

尹洁, 赵艳玲, 高子平, 等. 锌对水稻幼苗镉吸收转运特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2016, 35(5):834-841.

YIN Jie, ZHAO Yan-ling, GAO Zi-ping, et al. Effects of zinc supply on absorption and translocation of cadmium in rice seedlings[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2016, 35(5):834-841.

锌对水稻幼苗镉吸收转运特性的影响

尹洁^{1,2}, 赵艳玲², 徐薇², 高子平², 崔冠男², 王景安^{1*}, 刘仲齐^{1,2*}

(1.天津市动植物抗性重点实验室, 天津师范大学生命科学学院, 天津 300387; 2.农业部环境保护科研监测所农业环境污染修复研究中心, 天津 300191)

摘要:采用水培实验,研究了镉胁迫下水稻幼苗的生长发育特征及镉和锌的吸收转运特性。结果表明,施加 1.2 mmol·L⁻¹ 及 1.4 mmol·L⁻¹ 锌能显著增加根尖数目和根系及地上部的生物量,并使根系中的镉积累量分别下降 86.4%和 97.5%,地上部镉积累量分别下降 62.6%和 73.3%。根系和地上部的镉主要分布在细胞壁(F1)和胞液(F3)中,细胞器(F2)中的镉含量很少,只占根系镉总量的 5.4%和地上部镉总量的 9.4%。锌降低了各亚细胞组分中镉的含量,提高了镉在 F3 中的分配比例。当锌使根系 F3 中的镉浓度降低到 12.8 mg·kg⁻¹ FW 以下时,镉从根系 F3 中向地上部转运的比率显著增加,但转运量只有 2.7 μmol·L⁻¹ Cd²⁺(无锌添加)处理组的 26.9%~46.1%。

关键词: 水稻; 锌; 镉; 积累; 转运; 亚细胞分布

中图分类号: X171.5 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2016)05-0834-08 doi:10.11654/jaes.2016.05.003

Effects of zinc supply on absorption and translocation of cadmium in rice seedlings

YIN Jie^{1,2}, ZHAO Yan-ling², XU You², GAO Zi-ping², CUI Guan-nan², WANG Jing-an^{1*}, LIU Zhong-qi^{2*}

(1.Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, College of Life Science, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China; 2.Research Centre for Remediation of Agro-Environmental Pollution, Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture, Tianjin 300191, China)

Abstract: Plant nutrition may influence the uptake of heavy metals by plants. Deficiency or toxicity of metal cations in soils reduces plant growth, crop yield, and the quality of plant foodstuff. Zinc (Zn) is an essential micronutrient for plants. Controlling Zn content in plant tissues is critical to plant normal growth and development. Many transporters and channels in the plasma membranes of plant cells are thought to balance the concentrations of essential metals such as Zn, and to unselectively transport toxic elements, e.g. cadmium (Cd). However, the molecular bases of the interactions between Zn and Cd remains poorly understood. In this study, the effects of different Zn²⁺ concentrations on the seedlings growth, the uptake and translocation of Cd²⁺ and Zn²⁺ by *japonica* rice seedlings under Cd²⁺ stresses were studied in solution culture. Rice plants were grown for 5 days in nutrient solution containing two levels of Cd (0 μmol·L⁻¹ and 2.7 μmol·L⁻¹) and three levels of Zn (0 mmol·L⁻¹, 1.2 mmol·L⁻¹, and 1.4 mmol·L⁻¹). Results showed that supplying 1.2 mmol·L⁻¹ and 1.4 mmol·L⁻¹ Zn²⁺ significantly increased the number of root tips as well as roots and shoots biomass of rice seedlings, which decreased root Cd²⁺ by 86.4% and 97.5%, and shoot Cd²⁺ by 62.6% and 73.3%, respectively. Most Cd²⁺ was distributed in the cell wall (F1) and cell sap (F3) of roots and shoots. Cadmium in the organelle (F2) parts was only about 5.4% in roots and 9.4% in shoots. Adding Zn²⁺ significantly reduced Cd concentrations in F1 and F3 of roots, but increased Cd²⁺ distribution percentages in F3 of roots. Under exogenous Zn²⁺, Cd concentrations in root cell sap were lower than 12.8 mg·kg⁻¹ FW, whereas Cd²⁺ translocation ratio from root cell sap to shoot was significantly enhanced.

Keywords: *japonica* rice; zinc; cadmium; accumulation; translocation; subcellular distribution

收稿日期: 2015-11-14

基金项目: 2015年中国农科院科技创新工程项目(2015-cxgc-lzq); 公益性行业(农业)科研专项(201403015)

作者简介: 尹洁(1991—), 女, 四川资中人, 硕士研究生, 从事植物营养学研究。E-mail: at19910503@163.com

* 通信作者: 王景安 E-mail: jingawang899@126.com; 刘仲齐 E-mail: liuzhongqi508@163.com

近年来环境中重金属污染物逐年增多, Cd 作为一种具有高迁移率及对生物高度毒性的非必需元素, 影响作物水分代谢和光合作用、降低营养元素吸收及生物量等^[1-4]。作为中国及日本等亚洲人群的主要粮食作物^[5-6], 水稻对 Cd 具有较强的吸收富集能力, 通过食用稻米间接摄入过量 Cd²⁺成为影响人体健康的危险因子之一, 因而急需一种合理的方法降低稻米中 Cd²⁺的积累量。我国水稻品种繁多, Cd²⁺在不同种间及基因型间的积累、分布存在显著差异^[7-9]。粳稻(*japonica rice*)作为水稻亚种之一^[10], 因其品质好、产量高, 而被广泛栽培, 有研究表明在相同栽培条件下粳稻较籼稻 Cd²⁺积累少^[7]。

Zn 作为作物生长所必需的微量元素, 是许多酶的组成成分^[11], 参与蛋白代谢、基因表达、染色体构建等多种细胞生物学过程^[12-13], 可维持及保护生物膜稳定性、防止氧化胁迫及过氧化损伤^[14]。Zn 作为 Cd 的同系物, 由于相似的化学性质, 均能以二价阳离子形式被植物体吸收。广泛存在于植物体内的锌铁转运蛋白(ZIP)、自然抗巨噬细胞蛋白(Nramps)、ABC 转运蛋白(ATP-binding cassette)等对 Zn²⁺和 Cd²⁺都具有较高的亲和性, 能同时进行 Zn²⁺、Cd²⁺等离子的转运^[7, 15-18]。但 Zn²⁺与 Cd²⁺之间的互作机理至今仍没有一致的结论。多项研究表明 Zn²⁺、Cd²⁺共存对于植物 Cd 吸收既表现协同作用也表现拮抗作用, 如 Zn 可降低水稻、大豆等对 Cd 的积累, 却提高了洋甘菊及柔毛委陵菜的 Cd 转运率^[19-22], 但 Zn²⁺对粳稻 Cd 积累特性的影响还未见报道。本研究以粳稻幼苗为材料, 从亚细胞水平分析 Zn²⁺和 Cd²⁺的吸收转运特性, 对 Zn²⁺和 Cd²⁺的互作机理进行了初步探讨。

1 材料与方法

1.1 试验材料及培养方法

本试验选用的粳稻品系 14ZS17 由天津市农作物研究所提供。选取饱满均一的种子, 在 5%NaClO 溶液中浸泡消毒 15 min, 去离子水润洗 3 次, 放置于消过毒的培养皿中, 恒温箱(30±1)℃避光催芽 48 h。将萌发的种子转移至漂浮在去离子水箱中的塑料板上温室培养一周, 随后将种子转移至 1/8 营养液中(pH5.5)培养, 一周后换用 1/4 营养液继续培养(pH5.5)。幼苗在光/暗为 16 h/8 h、相应温度 25℃/20℃、相对湿度 60%~70%、光照强度 240 μmol·m⁻²·s⁻¹的人工生长室中培养, 24 h 连续通气。实验用 8 L 的聚乙烯水箱, 每孔移栽两株苗。

Hoagland 全营养液配方如下(1 L):

A 液: Ca(NO₃)₂ 94.5 g。

B 液: KNO₃ 60.7 g、NH₄H₂PO₄ 11.5 g、MgSO₄·7H₂O 49.3 g。

C 液: H₃BO₃ 2.86 g、MnCl₂·4H₂O 1.81 g、ZnSO₄·7H₂O 0.22 g、CuSO₄·5H₂O 0.08 g、(NH₄)₆Mo₇O₂₄·4H₂O 0.02 g。

D 液: FeSO₄·7H₂O 5.57 g、Na-EDTA 7.45 g。

将四叶一心期粳稻幼苗转移至去离子水箱中饥饿处理 1 d, 再分别转移至含有 0 μmol·L⁻¹ Cd²⁺+0 mmol·L⁻¹ Zn²⁺、2.7 μmol·L⁻¹ Cd²⁺、1.2 mmol·L⁻¹ Zn²⁺、1.4 mmol·L⁻¹ Zn²⁺、2.7 μmol·L⁻¹ Cd²⁺+1.2 mmol·L⁻¹ Zn²⁺、2.7 μmol·L⁻¹ Cd²⁺+1.4 mmol·L⁻¹ Zn²⁺的 1/8 Hoagland 营养液(缺 Zn²⁺)中处理 5 d, 每处理重复 3 次, 每次重复 8 株苗。Cd²⁺及 Zn²⁺ 分别以 CdCl₂·2.5H₂O 及 ZnSO₄·7H₂O 形式加入。参照文献[23-24]的培养方法, 营养液及处理液每隔 1 d 更换一次, 以保证溶液中离子浓度基本恒定。

1.2 Cd、Zn 含量测定

处理结束后, 先将根系浸泡在 5 mmol·L⁻¹ CaCl₂ 溶液中 20 min, 以除去吸附在根系表面的离子, 再用去离子水洗净, 用无尘滤纸吸净根系表面残留水分, 分开植株地上部分与根系。105℃杀青 15 min, 75℃下烘干至恒重。称量地上部分及根系干重, 剪碎后置于消煮管内, 用 7 mL HNO₃ 浸泡 5 h, 用 ED54 消煮仪消煮 2.5 h, 待冷却后加入 1 mL H₂O₂ 继续消煮 1.5 h, 赶酸至体积为 0.5 mL 左右, 将消煮液转移至 25 mL 容量瓶中定容, 用原子吸收分光光度计(AAS, ZEE nit 700, Analytikjena, Germany)测定 Cd、Zn 含量。

1.3 亚细胞组分分离

参照文献中方法^[23-24], 称取新鲜水稻根系 0.5 g 和地上部分 1.0 g 分别置于研钵, 加入预冷的提取缓冲液, 充分研磨成匀浆液。提取缓冲液组成为: 250 mmol·L⁻¹ 蔗糖, 50 mmol·L⁻¹ Tris-HCl (pH7.5) 和 1 mmol·L⁻¹ 二硫赤鲜糖醇。操作均在 4℃下进行。将匀浆液在 3000 r·min⁻¹ 下离心 15 min, 沉淀即为细胞壁组分(F1)。将上清液在 15 000 r·min⁻¹ 下离心 30 min, 沉淀为细胞器组分(F2), 上清液为胞液组分(F3)。将各组分烘干、浓缩后用 7 mL HNO₃:1 mL H₂O₂ 法消解, 用原子吸收分光光度计(AAS, ZEE nit 700)测定样品 Zn、Cd 含量。

1.4 根系扫描分析

用根系扫描分析系统(EPSON STD 1600, WinRHIZO

system V.4.0b) 分别对处理前及处理后的根系进行扫描分析,每处理扫描 10 株幼苗。

1.5 数据分析

实验数据用 SPSS 进行单因素方差分析(显著性水平设置为 0.05),采用 Origin8.6 作图。

根尖数/根长/根表面积/根体积相对增长=处理后-处理前

根系胞液 Cd 分配比率= $F_3/(F_1+F_2+F_3) \times 100\%$

根系胞液转运率=地上部 Cd 总量/(根系胞液 Cd 总量+地上部 Cd 总量) $\times 100\%$

其中:根系胞液 Cd 总量=根系 Cd 浓度·根系鲜重·根系胞液 Cd 分配比率;地上部 Cd 总量=地上部 Cd 浓度·地上部鲜重。

2 结果与分析

2.1 Zn²⁺对 Cd²⁺生理毒性的缓解效应

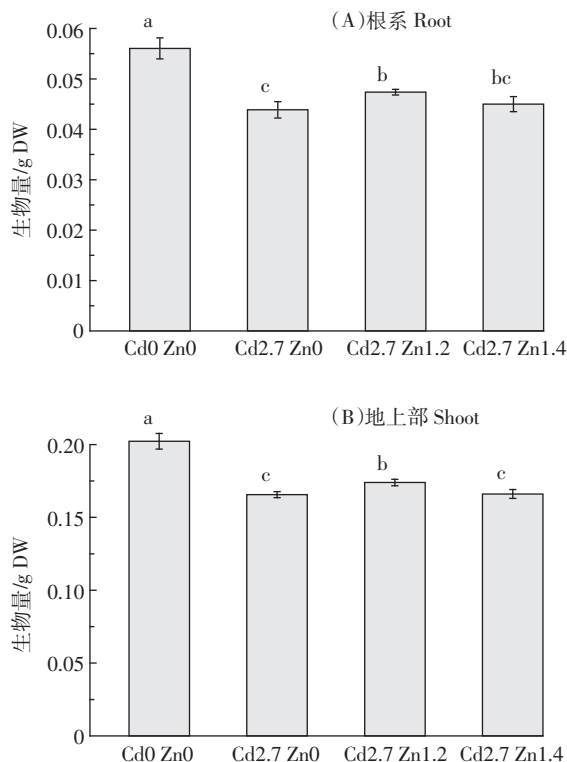
营养液中加入 2.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd²⁺能显著抑制梗稻幼苗生长,添加 1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Zn²⁺有效缓解了 Cd²⁺对根系生长发育的抑制效应(图 1A);添加 1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn²⁺显著促进了幼苗地上部的生长,但添加 1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn²⁺并没有显著促进地上部的生长(图 1B)。

在 2.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd²⁺溶液中,添加 1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn²⁺与对照相比显著提高相对根尖数,且 1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn²⁺较 1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn²⁺促进效应显著(图 2A)。Zn²⁺也可显著促进根长、根系平均直径、根系表面积和根系体积的生长,但 1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn²⁺ 促进效应差异不显著(图 2B,图 2C,图 2D,图 2E)。

2.2 Zn²⁺对幼苗 Cd²⁺积累特性的影响

向含 Cd²⁺营养液中添加 Zn²⁺能显著降低幼苗根系及地上部对 Cd²⁺的积累(图 3)。当根际环境中 Zn²⁺浓度为 1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,根系及地上部 Cd²⁺积累量分别较对照降低 86.4%和 62.6%。当根际环境中 Zn²⁺浓度为 1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,根系及地上部 Cd²⁺积累较对照分别降低了 97.5%和 73.3%。

根际环境中 Cd²⁺对幼苗 Zn²⁺吸收转运特性也有显著影响。与对照相比,2.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd²⁺处理显著提高了根系中的 Zn²⁺积累量(图 4A),却显著降低了地上部 Zn²⁺的积累(图 4B)。向含 Zn²⁺1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 及 1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的营养液中加入 2.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd²⁺,根系 Zn 含量分别为对照的 1.7 倍及 1.2 倍,地上部 Zn 含量较对照分别降低了 17.0%及 16.9%。



不同小写字母代表处理间差异达到 5% 显著水平。下同
Different letters indicate significant difference between different treatments at 5% level. The same below

图 1 Zn²⁺对 Cd²⁺胁迫环境中幼苗根系及地上部生物量的影响
Figure 1 Effects of Zn²⁺ supplies on biomass of roots and shoots of rice seedlings under Cd²⁺ stresses

2.3 Zn²⁺对幼苗 Cd²⁺亚细胞分布的影响

幼苗根系细胞壁(F1)、细胞器(F2)和胞液(F3)组分中的 Cd 含量显著大于地上部对应组分 Cd 含量。Cd²⁺在幼苗根系及地上部的亚细胞分布分别表现为 F1>F3>>F2 和 F1≈F3>>F2。随着根际环境中 Zn²⁺浓度的升高,根系和地上部各亚细胞组分中的 Cd²⁺积累量显著降低(图 5A、图 5B)。与 2.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd²⁺相比,地上部细胞壁组分 Cd 含量下降了 63.2%~72.3%,细胞器组分 Cd 含量下降了 61.8%~81.0%,胞液组分 Cd 含量下降了 47.4%~65.7%。根系细胞壁组分 Cd 含量下降了 79.8%~84.9%,细胞器组分 Cd 含量下降了 81.3%~94.2%,胞液组分 Cd 含量下降了 70.7%~77.9%。Zn²⁺在显著降低根系及地上部 Cd 含量的同时,也改变了 Cd²⁺在各亚细胞组分中的分配比例。根际环境中 1.2~1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Zn²⁺显著降低了根系及地上部细胞壁中 Cd²⁺的分配比率,提高了胞液组分 Cd²⁺分配比率(图 5C、图 5D),细胞器组分中 Cd²⁺分配比率随着 Zn²⁺浓度的增加而下降。环境中的 Cd²⁺对幼苗

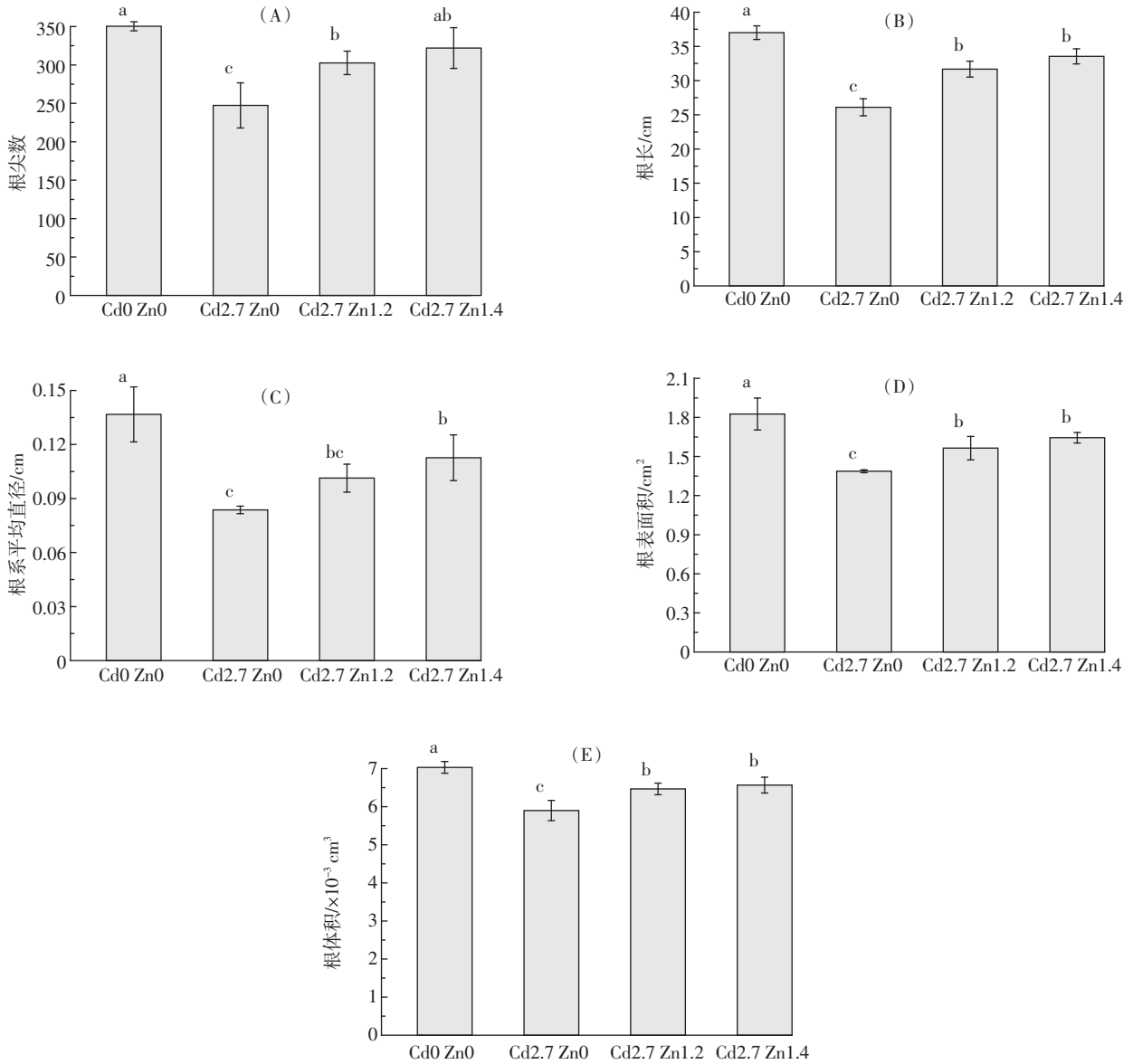


图2 Zn²⁺对 Cd²⁺胁迫环境中幼苗根尖数、根长、根系平均直径、根表面积和根体积相对增长率的影响
 Figure 2 Effects of Zn²⁺ supplies on root tip number, root length, average root diameter, root surface area and volume of rice seedlings under Cd²⁺ stresses

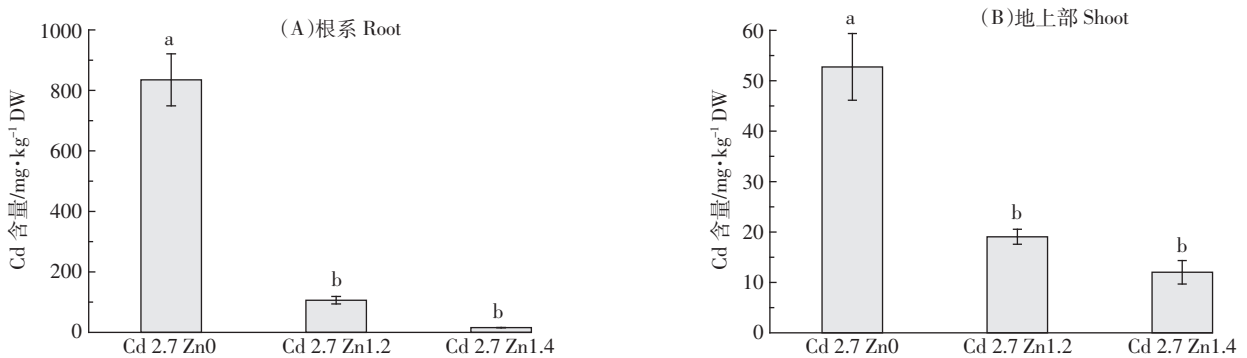
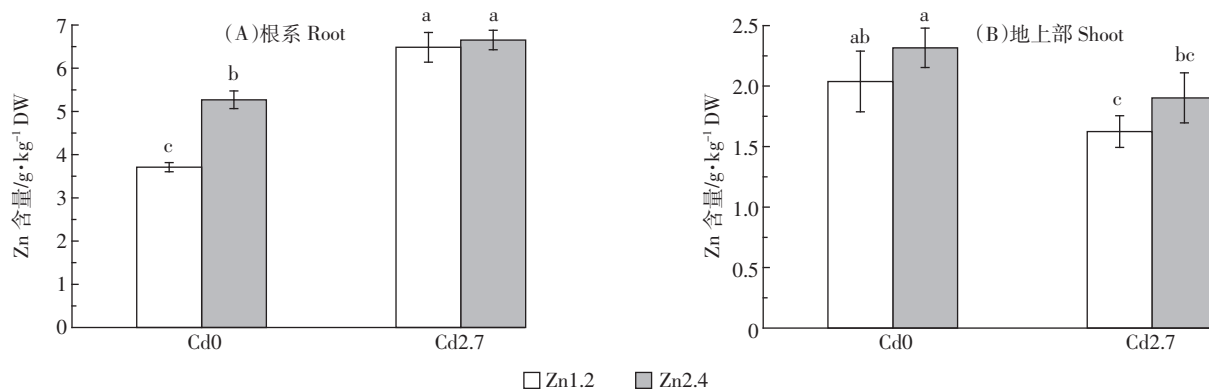
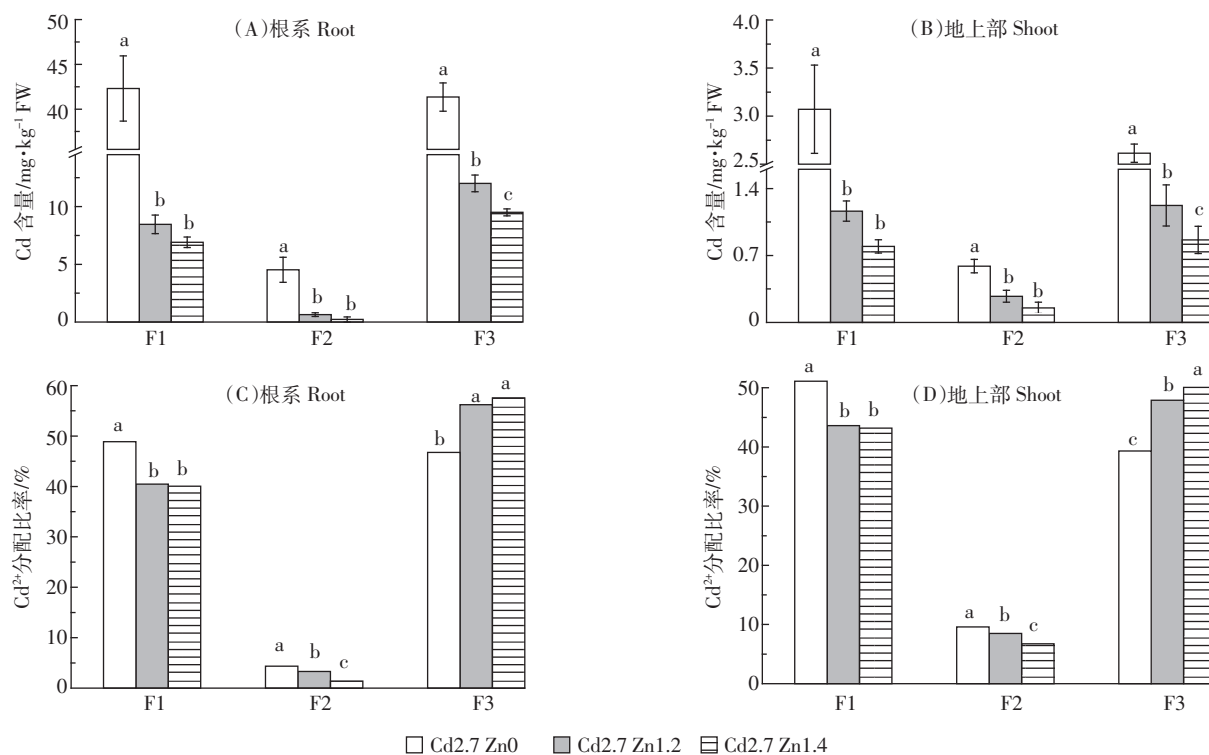


图3 Zn²⁺对 Cd²⁺胁迫中幼苗根系及地上部 Cd 含量的影响
 Figure 3 Effects of Zn²⁺ supplies on Cd concentrations in roots and shoots of rice seedlings under Cd²⁺ stresses

图4 Cd²⁺胁迫对幼苗根系及地上部 Zn 含量的影响Figure 4 Effects of exogenous Cd²⁺ on Zn²⁺ concentrations in roots and shoots of rice seedlings图5 Zn²⁺对 Cd²⁺胁迫下幼苗根系和地上部亚细胞组分中 Cd 含量以及 Cd²⁺分配比率的影响Figure 5 Effects of Zn²⁺ supplies on Cd concentrations in subcellular fraction of roots and shoots as well as on Cd²⁺ distribution in subcellular fractions of roots and shoots in rice seedlings under Cd²⁺ stresses

体内Zn²⁺的亚细胞分布也产生显著影响。幼苗根系不同组分的 Zn 含量大于地上部各组分 Zn 含量,并随着营养液中Zn²⁺浓度的增加而提高(图 6A、图 6B)。Zn²⁺在幼苗根系及地上部的亚细胞分布规律均为 F1>F3>>F2。在含1.2 mmol·L⁻¹及 1.4 mmol·L⁻¹ Zn²⁺的营养液中,2.7 μmol·L⁻¹的 Cd²⁺显著提高了根系各亚细胞组分中 Zn 含量,降低了地上部各亚细胞组分的 Zn 含量。根际环境中 Cd²⁺未对 Zn²⁺的亚细胞分配比率产生显著影响(图 6C、图 6D)。

2.4 Zn²⁺对幼苗 Cd²⁺转运率的影响

当外源 Zn²⁺大幅度降低幼苗根系中 Cd²⁺积累量以后,根系胞液中的 Cd²⁺进入地上部的转运率显著提高。根际环境中 1.2 mmol·L⁻¹及 1.4 mmol·L⁻¹的 Zn²⁺使 Cd²⁺的转运率较对照分别提高了 0.3 倍及 0.4 倍,但不同 Zn²⁺浓度之间的 Cd²⁺转运率无显著差异(图 7A)。说明 Zn²⁺通过大幅度降低胞液中的 Cd 浓度而间接提高了 Cd²⁺向地上部的转运率。

根系胞液中 Zn²⁺向地上部的转运率既与环境

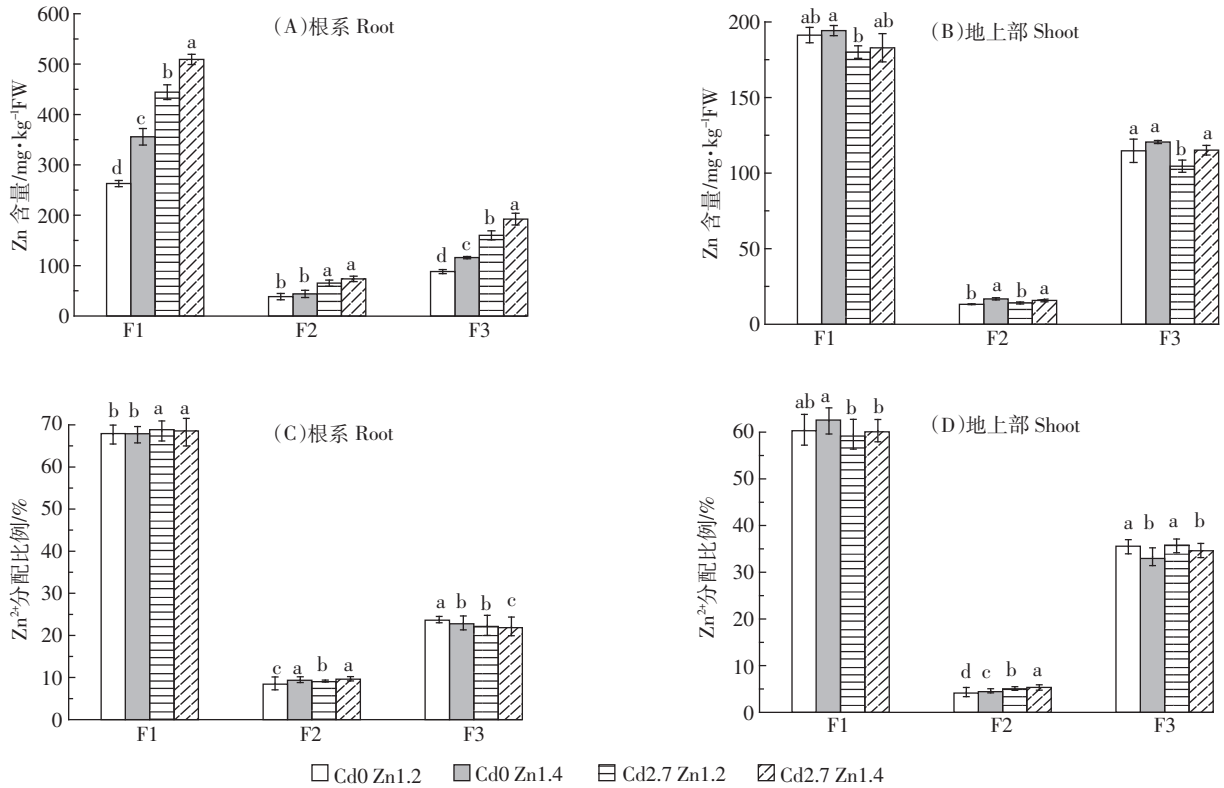


图6 Cd²⁺胁迫对幼苗根系和地上部亚细胞组分中Zn含量以及Zn²⁺分配比率的影响

Figure 6 Effects of Cd²⁺ on Zn concentrations in subcellular fractions of root and shoot as well as on Zn distribution in subcellular fractions of root and shoot in rice seedlings

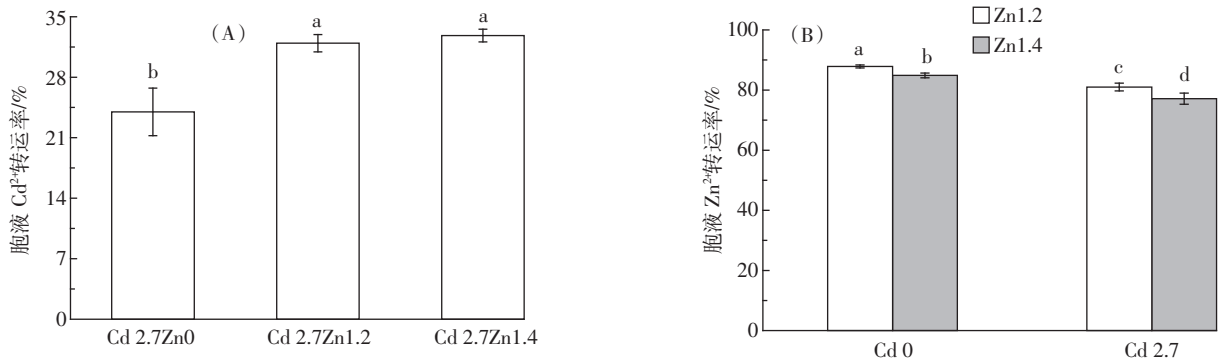


图7 Cd²⁺和Zn²⁺从幼苗根系胞液向地上部转运率的变化

Figure 7 Changes of Cd²⁺ and Zn²⁺ translocation ratios from root cell sap to shoots

的Zn²⁺浓度有关,也与Cd²⁺浓度有关。在无Cd²⁺环境中,Zn²⁺向地上部的转运率随着环境中Zn²⁺浓度的增加而下降;增加2.7 μmol·L⁻¹的Cd²⁺进一步降低了Zn²⁺向地上部的转运率(图7B)。说明1.2 mmol·L⁻¹ Zn²⁺已经使水稻幼苗Zn²⁺转运系统达到了饱和状态,在此基础上无论是增加Zn²⁺浓度还是Cd²⁺浓度,都会显著降低Zn²⁺向地上部的转运率。

3 讨论

Zn作为植物生长所必需的微量元素,是六大酶系的主要辅酶,参与多种生命活动。Cd²⁺胁迫环境中添加1.2~1.4 mmol·L⁻¹ Zn²⁺能显著促进根尖发生和根系伸长与加粗,使根系表面积和根系体积得到显著增加,进而增加根系及地上部的生物量。可见,增加根际

环境中的 Zn^{2+} 浓度能有效缓解 Cd^{2+} 对根系的生理毒害, 促进根系和地上部的生长发育^[25-27]。与单纯 Cd 处理相比 Zn、Cd 共存条件下, 幼苗体内 Zn 含量升高而 Cd 含量显著下降, 表明幼苗根系对于 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 吸收具有拮抗作用(图 3A、图 4A)。 Cd^{2+} 可通过 Zn^{2+} 转运蛋白(如 OsZIPs、OsMTPs、OsHMA 等)参与幼苗体内转运^[28-30]。

水稻根系和地上部的 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 主要积累在细胞壁中(图 5A、图 5B; 图 6A、图 6B)。细胞壁中有多种能与二价或三价离子结合的复合物, 其中多糖组分在细胞壁沉积重金属过程中发挥了重要作用^[31]。有研究表明, Zn^{2+} 对低甲基化果胶质的亲和性大于 Cd^{2+} ^[32]。因此, 当水稻根际环境中的 Zn^{2+} 浓度升高时, 细胞壁中更多的配基优先与 Zn^{2+} 形成复合物积累在细胞壁中, 减少了细胞壁与 Cd^{2+} 的结合位点, 降低了细胞壁对 Cd^{2+} 的沉降作用(图 5C、图 5D)。 Zn^{2+} 浓度对细胞壁中 Cd 积累的抑制作用显著大于对其他细胞组分的影响。因此, 施加 Zn 后根系细胞壁中 Cd 含量下降的幅度显大于细胞器和胞液组分, 胞液及细胞器组分中的 Cd 分配比率因 Zn 的增加而上升。

由于 Zn 是水稻生长发育的必需元素, 细胞膜上的载体蛋白优先结合并转运 Zn^{2+} 。随着根际 Zn^{2+} 浓度的升高, 进入幼苗体内的 Zn^{2+} 显著增高, 从而提高了 Zn^{2+} 与载体蛋白的结合, 使之与 Cd^{2+} 结合的机会减少^[17]。在幼苗根系中 Zn^{2+} 浓度升高的情况下, 幼苗对 Cd^{2+} 的吸收积累量显著下降。当根系胞液中的 Cd^{2+} 浓度低于 $12.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \text{ FW}$ 时, 少量 Cd^{2+} 可通过非选择性阳离子通道及其他载体蛋白向地上部转运^[33-34]。因此, 施加高浓度的 Zn^{2+} 显著降低幼苗根系 Cd 的绝对含量, 根系胞液中的 Cd^{2+} 向地上部的转运率显著升高, 但转运量只有 $2.7 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 处理的 26.9%~46.1%。

Cd^{2+} 胁迫能诱导某些基因的高效表达, 促进金属离子在根系中的积累。如水稻体内过表达 OsHMA3 基因会显著提高幼苗根系对 Zn^{2+} 的积累^[17], 因而增加根际环境 Cd^{2+} 浓度能显著提高水稻幼苗根系中 Zn^{2+} 含量。然而, 幼苗体内 Zn^{2+} 稳态在不同阶段(包括吸收、转运以及分配)受到严格的调控^[28, 34-35], 地上部相对稳定的 Zn^{2+} 浓度对于保证水稻正常的代谢至关重要。在根系 Zn 含量显著增加的情况下, 水稻幼苗地上部 Zn 含量并没有表现出极显著升高趋势(图 4B)。

4 结论

(1) 与缺 Zn 相比, 添加 $1.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $1.4 \text{ mmol} \cdot$

L^{-1} 的 Zn^{2+} 能显著缓解 $2.7 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 对水稻幼苗的毒害, 促进根尖分化和根系生长, 提高根系及地上部生物量, 并极显著地降低幼苗根系和地上部 Cd^{2+} 积累量。

(2) Zn 能显著降低水稻幼苗根系细胞壁及细胞器中的 Cd 分配比例, 提高胞液组分中 Cd 分配比例。当增加根际 Zn^{2+} 浓度使根系胞液中 Cd^{2+} 浓度低于 $12.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \text{ FW}$ 时, Cd 向地上部转运的比率显著提高。

(3) 幼苗根系中的 Zn 含量随根际 Cd^{2+} 及 Zn^{2+} 浓度升高而显著升高, 但外源 Cd^{2+} 显著降低了地上部 Zn 含量。因此, 根际 Cd^{2+} 显著降低了根系胞液中的 Zn 向地上部的转运率。

参考文献

- [1] Cherif J, Derbel N, Nakkach M, et al. Analysis of *in vivo* chlorophyll fluorescence spectra to monitor physiological state of tomato plants growing under zinc stress[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2010, 101: 332-339.
- [2] Nagajyoti P C, Lee K D, Sreekanth T V M. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review[J]. *Environmental Chemistry Letters*, 2010, 8(3): 199-216.
- [3] Lux A, Martinka M, Vaculík M, et al. Root responses to cadmium in the rhizosphere: A review[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(1): 21-37.
- [4] Gallego S M, Pena L B, Barcia R A, et al. Unravelling cadmium toxicity and tolerance in plants: Insight into regulatory mechanisms[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 83: 33-46.
- [5] Cao F, Wang N, Zhang M, et al. Comparative study of alleviating effects of GSH, Se and Zn under combined contamination of cadmium and chromium in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Biometals*, 2013, 26(2): 297-308.
- [6] Liu D, Wang J Y, Wang X X, et al. Genetic diversity and elite gene introgression reveal the japonica rice breeding in Northern China[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015, 14(5): 811-822.
- [7] Liu J G, Qu P, Zhang W, et al. Variations among rice cultivars in subcellular distribution of Cd: The relationship between translocation and grain accumulation[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 107: 25-31.
- [8] 温娜, 王景安, 刘仲齐. 利用 AMMI 模型分析稻米镉含量的基因型与环境互作效应[J]. 农业环境科学学报, 2015, 34(5): 817-823. WEN Na, WANG Jing-an, LIU Zhong-qi. Analysis of genotypic and environmental effects on cadmium in rice by AMMI model[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2015, 34(5): 817-823.
- [9] 王志琦, 赵艳玲, 崔冠男, 等. 水稻营养器官镉积累特性对稻米镉含量的影响[J]. 植物生理学报, 2015, 51(8): 1280-1286. WEN Zhi-qi, ZHAO Yan-ling, CUI Guan-nan, et al. Effects of cadmium accumulation characteristics in vegetative organs on cadmium content in grain of rice[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(8): 1280-1286.
- [10] Yoshihara T, Goto F, Shoji K, et al. Cross relationships of Cu, Fe, Zn,

- Mn, and Cd accumulations in common japonica and indica rice cultivars in Japan [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 68(2):180–187
- [11] Broadley M R, White P J, Hammond J P, et al. Zinc in plants[J]. *New Phytologist*, 2007, 173(4):677–702
- [12] Morrissey J, Guerinot M L. Iron uptake and transport in plants; The good, the bad, and the ionome[J]. *Chemical Reviews*, 2009, 109(10):4553–4567.
- [13] Palmer C M, Guerinot M L. Facing the challenges of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants[J]. *Nature Chemical Biology*, 2009, 5(5):333–340.
- [14] Balen B, Tkalec M, Šikić S, et al. Biochemical responses of *Lemna minor* experimentally exposed to cadmium and zinc[J]. *Ecotoxicology*, 2011, 20(4):815–826.
- [15] Wu F B, Dong J, Qian Q Q, et al. Subcellular distribution and chemical form of Cd and Cd–Zn interaction in different barley genotypes[J]. *Chemosphere*, 2005, 60(10):1437–1446.
- [16] 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.
- [17] Sasaki A, Yamaji N, Ma J F. Overexpression of OsHMA3 enhances Cd tolerance and expression of Zn transporter genes in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20):6013–6021.
- [18] Zeng X W, Qiu R L, Ying R R, et al. The differentially–expressed proteome in Zn/Cd hyperaccumulator *Arabispaniculata* Franch. in response to Zn and Cd[J]. *Chemosphere*, 2011, 82(3):321–328.
- [19] Kummerová M, Zezulka Š, Králová K, et al. Effect of zinc and cadmium on physiological and production characteristics in *Matricariaecutita*[J]. *Biologia Plantarum*, 2010, 54(2):308–314.
- [20] Liu H J, Zhang J L, Christie P, et al. Influence of external zinc and phosphorus supply on Cd uptake by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings with root surface iron plaque[J]. *Plant and Soil*, 2007, 300(1/2):105–115.
- [21] Chaoui A, Ghorbal M H, El Ferjani E. Effects of cadmium–zinc interactions on hydroponically grown bean (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. *Plant Science*, 1997, 126(1):21–28.
- [22] Qiu R L, Thangavel P, Hu P J, et al. Interaction of cadmium and zinc on accumulation and sub–cellular distribution in leaves of hyperaccumulator *Potentillagriffithii*[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2011, 186(2):1425–1430.
- [23] Pellegrini M, Laugier A, Sergent M, et al. Interactions between the toxicity of the heavy metals cadmium, copper, zinc in combinations and the detoxifying role of calcium in the brown alga *Cystoseirabarbata*[J]. *Journal of Applied Phycology*, 1993, 5(3):351–361.
- [24] 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.
- [25] Wang X, Liu Y G, Zeng G M, et al. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Beckmerianivea* (L.) Gaud [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62(3):389–395.
- [26] Weigel H J, Jäger H J. Subcellular distribution and chemical form of cadmium in bean plants [J]. *Plant Physiology*, 1980, 65(3):480–482.
- [27] Bochicchio R, Sofo A, Terzano R, et al. Root architecture and morphometric analysis of *Arabidopsis thaliana* grown in Cd/Cu/Zn–gradient agar dishes; A new screening technique for studying plant response to metals [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 91:20–27.
- [28] Lu Z W, Zhang Z, Su Y, et al. Cultivar variation in morphological response of peanut roots to cadmium stress and its relation to cadmium accumulation [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2013, 91:147–155.
- [29] Li T, Yang X, Lu L, et al. Effects of zinc and cadmium interactions on root morphology and metal translocation in a hyperaccumulating species under hydroponic conditions [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2009, 169(1):734–741.
- [30] Lee S, Kim S A, Lee J, et al. Zinc deficiency–inducible OsZIP8 encodes a plasma membrane–localized zinc transporter in rice [J]. *Molecules and Cells*, 2010, 29(6):551–558.
- [31] Yang X, Huang J, Jiang Y, et al. Cloning and functional identification of two members of the ZIP (Zrt, Irt–like protein) gene family in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Biology Reports*, 2009, 36(2):281–287.
- [32] Chandel G, Banerjee S, Vasconcelos M, et al. Characterization of the root transcriptome for iron and zinc homeostasis–related genes in indica rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2010, 19(2):145–152.
- [33] Krzesłowska M. The cell wall in plant cell response to trace metals: Polysaccharide remodeling and its role in defense strategy [J]. *Acta–Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(1):35–51.
- [34] Fritz E. Measurement of cation exchange capacity (CEC) of plant cell walls by X–ray microanalysis (EDX) in the transmission electron microscope [J]. *Microscopy and Microanalysis*, 2007, 13(4):233–244.
- [35] 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 Shen–jun, YIN Jie, ZHANG Chang–bo, 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.