

史高玲, 周东美, 余向阳, 等. 水稻和小麦累积镉和砷的机制与阻控对策[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(5): 1333-1343.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.05.032

# 水稻和小麦累积镉和砷的机制与阻控对策

史高玲<sup>1</sup>, 周东美<sup>2</sup>, 余向阳<sup>1</sup>, 姜来清<sup>3</sup>, 童非<sup>1</sup>, 樊广萍<sup>1</sup>, 刘丽珠<sup>1</sup>, 高岩<sup>1</sup>

(1.江苏省农业科学院农业资源与环境研究所, 江苏 南京 210014; 2.南京大学环境学院, 江苏 南京 210023; 3.南京农业大学生命科学院, 江苏 南京 210095)

**摘要:** 农作物可食用部位累积的镉和砷是人体摄入镉和砷的主要来源之一。研究农作物对镉和砷的累积机制,在此基础上研发阻控农作物对镉和砷累积的方法和技术,是保障被污染农田的安全利用和农产品质量安全的最有效途径,对解决农田镉、砷污染难题具有重大意义。鉴于水稻和小麦是中国最主要的粮食作物,本文就水稻和小麦对镉和砷的吸收、积累和转运机制进行了综述,比较和分析了镉、砷在土壤-作物系统中迁移、转化过程中的异同点及其相应的阻控对策,并探讨了该领域未来的研究方向。

**关键词:** 镉; 砷; 水稻; 小麦; 吸收; 积累

**中图分类号:** X53 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2021)05-1333-11

## Mechanisms of cadmium and arsenic accumulation in rice and wheat and related mitigation strategies

SHI Gao-ling<sup>1</sup>, ZHOU Dong-mei<sup>2</sup>, YU Xiang-yang<sup>1</sup>, LOU Lai-qing<sup>3</sup>, TONG Fei<sup>1</sup>, FAN Guang-ping<sup>1</sup>, LIU Li-zhu<sup>1</sup>, GAO Yan<sup>1</sup>

(1. *Institute of Agricultural Resources and Environment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China*; 2. *School of the Environment, Nanjing University, Nanjing 210023, China*; 3. *College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China*)

**Abstract:** Accumulation of cadmium (Cd) and arsenic (As) in the edible parts of crops is a major source of As and Cd intake by humans. Studying the mechanisms of Cd and As accumulation and developing methods and technology for controlling Cd and As uptake and accumulation in food crops is the most effective way for guaranteeing safe utilization of the contaminated farmland and quality safety of agricultural products, and is of great significance to solve the problems of Cd and As contamination in the farmland. Given that rice and wheat are the most important food crops in our country, in this review, we summarized the mechanisms responsible for Cd and As absorption, accumulation and transportation in rice and wheat plants. Similarities and differences between Cd and As migration and transformation process in soil-crops system and the strategies to mitigate Cd and As accumulation in rice and wheat grains were discussed. The future researches in this field were also prospected.

**Key words:** cadmium; arsenic; rice; wheat; absorb; accumulation

收稿日期: 2021-02-25

基金项目: 江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(20)1010]; 江苏省科学技术协会青年科技人才托举工程项目(2019); 国家自然科学基金项目(41601541)

作者简介: 史高玲(1988-), 男, 安徽枞阳人, 博士, 副研究员, 主要从事重金属污染农田安全利用与污染修复研究。(E-mail) shigaoling@jaas.ac.cn

通讯作者: 高岩, (E-mail) ygao@jaas.ac.cn

随着农业和工业的迅速发展, 中国耕地土壤重金属污染和农产品重金属超标问题日益突出。2014年发布的《全国土壤污染状况调查公报》显示, 中国农田土壤污染物点位超标率为 19.4%, 其中镉(Cd)、汞(Hg)、砷(As)、铜(Cu)、铅(Pb)、铬(Cr)、

锌 (Zn) 和镍 (Ni) 的点位超标率分别为 7.0%、1.6%、2.7%、2.1%、1.5%、1.1%、0.9% 和 4.8%<sup>[1]</sup>。因农产品、水源重金属超标导致的人体健康问题时有发生,包括“镉大米”、“镉小麦”、血铅超标、郴州砷污染等事件。为保障中国农田土壤环境质量、农产品质量和人居环境安全,国务院于 2016 年发布了《土壤污染防治行动计划》,其中指出,到 2020 年和 2030 年,被污染耕地的安全利用率需分别达到 90% 左右和 95% 以上,污染地块安全利用率则需分别达到 90% 和 95% 以上的指标。然而,由于中国农田土壤重金属污染面积较广、污染元素众多、土壤结构类型复杂,农田土壤污染治理将是一个长期的过程。此外,由于中国地少人多,很多轻度、中度污染农田不得不继续用于高强度的农业生产,导致类似“镉大米”、“镉小麦”等农产品重金属超标事件频繁发生。

在众多有害元素中,类金属砷和重金属镉因具有污染面积广、毒性强、向农作物转移风险高等特性而受到关注<sup>[2]</sup>。砷和镉在美国有毒物质与疾病登记署的有害物质排名中分别排第一和第七位,均被国际癌症研究机构列为 I 级致癌物<sup>[3]</sup>。摄食农产品是人体暴露于镉和砷的主要途径之一,多数国家的部分人群正面临着此类健康风险<sup>[4-6]</sup>。镉在人体内滞留的半衰期可达 30 年之久<sup>[7]</sup>,具有累积效应,人体长期暴露于镉会导致慢性肾脏疾病、骨质矿化,增加肺癌、膀胱癌等癌症患病风险<sup>[8]</sup>。知名的日本“痛痛病”事件,正是因当地居民长期食用被镉污染的土壤种植的稻米所引起的。长期暴露于砷会导致人体皮肤、胃、肠道、肝脏、肾脏等出现问题,增加多种癌症的患病概率<sup>[9]</sup>。人体对镉和砷的摄入安全阈值可能并不存在,应当尽量减少对镉和砷的摄入<sup>[10-11]</sup>。因此,本研究基于镉和砷的污染特性和中国人多地少的国情,分析主要粮食作物(水稻和小麦)对镉和砷的累积机制,在此基础上分析阻控作物对镉和砷累积的方法和技术,为保障污染农田的安全利用和农产品的质量安全提供参考。

## 1 稻米和小麦籽粒对镉、砷的累积

农作物对重金属的积累量与土壤中重金属的生物有效性、根系对重金属的吸收效率以及植物体内重金属的转运能力直接相关。与其他作物(如小麦和玉米)相比,水稻对镉的吸收能力较强,这也是稻米对镉

具有较高富集能力的一个主要原因<sup>[12]</sup>。目前中国市售大米镉平均含量为 0.089~0.093 mg/kg,其中超过中国规定的大米镉含量限量标准(0.2 mg/kg)的比例为 8%~10%<sup>[6,13]</sup>。中国南方地区稻米镉超标情况尤为严峻,稻米镉超标率在 23% 左右,部分稻米镉含量甚至高达 4.9 mg/kg<sup>[10]</sup>。虽然小麦对镉的吸收能力较水稻低,但小麦根系对镉往地上部转运的能力要远高于水稻,平均是水稻的 4 倍左右,这使得小麦籽粒同样对镉具有较高的积累能力,在一些稻麦轮作区域,小麦籽粒对镉的积累量甚至超过稻米<sup>[14-15]</sup>。目前中国黄淮海平原和长江中下游平原两大主要小麦生产区小麦籽粒镉超标率分别为 0.7% 和 9.0%<sup>[16]</sup>;江苏、河南一些镉污染区域小麦籽粒镉超标率通常为 100%,部分样品籽粒镉含量高达 4.3 mg/kg<sup>[17-19]</sup>。

稻米不仅对镉具有较强的富集能力,对砷的积累能力也很强。Williams 等<sup>[20]</sup>在全球尺度上收集了多个区域的土壤、水稻、小麦和大麦样品,对样品中的砷含量进行分析后发现,水稻秸秆和籽粒对土壤中砷的生物富集系数的平均值分别为 0.76 和 0.04,远高于小麦(0.018 和 0.004)和大麦(0.013 和 0.003)。稻米中总砷含量一般为 0.005~0.710 mg/kg,不同地区所产稻米中总砷含量差异较大,中国市场上销售的大米中总砷含量为 0.011~0.186 mg/kg,平均约为 0.085 mg/kg<sup>[6]</sup>。种植在污染区的水稻籽粒中砷含量要明显高于非污染区水稻籽粒中的砷含量,湖南某矿区附近农田稻米砷平均含量为 0.303 mg/kg<sup>[21]</sup>,重度砷污染区的稻米砷积累量甚至高达 7.500 mg/kg<sup>[22]</sup>。稻米中砷的形态以无机三价砷[As(Ⅲ)]、无机五价砷[As(Ⅴ)]和有机二甲基砷(DMA)为主,部分区域的稻米含有少量的一甲基砷(MMA)<sup>[23-24]</sup>。中国市场上大米中砷的形态主要为无机砷和 DMA,其中以无机砷为主,约占砷总含量的 69%<sup>[6]</sup>;美国大米中 DMA 的比例较高,约占砷总含量的 58%<sup>[21]</sup>。虽然小麦籽粒对砷的累积能力要远低于水稻,但小麦籽粒中砷的形态为无机砷<sup>[25]</sup>,而无机砷对人体的毒害作用要远高于 DMA<sup>[26-27]</sup>。相关研究结果表明,小麦及其制品已成为印度某些区域居民暴露于无机砷的主要来源<sup>[28]</sup>。

综上,当水稻和小麦种植于非污染土壤中时,其籽粒中累积的镉和砷的含量通常较低。然而,当水稻和小麦种植于被砷、镉污染的土壤中时,其籽粒中砷和镉的含量会显著增加。中国市售大米和面粉中

砷的超标比例较低,镉的超标比例则相对高一些。种植于污染区域的水稻和小麦籽粒对镉和砷的累积及其对人体的潜在健康风险应受到密切关注。

## 2 土壤中镉、砷的生物有效性

农田土壤理化性质和一些生物地球化学过程会显著影响土壤中镉和砷的生物有效性,进而影响作物根系对镉和砷的吸收。在众多影响因素中,土壤氧化还原电位( $E_h$ )是影响土壤中镉、砷化学形态和溶解度的一个主要因素。通常,土壤氧化还原电位的降低会降低土壤中镉的生物有效性,但是会增加砷的生物有效性<sup>[29]</sup>。这是因为在淹水阶段,土壤氧化还原电位降低,土壤中的硝酸根、铁锰氧化物和硫酸根( $\text{SO}_4^{2-}$ )会相继被还原, $\text{SO}_4^{2-}$ 被还原所形成的  $\text{S}^{2-}$  能与镉形成  $\text{CdS}$  沉淀,从而降低土壤中镉的生物有效性<sup>[30-31]</sup>。而对于砷,土壤中的铁氧化物是吸附  $\text{As(V)}$  的主要物质,土壤氧化还原电位降低所导致的铁氧化物的还原与溶解会将吸附的  $\text{As(V)}$  释放到土壤溶液中,增加土壤中砷的有效性,因此,稻田土壤溶液中砷含量变化通常与铁的变化呈显著正相关<sup>[29]</sup>;此外,当土壤处于还原状态时,土壤中的  $\text{As(V)}$  会被还原成  $\text{As(III)}$ ,而  $\text{As(III)}$  被土壤吸附的能力要低于  $\text{As(V)}$ ,这将进一步增加土壤中砷的生物有效性<sup>[32-33]</sup>,这也是水稻对砷吸收能力较高的一个主要原因。

土壤 pH 是影响土壤中镉和砷生物有效性的另一重要因素。土壤中含镉矿物的溶解度会随着 pH 的降低而增加,并且土壤 pH 的降低会增加土壤胶体表面的正电荷数,降低土壤胶体对镉的吸附能力,进一步增加土壤中镉的生物有效性,这是酸性土壤中镉的生物有效性较高的主要原因<sup>[34]</sup>。根据测算,在正常 pH 范围内,土壤 pH 每下降 1 个单位,土壤镉生物有效性平均增加 4 倍<sup>[2]</sup>。与镉不同,土壤 pH 的升高通常会增加土壤中砷的生物有效性<sup>[29, 35]</sup>。这是因为在正常土壤 pH 范围内,土壤中的五价砷主要以砷酸根的形式存在,而土壤 pH 的升高会促进  $\text{OH}^-$  与土壤物质(铁锰氧化物等)配位的砷酸根离子进行交换,增加土壤溶液中砷的浓度,并且  $\text{OH}^-$  会增加土壤胶体表面的负电荷数,减少土壤胶体对砷酸根的吸附<sup>[36-38]</sup>。对于  $\text{As(III)}$ ,在土壤 pH 小于 8 的情况下, $\text{As(III)}$  主要以非解离的  $\text{H}_3\text{AsO}_3$  的形式存在,这使得土壤 pH 对  $\text{As(III)}$  的吸附或解吸附影

响较小<sup>[39]</sup>。在一些长期淹水的稻田中,pH 的升高可能并不会增加土壤中砷的有效性<sup>[40]</sup>。

综上,通过改变土壤 pH 和土壤氧化还原电位的方法均可改变土壤中镉和砷的生物有效性,但是二者的变化会出现相反的趋势。在稻田常规管理过程中,排水和淹水会不断改变土壤的 pH 和土壤氧化还原电位,导致土壤中砷和镉的释放呈现相反的规律,这可能也是稻米中砷和镉含量通常呈现负相关的一个主要原因<sup>[29,41]</sup>。由于土壤中砷含量、镉含量相反的变化规律,使得如何同时阻控农作物对砷和镉的累积成为农业环境领域的一个难点问题。

## 3 水稻和小麦对砷、镉的吸收

镉和砷从土壤中进入植物体内,首先要经过植物根系的吸收。植物对不同形态砷的吸收途径不同,旱地土壤中的砷主要以  $\text{As(V)}$  的形态存在, $\text{As(V)}$  的化学结构性质与磷酸盐非常相似,植物对  $\text{As(V)}$  的吸收主要是通过磷酸盐转运途径进行,植物根际环境中磷酸盐与  $\text{As(V)}$  的比例会影响植物对  $\text{As(V)}$  的吸收<sup>[42]</sup>。在水稻上的研究结果已经证实,水稻磷转运蛋白  $\text{OsPT1}$ 、 $\text{OsPT4}$  和  $\text{OsPT8}$  均直接参与根系对  $\text{As(V)}$  的吸收。与对照(野生型)相比,水稻  $\text{OsPT1}$  和  $\text{OsPT4}$  突变体对  $\text{As(V)}$  和磷的吸收量显著降低,而过表达  $\text{OsPT8}$  和  $\text{OsPT1}$  则会大幅度提高水稻对  $\text{As(V)}$  和磷的吸收量<sup>[43-45]</sup>。虽然  $\text{As(V)}$  与磷共享磷转运途径,但是水稻和小麦根系通常对磷具有更高的亲和性<sup>[42,45]</sup>,因此很难在不影响磷吸收的前提下通过基因编辑技术降低作物对  $\text{As(V)}$  的吸收量。对于小麦来说,虽然目前的一些生理试验结果表明小麦对  $\text{As(V)}$  的吸收可能也是通过磷转运蛋白进行的<sup>[42, 46]</sup>,然而由于普通栽培小麦为异源六倍体,基因组庞大且高度复杂,其功能基因的研究难度要远高于水稻,到目前为止,小麦根系磷转运蛋白  $\text{Phl1}$  家族中的哪个或哪几个磷转运蛋白参与了小麦对砷的吸收仍是未知。

淹水条件下,稻田土壤溶液中砷的形态以  $\text{As(III)}$  为主,通常占砷总含量的 70%~90%,剩下的以  $\text{As(V)}$  和甲基砷的形态存在。亚砷酸( $\text{H}_3\text{AsO}_3$ )具有较高的解离常数( $\text{p}K_a = 9.2$ ),在常规 pH ( $\text{pH} < 8.0$ ) 条件下, $\text{As(III)}$  主要以非解离的中性分子的形式存在<sup>[47]</sup>。与  $\text{As(V)}$  不同,水稻根系对  $\text{As(III)}$  的吸收是通过硅酸转运通道(水通道)进行的<sup>[48]</sup>。Ma



等<sup>[49]</sup>报道了 1 个硅转运蛋白 *OsNIP2;1* (*Lsi1*) 调控水稻对硅和砷的吸收与积累, *Lsi1* 属于水通道蛋白家族中的类根瘤素-26 主要内在蛋白 III (*NIP III*) 亚家族, 是一个定位于质膜上、具有内流转运活性的转运体, 主要在根的外皮层和内皮层细胞膜的外侧表达, 负责将硅酸和三价砷向细胞内运输。随后, Ma 等<sup>[50]</sup>又报道了一个水稻硅转运相关基因 *Lsi2*, 与硅转运蛋白 *Lsi1* 的功能完全不同, *Lsi2* 是一个硅外排转运蛋白, 主要在根的外皮层和内皮层细胞膜的内侧表达, 负责将细胞内的硅和 As(III) 往中柱方向的质外体输送, 进而进入木质部<sup>[48]</sup>。因此, As(III) 可借助硅的吸收转运蛋白 *Lsi1* 和 *Lsi2* 进入根系。然而, 与野生型相比, *Lsi1* 突变体对水稻籽粒砷含量的影响较小<sup>[48]</sup>。这可能与 *Lsi1* 的双向功能(吸收功能和外排功能)有关, Zhao 等<sup>[51]</sup>发现 *Lsi1* 也是水稻根系将 As(III) 外排至外界环境的一个转运蛋白, 不过 *Lsi1* 对 As(III) 外排的贡献率只有 15%~20%。因此, *Lsi1* 突变体一方面会降低水稻根系对 As(III) 的吸收, 另一方面也会降低水稻根系对 As(III) 的外排, 最终是增加还是降低植物体内砷的含量可能取决于根系环境中 As(V) 和 As(III) 的比例。与 *Lsi1* 相比, *Lsi2* 对水稻秸秆和籽粒砷累积的作用要更为显著<sup>[48]</sup>, 说明砷往木质部的运输是影响地上部砷累积的一个关键过程。稻米之所以对砷的累积能力强, 一方面是因为稻田的淹水还原条件导致土壤中 As(III) 活化, 另一方面是因为水稻是喜硅植物, 根系拥有发达的 Si/As(III) 吸收系统<sup>[47]</sup>。

甲基砷也是稻米中较为常见的一种砷形态。研究表明, 植物自身是不具备砷甲基化功能的, 植物体内的甲基砷主要来自于土壤或环境中微生物的甲基化作用<sup>[52]</sup>。与无机砷相比, 植物对甲基砷的吸收速率较低, 但是甲基砷在植物体内的迁移效率却远大于无机砷<sup>[53-54]</sup>。由于 DMA 和 MMA 的  $pK_a$  较低(分别为 4.2 和 6.1), 土壤中的 DMA 和 MMA 通常以解离和非解离的形式共存于土壤溶液中<sup>[55]</sup>。目前已知水稻对非解离 DMA 和 MMA 的吸收是通过硅转运蛋白 *Lsi1* 进行的, 而 *Lsi2* 转运蛋白则不参与甲基砷的吸收和运输, 水稻对解离的甲基砷的吸收机制尚不明确<sup>[55]</sup>。

目前普遍认为, 镉是借助 Mn、Zn、Fe、Ca 等元素的转运体或通道进入根系细胞的<sup>[56-57]</sup>。在水稻中, 调控 Mn、Fe 吸收的 *OsNramp5* (抗性巨噬细胞蛋白)

基因参与水稻对镉的吸收<sup>[58-59]</sup>。水稻 *Nramp5* 转运蛋白主要位于根外皮层和内皮层细胞质膜上, 并且呈外侧极性分布。降低 *OsNramp5* 的表达量能显著降低水稻对 Mn 和 Cd 的吸收量, 进而降低水稻秸秆和籽粒中 Mn 和 Cd 的含量<sup>[58-59]</sup>。近期的研究结果表明, 小麦根系 *TaNramp5* 基因也会受到外源镉处理的诱导表达<sup>[60]</sup>, 酵母中异源表达 *TaNramp5* 会增加酵母对镉的敏感性以及对镉的吸收量<sup>[12]</sup>, 表明 *TaNramp5* 可能也参与调控小麦根系对镉的吸收。与小麦相比, *Nramp5* 基因在水稻中具有更高的表达水平, 并且 *OsNramp5* 转运蛋白对镉的运输能力更强, 这也是水稻 Cd 吸收能力较高的一个主要原因<sup>[12]</sup>。Yan 等<sup>[61]</sup>在水稻第 3 号染色体上鉴定到 1 个新的镉吸收转运蛋白 *OsCd1*, 该蛋白质属于主要协助转运蛋白超家族 (Major facilitator superfamily, MFS)。 *OsCd1* 主要在水稻根的细胞质膜上表达, 通过调控根系对镉的吸收而影响籽粒中镉的积累, 敲除该基因可显著降低水稻对镉的吸收效率。此外, 锌铁转运蛋白 (ZIP) 家族中的一些锌转运蛋白在水稻镉吸收过程中也扮演着重要的角色。存在于水稻第 5 号染色体上的 2 个串联基因 *OsZIP5* 和 *OsZIP9* 被发现具有协同调控水稻根系对镉和锌吸收的能力, *oszip5oszip9* 双突变体植株对镉和锌的吸收效率要显著低于野生型植株<sup>[62]</sup>; *OsZIP1* 也被证明具有调控水稻根系对镉吸收的作用, 与 *OsZIP9* 的功能不同, *OsZIP1* 是 1 个重金属外排转运蛋白, 主要负责将植物根系细胞中累积过多的锌和镉外排至外界环境, 通过降低重金属在植物体内的积累量而降低重金属对植物的毒害<sup>[63]</sup>。其他一些转运蛋白如 *OsIRT1*、*OsIRT2* 和 *OsNramp1* 等也参与水稻根系对镉的吸收, 但这些转运蛋白对水稻镉吸收的贡献要低于 *OsNramp5*<sup>[59]</sup>。

## 4 水稻和小麦对砷、镉的转运

### 4.1 木质部的装载与运输

由木质部介导的砷、镉从根系向地上部的转运是决定水稻、小麦茎秆和籽粒中砷、镉含量的一个关键过程。砷、镉经根系吸收进入植物体内后, 会横向运输至木质部, 这一过程受根系细胞液泡区室化的限制。As(V) 被植物根系吸收后, 超过 90% 以上的 As(V) 会在砷酸还原酶 (*HAC1*) 的作用下被快速地还原成 As(III), 大量的 As(III) (约占吸收总量的

60%~80%) 会被排到根外环境<sup>[64-66]</sup>。剩余的 As(Ⅲ)有很大一部分会在根系与植物螯合肽(PCs)结合形成 As(Ⅲ)-PCs 络合物,进而在 ABCC 转运蛋白的作用下被运输进入液泡中储存,已知 OsABCC1 是水稻液泡膜上运输 PCs 或 As(Ⅲ)-PCs 的转运体<sup>[67]</sup>。As(Ⅲ)-PCs 结合物在液泡中的储存不仅可以降低砷对植物的毒害,还可以在在一定程度上降低砷在植物体内的移动性,减少砷往木质部的装载,从而降低砷往地上部的运输<sup>[68-69]</sup>。虽然外排和液泡区隔化将大量的砷限制在了植物的根系或根外,但仍有一部分砷会进入木质部,被运往地上部。已知水通道蛋白是负责 As(Ⅲ)进出木质部的主要转运蛋白,其中 OsLsi2 主要负责将砷从根系外皮层和内皮层运输进入木质部,增加砷往地上部的转运量<sup>[48]</sup>,而过量表达水通道蛋白 OsNIP1;1 和 OsNIP3;3 则会降低砷向木质部的装载<sup>[70]</sup>。此外,Tang 等<sup>[71]</sup>在水稻中的研究发现,OsABCC7 转运蛋白可以将 As(Ⅲ)-PCs 运输至木质部,促进砷从根系往地上部的转运。与 OsLsi2 相比,OsABCC7 对促进砷向木质部运输的贡献较小,因为木质部汁液中的砷以游离的 As(Ⅲ)为主。

PCs 不仅能与砷螯合,还可以在拟南芥中与镉形成 Cd-PCs 复合物,进而被 ABCC1/2 转运蛋白运输至液泡中储存。然而,类似的转运过程在水稻中还未见报道。在水稻中,1 个编码 P<sub>1B</sub>-ATPase 转运蛋白的基因 *OsHMA3* 具有调控镉往液泡运输的功能,*OsHMA3* 在液泡膜上表达,将根细胞中的镉从细胞质运输进液泡,从而降低镉往地上部的转运量<sup>[72-73]</sup>。虽然 *OsHMA3* 在水稻镉转运中起着非常关键的作用,但在小麦中,TaHMA3 转运体可能丧失了将镉运往液泡的能力,这也是导致小麦根系对镉往地上部转运能力较高的一个主要原因<sup>[74]</sup>。*OsHMA3*、*OsHMA2* 和 *OsZIP7* 被证明具有转运镉的能力,与 *OsHMA3* 不同的是,*OsHMA2* 和 *OsZIP7* 主要定位于质膜,负责镉向木质部的装载,降低 *OsHMA2* 或 *OsZIP7* 的表达量会显著降低水稻地上部镉的含量<sup>[75-76]</sup>。此外,Luo 等<sup>[77]</sup>在水稻中发现了另一个新的重要蛋白质 CAL1,调控镉向木质部的装载运输,*CAL1* 基因主要在根、叶鞘表达,在根中,*CAL1* 主要在外皮层和木质部薄壁细胞中表达。*CAL1* 蛋白可以在细胞质中与镉结合形成复合物并将镉排到细胞外,从而达到降低细胞中镉浓度、驱动镉通过木质部

往地上部运输的目的。值得一提的是,该项研究结果表明,*CAL1* 并不影响水稻籽粒中镉的含量,只增加水稻茎秆和叶片中的镉含量。因此,*CAL1* 在培育修复型水稻品种中具有较高的实际应用价值。

## 4.2 韧皮部介导的砷、镉的转运

韧皮部运输是决定水稻和小麦籽粒砷、镉含量的另一重要环节。砷、镉经植物根系吸收转运至地上部后,大量的砷、镉会在茎节处由木质部运输至韧皮部,进而由韧皮部向上重新分配和运输,最终进入籽粒。因此,茎节是木质部中砷、镉向韧皮部转运的重要组织,并且在砷、镉往上分配的过程中起着重要作用<sup>[54,78-80]</sup>。在水稻中,一些在茎节上表达并能介导韧皮部镉转运的蛋白质编码基因也相继被报道。Uraguchi 等<sup>[79]</sup>在水稻中发现了 1 个镉转运相关的基因 *OsLCT1*,该基因编码镉外排蛋白,为小麦低亲和性阳离子转运蛋白(Low-affinity cation transport, LCT)同系物,在水稻的生殖生长期,该基因大量表达在水稻茎节和叶片中,参与调控镉向水稻韧皮部的装载和运输。通过 RNA 干扰技术降低 *OsLCT1* 的表达量不影响木质部介导的镉的运输,但是会显著抑制韧皮部途径镉的运输,最终使水稻籽粒镉含量降低 50%。*OsHMA2* 也被发现参与调控镉从木质部向韧皮部的运输,虽然 *OsHMA2* 基因主要在水稻根系中表达,但是在生殖生长期,*OsHMA2* 在水稻茎节中具有较高的表达量<sup>[81]</sup>。在茎节中,*OsHMA2* 定位于扩大和扩散维管束的木质部导管伴胞和韧皮部薄壁细胞上,主要负责将 Cd 和 Zn 运往韧皮部<sup>[81-82]</sup>。与 *OsHMA2* 的作用机制相似,*OsZIP3* 也主要定位于水稻茎节上的扩大维管束,负责将木质部中的锌和镉卸载,促进其往韧皮部的运输<sup>[83-84]</sup>。而 *OsZIP7* 不仅参与调控镉从根系往地上部的运输,其在茎节上还参与调控镉从木质部往韧皮部的运输,可能与 *OsHMA2* 和 *OsZIP7* 具有协同作用<sup>[76]</sup>。与木质部转运相比,韧皮部介导的砷的转运研究还很欠缺。Duan 等<sup>[85]</sup>在拟南芥中的研究中发现,肌醇通道 AtINT2 和 AtINT4 是植物韧皮部装载砷的主要通道。然而,类似的功能基因在水稻和小麦上还未见报道。

## 5 阻控水稻和小麦对砷、镉积累的措施

大量研究结果表明,水稻和小麦籽粒对砷、镉的

累积存在较大的基因型差异。Duan 等<sup>[41]</sup>比较了 471 份高产水稻在不同环境下籽粒中砷、镉含量的差异,发现水稻籽粒砷含量在这 471 份水稻品种间的差异为 2.5~4.0 倍,籽粒镉含量在不同水稻品种间的差异为 10~32 倍。Liu 等<sup>[86]</sup>对黄淮海麦区的 72 份主栽小麦品种镉积累能力进行了比较,发现供试的 72 份小麦籽粒镉含量差异为 2.6~3.1 倍。因此,通过大量的种质资源筛选可以获得一些低砷、低镉积累品种,种植低砷、低镉积累品种也是利用中轻度污染农田的一种安全、绿色、经济有效的方法。然而,不同水稻品种籽粒砷和镉的含量通常存在显著的负相关性,很难筛选到同时对砷和镉具有低积累特性的水稻品种<sup>[41]</sup>。Duan 等<sup>[41]</sup>的研究结果表明,不同水稻品种籽粒镉、砷含量与水稻抽穗期显著相关,抽穗期早的水稻品种籽粒镉含量较低,而抽穗期晚的水稻品种籽粒砷含量通常较低。这可能与水稻的栽培管理相关,通常水稻在灌浆后期都会进行排水晒田,而同一区域通常是统一排水,因此抽穗期早的品种会有更多的灌浆过程是在淹水条件下进行的,这会导致稻米在灌浆期积累较少的镉,但是会积累较多的砷,而抽穗期较晚的品种则会积累较少的砷和较多的镉。与水稻不同,小麦通常为旱作,小麦籽粒中砷和镉的含量无显著相关性,从丰富的小麦种质资源中筛选出一些同时低积累砷、镉的小麦品种是可行的<sup>[87]</sup>。

通过稻田水分管理调控土壤氧化还原电位以及通过施用石灰等措施调控土壤 pH 的方式均可改变土壤中镉和砷的生物有效性,可以有效控制水稻和小麦籽粒对镉和砷的积累。与长期淹水相比,旱作、干湿交替方式均可降低稻田土壤中砷的生物有效性,减少水稻对砷的吸收,但是会增加土壤中镉的生物有效性<sup>[29,88]</sup>。在酸性土壤中,施用石灰和生物炭均能有效降低镉的生物有效性,但是存在增加砷的生物有效性的风险<sup>[89-92]</sup>。

水稻对镉的吸收主要是通过 Mn、Zn 等转运体,利用 Mn、Zn 与 Cd 的拮抗原理,调节土壤中 Mn 与 Cd 以及 Zn 与 Cd 的比例被认为是减少水稻对 Cd 吸收的有效方式,但是不同土壤的 Mn 与 Cd 和 Zn 与 Cd 的比例存在差异,具体效果还需大田试验进一步验证<sup>[93-95]</sup>。硅是水稻的重要养分,三价砷主要是通过硅酸盐吸收途径进入植物体内,利用硅与砷的竞争机制,施用硅肥也许可以有效抑制水稻对砷的吸

收,并且这一猜想已经在盆栽试验中获得证实<sup>[96]</sup>。然而虽然硅肥一方面会与砷在吸收过程中存在竞争抑制的关系,但是另一方面常规的硅肥施用也会增加土壤中砷的生物有效性,因此,硅肥在大田中的应用还需进一步的田间试验验证,具体效果可能与土壤 pH 和土壤本身硅的浓度相关。硫是巯基和双硫键的重要组成元素,增加作物对硫的吸收可以促进作物体内谷胱甘肽(GSH)和 PCs 的合成,从而降低砷和镉往农作物可食用部位的转移,降低水稻和小麦籽粒中砷和镉的含量<sup>[97-98]</sup>。

叶面施肥技术因具有操作简单、利用率高、成本低等优点而在近年来被广泛运用于重金属污染农田安全生产中。利用硅与砷的共转运特性,叶面喷施硅肥可以抑制 Si/As 吸收转运蛋白的表达,降低作物对砷的吸收;此外, Si 与 As(Ⅲ)在植物体内的转运具有竞争关系,叶面喷施硅肥可以降低砷从水稻根系、秸秆向籽粒转运<sup>[99]</sup>。与硅和砷的竞争原理相似,叶面喷施锌肥可以抑制作物对镉的吸收与转运,降低可食部位中镉的含量<sup>[100]</sup>。此外,近期的一些研究结果表明,叶面喷施硒肥可以抑制镉从水稻(小麦)根系、秸秆向籽粒转运,从而降低水稻和小麦籽粒中镉的含量,其机理表现为硒的施加改变了镉相关转运蛋白基因(*HMA3* 和 *HMA2*)的表达<sup>[101-102]</sup>。

对水稻的镉、砷吸收与转运分子机制的解析为阻控作物对砷和镉的积累提供了科学方向,通过分子手段可以有效降低农作物对砷、镉的积累。例如,通过 CRISPR/Cas9 技术敲除 *OsNramp5* 能降低水稻对镉的吸收,籽粒 Cd 的含量能降低 90% 以上<sup>[103-104]</sup>。通常 *OsNramp5* 突变体也会降低对元素锰的吸收,但降低的幅度对水稻产量影响不显著,因为锰在淹水条件下具有较高的生物有效性<sup>[103-104]</sup>;值得注意的是,在锰含量较低的土壤中, *OsNramp5* 突变体可能会造成水稻产量的大幅下降<sup>[59]</sup>。另外,过表达 *OsHMA3* 或降低 *OsCd1*、*OsHMA2*、*OsLCT1* 等的表达均能降低水稻籽粒中镉的积累<sup>[61, 72, 75, 79]</sup>,过表达 *CAL1* 也许可以在田间培育出秸秆镉高积累而籽粒镉不超标的修复型水稻<sup>[77]</sup>。敲除 *OsIsi2* 可以有效降低水稻籽粒砷含量,但同时也会降低水稻地上部硅的含量,从而导致水稻减产,而过表达 *OsNIP1;1* 和 *OsNIP3;3* 可以在水稻不减产的情况下,有效降低水稻籽粒中砷的含量<sup>[70]</sup>。



植物修复技术是利用超积累植物地上部对重金属具有超强富集能力的特性,通过多年的种植与收割,从根本上降低土壤中重金属的总量和生物有效性。镉/锌超积累植物伴矿景天(*Sedum plumbizincicola*)和东南景天(*Sedum alfredii*)已被报道用于小范围农田镉污染土壤的修复<sup>[105-106]</sup>。人们已利用砷超积累植物蜈蚣草修复砷污染土壤开展了大量研究<sup>[107]</sup>。盆栽试验条件下,在砷污染程度不同的土壤中种植蜈蚣草9个月可使土壤总砷和有效态砷含量分别降低3.5%~11.0%和11%~38%,水稻籽粒砷含量降低22%~58%<sup>[108]</sup>。经过多年的研究,中国一些地区已形成一套成熟的砷污染土壤植物修复技术<sup>[109]</sup>。

## 6 展 望

因农田土壤重金属污染引起的粮食安全问题已引起人们的广泛关注,中国农田土壤镉和砷的污染以中、轻度为主,在当前中国耕地资源比较稀缺的情况下,如何保障中、轻度镉、砷污染农田的安全利用是当前研究的热点和难点。近几十年来,国内外学者就土壤中镉和砷的迁移、转化过程以及植物对镉和砷吸收累积的生理及分子机制进行了大量研究,并取得了较好的研究成果。在此基础上研发出了一系列的土壤污染修复技术,并且部分技术成果在农田生产中得到了应用推广。然而,由于中国农田土壤的多样性及农作物品种的区域适应性等因素,导致目前可在大范围内推广应用的技术还相对不足。

结合中国农业生产的实际情况,今后的研究工作在以下几个方面还有待加强:(1)中国农田土壤类型众多,不同土壤理化性质差异较大,导致土壤中砷、镉的生物有效性及其影响因素千差万别,尤其是在稻田淹水和排水过程中的吸附与解吸附过程。因此需要深入研究影响土壤中砷、镉生物有效性的主控因素,解析影响砷、镉生物有效性的生物学与非生物学机制。(2)小麦根系对镉向地上部转运的能力较强,目前,调控小麦根系中镉向地上部转运的功能基因还未被挖掘,需加强小麦镉吸收、转运的分子机制研究,挖掘主控镉向地上部转运的功能基因,为培育低镉小麦品种提供理论和技术指导。(3)继续挖掘调控水稻砷、镉吸收和转运的功能基因,明确砷、镉在水稻地上部各器官间的分配规律及其分子机制,为培育籽粒低积累、秸秆高积累的修复型水稻打

下基础。(4)中国水稻和小麦种质资源丰富,在水稻和小麦自然变异群里筛选控制砷、镉吸收与转运的优异等位基因,开展低积累品种的选育工作。(5)中国一些农田土壤中存在砷、镉复合污染,而砷、镉在土壤中的化学行径通常相反,一些农田安全措施如水分管理、撒石灰、种植低积累水稻品种等在降低稻米对其中一种元素积累的同时会增加稻米对另一种元素的积累,目前关于农田砷、镉复合污染修复的研究还很欠缺,需进一步加强。

## 参考文献:

- [1] 环境保护部,国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报[R/OL]. (2014-04-17) [2020-08-12]. [http://www.mee.gov.cn/gkml/sthjbgw/qt/201404/t20140417\\_270670.htm](http://www.mee.gov.cn/gkml/sthjbgw/qt/201404/t20140417_270670.htm).
- [2] ZHAO F J, WANG P. Arsenic and cadmium accumulation in rice and mitigation strategies[J]. *Plant and Soil*, 2020, 446(1): 1-21.
- [3] ATSDR. Detailed data table for the 2019 priority list of hazardous substances, the subject of toxicological profiles[R/OL]. (2020-1-17) [2020-08-12]. <https://www.atsdr.cdc.gov/SPL/>.
- [4] MEHARG A A, NORTON G, DEACON C, et al. Variation in rice cadmium related to human exposure[J]. *Environmental Science and Technology*, 2013, 47(11): 5613-5618.
- [5] SEYFFERTH A L, MCCURDY S, SCHAEFER M V, et al. Arsenic concentrations in paddy soil and rice and health implications for major rice-growing regions of Cambodia[J]. *Environmental Science and Technology*, 2014, 48(9): 4699-4706.
- [6] CHEN H P, TANG Z, WANG P, et al. Geographical variations of cadmium and arsenic concentrations and arsenic speciation in Chinese rice[J]. *Environmental Pollution*, 2018, 238: 482-490.
- [7] PHUC H D, KIDO T, OANH N T P, et al. Effects of aging on cadmium concentrations and renal dysfunction in inhabitants in cadmium-polluted regions in Japan[J]. *Journal of Applied Toxicology*, 2017, 37(9): 1046-1052.
- [8] ÅKESSON A, BARREGARD L, BERGDAHL I A, et al. Non-renal effects and the risk assessment of environmental cadmium exposure[J]. *Environmental Health Perspectives*, 2014, 122(5): 431-438.
- [9] SMITH A H, STEINMAUS C M. Health effects of arsenic and chromium in drinking water: recent human findings[J]. *Annual Review of Public Health*, 2009, 30: 107-122.
- [10] 汪 鹏,王 静,陈宏坪,等. 我国稻田系统镉污染风险与阻控[J]. *农业环境科学学报*, 2018, 37(7): 1409-1417.
- [11] TANG Z, ZHAO F J. The roles of membrane transporters in arsenic uptake, translocation and detoxification in plants[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2020(3): 1-36.
- [12] SUI F Q, CHANG J D, TANG Z, et al. *Nramp5* expression and

- functionality likely explain higher cadmium uptake in rice than in wheat and maize[J]. *Plant and Soil*, 2018, 433(1/2): 377-389.
- [13] MU T T, WU T Z, ZHOU T, et al. Geographical variation in arsenic, cadmium, and lead of soils and rice in the major rice producing regions of China[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 677: 373-381.
- [14] LI X, ZHOU D M. A meta-analysis on phenotypic variation in cadmium accumulation of rice and wheat: implications for food cadmium risk control[J]. *Pedosphere*, 2019, 29(5): 545-553.
- [15] YANG J L, CANG L, WANG X, et al. Field survey study on the difference in Cd accumulation capacity of rice and wheat in rice-wheat rotation area[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(4): 2082-2092.
- [16] 陆美斌, 陈志军, 李为喜, 等. 中国两大优势产区小麦重金属镉含量调查与膳食暴露评估[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(19): 3866-3876.
- [17] 朱桂芬, 张春燕, 王建玲, 等. 新乡市寺庄顶污灌区土壤及小麦重金属污染特征的研究[J]. *农业环境科学学报*, 2009, 28(2): 263-268.
- [18] XING W Q, ZHANG H Y, SCHECKEL et al. Heavy metal and metalloid concentrations in components of 25 wheat (*Triticum aestivum*) varieties in the vicinity of lead smelters in Henan province, China[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2016, 188(1): 23.
- [19] ZHAO D, LIU R Y, XIANG P, et al. Applying cadmium relative bioavailability to assess dietary intake from rice to predict cadmium urinary excretion in nonsmokers[J]. *Environmental Science and Technology*, 2017, 51(12): 6756-6764.
- [20] WILLIAMS P N, VILLADA A, DEACON C, et al. Greatly enhanced arsenic shoot assimilation in rice leads to elevated grain levels compared to wheat and barley[J]. *Environmental Science and Technology*, 2007, 41(19): 6854-6859.
- [21] ZHU Y G, SUN G X, LEI M, et al. High percentage inorganic arsenic content of mining impacted and nonimpacted Chinese rice[J]. *Environmental Science and Technology*, 2008, 42(13): 5008-5013.
- [22] LIAO X Y, CHEN T B, XIE H, et al. Soil As contamination and its risk assessment in areas near the industrial districts of Chenzhou City, Southern China[J]. *Environment International*, 2005, 31(6): 791-798.
- [23] BATISTA B L, SOUZA J M O, SOUZA S S D, et al. Speciation of arsenic in rice and estimation of daily intake of different arsenic species by Brazilians through rice consumption[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2011, 19(1): 342-348.
- [24] MEHARG A A, LOMBI E, WILLIAMS K G, et al. Speciation and localization of arsenic in white and brown rice grains[J]. *Environmental Science and Technology*, 2008, 42(4): 1051-1057.
- [25] SHI G L, LOU L Q, ZHANG S, et al. Arsenic, copper, and zinc contamination in soil and wheat during coal mining, with assessment of health risks for the inhabitants of HuaiBei, China[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2013, 20(12): 8435-8445.
- [26] DEL RAZO L M, QUINTANILLA-VEGA B, BRAMBILA-CO-LOMBRES E, et al. Stress proteins induced by arsenic[J]. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 2001, 177(2): 132-148.
- [27] HIRANO S, KOBAYASHI Y, CUI X, et al. The accumulation and toxicity of methylated arsenicals in endothelial cells: important roles of thiol compounds[J]. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 2004, 198(3): 458-467.
- [28] SUMAN S, SHARMA P K, SIDDIQUE A B, et al. Wheat is an emerging exposure route for arsenic in Bihar, India[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 703: 134774.
- [29] HONMA T, OHBA H, KANEKO-KADOKURA A, et al. Optimal soil Eh, pH, and water management for simultaneously minimizing arsenic and cadmium concentrations in rice grains[J]. *Environmental Science and Technology*, 2016, 50(8): 4178-4185.
- [30] DE LIVERA J, MCLAUGHLIN M J, HETTIARACHCHI G M, et al. Cadmium solubility in paddy soils: Effects of soil oxidation, metal sulfides and competitive ions[J]. *Science of the Total Environment*, 2011, 409(8): 1489-1497.
- [31] WANG J, WANG P M, GU Y, et al. Iron-manganese (*oxyhydro*) oxides, rather than oxidation of sulfides, determine mobilization of Cd during soil drainage in paddy soil systems[J]. *Environmental Science and Technology*, 2019, 53(5): 2500-2508.
- [32] TAKAHASHI Y, MINAMIKAWA R, HATTORI K H, et al. Arsenic behavior in paddy fields during the cycle of flooded and non-flooded periods[J]. *Environmental Science and Technology*, 2004, 38(4): 1038-1044.
- [33] YAMAGUCHI N, NAKAMURA T, DONG D, et al. Arsenic release from flooded paddy soils is influenced by speciation, Eh, pH, and iron dissolution[J]. *Chemosphere*, 2011, 83(7): 925-932.
- [34] BOLAN N S, ADRIANO D C, MANI P A, et al. Immobilization and phytoavailability of cadmium in variable charge soils. II. Effect of lime addition[J]. *Plant and Soil*, 2003, 251(2): 187-198.
- [35] MARIN A R, MASSCHELEYN P H, PATRICK W H. Soil redox-pH stability of arsenic species and its influence on arsenic uptake by rice[J]. *Plant and Soil*, 1993, 152(2): 245-253.
- [36] MANNING B A, GOLDBERG S. Arsenic (III) and arsenic (V) adsorption on three California soils[J]. *Soil Science*, 1997, 162(12): 886-895.
- [37] 余跃, 王济, 张浩, 等. 土壤-植物系统中砷的研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2009, 37(7): 3210-3215.
- [38] 陈静, 王学军, 朱立军. pH对砷在贵州红壤中的吸附的影响[J]. *土壤*, 2004, 36(2): 211-214.
- [39] DIXIT S, HERING J G. Comparison of arsenic (V) and arsenic (III) sorption onto iron oxide minerals: implications for arsenic mobility[J]. *Environmental Science and Technology*, 2003, 37(18): 4182-4189.
- [40] CHEN H P, ZHANG W W, YANG X P, et al. Effective methods



- to reduce cadmium accumulation in rice grain[J]. *Chemosphere*, 2018, 207: 699-707.
- [41] DUAN G, SHAO G S, TANG Z, et al. Genotypic and environmental variations in grain cadmium and arsenic concentrations among a panel of high yielding rice cultivars[J]. *Rice*, 2017, 10(1): 9.
- [42] ZHU Y G, GENG C N, TONG Y P, et al. Phosphate (Pi) and arsenate uptake by two wheat (*Triticum aestivum*) cultivars and their doubled haploid lines[J]. *Annals of Botany*, 2006, 98(3): 631-636.
- [43] WU Z C, REN, H Y, MCGRATH S P, et al. Investigating the contribution of the phosphate transport pathway to arsenic accumulation in rice[J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(1): 498-508.
- [44] KAMIYA T, ISLAM R, DUAN G, et al. Phosphate deficiency signaling pathway is a target of arsenate and phosphate transporter OsPT1 is involved in As accumulation in shoots of rice[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2013, 59(4): 580-590.
- [45] CAO Y, SUN D, AI H, et al. Knocking out *OsPT4* gene decreases arsenate uptake by rice plants and inorganic arsenic accumulation in rice grains[J]. *Environmental Science and Technology*, 2017, 51(21): 12131-12138.
- [46] SHI G L, MA H X, CHEN Y L, et al. Low arsenate influx rate and high phosphorus concentration in wheat (*Triticum aestivum* L.): a mechanism for arsenate tolerance in wheat plants [J]. *Chemosphere*, 2019, 214: 94-102.
- [47] ZHAO F J, MEHARG A A, MCGATH S P. Arsenic as a food chain contaminant: mechanisms of plant uptake and metabolism and mitigation strategies[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 535-559.
- [48] MA J F, YAMAJI N, MITANI N, et al. Transporters of arsenite in rice and their role in arsenic accumulation in rice grain[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(29): 9931-9935.
- [49] MA J F, TAMAI K, YAMAJI N, et al. A silicon transporter in rice[J]. *Nature*, 2006, 440(7084): 688-691.
- [50] MA J F, YAMAJI N, MITANI N, et al. An efflux transporter of silicon in rice[J]. *Nature*, 2007, 448(7150): 209-213.
- [51] ZHAO F J, AGO Y, MITANI N, et al. The role of the rice aquaporin Lsi1 in arsenite efflux from roots [J]. *New Phytologist*, 2010, 186(2): 392-399.
- [52] LOMAX C, LIU W J, WU L Y, et al. Methylated arsenic species in plants originate from soil microorganisms[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 665-672.
- [53] RAAB A, WILLIAMS P N, MEHARG A A, et al. Uptake and translocation of inorganic and methylated arsenic species by plants [J]. *Environmental Chemistry*, 2007, 4(3): 197-203.
- [54] ZHENG M Z, CAI C, HU Y, et al. Spatial distribution of arsenic and temporal variation of its concentration in rice[J]. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 200-209.
- [55] LI R Y, AGO Y, LIU W J, et al. The rice aquaporin Lsi1 mediates uptake of methylated arsenic species[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(4): 2071-2080.
- [56] NAKANISHI H, OGAWA I, ISHIMARU Y, et al. Iron deficiency enhances cadmium uptake and translocation mediated by the Fe<sup>2+</sup> transporters OsIRT1 and OsIRT2 in rice [J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2006, 52(4): 464-469.
- [57] LI H, LUO N, LI Y W, et al. Cadmium in rice: transport mechanisms, influencing factors, and minimizing measures[J]. *Environmental Pollution*, 2017, 224: 622-630.
- [58] ISHIMARU Y, TAKAHASHI R, BASHIR K, et al. Characterizing the role of rice NRAMP5 in manganese, iron and cadmium transport[J]. *Scientific Reports*, 2012, 2(1): 989-993.
- [59] SASAKI A, YAMAJI N, YOKOSHO K, et al. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(5): 2155-5167.
- [60] WU J W, MOCK H P, GIEHL R F H, et al. Silicon decreases cadmium concentrations by modulating root endodermal suberin development in wheat plants [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2019, 364: 581-590.
- [61] YAN H L, XU W X, XIE J Y, et al. Variation of a major facilitator superfamily gene contributes to differential cadmium accumulation between rice subspecies[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 2562.
- [62] TANG L, QU M, ZHU Y, et al. Zinc transporter5 and zinc transporter9 function synergistically in zinc/cadmium uptake[J]. *Plant Physiology*, 2020, 183(3): 1235-1249.
- [63] LIU X S, FENG S J, ZHANG B Q, et al. OsZIP1 functions as a metal efflux transporter limiting excess zinc, copper and cadmium accumulation in rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 283.
- [64] CHAO D Y, CHEN Y, CHEN J G, et al. Genome-wide association mapping identifies a new arsenate reductase enzyme critical for limiting arsenic accumulation in plants[J]. *PLoS Biology*, 2014, 12(12): e1002009.
- [65] SHI G L, ZHU S, MENG J R, et al. Variation in arsenic accumulation and translocation among wheat cultivars: the relationship between arsenic accumulation, efflux by wheat roots and arsenate tolerance of wheat seedlings [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2015, 289: 190-196.
- [66] SHI S L, WANG T, CHEN Z R, et al. OsHAC1; 1 and OsHAC1; 2 function as arsenate reductases and regulate arsenic accumulation[J]. *Plant Physiology*, 2016, 172(3): 1708-1719.
- [67] SONG W Y, YAMAJI 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(44): 15699-15704.
- [68] LIU W, WOOD B A, RAAB A, et al. Complexation of arsenite with phytochelatin reduces arsenite efflux and translocation from roots to shoots in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(4): 2211-2221.
- [69] PARK J, SONG W Y, KO D, et al. The phytochelatin transporters

- AtABCC1 and AtABCC2 mediate tolerance to cadmium and mercury[J]. The Plant Journal, 2012, 69(2): 278-288.
- [70] SUN S K, CHEN Y, CHE J, et al. Decreasing arsenic accumulation in rice by overexpressing OsNIP 1; 1 and OsNIP 3; 3 through disrupting arsenite radial transport in roots[J]. New Phytologist, 2018, 219(2): 641-653.
- [71] TANG Z, CHEN Y, MILLER A J, et al. The C-type ATP-binding cassette transporter OsABCC7 is involved in the root-to-shoot translocation of arsenic in rice[J]. Plant and Cell Physiology, 2019, 60(7): 1525-1535.
- [72] UENO D, YAMAJI N, KONO I, et al. Gene limiting cadmium accumulation in rice[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(38): 16500-16505.
- [73] MIYADATE H, ADACHI S, HIRAIZUMI A, et al. OsHMA3, a P<sub>1B</sub>-type of ATPase affects root-to-shoot cadmium translocation in rice by mediating efflux into vacuoles[J]. New Phytologist, 2011, 189(1): 190-199.
- [74] ZHANG L, GAO C, CHEN C, et al. Overexpression of rice *OsHMA3* in wheat greatly decreases cadmium accumulation in wheat grains[J]. Environmental Science and Technology, 2020, 54(16): 10100-10108.
- [75] 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 and Environment, 2012, 35(11): 1948-1957.
- [76] TAN L, ZHU Y, FAN T, et al. *OsZIP7* functions in xylem loading in roots and inter-vascular transfer in nodes to deliver Zn/Cd to grain in rice[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2019, 512(1): 112-118.
- [77] LUO J S, HUANG J, ZENG D L, et al. A defensin-like protein drives cadmium efflux and allocation in rice[J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 645.
- [78] 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 plant[J]. Plant Physiology, 2010, 152(4): 1796-1806.
- [79] 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, 2011, 108(52): 20959-20964.
- [80] HUANG G X, DING C F, GUO F Y, et al. The role of node restriction on cadmium accumulation in the brown rice of 12 Chinese rice (*Oryza sativa* L.) cultivars[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2017, 65(47): 10157-10164.
- [81] YAMAJI N, XIA J X, MITANI-UENO 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.
- [82] SATOH-NAGASAWA N, MORI M, NAKAZAWA N, et al. Mutations in rice (*Oryza sativa*) heavy metal ATPase 2 (OsHMA2) restrict the translocation of zinc and cadmium[J]. Plant and Cell Physiology, 2012, 53(1): 213-224.
- [83] SASAKI A, YAMAJI N, MITANI-UENO N, 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.
- [84] TIAN S, LIANG S, QIAO K, 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.
- [85] DUAN G L, HU Y, SCHNEIDER S, et al. Inositol transporters AtINT2 and AtINT4 regulate arsenic accumulation in *Arabidopsis* seeds[J]. Nature Plants, 2016, 2: 15202.
- [86] LIU N, HUANG X M, SUN L M, et al. Screening stably low cadmium and moderately high micronutrients wheat cultivars under three different agricultural environments of China[J]. Chemosphere, 2020, 241: 125065.
- [87] SHI G L, ZHU S, BAI S N, et al. The transportation and accumulation of arsenic, cadmium, and phosphorus in 12 wheat cultivars and their relationships with each other[J]. Journal of Hazardous Materials, 2015, 299: 94-102.
- [88] WEN E G, YANG X, CHEN H B, et al. Iron-modified biochar and water management regime-induced changes in plant growth, enzyme activities, and phytoavailability of arsenic, cadmium and lead in a paddy soil[J]. Journal of Hazardous Materials, 2021, 407: 124344.
- [89] ZHENG R L, CAI C, LIANG J H, et al. The effects of biochars from rice residue on the formation of iron plaque and the accumulation of Cd, Zn, Pb, As in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. Chemosphere, 2012, 89(10): 856-862.
- [90] BOLAN N, MAHIMAIRAJA S, KUNHIKRISHNAN A, et al. Sorption-bioavailability nexus of arsenic and cadmium in variable-charge soils[J]. Journal of Hazardous Materials, 2013, 261: 725-732.
- [91] ZHU H H, CHEN C, XU C, et al. Effects of soil acidification and liming on the phytoavailability of cadmium in paddy soils of central subtropical China[J]. Environmental Pollution, 2016, 219: 99-106.
- [92] WANG N, XUE X M, JUHASZ A L, et al. Biochar increases arsenic release from an anaerobic paddy soil due to enhanced microbial reduction of iron and arsenic[J]. Environmental Pollution, 2017, 220: 514-522.
- [93] CAI Y M, XU W B, WANG M E, et al. Mechanisms and uncertainties of Zn supply on regulating rice Cd uptake[J]. Environmental Pollution, 2019, 253: 959-965.
- [94] YANG Y, LI Y L, CHEN W P, et al. Dynamic interactions between soil cadmium and zinc affect cadmium phytoavailability to rice and wheat: Regional investigation and risk modeling[J]. Environmental Pollution, 2020, 267: 115613.

- [95] 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.
- [96] LI R Y, STROUD J L, MA J F, et al. Mitigation of arsenic accumulation in rice with water management and silicon fertilization [J]. Environmental Science and Technology, 2009, 43(10): 3778-3783.
- [97] ZHENG H, WANG M, CHEN S B, et al. Sulfur application modifies cadmium availability and transfer in the soil-rice system under unstable pe + pH conditions [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 184: 109641.
- [98] SHI G L, LU H Y, LIU H, et al. Sulfate application decreases translocation of arsenic and cadmium within wheat (*Triticum aestivum* L.) plant [J]. Science of the Total Environment, 2020, 713: 136665.
- [99] ZHANG S J, GENG L P, FAN L M, et al. Spraying silicon to decrease inorganic arsenic accumulation in rice grain from arsenic-contaminated paddy soil [J]. Science of the Total Environment, 2020, 704: 135239.
- [100] 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.
- [101] HUANG H L, LI M, RIZWAN M, et al. Synergistic effect of silicon and selenium on the alleviation of cadmium toxicity in rice plants [J]. Journal of Hazardous Materials, 2021, 401: 123393.
- [102] ZHOU J, ZHANG C, DU B Y, et al. Soil and foliar applications of silicon and selenium effects on cadmium accumulation and plant growth by modulation of antioxidant system and Cd translocation: comparison of soft vs. durum wheat varieties [J]. Journal of Hazardous Materials, 2020, 402: 123546.
- [103] TANG L, MAO B G, LI Y K, et al. Knockout of OsNramp5 using the CRISPR/Cas9 system produces low Cd-accumulating indica rice without compromising yield [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 14438.
- [104] 龙起樟, 黄永兰, 唐秀英, 等. 利用 CRISPR/Cas9 敲除 *OsNramp5* 基因创制低镉籼稻 [J]. 中国水稻科学, 2019, 33(5): 407-420.
- [105] DENG L, LI Z, WANG J, et al. Long-term field phytoextraction of zinc/cadmium contaminated soil by *Sedum plumbizincicola* under different agronomic strategies [J]. International Journal of Phytoremediation, 2016, 18(2): 134-140.
- [106] 朱鳳榕, 周良华, 阳峰, 等. 两种景天修复 Cd/Zn 污染土壤效果的比较 [J]. 生态环境学报, 2019, 28(2): 403-410.
- [107] FAYIGA A O, SAHA U K. Arsenic hyperaccumulating fern: implications for remediation of arsenic contaminated soils [J]. Geoderma, 2016, 284: 132-143.
- [108] YE W L, KHAN M A, MCGRATH S P, et al. Phytoremediation of arsenic contaminated paddy soils with *Pteris vittata* markedly reduces arsenic uptake by rice [J]. Environmental Pollution, 2011, 159(12): 3739-3743.
- [109] YANG J, GUO Y, YAN Y X, et al. Phytoaccumulation of As by *Pteris vittata* supplied with phosphorus fertilizers under different soil moisture regimes-A field case [J]. Ecological Engineering, 2019, 138: 274-280.

(责任编辑:陈海霞)