmium Enrichment in transgenic *Arabidopsis*. *Journal of Hazardous Materials*, **405**, Article ID: 124063. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124063>
- [106] Ding, Y., Wang, Y., Jiang, Z., *et al.* (2017) MicroRNA268 Overexpression Affects Rice Seedling Growth under Cadmium Stress. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **65**, 5860-5867. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b01164>
- [107] Han, Y., Fan, T., Zhu, X., *et al.* (2019) WRKY12 Represses GSH1 Expression to Negatively Regulate Cadmium Tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*, **99**, 149-159. <https://doi.org/10.1007/s11103-018-0809-7>
- [108] Xu, Z., Wang, M., Xu, D. and Xia, Z. (2020) The *Arabidopsis* APR2 Positively Regulates Cadmium Tolerance through Glutathione-Dependent Pathway. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **187**, Article ID: 109819. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109819>
- [109] Lin, T., Yang, W., Lu, W., Wang, Y. and Qi, X. (2017) Transcription Factors PvERF15 and PvMTF-1 Form a Cadmium Stress Transcriptional Pathway. *Plant Physiology*, **173**, 1565-1573. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01729>
- [110] Gu, S., Wang, X., Bai, J., *et al.* (2021) The Kinase CIPK11 Functions as a Positive Regulator in Cadmium Stress Response in *Arabidopsis*. *Gene*, **772**, Article ID: 145372. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2020.145372>
- [111] Yang, G., Fu, S., Huang, J., *et al.* (2021) The Tonoplast-Localized Transporter OsABCC9 Is Involved in Cadmium Tolerance and Accumulation in Rice. *Plant Science*, **307**, Article ID: 110894. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.110894>
- [112] Yao, X., Cai, Y., Yu, D. and Liang, G. (2018) BHLH104 Confers Tolerance to Cadmium stress in *Arabidopsis thaliana*.

- Journal of Integrative Plant Biology*, **60**, 691-702. <https://doi.org/10.1111/jipb.12658>
- [113] Kong, X., Li, C., Zhang, F., *et al.* (2018) Ethylene Promotes Cadmium-Induced Root Growth Inhibition through EIN3 Controlled *XTH33* and *LSU1* Expression in *Arabidopsis*. *Plant, Cell & Environment*, **41**, 2449-2462. <https://doi.org/10.1111/pce.13361>