

叶施谷胱甘肽对水稻镉和矿质元素含量的影响

刘雅萍, 王常荣, 任兴华, 刘月敏, 黄永春, 刘仲齐, 张长波

引用本文:

刘雅萍, 王常荣, 任兴华, 刘月敏, 黄永春, 刘仲齐, 张长波. 叶施谷胱甘肽对水稻镉和矿质元素含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(9): 1864–1874.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2022-0118>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

叶面喷施苹果酸对水稻Cd积累特性的影响

王惠君, 薛卫杰, 张昕, 张长波, 黄永春, 任兴华, 刘仲齐

农业环境科学学报. 2021, 40(2): 269–278 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0823>

叶面喷施二巯基丁二酸对晚稻籽粒镉及矿质元素含量的影响

杨晓荣, 黄永春, 刘仲齐, 王常荣, 张长波

农业环境科学学报. 2019, 38(8): 1802–1808 <https://doi.org/10.11654/jaes.2019-0588>

叶面喷施锌离子对水稻各器官镉积累特性的影响

韩潇潇, 任兴华, 王培培, 黄永春, 张长波, 刘仲齐

农业环境科学学报. 2019, 38(8): 1809–1817 <https://doi.org/10.11654/jaes.2018-1528>

叶面喷施S-烯丙基-L-半胱氨酸对晚稻籽粒中铅含量的影响

程六龙, 黄永春, 周桂华, 刘仲齐, 张长波, 王常荣, 王晓丽

农业环境科学学报. 2020, 39(10): 2134–2142 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0900>

水稻叶面调理剂的降Cd效果及其对营养元素转运的影响

张烁, 陆仲烟, 唐琦, 李化欣, 张长波, 刘仲齐

农业环境科学学报. 2018, 37(11): 2507–2513 <https://doi.org/10.11654/jaes.2018-0864>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

刘雅萍, 王常荣, 任兴华, 等. 叶施谷胱甘肽对水稻镉和矿质元素含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(9): 1864-1874.
LIU Y P, WANG C R, REN X H, et al. Effects of glutathione foliar application on Cd and mineral elements in rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(9): 1864-1874.



开放科学 OSID

叶施谷胱甘肽对水稻镉和矿质元素含量的影响

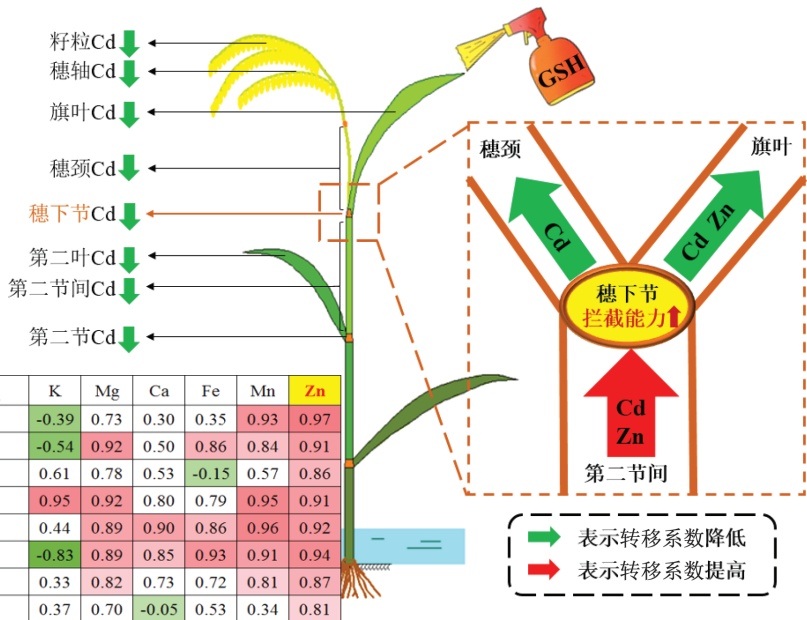
刘雅萍^{1,2}, 王常荣^{2*}, 任兴华³, 刘月敏^{1*}, 黄永春², 刘仲齐², 张长波²

(1.天津城建大学环境与市政工程学院, 天津 300384; 2.农业农村部环境保护科研监测所, 农业农村部产地环境污染防治重点实验室, 天津 300191; 3.湖南省湘潭市农业科学研究所, 湖南 湘潭 411134)

摘要:为评估还原型谷胱甘肽(GSH)作为水稻降Cd叶面调理剂的可行性,本研究通过田间试验,检测开花期叶面喷施一次GSH对水稻各器官Cd和矿质元素含量的影响,并结合各元素在水稻不同器官中的分布情况,探究GSH抑制水稻体内Cd转运的作用机制。结果表明:开花期叶面喷施GSH可显著降低水稻籽粒中Cd含量,最高降幅可达76.5%,使稻米Cd含量由0.449 mg·kg⁻¹降至我国食品安全标准(0.2 mg·kg⁻¹)以内,并提高了稻米中K、Mg、Ca和Mn的含量。喷施GSH后水稻各营养器官的Cd含量均显著降低,降幅为68.8%~86.7%;同时,不同器官中K、Mg、Ca、Fe、Mn和Zn的含量也有不同程度的升高或降低。不同相邻器官之间的元素转移系数显示,叶面喷施GSH分别提高了Cd和Zn从第二节间到穗下节的转移系数,增幅可达46.2%和134.4%,降低了Cd和Zn从穗下节到旗叶的转移系数,降幅分别为44.5%和32.2%,并降低了Cd从穗下节继续向上到穗颈的转运系数,降幅可达31.4%。相关性分析发现,不同处理组水稻第二节及以上营养器官中,Zn含量与Cd含量相关系数最高,为0.809,为极强正相关($P<0.001$)。由此可见,喷施GSH不但降低了水稻各器官中Cd含量,而且能够通过调控穗下节与其相连营养器官——穗颈、第二节间和旗叶之间的Cd转运,提高水稻自身主要Cd阻控器官——穗下节对Cd的拦截能力,进而抑制Cd向籽粒的转运和积累。同时,喷施GSH也提高了水稻穗下节对Zn的固定能力,改变了水稻不同营养器官中6种矿质元素的含量和分布,其中Zn与Cd的相关性最高,并最终提高了稻米中K、Mg、Ca和Mn的含量。

关键词:谷胱甘肽;水稻;镉;矿质元素;叶面喷施

中图分类号:X173 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2022)09-1864-11 doi:10.11654/jaes.2022-0118



收稿日期:2022-02-08 录用日期:2022-05-10

作者简介:刘雅萍(1995—),女,天津人,硕士研究生,主要从事重金属污染防治研究。E-mail:815287285@qq.com

*通信作者:王常荣 E-mail:wangchangrong109@163.com; 刘月敏 E-mail:lyuemn@126.com

基金项目:国家自然科学基金项目(41501249,42077153,U20A20108);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项

Project supported: The National Natural Science Foundation of China(41501249,42077153,U20A20108); The Central Public Research Institute Basic Fund for Research and Development

Effects of glutathione foliar application on Cd and mineral elements in rice

LIU Yaping^{1,2}, WANG Changrong^{2*}, REN Xinghua³, LIU Yuemin^{1*}, HUANG Yongchun², LIU Zhongqi², ZHANG Changbo²

(1. School of Environmental and Municipal Engineering, Tianjin Chengjian University, Tianjin 300384, China; 2. Key Laboratory of Original Agro-Environmental Pollution Prevention and Control, Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Tianjin 300191, China; 3. Xiangtan Agricultural Science Research Institute, Xiangtan 411134, China)

Abstract: To evaluate the feasibility of glutathione (GSH) as a foliar conditioner for Cd reduction in rice, field experiments in Hunan province were conducted to study the effects of GSH foliar application on the concentration of Cd and mineral elements in different rice organs, and the Cd reduction mechanisms of GSH application on rice were explored. The results showed that foliar application of GSH at rice flowering stage significantly decreased Cd concentration in grains, with a maximum decrease of 76.5%, from 0.449 mg·kg⁻¹ to less than 0.2 mg·kg⁻¹, which is the food safety standard in China. In rice grains, GSH spraying significantly increased the concentration of mineral elements such as K, Mg, Ca, and Mn. Under GSH treatment, the Cd concentration in all vegetative organs of rice significantly decreased by 68.8%~86.7%. The mineral elements K, Mg, Ca, Fe, Mn, and Zn in different organs also increased or decreased in different degrees. Element transfer factors between different adjacent organs showed that GSH application increased the transfer factors of Cd and Zn from second internodes to panicle nodes by 46.2% and 134.4%, respectively; while decreased those from flag leaves to panicle nodes by 44.5% and 32.2%, respectively. However, Cd transfer factor from panicle nodes to panicle neck decreased by 31.4%. Correlation analysis showed that among the mineral elements detected, Zn concentration had the highest correlation coefficient (0.809, $P < 0.001$) with Cd concentration in rice vegetative organs. Therefore, foliar application of GSH not only inhibited Cd accumulation in rice organs but also improved the Cd interception ability of panicle nodes, the main Cd blocking organ of rice, by regulating the Cd transport between the panicle nodes and its adjacent vegetative organs, including panicle necks, flag leaves, and second internodes. In addition, GSH application improved the Zn fixation ability of panicle nodes and affected the concentration and distribution of mineral elements in rice organs. Among the mineral elements detected, Zn had the highest correlation with Cd.

Keywords: glutathione; rice; Cd; mineral element; foliar application

Cd是我国农田土壤中最常见的有害重金属元素之一,其点位超标率高达7%^[1]。Cd的水溶性较高,容易被水稻等农作物的根系吸收后积累在籽粒中^[2],并通过食物链进入人体。食用“Cd大米”造成的长期低剂量Cd暴露具有致癌、致畸和致突变的“三致”作用,严重威胁粮食安全生产和人体健康^[3]。近年来,污染农田稻米Cd积累的阻控技术措施成为研究热点^[4],特别是叶面阻控技术,即通过在适当时期喷施降Cd剂,抑制Cd向水稻籽粒的转运并降低稻米Cd含量,与另一类常用的污染治理技术——土壤钝化技术^[5-6]相比,具有效果稳定、成本低和环境友好等优势。

研究发现,叶面喷施矿质元素^[7-9]、小分子酸^[10-12]和离子螯合剂^[13-14]等能够有效抑制水稻中Cd向籽粒的转运,降低稻米Cd含量。水稻自身营养器官也具有阻控Cd转运的能力,能够把大量的Cd固定在营养体的细胞壁中^[15],或封存在液泡中^[16],进而抑制Cd向籽粒的转运,其中Cd含量最高的营养器官是水稻的根系和节^[16-17]。同时,水稻细胞也能够辨识必需元素和有害元素,并优先转运生长所必需的营养元素和矿质元素^[18]。Cd是植物非必需元素,目前还没有发现Cd转运的专属蛋白,有害元素Cd主要借助Mn和Zn等金属阳离子转运体^[19],包括OsNramp5^[20]和OsH-

MA2^[21]等,通过“蹭车”的方式伴随着矿质元素进行跨膜运输。因此,矿质元素阳离子与Cd离子在通过共用通道膜蛋白进行跨膜转运的过程中,互相之间存在着竞争性抑制作用。叶面喷施降Cd剂可以通过阳离子间的竞争性抑制及提高水稻不同营养器官的Cd拦截潜力和过滤功能等方式^[22-23],降低稻米Cd污染风险。

还原型谷胱甘肽(Glutathione, GSH)是生物体内重要的抗氧化成分,能够清除自由基,保护细胞免受氧化损伤,在生物体中起着多种重要作用^[24]。GSH含有的活性巯基(-SH)基团具有还原性和化学反应活性,能够与包括Cd在内的重金属离子形成不溶性的硫醇盐,通过螯合作用降低重金属毒性^[25]。同时, GSH也是植物螯合肽的合成底物,而植物螯合肽在水稻Cd运输和区隔化过程中起重要作用^[24]。由此可见,内源GSH在缓解水稻Cd毒性方面发挥着重要作用,而外源添加GSH也能够提高生物体的抗氧化和重金属解毒能力^[26]。有研究发现,在培养液中外源添加GSH能够缓解水稻Cd胁迫并降低水稻幼苗Cd含量^[27],在盆栽土壤中添加GSH也能够降低水稻籽粒中Cd含量^[28]。然而,利用田间试验研究叶面喷施GSH对污染农田水稻体内不同器官中Cd和矿质元素的影响

及其相关性的研究还鲜见报道。本试验在湖南污染稻田进行,研究开花期叶面喷施一次还原型GSH对水稻籽粒中Cd和矿质元素含量的影响,评估将GSH作为水稻降Cd叶面调理剂的可行性,并通过检测水稻营养器官中Cd和矿质元素含量,分析不同元素在各器官间的转移系数和相关性,明晰喷施GSH对水稻营养器官Cd拦截能力和转运竞争性金属阳离子的影响,探究GSH抑制水稻体内Cd积累和转运的作用机制,为GSH作为水稻降Cd叶面调理剂的应用提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 试验地点与试验材料

本试验地点位于湖南省湘潭市(27°52'N, 112°51'E),主要气候为亚热带季风性湿润气候,年平均气温18℃,年降水量1423mm。湘潭市是重要的矿冶和重工业基地,早期工业污染严重,造成农田Cd污染直接影响水稻安全生产。市域内为典型的低山丘陵地貌,降水充沛且水网复杂。试验田土壤类型为水稻土,耕层土壤pH 5.6,有机质含量70.0 g·kg⁻¹,阳离子交换量9.4 cmol·kg⁻¹,Cd含量0.6 mg·kg⁻¹。本试验水稻品种为当地主栽品种华占,种子购于当地种子公司。还原型GSH购于上海阿拉丁生化科技有限公司,纯度99%。

1.2 试验方法

称取适量的GSH溶于田间灌溉水,并加水稀释至1.0 L,配制成0.5、5 mmol·L⁻¹和10 mmol·L⁻¹ GSH水溶液。本试验设置1个空白对照组和3个不同GSH浓度处理组,每组设置3个重复。田间试验小区面积设定为5 m²(2 m×2.5 m)。水稻于6月育秧,7月下旬移栽至稻田,9月下旬(开花期)在叶面均匀喷施不同浓度GSH。整个生育期无显著病虫害发生。

1.3 样品的采集与处理

待水稻长到成熟期,在试验田的小区中心选取喷施均匀的部分,随机挖取4株完整植株,用田间灌溉水将根部清洗干净,植株常温晒干。参照张雅荟等^[23]的方法进行分样,分别收集水稻的籽粒、穗轴、穗颈、旗叶、穗下节、第二节间、第二叶、第二节、基节、根和其他茎秆部分。将籽粒用砵谷机脱壳后磨成粉末,其余部位用剪刀剪碎后用万能粉碎机磨粉。

1.4 Cd和矿质元素的含量和转移因子的测定和计算方法

分别称取0.5 g籽粒粉末或0.25 g营养器官粉末于聚四氟乙烯消解管中,加入7 mL浓硝酸,摇匀,室

温下静置过夜,然后于电热消解仪(Digi Block ED54)上进行消解,110℃加热2.5 h后冷却至室温,加入1 mL H₂O₂摇匀,110℃继续加热1.5 h,最后于170℃下赶酸至0.5 mL以内,用去离子水稀释并转移至25 mL容量瓶内过滤定容,用电感耦合等离子质谱仪(ICP-MS, Agilent 7500a, USA)测定样品中Cd、K、Mg、Ca、Fe、Mn和Zn含量。在本研究中,籽粒元素测定的标准样品为TMQC0009(BBS-1大米),其他营养器官中元素含量测定的标准样品为GBW10020(GBS-11柑橘叶)。

水稻不同部位的元素含量分布反映其迁移能力,用转移系数(Transfer factor, TF)来表示, $TF_{a/b} = a$ 器官元素含量/b 器官元素含量,其中a器官和b器官为相邻的水稻器官。

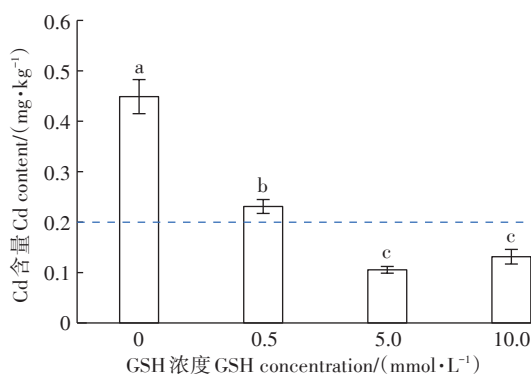
1.5 数据统计及分析

利用Excel对数据进行处理并绘图,分别对不同水稻器官中各元素的含量和转移系数在不同处理组间的差异进行方差分析,采用GraphPad Prism 5验证数据符合正态分布后进行单因素方差分析(One-way ANOVA)和差异显著性检验(Tukey, $P < 0.05$),并对不同元素在不同器官中的含量进行相关性分析(Pearson)。

2 结果与分析

2.1 叶面喷施GSH对水稻籽粒Cd含量的影响

田间试验的稻田土壤为中轻度Cd污染土壤,叶面喷施GSH后水稻籽粒中Cd含量如图1所示。以空



虚线为我国食品安全标准,不同小写字母表示处理间差异达到5%显著水平。下同

The dotted line represents China's food safety standard, and different lowercase letters indicate significant differences of 5% among treatments. The same below

图1 喷施GSH对水稻籽粒中Cd含量的影响

Figure 1 Effects of foliar application of GSH on Cd contents in rice grains

白组水稻籽粒Cd含量($0.449 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)为对照,叶面喷施不同浓度GSH显著降低了水稻籽粒Cd积累量,当喷施浓度为 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,籽粒Cd含量下降48.5%;当喷施浓度提高到 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,GSH的降Cd率随之提高到76.5%,籽粒Cd含量下降至 $0.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 以下,符合我国食品安全标准;喷施浓度继续提高至 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 并未显著提高GSH的降Cd效果。

2.2 叶面喷施GSH对水稻籽粒矿质元素含量的影响

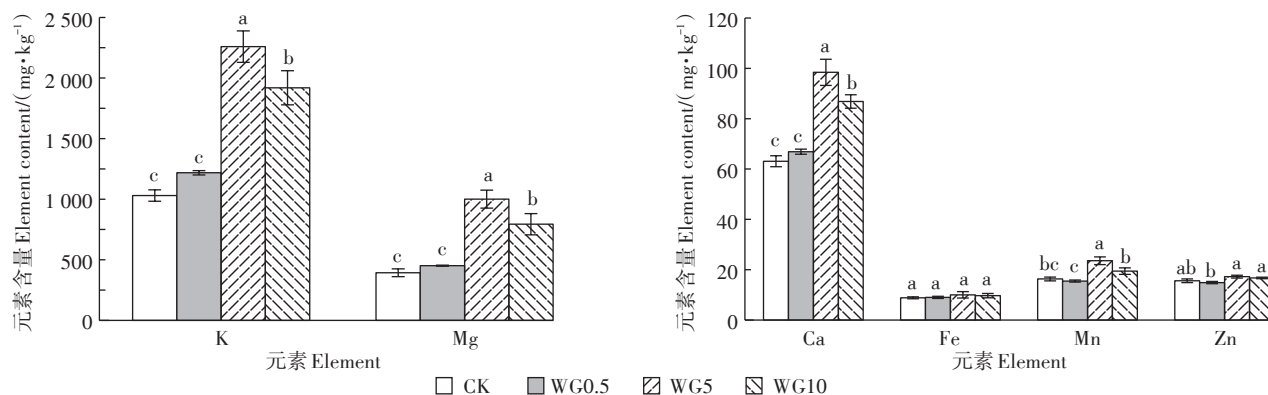
为了进一步探究叶面喷施GSH对稻米品质的影响,对水稻籽粒中矿质元素Mg、K、Ca、Mn、Fe和Zn的含量进行检测,发现GSH处理在降低籽粒Cd含量的同时,不仅没有抑制籽粒中矿质元素的积累,反而在一定喷施浓度下能够促进部分矿质元素在籽粒中的积累。如图2所示,水稻籽粒中矿质元素含量的差异较大,其中含量最高的是K,其次是Mg和Ca,且远高于Fe、Mn和Zn的含量。与空白对照组相比,叶面喷施 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH对籽粒中K、Mg、Ca、Mn、Fe和Zn的含量无显著影响;喷施 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH后,籽粒中K、Mg、Ca和Mn含量均显著增加,增幅分别达119.3%、154.3%、55.9%和44.8%,而Fe和Zn含量无显著变化;喷施 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH后,籽粒中K、Mg和Ca含量显著提高,增幅分别达86.3%、101.6%和37.6%,而Fe、Mn和Zn含量无显著变化。

2.3 叶面喷施GSH对水稻不同营养器官Cd含量和转移系数的影响

由图3可知,水稻各营养器官对Cd的富集能力存在很大的差异,其中穗下节的Cd含量最高,可达 $7 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 以上;其次是水稻其他节和根,Cd含量为 $5 \sim 6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$;其余部位Cd含量大多为 $1.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 左右,由

高到低依次顺序是第二节间>穗颈>旗叶>穗轴>第二叶。其中,穗下节Cd含量是第二叶Cd含量的7倍左右,是相邻营养器官Cd含量的2~5倍,由此可见,穗下节是水稻拦截Cd的重要营养器官。叶面喷施GSH不但能够降低水稻籽粒Cd含量,同时还能降低各营养器官中的Cd含量。与空白对照组相比,GSH喷施浓度为 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 即可显著降低水稻穗轴、穗颈、旗叶、穗下节、第二叶、第二节、第二节间、其他茎秆和基节的Cd含量,降幅分别可达58.8%、55.9%、63.3%、35.4%、65.3%、49.3%、55.6%、52.4%和41.6%,而对根Cd含量影响不显著。当浓度提高到 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,喷施GSH的降Cd效果进一步显著提升,显著降低了水稻各器官的Cd含量,穗轴、穗颈、旗叶、穗下节、第二叶、第二节、第二节间、其他茎秆、基节和根中Cd含量降幅分别为81.3%、83.4%、86.7%、79.6%、82.8%、81.8%、82.4%、84.7%、73.2%和68.8%。与喷施浓度 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 相比,GSH浓度为 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,水稻各器官Cd含量无显著变化,即上述两种喷施浓度下GSH的降Cd效果无显著差异。综上,叶面喷施GSH能够有效降低水稻各营养器官中的Cd含量,当喷施浓度为 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,GSH对水稻营养器官的降Cd效果即可达到较高水平。

水稻不同部位的Cd含量分布反映其迁移能力,为了进一步探究叶面喷施GSH的降Cd作用机制,本试验分析了Cd在水稻各营养器官间的转移系数(图4)。与空白对照组相比,叶面喷施GSH显著提高了 $TF_{\text{穗下节/第二节间}}$,降低了 $TF_{\text{穗颈/穗下节}}$ 和 $TF_{\text{旗叶/穗下节}}$,对其他器官间转移系数无显著影响,即喷施GSH促进了Cd从第二节间向穗下节的转运,同时抑制了Cd从穗下节



CK:空白对照组;WG0.5: $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH喷施处理组;WG5: $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH喷施处理组;WG10: $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH喷施处理组。下同
CK:blank control check group;WG0.5: $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH treatment group;WG5: $5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH treatment group;WG10: $10.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH treatment group. The same below

图2 喷施GSH对水稻籽粒中矿质元素含量的影响

Figure 2 Effects of foliar application of GSH on mineral element contents in rice grains

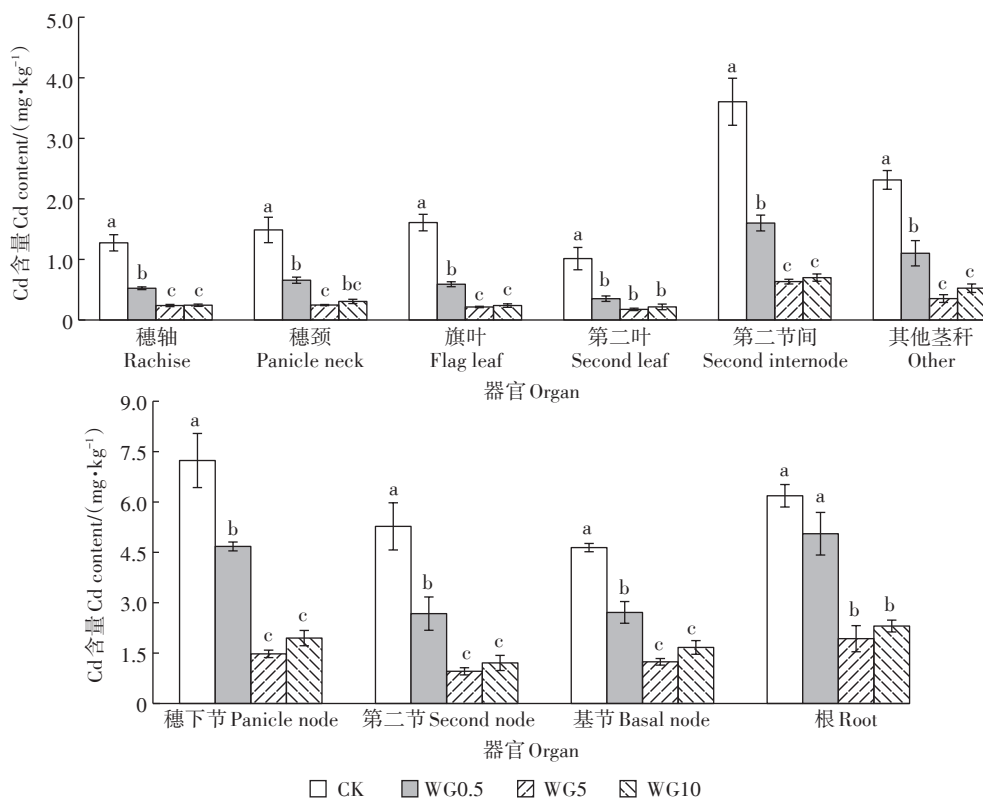


图3 喷施GSH对水稻各器官中Cd含量的影响

Figure 3 Effects of foliar application of GSH on Cd contents in rice organs

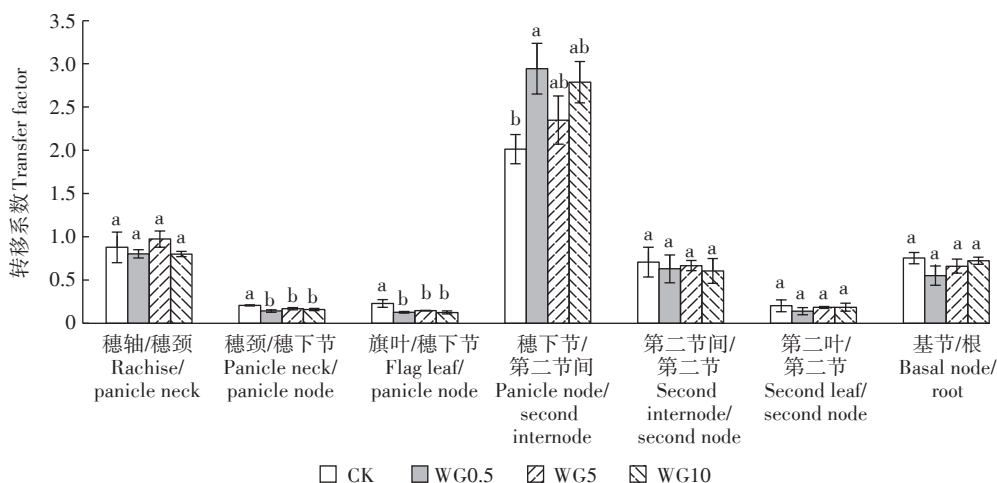


图4 喷施GSH对水稻不同器官Cd转移系数的影响

Figure 4 Effects of GSH application on *TF* of Cd in rice organs

向穗颈和旗叶的转运。当GSH喷施浓度为 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, $TF_{\text{穗下节/第二节间}}$ 增加了46.2%,即Cd从第二节间向穗下节的转运增加了近二分之一;同时, $TF_{\text{穗颈/穗下节}}$ 降低了31.2%, $TF_{\text{旗叶/穗下节}}$ 降低了44.5%,即Cd从穗下节向上到穗颈的转运降低了近三分之一,从穗下节到旗叶的转运降低了近二分之一。由此可见,叶面喷施适当浓度的GSH,能够促进Cd从相邻下部节间向穗下

节的转运,同时抑制Cd从穗下节向旗叶以及继续向上到穗颈的转运,进而提高穗下节对Cd的固定拦截能力。

2.4 叶面喷施GSH对水稻不同营养器官矿质元素含量和转移系数的影响

由表1可见,不同矿质元素在水稻穗轴、穗颈、穗下节、旗叶和第二节间的分布规律差异很大,大量元

表1 喷施 GSH 对水稻器官中矿质元素含量的影响($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)Table 1 Effects of GSH foliar application on mineral element contents in rice organs ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)

器官 Organ	处理组 Treatment	K	Mg	Ca	Fe	Mn	Zn
穗轴 Rachise	CK	14 238±375bc	831±54a	931±71a	102.6±12.7a	262.3±20.3a	47.7±5.4a
	WG0.5	13 814±152c	560±23b	985±35a	90.2±8.4a	207.1±10.5b	26.8±1.4b
	WG5	15 881±142a	656±41b	894±73a	85.0±2.0a	178.1±4.2bc	24.7±1.7b
	WG10	14 777±142b	618±41b	859±73a	99.6±2.0a	165.6±4.2c	23.4±1.7b
穗颈 Panicle neck	CK	35 489±3 538a	1 488±46a	844±94a	108.9±2.8a	266.3±21.6a	58.8±0.6a
	WG0.5	37 902±1 373a	1 115±81b	842±14a	51.7±4.0c	210.2±10.4b	37.8±5.1b
	WG5	38 201±1 792a	970±64b	779±46a	54.3±2.9c	196.1±2.5b	37.6±1.8b
	WG10	39 790±2 760a	1 075±88b	797±45a	66.1±4.9b	225.0±5.6b	35.6±2.4b
穗下节 Panicle node	CK	37 689±2 163a	2 582±213a	2 275±151a	326.8±31.5ab	643.7±38.2a	308.9±24.5a
	WG0.5	29 703±476b	2 324±106ab	2 028±123a	287.9±15.3b	529.3±44.2ab	255.2±25.3ab
	WG5	31 152±203b	1 925±144c	2 007±95a	297.2±29.7ab	478.0±41.2b	169.3±1.8c
	WG10	31 155±2 635b	2 115±81bc	2 086±64a	391.8±59.4a	565.8±74.4ab	211.5±30.5bc
旗叶 Flag leaf	CK	17 582±510a	1 857±22a	4 733±183a	225.5±4.9a	936.7±46.8a	28.7±1.4a
	WG0.5	13 932±357b	1 462±88b	3 626±20b	167.7±11.9b	653.6±43.1b	16.0±0.4b
	WG5	11 871±336c	1 352±100b	3 946±286b	174.8±5.9b	634.2±21.6b	16.1±0.4b
	WG10	10 770±584c	1 342±99b	3 837±116b	177.4±21.5b	620.0±44.9b	17.8±0.2b
第二节间 Second internode	CK	33 839±430b	2 844±188a	1 037±72a	148.9±6.6a	495.9±19.3a	135.3±12.1a
	WG0.5	39 868±1 691a	2 188±85b	784±20b	75.0±6.4bc	318.3±25.6b	59.7±7.6b
	WG5	41 634±2 478a	2 058±146bc	820±80b	79.7±4.4b	338.8±25.1b	48.0±2.9bc
	WG10	40 768±1 503a	1 662±177c	738±41b	63.7±6.7c	284.7±8.6b	39.6±1.9c

注:不同小写字母表示处理间差异达到5%显著水平。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences of 5% among treatments. The same below.

素K在穗颈、穗下节和第二节间中的含量较高($>30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),大量元素Ca在旗叶中的含量较高($>4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),大量元素Mg在穗下节和第二节间中的含量较高($>2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),微量元素Mn在旗叶和穗下节中的含量较高($>600 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$),微量元素Fe和Zn在穗下节中的含量较高($>300 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)。叶面喷施GSH后,不同器官中不同矿质元素含量变化趋势不同,穗轴、穗颈、穗下节、旗叶和第二节间中Mg、Mn和Zn含量均降低,Mg的最大降幅分别可达32.6%、34.8%、25.4%、27.7%和41.6%,Mn的最大降幅分别可达36.9%、26.4%、25.7%、33.8%和42.6%,Zn的最大降幅分别可达50.9%、39.5%、45.2%、44.3%和70.7%;旗叶和第二节间中Ca含量降低,降幅最大可达23.4%和28.8%;穗颈、旗叶和第二节间中Fe含量降低,降幅可达52.5%、25.6%和57.2%;穗下节和旗叶中K含量降低,降幅可达21.2%和38.7%;而穗轴和第二节间中K含量增加,增幅可达11.5%和23.0%。

进一步对矿质元素在水稻籽粒、穗轴、穗颈、穗下节、旗叶和第二节间之间的转运情况进行分析,用转移系数来表示,结果如图5所示。与Cd相似,水稻中Mg和Zn从穗轴向籽粒的转移系数较高,而喷施GSH

能够促进除Fe以外其他元素从穗轴向籽粒的转运。水稻中K从穗下节向穗颈的转移系数最高,Zn的最低(0.191)且与Cd(0.205)相近,喷施GSH进一步促进了K从穗下节向穗颈的转运,同时抑制了Fe和Cd的转运。与Cd相似,水稻中Ca、Fe和Zn从第二节间向穗下节的转移系数均高于2,喷施不同浓度GSH能够抑制K从第二节间向穗下节的转运,同时促进了其他几种元素的转运。水稻中Zn从穗下节到旗叶的转移系数(0.094)最低,其次是Cd(0.227),其他几种元素的转移系数都高于Cd。与Cd相同,喷施不同浓度GSH能够显著抑制K和Zn从穗下节到旗叶的转运。由此可见,喷施GSH提高了Zn从第二节间向穗下节的转移系数,增幅为134.4%,降低了Zn从穗下节向旗叶的转移系数,降幅为32.2%,最终提高了穗下节对Zn的固定能力。

对喷施GSH直接接触的水稻营养器官中不同矿质元素含量与Cd含量进行相关性分析,结果如表2所示。在水稻穗轴、穗颈、穗下节、旗叶、第二节间、第二节和第二节中,空白对照组和喷施不同浓度GSH处理组的Zn含量与Cd含量均呈显著正相关,且Pearson相关系数均高于0.8($P<0.001$),为极强相关。而

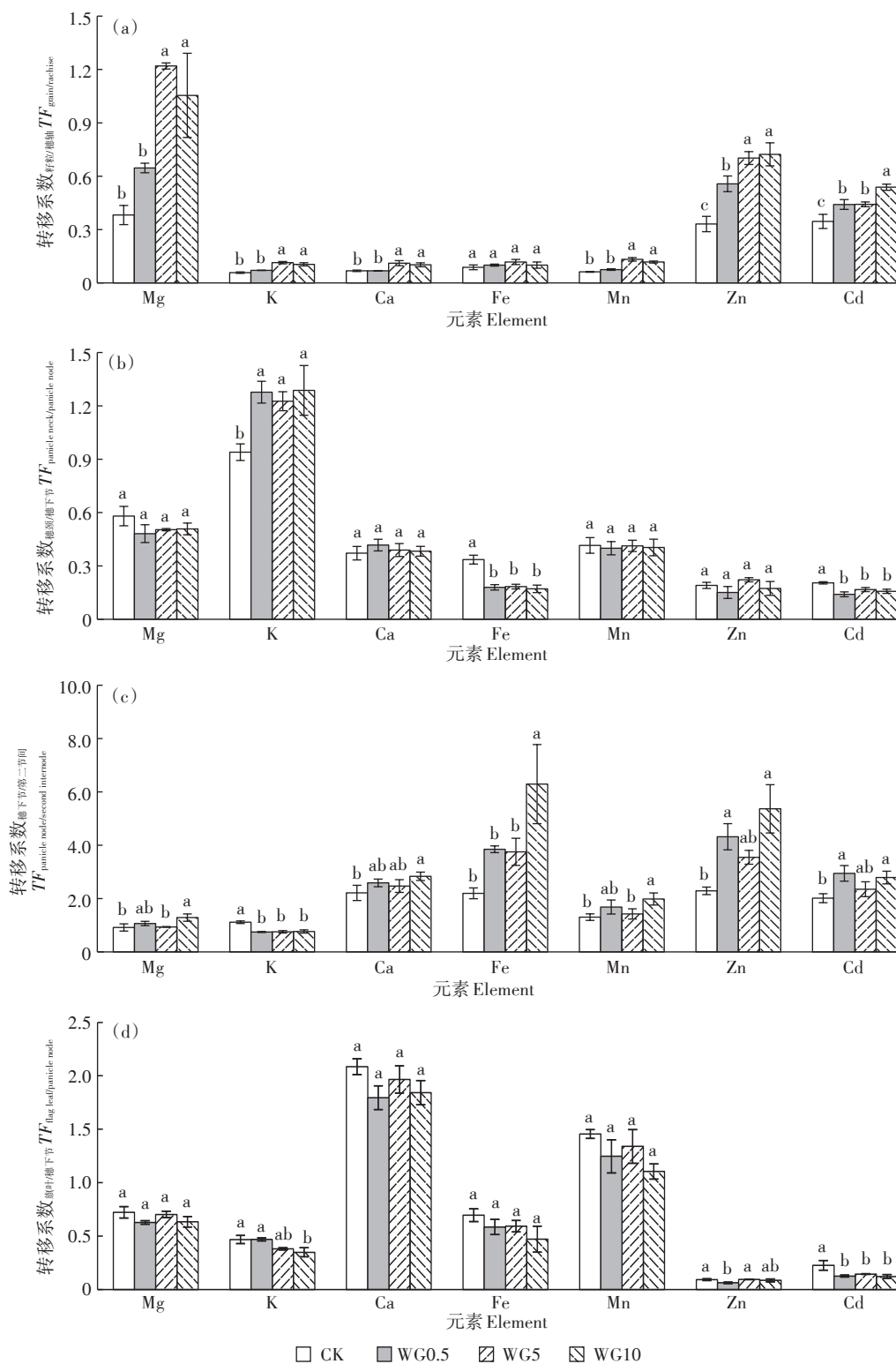


图5 喷施GSH对水稻器官各元素转移系数的影响

Figure 5 Effects of GSH application on TF of mineral elements in rice organs

Mn、Fe、Ca、Mg和K的含量在某些营养器官中也与Cd含量具有不同程度的显著相关性。综合分析GSH喷施处理所有水稻营养器官中6种矿质元素,其中Zn含量与Cd含量的Pearson相关系数最高,为0.809

($P < 0.001$),呈极显著正相关。

3 讨论

GSH是生物体内非酶抗氧化系统的重要成分之

表2 水稻器官中不同矿质元素含量与Cd含量的相关系数

Table 2 Correlation coefficient between mineral element content and Cd content in rice organs

器官 Organ	Mg	K	Ca	Fe	Mn	Zn
穗轴 Rachise	0.730**	-0.386	0.295	0.345	0.929***	0.970***
穗颈 Panicle neck	0.923***	-0.539	0.498	0.863***	0.841***	0.910***
穗下节 Panicle node	0.781**	0.613*	0.534	-0.146	0.572	0.858***
旗叶 Flag leaf	0.924***	0.950***	0.798**	0.787**	0.953***	0.913***
第二节间 Second internode	0.894***	-0.827***	0.846***	0.928***	0.905***	0.941***
第二节 Second node	0.816**	0.333	0.728**	0.715**	0.814**	0.867***
第二叶 Second leaf	0.892***	0.435	0.898***	0.856***	0.955***	0.919***
所有器官 All organs	0.696***	0.369***	-0.050	0.531***	0.339**	0.809***

注: *表示在0.05水平显著, **表示在0.01水平显著, ***表示在0.001水平显著。

Note: * means significant at 0.05 level, ** means significant at 0.01 level, *** means significant at 0.001 level.

一,广泛分布于水稻各器官中,能够清除非生物胁迫下产生的自由基以缓解氧化损伤,同时还易与重金属通过巯基结合进而降低重金属毒性^[29]。GSH生物安全性高、水溶性好、生产工艺成熟^[30]、成本低,已广泛应用于医药和食品等领域^[31-32]。本研究发现,在开花期叶面喷施一次GSH即可显著降低水稻籽粒Cd含量,适当浓度的GSH能够将水稻Cd含量降低至我国食品安全标准($0.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)范围以内,同时显著增加水稻矿质元素K、Mg、Ca和Mn的含量,提高了稻米的营养品质。由此可见,将GSH作为叶面调理剂的主要成分应用于Cd污染稻田粮食安全生产,具有很好的前景。

本研究在水稻开花期叶面喷施GSH,提高了水稻营养器官对Cd转运的拦截能力,降低了水稻各部位Cd积累量。叶面喷施GSH后,除了与GSH直接接触的器官(包括穗轴、穗颈、穗下节、旗叶、第二节间、第二节和第二叶),土壤中的水稻根系和基节中的Cd含量也显著降低。深入分析水稻不同营养器官之间的Cd转移系数发现,叶面喷施GSH对水稻营养器官间的Cd转运起到调控作用,显著提高了Cd从第二节间到穗下节的转移系数,并显著抑制了Cd从穗下节到旗叶以及继续向上到穗颈的转运。GSH处理通过调控穗下节及其相连营养器官之间的Cd转运,提高了水稻自身主要Cd阻隔器官——穗下节对Cd的拦截能力,进而有效地抑制营养体中Cd向籽粒的转运。水稻营养器官能够把大部分Cd固定在细胞壁或封存在液泡中^[16],通过营养器官对Cd的层层拦截,最终仅允许少量Cd积累在水稻籽粒中,特别是水稻的根和节,其是阻碍Cd进入籽粒的两个关键营养器官,其中穗下节(顶端第一节)Cd隔离能力最强,在抑制Cd向籽粒转运中发挥重要作用^[16,23,33]。水稻的节是发根、

生叶、分蘖的活力中心,也是根、叶及分蘖的输导组织的汇合处,细胞壁很厚。利用扫描电镜检测发现,水稻中Cd主要分布在节和节间维管束组织的细胞壁上^[34]。同时,水稻开花期穗下节组织中表达水平显著提高的*OsLCT1*等基因可以有效降低穗轴和稻米中的Cd含量^[35]。由此可见,水稻穗下节的细胞壁结构和膜蛋白水平对于阻控Cd向上转运具有重要作用,喷施GSH调控水稻穗下节对Cd拦截能力的分子机制还有待深入研究。此外,植物螯合肽以GSH为底物进行合成,能够与Cd等重金属离子结合形成复合物,通过液泡膜上的ATP结合型转运蛋白进入并隔离在液泡中^[36-37],茎节的韧皮部细胞液泡能够封存大量的植物螯合肽-重金属复合物^[38],从而阻控Cd等重金属向籽粒中转运。茎节中的穗下节是水稻Cd拦截的主要器官^[16,23,33],叶面喷施GSH能够提高穗下节对Cd转运的阻控能力,是否与外源GSH作为底物促进植物螯合肽合成进而提高穗下节韧皮部Cd拦截能力有关,还有待深入研究。

Cd^{2+} 与金属阳离子共用通道膜蛋白进行跨膜转运,互相之间存在着竞争性抑制^[19-21],因此,水稻不同器官间矿质元素的转运与Cd转运密切相关。故本研究进一步分析了喷施GSH后Cd转移系数显著变化的关键器官,即穗下节及其相连营养器官(穗颈、第二节间和旗叶)中矿质元素含量,发现GSH处理对各营养器官中不同矿质元素的含量和分布的影响具有特异性。其中Mg、Mn和Zn在上述器官中的含量均显著下降,与Cd变化情况相似,但Mg和Mn含量的降幅都远低于Cd;Ca在穗轴、穗颈和穗下节中的含量及Fe在穗轴和穗下节中的含量均无显著变化;喷施GSH降低了K在穗下节和旗叶中的含量,却提高了K在穗轴和第二节间的含量。由此可见,喷施GSH对不同

器官中不同矿质元素含量的影响不尽相同,这很可能与不同元素在水稻中的转运通道或转运蛋白的特异性密切相关。深入分析矿质元素在器官间的转运规律发现,Zn从穗下节到穗颈及旗叶的转移系数最低,其次是Cd,二者相近且都远高于其他矿质元素的转移系数;Zn、Ca和Fe从第二节间到穗下节的转移系数均与Cd相近。因此,从水稻不同器官中元素含量分布特征来看,Zn与Cd的规律相似。此外,与Cd的情况相似,喷施GSH也提高了Zn从第二节间到穗下节的转移系数,降低了Zn从穗下节到旗叶的转移系数,增强了穗下节对Zn的拦截固定能力。进一步对水稻不同器官中不同矿质元素含量与Cd含量进行相关性分析,也证实了Zn含量与Cd含量相关系数最高。由此可见,叶面喷施GSH不但抑制了水稻体内Cd转运积累,同时也影响了矿质元素的含量和分布,特别是与Cd正相关性最高的Zn,推测喷施GSH对水稻Cd转运的调控作用很可能与Zn共用转运通道蛋白有关。截至目前,水稻体内并未发现Cd转运的专属蛋白,有害元素Cd主要通过选择性低的阳离子通道进行跨膜转运,特别是 Zn^{2+} 与 Cd^{2+} 的转运密切相关,包括OsHMA2^[21,39]、OsLCT1^[35]和OsZIP3^[40]在内的转运蛋白,能够共同影响水稻体内 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 的转运^[41]。有研究发现,施加降Cd剂能够通过调控上述离子转运蛋白的基因表达水平,缓解水稻Cd胁迫并抑制Cd吸收积累^[42]。然而GSH如何通过调控Zn与Cd共用转运通道或其他非选择性阳离子转运通道^[43-44],抑制水稻体内Cd从营养器官向籽粒转运,仍有待进一步研究。

综上所述,喷施GSH不但能够降低水稻各器官Cd含量,同时通过调控穗下节与其相连营养器官(穗颈、第二节间和旗叶)之间的Cd转运,提高水稻自身主要Cd阻控器官——穗下节对Cd的拦截能力,进而抑制Cd在籽粒中的积累,GSH作为水稻降Cd叶面调理剂具有较好的应用前景。此外,喷施GSH在抑制水稻Cd转运的同时,也影响了矿质元素的含量和在器官间的分布,其中Zn与Cd的相关性最高,为极显著正相关。

4 结论

(1)在水稻开花期叶面喷施GSH可以显著降低籽粒中Cd含量,同时提高矿质元素K、Mg、Ca和Mn的含量,但对Fe和Zn含量的影响不显著。

(2)叶面喷施GSH显著降低水稻各营养器官中Cd含量,同时促进了Cd从第二节间向穗下节的积

累,抑制了Cd从穗下节向旗叶和穗颈的转运,进而提高了水稻穗下节对Cd转运的拦截作用。

(3)叶面喷施GSH同时影响了水稻穗轴、穗颈、穗下节、旗叶和第二节间等营养器官中矿质元素的含量和转移系数,其中Zn与Cd的相关性最高,为极显著正相关。

参考文献:

- [1] 陈能场,郑煜基,何晓峰,等.《全国土壤污染状况调查公报》探析[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(9): 1689-1692. CHEN N C, ZHENG Y J, HE X F, et al. Analysis of the Report on the national general survey of soil contamination[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(9): 1689-1692.
- [2] CLEMENS S. Safer food through plant science: Reducing toxic element accumulation in crops[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(20): 5537-5557.
- [3] HU Y A, CHENG H F, TAO S. The challenges and solutions for cadmium-contaminated rice in China: A critical review[J]. *Environment International*, 2016, 92/93: 515-532.
- [4] 于焕云,崔江虎,乔江涛,等.稻田镉污染阻控原理与技术应用[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(7): 1418-1426. YU H Y, CUI J H, QIAO J T, et al. Principle and technique of arsenic and cadmium pollution control in paddy field[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(7): 1418-1426.
- [5] 鄢德梅,郭朝晖,黄凤莲,等.钙镁磷肥对石灰、海泡石组配修复镉污染稻田土壤的影响[J]. 环境科学, 2020, 41(3): 1491-1497. YAN D M, GUO Z H, HUANG F L, et al. Effect of calcium magnesium phosphate on remediation paddy soil contaminated with cadmium using lime and sepiolite[J]. *Environmental Science*, 2020, 41(3): 1491-1497.
- [6] 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. XU Y F, XIE G X, ZHANG M K. Study on reducing cadmium uptake by rice in soil by modifier combined with water management[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, 33(6): 356-360.
- [7] LI N, FENG A X, LIU N, et al. Silicon application improved the yield and nutritional quality while reduced cadmium concentration in rice[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(16): 20370-20379.
- [8] WANG H, XU C, LUO Z C, et al. Foliar application of Zn can reduce Cd concentrations in rice (*Oryza sativa* L.) under field conditions[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(29): 29287-29294.
- [9] 吕光辉,许超,王辉,等.叶面喷施不同浓度锌对水稻镉积累的影响[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(7): 1521-1528. LÜ G H, XU C, WANG H, et al. Effect of foliar spraying zinc on the accumulation of zinc and cadmium in rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(7): 1521-1528.
- [10] 王惠君,薛卫杰,张昕,等.叶面喷施苹果酸对水稻Cd积累特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2021, 40(2): 269-278. WANG H J,

- XUE W J, ZHANG X, et al. Effects of foliar spraying of malic acid on Cd accumulation characteristics of rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2021, 40(2):269-278.
- [11] XUE W J, WANG P P, TANG L, et al. Citric acid inhibits Cd uptake by improving the preferential transport of Mn and triggering the defense response of amino acids in grains[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 211:111921.
- [12] 张盛楠, 黄益宗, 李颜, 等. Cd胁迫下不同外源植物激素对水稻幼苗抗氧化系统及Cd吸收积累的影响[J]. 环境科学, 2021, 42(4):2040-2046. ZHANG S N, HUANG Y Z, LI Y, et al. Effects of different exogenous plant hormones on antioxidant system and Cd absorption and accumulation of rice seedlings under Cd stress[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(4):2040-2046.
- [13] 杨晓荣, 黄永春, 刘仲齐, 等. 叶面喷施二巯基丁二酸对晚稻籽粒镉及矿质元素含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(8):1802-1808. YANG X R, HUANG Y C, LIU Z Q, et al. Foliar application of DMSA: Effects on Cd and other mineral elements in rice grains[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(8):1802-1808.
- [14] YANG X R, WANG C R, HUANG Y C, et al. Foliar application of the sulfhydryl compound 2, 3-dimercaptosuccinic acid inhibits cadmium, lead, and arsenic accumulation in rice grains by promoting heavy metal immobilization in flag leaves[J]. *Environmental Pollution*, 2021, 285:117355.
- [15] XUE W J, ZHANG C B, WANG P P, et al. Rice vegetative organs alleviate cadmium toxicity by altering the chemical forms of cadmium and increasing the ratio of calcium to manganese[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 184:109640.
- [16] 刘仲齐, 张长波, 黄永春. 水稻各器官镉阻控功能的研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(4):721-727. LIU Z Q, ZHANG C B, HUANG Y C. Research advance on the functions of rice organs in cadmium inhibition: A review[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(4):721-727.
- [17] 黄永春, 张长波, 任兴华, 等. 土壤和茎基部镉含量对稻米镉污染风险的影响[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(5):989-999. HUANG Y C, ZHANG C B, REN X H, et al. Effects of cadmium content in soil and stem base on cadmium pollution risk of rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, 39(5):989-999.
- [18] FUJIMAKI S, SUZUI N, ISHIOKA N S, et al. Tracing cadmium from culture to spikelet: Noninvasive imaging and quantitative characterization of absorption, transport, and accumulation of cadmium in an intact rice[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 152(4):1796-1806.
- [19] PINTO E, FERREIRA I. Cation transporters/channels in plants: Tools for nutrient biofortification[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 179:64-82.
- [20] AKIMASA S, NAOKI Y, KENGO Y, et al. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(5):2155-2167.
- [21] RYUICHI T, YASUHIRO I, HUGO S, 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] HUSSAIN B, LI J, MA Y, et al. Effects of Fe and Mn cations on Cd uptake by rice plant in hydroponic culture experiment[J]. *PLoS One*, 2020, 15(12):e0243174.
- [23] 张雅荟, 王常荣, 刘月敏, 等. 叶施L-半胱氨酸对水稻镉和矿质元素含量的影响[J]. 环境科学, 2021, 42(8):4045-4052. ZHANG Y H, WANG C R, LIU Y M, et al. Effects of leaf application of L-cysteine on the contents of cadmium and mineral elements in rice[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(8):4045-4052.
- [24] NA G, SALT D E. The role of sulfur assimilation and sulfur-containing compounds in trace element homeostasis in plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 72(1):18-25.
- [25] 赵利清, 彭向永, 刘俊祥, 等. GSH对铅胁迫下多年生黑麦草生长及光合生理的影响[J]. 草业学报, 2021, 30(9):97-104. ZHAO L Q, PENG X Y, LIU J X, et al. Effects of reduced glutathione on the growth and photosynthesis of perennial ryegrass under lead stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(9):97-104.
- [26] HASANUZZAMAN M, NAHAR K, RAHMAN A, et al. Exogenous glutathione attenuates lead-induced oxidative stress in wheat by improving antioxidant defense and physiological mechanisms[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2018, 13(1):203-212.
- [27] CAI Y, LIN L, HENG W, et al. Genotypic dependent effect of exogenous glutathione on Cd-induced changes in cadmium and mineral uptake and accumulation in rice seedlings (*Oryza sativa*) [J]. *Plant, Soil and Environment*, 2010, 56(11):516-525.
- [28] CAO F, CAI Y, LIU L, et al. Differences in photosynthesis, yield and grain cadmium accumulation as affected by exogenous cadmium and glutathione in the two rice genotypes[J]. *Plant Growth Regulation*, 2014, 75(3):715-723.
- [29] HERNÁNDEZ L E, SOBRINO-PLATA J, MONTERO-PALMERO M B, et al. Contribution of glutathione to the control of cellular redox homeostasis under toxic metal and metalloid stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66:2901-2911.
- [30] 蒋秋琪, 吕雪芹, 崔世修, 等. 代谢工程改造毕赤酵母发酵生产谷胱甘肽[J]. 食品与发酵工业, 2020, 46(17):9-14. JIANG Q Q, LÜ X Q, CUI S X, et al. Metabolic engineered *Pichia pastoris* for synthesis of glutathione[J]. *Food and Fermentation Industries*, 2020, 46(17):9-14.
- [31] MANDAL P K, DEEPIKA S, MANJARI T, et al. Cognitive improvement with glutathione supplement in alzheimer's disease: A way forward[J]. *Journal of Alzheimers Disease*, 2019, 68(2):531-535.
- [32] TSIASIOTI A, ZOTOU A S, TZANAVARAS P D. Single run analysis of glutathione and its disulfide in food samples by liquid chromatography coupled to on-line post-column derivatization[J]. *Food Chemistry*, 2021, 361:130173.
- [33] FENG X M, HAN L, CHAO D Y, et al. Ionomics and transcriptomic analysis provides new insight into the distribution and transport of cadmium and arsenic in rice[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2017, 331:246-256.
- [34] MA J, CAI H M, HE C W, et al. A hemicellulose-bound form of silicon inhibits cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells[J]. *New Phytologist*, 2015, 206(3):1063-1074.

- [35] URAGUCHI S, KAMIYA T, SAKAMOTO T, et al. Low-affinity cation transporter (*OsLCT1*) regulates cadmium transport into rice grains[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(52):20959–20964.
- [36] SAEED-UR-RAHMAN, KHALID M, HUI N, et al. Diversity and versatile functions of metallothioneins produced by plants: A review[J]. *Pedosphere*, 2020, 30(5):577–588.
- [37] SALT D E, RAUSER W E. Mg ATP-Dependent transport of phytochelators across the tonoplast of oat roots[J]. *Plant Physiology*, 1995, 107:1293–1301.
- [38] SONG W Y, YAMAKI T, YAMAJI N, et al. A rice ABC transporter, OsABCC1, reduces arsenic accumulation in the grain[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111:15699–15704.
- [39] LU C N, ZHANG L X, TANG Z, et al. Producing cadmium-free Indica rice by overexpressing *OsHMA3*[J]. *Environment International*, 2019, 126:619–626.
- [40] AKIMASA S, NAOKI Y, NAMIKI M U, et al. A node-localized transporter OsZIP3 is responsible for the preferential distribution of Zn to developing tissues in rice[J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(2):374–384.
- [41] TIAN S Q, SHUANG L, KUN Q, et al. Co-expression of multiple heavy metal transporters changes the translocation, accumulation, and potential oxidative stress of Cd and Zn in rice (*Oryza Sativa*)[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2019, 380:120853.
- [42] 程六龙, 黄永春, 王常荣, 等. S-烯丙基-L-半胱氨酸缓解水稻种子幼根和幼芽镉胁迫机制[J]. 环境科学, 2021, 42(6):3037–3045. CHENG L L, HUANG Y C, WANG C R, et al. Mechanism of S-allyl-L-cysteine alleviating cadmium stress in seedling roots and buds of rice seedlings[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(6):3037–3045.
- [43] 张参俊, 尹洁, 张长波, 等. 非选择性阳离子通道对水稻幼苗镉吸收转运特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2015, 34(6):1028–1033. ZHANG S J, YIN J, ZHANG C B, et al. Effects of nonselective cation channels on accumulation and transfer of Cd in rice seedlings[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2015, 34(6):1028–1033.
- [44] JACOB P, KIM N H, WU F H, et al. Plant “helper” immune receptors are Ca^{2+} -permeable nonselective cation channels[J]. *Science*, 2021, 373(6553):420–425.

(责任编辑:宋潇)