

硅、磷配施对水稻镉吸收转运的影响及其机制

曹庭悦, 刘鸣达, 沃惜慧, 李军

引用本文:

曹庭悦, 刘鸣达, 沃惜慧, 等. 硅、磷配施对水稻镉吸收转运的影响及其机制[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(1): 37-44.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2019-0796>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

硅对镉胁迫条件下两个水稻品种镉亚细胞分布、非蛋白巯基物质含量的影响

李江遐, 张军, 马友华, 蔡慢弟, 高飞

农业环境科学学报. 2018, 37(6): 1066-1071 <https://doi.org/10.11654/jaes.2017-0928>

不同生育期施用硅肥对水稻吸收积累镉硅的影响

彭华, 田发祥, 魏维, 周宇健, 官迪, 柳赛花, 纪雄辉

农业环境科学学报. 2017, 36(6): 1027-1033 <https://doi.org/10.11654/jaes.2017-0288>

钾硅肥施用对水稻吸收铅、镉的影响

贾倩, 胡敏, 张洋洋, 孟远夺, 李小坤, 丛日环, 任涛

农业环境科学学报. 2015(12): 2245-2251 <https://doi.org/10.11654/jaes.2015.12.001>

镉胁迫下硅对水稻幼苗生长与生理响应的影响

李天哲, 陈爱婷, 李彩, 杨丹, 何娜, 刘鸣达

农业环境科学学报. 2018, 37(6): 1072-1078 <https://doi.org/10.11654/jaes.2017-1526>

稻田镉砷污染阻控原理与技术应用

于焕云, 崔江虎, 乔江涛, 刘传平, 李芳柏

农业环境科学学报. 2018, 37(7): 1418-1426 <https://doi.org/10.11654/jaes.2018-0730>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

曹庭悦, 刘鸣达, 沃惜慧, 等. 硅、磷配施对水稻镉吸收转运的影响及其机制[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(1): 37-44.

CAO Ting-yue, LIU Ming-da, WO Xi-hui, et al. Effects of combined application of silicon and phosphorus on cadmium uptake and transport in rice and its mechanisms[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2020, 39(1): 37-44.

硅、磷配施对水稻镉吸收转运的影响及其机制

曹庭悦, 刘鸣达, 沃惜慧, 李 军*

(沈阳农业大学土地与环境学院, 沈阳 110866)

摘要:为了探究硅、磷配施对水稻镉吸收、转运的影响及其调控机制,采用水培试验,以沈稻529为研究对象,在镉污染胁迫下,各施入4种浓度梯度的硅、磷处理,培养30 d后,取水稻样品对硅、磷施入后水稻生物量、地上部及地下部镉含量、根茎转移系数以及水稻镉转运相关基因表达进行比较分析。随着硅、磷的配合施入水稻生物量增加,当 $284\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 浓度的硅与 $180\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 浓度的磷配合施入时水稻地上部及地下部镉含量、根茎转移系数达到最低。随着硅、磷的施入,水稻*OsLCT1*和*LCD*基因表现出基因相对表达量下调的趋势,*OsNramp5*基因表现出基因相对表达量上调的趋势,且配合施入调控幅度大于单一元素施入调控幅度。硅、磷的施入可以促进镉胁迫下水稻的生长,并通过调控水稻中镉相关基因的表达来实现对水稻中镉吸收、转移的影响。

关键词:水稻;硅;磷;镉;基因相对表达量

中图分类号:X53 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2020)01-0037-08 doi:10.11654/jaes.2019-0796

Effects of combined application of silicon and phosphorus on cadmium uptake and transport in rice and its mechanisms

CAO Ting-yue, LIU Ming-da, WO Xi-hui, LI Jun*

(College of Land and Environment, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: In order to explore the effects of silicon and phosphorus on the absorption and transport of cadmium in rice and its regulation mechanism. Shendao 529 was used as the research object in hydroponic experiments. In addition, four concentration gradients of silicon and phosphorus were applied under cadmium pollution stress. After 30 days of cultivation, rice samples were used to compare the biomass of rice, the cadmium content in shoots and below ground, the rhizosphere transfer coefficient, and the expression of cadmium transport related genes in rice. It was found that with the increase of silicon and phosphorus application in rice, lower cadmium content and rhizome transfer coefficients of the above-ground and underground parts of rice were achieved, specifically when combined with the silicon concentrations of $284\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ and phosphorus of $180\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$. With the application of silicon and phosphorus, the rice *OsLCT1* and *LCD* genes showed a downward trend in their relative expression. The *OsNramp5* gene showed a trend of up-regulation in its relative expression, regulation range of the application was greater than that of the single element. It was therefore determined that the application of silicon and phosphorus can promote the growth of rice under cadmium stress and can affect the cadmium uptake and transfer in rice by regulating the expression of cadmium-related genes.

Keywords: rice; silicon; phosphorus; cadmium; relative expression of genes

收稿日期:2019-07-17 录用日期:2019-09-02

作者简介:曹庭悦(1994—),女,辽宁丹东人,硕士研究生,主要从事土壤污染修复方面研究。E-mail:434930141@qq.com

*通信作者:李 军 E-mail:syau_lj@163.com

基金项目:国家自然科学基金项目(41371306)

Project supported: The National Natural Science Foundation of China(41371306)

镉是一种生物毒性较大的重金属,也是主要的土壤重金属污染物之一^[1]。对植物而言,镉不是一种必需的营养元素,镉的摄入会抑制植物幼苗生长^[2],影响植物内酶活性^[3],抑制气孔开放,进而影响光合作用等重要生理过程^[4]。水稻作为人类的主要粮食,全球近50%的人口以水稻为食。土壤中的重金属可以被水稻同化,由根部吸收通过茎部运输至籽粒^[5],通过食物链进入人体,是人体摄入镉的主要来源^[6]。因此,研究水稻安全生产对于世界粮食安全问题具有重要意义。

硅被认为是对许多高等植物有益的元素。其不仅能够促进植物正常的生长发育,而且能够提高植物对生物和非生物胁迫的抗性^[7]。大量研究表明,硅对植物镉毒害具有一定的缓解作用^[8-10]。磷是植物生长发育的必需元素之一,对保障作物生长及产量起着不可替代的作用。有研究发现施用含磷肥料在固定重金属方面具有显著效果,可以成为修复重金属污染土壤的一种经济可行的重要措施^[11-14]。近年来研究发现,硅、磷配合施入对于抑制植物重金属胁迫具有协同作用。徐应星等^[15]通过盆栽试验,研究了硅、磷配合施入对镉胁迫下玉米生物量及其镉吸收量的影响。结果表明,硅、磷配合施入可降低玉米茎叶中的镉含量,且作用效果大于硅、磷单独施入。由此可见,硅、磷、镉三者间交互作用较为复杂,因此,研究三者间的交互作用,对于更好地缓解水稻镉毒害,抑制水稻对镉的吸收,保证水稻的安全生产,降低镉通过食物链对人体健康造成危害具有重要意义。

近年来,对于镉在植物中的分子机制的研究主要集中在镉相关的转运蛋白上,研究发现,水稻根茎间存在影响镉转移的转运蛋白,水稻对镉的吸收和转移受这些相关转运蛋白活性的影响^[16-17]。相关基因受水稻生长环境的影响,基因表达量受到调控^[18]。Sasaki等^[19]发现OsNramp5是水稻根部内皮层、外皮层以及木质部参与吸收镉的主要转运蛋白,同时影响镉从根部向地上部的运输。重金属ATP酶家族的OsHMA2是一个位于水稻韧皮部的镉转运蛋白,其基因在根中表达强烈,参与镉从根部向地上部的转运^[20-21]。LCD是一个与已知基因不同源的新基因,主要在根的维管束和叶片韧皮部的伴胞中表达,与镉在水稻体内的运输和积累有关^[22]。OsLCT1是水稻低亲和力阳离子转运蛋白,位于植物细胞的质膜上,参与镉向籽粒的运输,在叶片和茎节中强烈表达^[23]。水稻中存在的这些与镉相关的基因,对镉在水稻中的吸收

转移具有重要作用。因此,硅、磷的施入可能是通过调控这些基因的表达来减少水稻对镉的吸收、转移和积累。本研究从水稻对镉吸收转运的机制出发,探究缓解水稻镉胁迫的最适硅、磷浓度,并结合水稻镉相关基因的表达,探究施磷影响水稻吸收积累镉的分子机制。

1 材料与方法

1.1 供试品种和试验设计

本试验于室内光照培养箱中进行,采用水培试验,选用圆柱形培养桶,高19 cm,桶口径16.5 cm,桶内放置用于固定植物的定植篮,定植篮深10 cm,每桶装2 L培养液,培养液按照国际水稻研究所配方配制。试验期间,每4 d更换一次培养液。供试品种为沈稻529,由沈阳农业大学农学院提供。

挑选籽粒饱满的水稻种子,用2%的H₂O₂消毒15 min,用去离子水反复冲洗,放入去离子水中浸种,再将种子均匀洒在育苗盘上,置于培养箱内培育。选取长势均衡的二叶期幼苗,移栽至培养桶中,每桶两穴,每穴5株,采用定植篮固定。使用1/2培养液预培养10 d后换用完全培养液,进行各梯度处理。磷以磷酸二氢钠形式施入,分别设置4个磷浓度梯度处理,分别为0(P0)、60(P1)、180(P2)、360 mg·kg⁻¹(P3),硅以九水合硅酸钠形式施入,设置4个硅浓度梯度处理,分别为0(Si0)、142(Si1)、284(Si2)、568 mg·kg⁻¹(Si3),每个处理重复3次。与完全培养液混合后用HNO₃和NaOH调节pH至5.6,用NaNO₃补齐各处理间Na⁺和NO₃⁻的差异,用于水稻幼苗培养,每天光照13 h,光照时保持室温27℃,停止光照时保持室温23℃,培养15 d后,进行镉胁迫处理,以氯化镉溶液形式进入,浓度设置为5.5 mg·kg⁻¹。镉处理15 d后,收获水稻样品,一部分烘干后用于水稻生物量及镉含量的测定,另一部分保存于-80℃冰箱用于水稻镉转运蛋白基因表达的分析。

1.2 测定方法

1.2.1 水稻生物量的测定

收获水稻样品用去离子水冲洗干净,105℃杀青1 h后继续80℃烘干至恒质量,称量烘干样品质量。

1.2.2 植株各部位镉含量的测定

取烘干样品,粉碎过60目筛,称取各处理水稻样品0.5 g于三角瓶中,以硝酸:高氯酸=4:1进行消煮后,用电感耦合等离子体质谱仪(ICP-MS)测定镉的含量,每组重复3次。

1.2.3 植株镉转运蛋白基因的表达量测定

取 Si0P0、Si0P2、Si2P0、Si2P2 4 个处理水稻样品,其总 RNA 采用 UNIQ-10 柱式 Trizol 总 RNA 抽提试剂盒提取,用第一链 cDNA 合成试剂盒(RevertAid Premium Reverse Transcriptase)逆转录为 cDNA。实时定量 PCR 体系按照 SG Fast qPCR Master Mix 定量试剂盒的要求配制,并用 ABI Stepone plus 型荧光定量 PCR 仪进行分析,反应步骤如下:95 ℃ 预变性 3 min;95 ℃ 变性 3 s,60 ℃ 退火 30 s,60 ℃ 延伸 30 s,共 45 个循环;以 *OsActin* 基因作为内参基因,采用 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 法^[24]计算各处理水稻样品中镉转运相关蛋白基因的相对表达水平,引物序列见表 1,每组重复 3 次。

1.2.4 数据处理

采用 Excel 2010 进行数据统计和作图,用 SPSS 19.0 软件进行方差分析。采用 Duncan 法进行各处理间差异显著性检验,不同小写字母代表处理间差异显著 ($P < 0.05$),相同字母代表处理间差异不显著。

2 结果与分析

2.1 硅、磷配施对镉胁迫下水稻生物量的影响

如图 1 所示,随着硅、磷的施入,水稻生物量总体

呈现上升的趋势。当磷施入量不变时,低浓度硅的施入显著增加了水稻幼苗的生物量,在硅施入量为 Si2 水平时,水稻幼苗的生物量达到最高,较未施入硅处理增加了 9.98%。当硅施入量不变,磷施入量为 P2 水平时,供试水稻幼苗的生物量达到最高,增加了 9.74%。当硅、磷配合施入时,水稻幼苗在 Si2P2 处理时生物量达到最高,增加了 27.79%,较空白处理和硅、磷单一元素施入均表现出显著性差异。说明硅、磷的施入有效缓解了镉对水稻生长的毒害,且配合施入效果好于单一元素施入。当硅、磷施入浓度过高时,水稻幼苗生物量增加渐缓,且较 Si2P2 处理差异不显著,高浓度的硅、磷施入抑制了水稻幼苗生物量的增长。

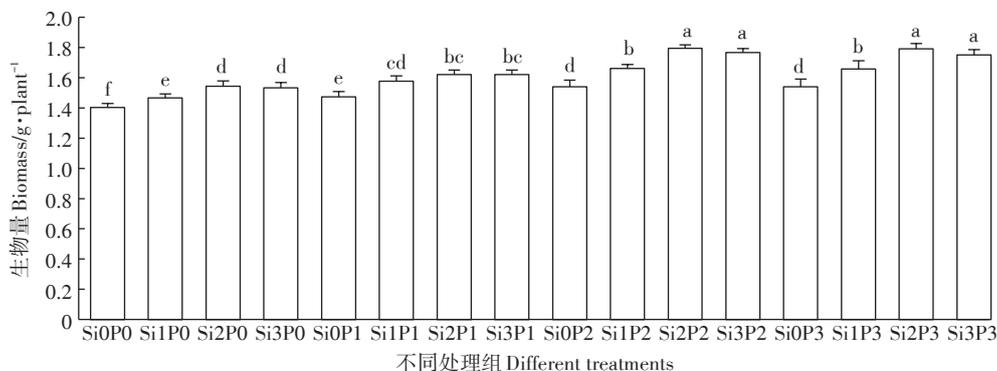
2.2 硅、磷配施对水稻根部和茎叶部镉含量及根茎转移系数的影响

不同硅、磷水平下水稻根部和茎叶部镉含量的影响如图 2 和图 3 所示,由图可以看出,受镉污染胁迫下水稻根部镉含量均高于茎叶部中镉含量,硅、磷的施入显著降低了水稻各部位镉含量。在未有硅施入时,水稻根部和茎叶部均表现出镉含量最高水平,随着磷的施入,水稻根部和茎叶部中镉含量均有降低趋势。

表 1 内参及镉转运蛋白基因引物序列

Table 1 Internal reference and cadmium transporter gene primer sequence

基因 Gene	正向引物序列 Forward primer sequence	反向引物序列 Reverse primer sequence
<i>OsActin</i>	CTTGGCATCTCTCAGCACATT	TTGGCTTAGCAITTCCTGGGT
<i>OsLCT1</i>	GAACTCCGCAAGGTCCAGA	CGTACAGCCACAGACGAAAGA
<i>LCD</i>	GATGATCCGATAGCCTCCCA	GCACTGTAATCCCTTGTCCCA
<i>OsHMA2</i>	ATGGGAACGGCAGTGAGAA	AGCGACACGACCAGAAGAAG
<i>OsNRAMP5</i>	GCAGCAGTAAGAGCAAGATGG	GGGGAGGTCGTTGTGGAT



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同

The different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$). The same below

图 1 不同硅、磷水平下水稻的生物量

Figure 1 Biomass of rice under different silicon and phosphorus levels

根部镉含量降低2.54%~8.45%，茎叶部中镉含量降低5.88%~28.30%，各部位均在P2处理时降低幅度最大，表现出显著性差异。在未有磷施入时，随着水稻硅施入量增加，水稻根部镉含量降低1.13%~3.48%，茎叶部镉含量降低6.28%~18.67%，均在Si2处理时达到最低，但根部未表现出显著性差异。当硅、磷配合施入时，水稻根部及茎叶部镉含量降低幅度较单一元素施入时下降幅度更为显著，均在Si2P2处理时镉含量达到最低，分别降低12.79%和37.91%，较Si0P0处理均表现出显著性差异。说明硅、磷配合施入具有一定的协同作用，较单一元素施入对缓解水稻镉胁迫更为有效。水稻根部与茎叶部总体上表现出相同的降低趋势，茎叶部变化幅度大于根系，说明硅、磷的施入对镉胁迫下水稻苗期茎叶部中镉含量的影响大于根部。但在硅、磷施入量过高时，水稻茎叶部和根部镉含量由降低趋势转为升高趋势，说明硅、磷配施对镉胁迫下水稻镉吸收的缓解作用具有一定的阈值，过多硅、磷的施入对于镉胁迫下水稻镉吸收的缓解作用不显著。

水稻根茎转移系数是指水稻茎叶部镉含量与根

部镉含量的比值。一般用来描述重金属从水稻根部向茎叶部的转移能力，转移系数越高，说明水稻根部向茎叶部的重金属转移能力越强。由表2可见，随着硅、磷配合施入浓度的升高，镉的转移系数呈现先降低后增加的趋势。单一元素施入时水稻分别在Si0P2处理和Si2P0处理时根茎转移系数达到最低，分别降低了21.79%和15.60%。两种元素配合施入时，供试水稻品种根茎转移系数在Si2P2处理时达到最低，较未添加硅、磷的处理组降低了28.70%，作用效果好于单一元素施入的作用效果。说明硅、磷的施入增加了水稻根部对镉的固定能力，减少了镉从水稻根部向茎叶部的迁移，且两种元素配合施入时较单一元素施入时对水稻中镉迁移能力的影响更大。

2.3 硅、磷配施对水稻镉相关转运蛋白基因相对表达的影响

对Si0P0、Si0P2、Si2P0、Si2P2 4个处理组的水稻鲜样进行镉相关转运蛋白基因的表达特征进行分析。由图4可见，相比于Si0P0处理，随着磷的施入，Si0P2处理显著下调了水稻*OsLCT1*基因的相对表达，下调

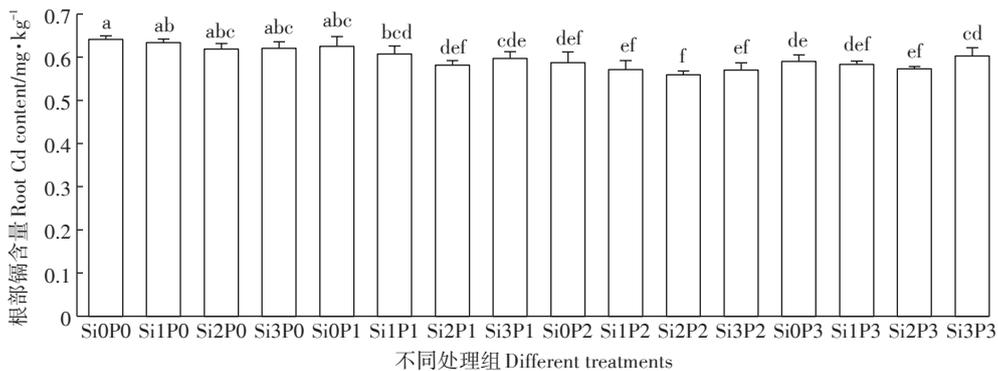


图2 不同硅、磷水平下水稻根部镉含量

Figure 2 Cadmium content in roots of rice at different levels of silicon and phosphorus

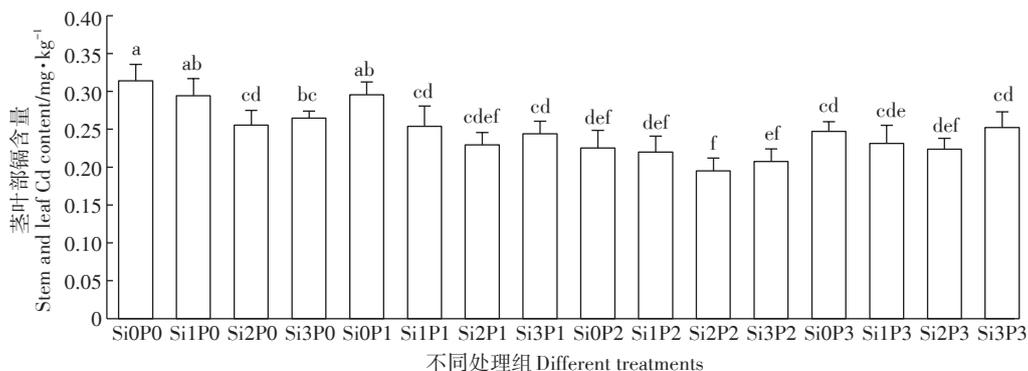


图3 不同硅、磷水平下水稻茎叶部镉含量

Figure 3 Cadmium content in stems and leaves of rice at different levels of silicon and phosphorus

表2 不同硅、磷水平下水稻根部向茎叶部镉转移系数

Table 2 Cadmium transfer coefficient from rice roots to stems and leaves under different levels of silicon and phosphorus

处理 Treatments	根茎转移系数 Transfer coefficient
Si0P0	0.490±0.028a
Si1P0	0.464±0.031abc
Si2P0	0.413±0.039cde
Si3P0	0.427±0.025bed
Si0P1	0.474±0.043ab
Si1P1	0.418±0.034bcde
Si2P1	0.395±0.032def
Si3P1	0.409±0.032cdef
Si0P2	0.383±0.024def
Si1P2	0.385±0.032def
Si2P2	0.349±0.035f
Si3P2	0.365±0.040ef
Si0P3	0.419±0.011bcde
Si1P3	0.397±0.036def
Si2P3	0.391±0.027def
Si3P3	0.418±0.021bcde

注:数据为平均值±标准差($n=3$)。同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Note: Data are average ± standard deviation ($n=3$). The different lowercase letters in a column indicate significant differences among treatments at $P<0.05$.

幅度为49.30%,表现出显著性差异。随着硅的施入, Si2P0处理较Si0P0处理下调幅度为46.68%,表现出显著性差异。Si2P2处理下水稻*OsLCT1*基因的相对表达量达到最低,较Si0P0处理下调幅度为71.58%,与Si0P2处理和Si2P0处理均表现出显著性差异。各处理组水稻*LCD*基因的相对表达量表现出与水稻*OsLCT1*基因相似的变化趋势。在Si0P2处理时该基因相对表达量较Si0P0处理下调27.69%。在Si2P0处理时,该基因相对表达量较Si0P0处理下调幅度为14.32%,表现出显著性差异。在Si2P2处理时水稻该基因相对表达量达到最低,下调幅度为42.05%。水稻*OsNramp5*基因相对表达量表现出随着硅、磷的施入上调的变化趋势,在Si0P2和Si2P0处理时基因相对表达量上调幅度分别为38.43%和19.96%,表现出显著性差异。在Si2P2处理时基因相对表达量达到最高,上调幅度为81.19%,表现出显著性差异。当磷施入时,水稻*OsHMA2*基因相对表达未表现出显著差异性,当硅施入时,水稻*OsHMA2*基因相对表达量下调19.11%,当硅、磷配施时,水稻*OsHMA2*基因相对表达下调幅度增加,下调幅度为22.44%。随着不同浓度硅、磷的施入,水稻*OsLCT1*和*LCD*基因表达受到抑

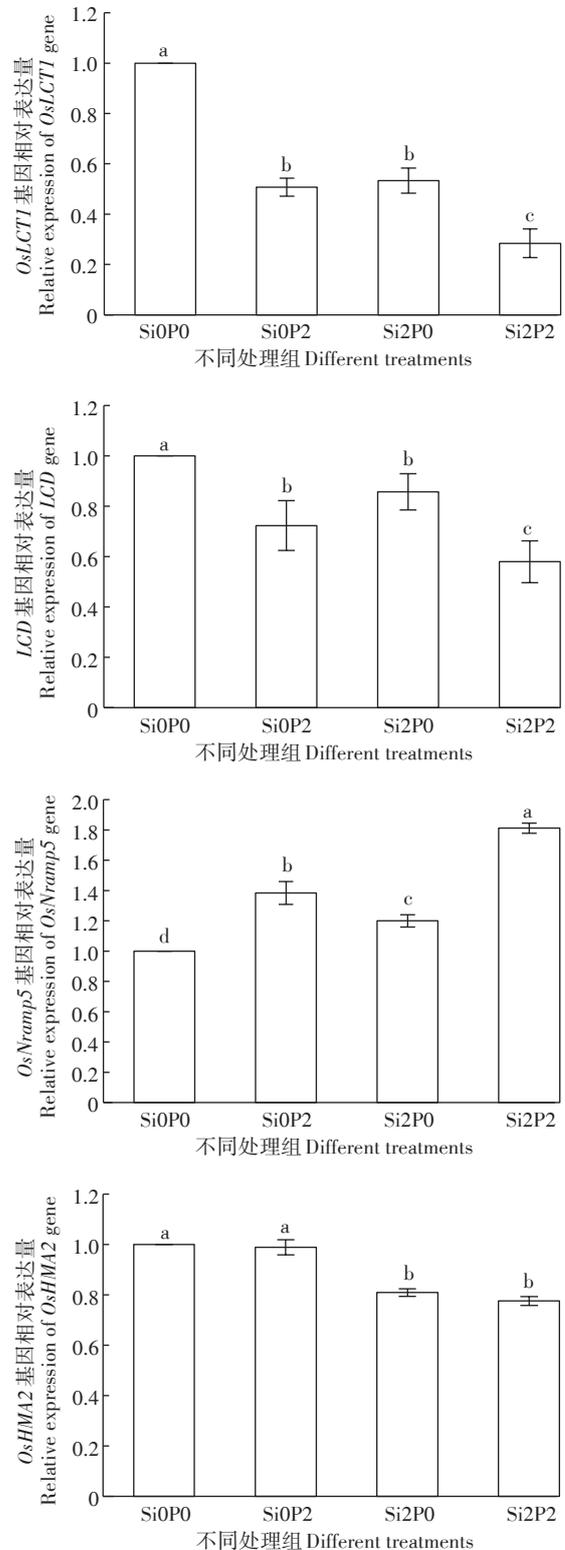


图4 不同硅、磷水平下水稻基因相对表达量

Figure 4 Relative expression of rice genes under different silicon and phosphorus levels

制,*OsNramp5*基因表达受到促进,*OsHMA2*基因变化不显著。这种硅、磷对水稻镉转运相关基因表达的影

响是硅、磷对水稻镉含量影响的重要分子机制。

3 讨论

硅是植物生长和发育的重要元素,合理施硅可以缓解水稻许多非生物胁迫,降低重金属毒害^[25]。磷是植物生长必需的营养元素,可以促进植物生长,增强植物抗逆能力^[26]。有研究认为,硅、磷化学性质相似,存在着相互促进的关系。本试验通过对一常规水稻品种进行研究发现,硅、磷配合施入可有效缓解镉对水稻生长的毒害,增加水稻幼苗生物量,在浓度为 $284 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的硅与浓度为 $180 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的磷同时施入时,水稻幼苗生物量达到最高。熊丽萍等^[27]研究认为,硅的施入可以增加水稻各器官对磷的吸收,进而促进了水稻的生长,水稻总生物量增加。

本试验研究还发现在镉胁迫下,在未有硅、磷施入时,水稻根部及茎叶部镉含量最高,植株受镉胁迫危害最大。硅、磷单一元素的施入均显著降低了水稻根部及茎叶部镉含量,这与一些学者研究结果相似^[28-29]。当硅、磷配合施入时,两种元素表现出协同作用,在 $180 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 浓度的磷与 $284 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 浓度的硅同时施入时,水稻茎叶部与根部镉含量均达到最低,茎叶部下降幅度大于根部,有效抑制了水稻对镉的吸收和转移,且降低幅度高于单一元素施入降低幅度。有研究认为,硅的施入抑制了土壤对磷的固定,增加了土壤磷的有效性,使更多的有效磷被水稻吸收利用,水稻吸收更多的磷与镉离子形成磷酸盐^[30-31],将镉固定在水稻根系中,抑制了镉向茎叶部迁移,缓解了镉对水稻的毒害^[32]。也有研究认为,随着硅、磷的施入,水稻植株各部位镉含量降低,是由于硅、磷的施入促进了水稻的生长,增加了水稻生物量,对水稻中的重金属镉形成稀释效应,单位质量中镉含量降低^[33]。Siebers等^[34]研究认为,磷的施入对于水稻中镉的解毒机制是由于水稻细胞壁中的磷酸根可以与正价镉离子结合,更多地将镉固定在细胞壁中,降低镉在水稻细胞中的迁移速率,硅的施入增加了水稻对磷的吸收,增强了磷对缓解水稻镉胁迫的效果。本研究还发现,硅、磷的施入对于水稻中镉含量的影响具有一定的调节范围,硅、磷施入量过多,水稻中镉含量呈现升高趋势。这与刘芳等^[35]研究磷、镉交互作用对烟草吸收积累镉的影响相似,其研究认为,高浓度硅、磷施入后水稻中镉呈现增加的趋势是由于硅、磷的施入促进了水稻根系的生长,增加了根与生长介质间的接触面积,进而增加了水稻根系吸收和积累镉的效率。

本研究发现,随着硅、磷的施入,水稻镉相关转运蛋白基因相对表达受到不同程度的基因调控。可能由于磷素作为核酸、磷脂和ATP等的重要组成成分,参与植物的能量代谢和酶促反应^[36],随着硅的施入水稻吸收磷含量增加,水稻核酸、ATP等生命大分子受到影响,进而影响水稻镉转运相关基因的表达。本试验结果表明,硅、磷的施入通过下调水稻*LCD*和*OsLCT1*基因的相对表达量和上调水稻*OsNramp5*基因的相对表达量,减少镉在水稻中的吸收和转移,且配合施入的调节效果好于单一元素施入。研究表明,低亲和性阳离子转运蛋白*OsLCT1*是一种主要在叶片和根部表达,参与镉在韧皮部运输的主要转运蛋白^[37]。*OsLCT1*基因表达的下调,可能抑制镉在水稻根部与茎叶部、叶片与籽粒之间的转移,减少镉对水稻籽粒的毒害。水稻*LCD*基因位于水稻根部维管组织细胞膜,该基因缺失会影响水稻根部对镉的吸收。本试验研究发现,硅、磷施入后,水稻*OsLCT1*基因和*LCD*基因呈现的下调趋势,与水稻镉含量变化表现一致。水稻*OsLCT1*基因和*LCD*基因的调控可能是水稻硅、磷与镉交互作用的重要分子机制。天然抗性相关巨噬细胞蛋白*OsNramp5*是定位于质膜、在水稻根部表达、负责根部对锰和镉吸收的主要转运蛋白。促进*OsNramp5*的基因表达可以抑制镉在水稻中从根部到茎叶部的转移^[38],Ishimaru等^[39]研究认为,这种基因调控是通过*OsNramp5*调控水稻对镉的吸收,进而通过*OsHMA2*和*OsHMA3*基因将其进一步转移到液泡中,减少镉对水稻的毒害。本研究发现,磷的施入对水稻*OsHMA2*基因相对表达影响不显著,可能是由于*OsHMA2*基因在水稻中影响其表达的机制较复杂。水稻中还存在一些与镉吸收转运相关的转运蛋白,大多数基因在水稻中的调控机制尚不明确,硅、磷的施入是否会对其他镉相关转运蛋白的相对表达造成影响仍需进一步深入研究。

4 结论

(1) 硅、磷配合施入有效缓解镉对水稻生长的毒害,增加水稻幼苗总生物量,在 $284 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 浓度的硅与 $180 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 浓度的磷同时施入时,水稻幼苗生物量达到最高。

(2) 硅、磷配合施入,有效降低了水稻根部及茎叶部镉含量,当 $284 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 浓度的硅与 $180 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 浓度的磷同时施入时,水稻根部及茎叶部镉含量达到最低,有效抑制了水稻对镉的吸收和转移,且降低幅度

高于单一元素施入时的降低幅度。

(3)硅、磷的施入,有效调控了水稻几种镉转运相关基因的表达,水稻 *OsLCT1* 和 *LCD* 基因表达下调, *OsNramp5* 基因表达上调,且两者配合施入对3种基因相对表达的调控效果好于单一元素施入调控效果。镉胁迫下,硅、磷有效参与了水稻镉相关转运基因的调控,抑制了水稻对镉的转运,从分子水平上说明了硅、磷配施缓解水稻镉毒害的机制。

参考文献:

- [1] Nordberg G F. Historical perspectives on cadmium toxicology[J]. *Toxicol Appl Pharmacol*, 2009, 238(3):192-200.
- [2] 邹继颖,刘辉,祝惠,等.重金属汞镉污染对水稻生长发育的影响[J]. *土壤与作物*, 2012, 1(4):227-232.
ZOU Ji-ying, LIU Hui, ZHU Hui, et al. Effects of mercury and cadmium pollution on rice growth and development[J]. *Soil and Crop*, 2012, 1(4):227-232.
- [3] Xie P P, Deng J W, Zhang H M, et al. Effects of cadmium on bioaccumulation and biochemical stress response in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, 122:392-398.
- [4] Nwugo C C, Huerta A J. Effects of silicon nutrition on cadmium uptake, growth and photosynthesis of rice plants exposed to low-level cadmium [J]. *Plant and Soil*, 2008, 311(1/2):73-86.
- [5] Trinh T K, Nguyen T H, Nguyen T N, et al. Characterization and dissolution properties of phytolith occluded phosphorus in rice straw[J]. *Soil and Tillage Research*, 2017, 171:19-24.
- [6] Clemens S, Aarts M G M, Thomine S, et al. Plant science: The key to preventing slow cadmium poisoning[J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(2):92-99.
- [7] Debona D, Rodrigues F A, Datnoff L E. Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2017, 55:85-107.
- [8] 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.
LIU Cai-feng, SHI Gang-rong, YU Ru-gang, et al. Eco-physiological mechanisms of silicon-induced alleviation of cadmium toxicity in plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(23):7799-7810.
- [9] 陈喆,铁柏清,雷鸣,等.施硅方式对稻米镉阻隔潜力研究[J]. *环境科学*, 2014, 35(7):2762-2770.
CHEN Zhe, TIE Bo-qing, LEI Ming, et al. Phytoexclusion potential studies of Si fertilization modes on rice cadmium[J]. *Environmental Science*, 2014, 35(7):2762-2770.
- [10] 彭华,田发祥,魏维,等.不同生育期施用硅肥对水稻吸收积累镉硅的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2017, 36(6):1027-1033.
PENG Hua, TIAN Fa-xiang, WEI Wei, et al. Effects of silicon fertilizer application on the cadmium and silicon content of rice at different growth stages[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(6):1027-1033.
- [11] 周世伟,徐明岗.磷酸盐修复重金属污染土壤的研究进展[J]. *生态学报*, 2006, 27(7):3043-3050.
ZHOU Shi-wei, XU Ming-gang. The progress in phosphate remediation of heavy metal-contaminated soil[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 27(7):3043-3050.
- [12] Ma Q Y, Logan T J, Traina S J. Lead immobilization from aqueous solutions and contaminated soils using phosphate rocks[J]. *Environmental Science and Technology*, 1995, 29(4):1118-1126.
- [13] 刘昭兵,纪雄辉,彭华,等.磷肥对土壤中镉的植物有效性影响及其机理[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(6):1585-1590.
LIU Zhao-bing, JI Xiong-hui, PENG Hua, et al. Effects of phosphorous fertilizers on phytoavailability of cadmium in its contaminated soil and related mechanisms[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(6):1585-1590.
- [14] 董善辉,李军,赵梅.磷对镉污染土壤中水稻吸收积累镉的影响[J]. *东北农业大学学报*, 2010, 41(9):39-43.
DONG Shan-hui, LI Jun, ZHAO Mei. Influence of phosphate application on rice absorbing and accumulation of Cd in Cd polluted paddy soil[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2010, 41(9):39-43.
- [15] 徐应星,李军.硅和磷配合施入对镉污染土壤的修复改良[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(2):340-343.
XU Ying-xing, LI Jun. Silicon and phosphorus-mediated improve soil contaminated by cadmium[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(2):340-343.
- [16] 周全,王宏,张迎信,等.不同镉浓度处理下水稻植株镉含量变化及其镉调控相关基因表达分析[J]. *中国水稻科学*, 2016, 30(4):380-388.
ZHOU Quan, WANG Hong, ZHANG Ying-xin, et al. Changes in cadmium concentration in rice plants under different cadmium levels and expression analysis of genes related to cadmium regulation[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2016, 30(4):380-388.
- [17] Uruguchi S, Fujiwara T. Rice breaks ground for cadmium-free cereals [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(3):328-334.
- [18] 陈江民,杨永杰,黄奇娜,等.持续淹水对水稻镉吸收的影响及其调控机理[J]. *中国农业科学*, 2017, 50(17):3300-3310.
CHEN Jiang-min, YANG Yong-jie, HUANG Qi-na, et al. Effects of continuous flooding on cadmium absorption and its regulation mechanisms in rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(17):3300-3310.
- [19] Sasaki A, Yamaji N, Yokosho K, et al. *Nramp5* is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(5):2155-2167.
- [20] Yamaji N, Xia J, Mitani U 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.
- [21] 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.
- [22] Shimo H, Ishimaru Y, An G, et al. Low cadmium (*LCD*), a novel gene related to cadmium tolerance and accumulation in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(15):5727-5734.

- [23] Uruguchi S, Kamiya T, Clemens S, et al. Characterization of *OsLCT1*, a cadmium transporter from indica rice (*Oryza sativa*) [J]. *Physiologia-Plantarum*, 2014, 151(3):339-347.
- [24] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method [J]. *Methods*, 2001, 25(4):402-408.
- [25] Yamaji N, Ma J F. Spatial distribution and temporal variation of the rice silicon transporter *Lsi1* [J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(3):1306-1313.
- [26] 钟振宇, 赵庆圆, 陈 灿, 等. 腐殖酸和含磷物质对模拟铅污染农田土壤的钝化效应 [J]. *环境化学*, 2018, 37(6):1327-1336.
ZHONG Zhen-yu, ZHAO Qing-yuan, CHEN Can, et al. Passivation of simulated lead contaminated farmland soil using humic acid and phosphate [J]. *Environmental Chemistry*, 2018, 37(6):1327-1336.
- [27] 熊丽萍, 蔡佳佩, 朱 坚, 等. 硅肥对水稻-田面水-土壤氮磷含量的影响 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(4):1127-1134.
XIONG Li-ping, CAI Jia-pei, ZHU Jian, et al. Effects of silicon fertilizer on nitrogen and phosphorus contents in the rice-surface water-soil of paddy field [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(4):1127-1134.
- [28] 耿 杰, 宋明阳, 李 军, 等. 硅对分蘖期不同品种水稻镉吸收积累的影响 [J]. *土壤通报*, 2018, 49(3):697-704.
GENG Jie, SONG Ming-ying, LI Jun, et al. Effects of silicon fertilizer on cadmium uptake and accumulation in different rice varieties at tillering stage [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2018, 49(3):697-704.
- [29] 李江遐, 张 军, 马友华, 等. 硅对镉胁迫条件下两个水稻品种镉亚细胞分布、非蛋白巯基物质含量的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2018, 37(6):1066-1071.
LI Jiang-xia, ZHANG Jun, MA You-hua, et al. Effects of silicon on cadmium accumulation and non-protein thiol content in the seedlings of two rice varieties under cadmium stress [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(06):1066-1071.
- [30] 屠雯雯, 宋照亮, 王旭东, 等. 硅磷配施对水稻土中不同磷组分含量及有效性的影响 [J]. *浙江农业学报*, 2014, 26(6):1596-1601.
TU Wen-wen, SONG Zhao-liang, WANG Xu-dong, et al. Effects of mixing fertilization of silicon and phosphorus on fractionation and availability of phosphorus in a paddy soil [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2014, 26(6):1596-1601.
- [31] 朱从桦, 张 鸿, 袁继超, 等. 低磷胁迫下加硅对玉米苗期硅、磷营养及叶绿素荧光参数的影响 [J]. *水土保持学报*, 2017, 31(1):303-309.
ZHU Cong-ye, ZHANG Hong, YUAN Ji-chao, et al. Silicon application on silicon and phosphorus nutrition and chlorophyll fluorescence parameters of maize during seedling stage under low phosphorus stress [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2017, 31(1):303-309.
- [32] 董亚玲, 刘斌美, 陈慧茹, 等. 磷营养元素与水稻幼苗镉吸收关系研究 [J]. *广东农业科学*, 2014, 41(13):6-8.
DONG Ya-ling, LIU Bin-mei, CHEN Hui-ru, et al. Relationship between phosphorus and cadmium absorption of rice seedlings [J]. *GuangDong Agricultural Sciences*, 2014, 41(13):6-8.
- [33] Prochnow L I, Plese L P M, Abreu M F. Bioavailability of cadmium contained in single superphosphates produced from different Brazilian raw materials [J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2001, 32(1/2):283-294.
- [34] Siebers N, Siangliw M, Tongcumpou C. Cadmium uptake and subcellular distribution in rice plants as affected by phosphorus: Soil and hydroponic experiments [J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2013, 13(4):833-844.
- [35] 刘 芳, 介晓磊, 孙巍峰, 等. 磷、镉交互作用对烟草生长及吸收积累磷、镉的影响 [J]. *土壤通报*, 2007(1):116-120.
LIU Fang, JIE Xiao-lei, SUN Wei-feng, et al. Influence of P and Cd interaction on their accumulation in tobacco and tobacco growth [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2007(1):116-120.
- [36] Theodorou M E. Metabolic adaptations of plant respiration to nutritional phosphate deprivation [J]. *Plant Physiology*, 1993, 101(2):339-344.
- [37] 李曜魁, 唐 丽, 毛毕刚, 等. 籼稻低亲和阳离子转运蛋白基因 *OsLCT2* 的克隆与生物信息学分析 [J]. *分子植物育种*, 2016, 14(5):1067-1074.
LI Yao-kui, TANG Li, MAO Bi-gang, et al. Cloning and bioinformatics analysis of low-affinity cation transporter gene *OsLCT2* in indica rice (*Oryza sativa*) [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2016, 14(5):1067-1074.
- [38] Wu D, Yamaji N, Yamane M. The *HvNramp5* transporter mediates uptake of cadmium and manganese, but not iron [J]. *Plant Physiology*, 2016, 172(3):1899-1910.
- [39] Ishimaru Y, Takahashi R, Bashir K, et al. Characterizing the role of rice *NRAMP5* in manganese, iron and cadmium transport [J]. *Sci Rep*, 2012, 2(6071):286.