

引用格式: 李芷薇, 伍旖旎, 何聪或, 等. 苧麻不同器官耐受镉胁迫的策略初探[J]. 西北植物学报, 2025, 45(1): 0000-0000. [LI Z W, WU Y N, HE C Y, *et al.* Study on the strategies of cadmium tolerance in different organs of ramie[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2025, 45(1): 0000-0000.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20240428

苧麻不同器官耐受镉胁迫的策略初探

李芷薇¹, 伍旖旎¹, 何聪或¹, 薛 帅^{1,2}, 揭雨成^{2,3}, 吴胜兰⁴

(1 湖南农业大学 生物科学技术学院, 长沙 410128; 2 岳麓山实验室, 长沙 410128; 3 湖南农业大学 农学院, 长沙 410128; 4 湖南农业大学 东方科技学院, 长沙 410128)

摘 要 【目的】探索苧麻植株各器官对镉胁迫的耐受策略, 为苧麻耐镉育种及其耐镉分子机制研究提供理论指导。【方法】以镉富集型种质‘湘苧 XB’和镉耐受型种质‘湘苧 3 号’为材料, 设置不同浓度(0, 50, 100, 200 mg/kg)镉胁迫的盆栽实验, 分析苧麻各器官中镉的亚细胞分布和化学形态, 以及地下器官细胞壁成分变化。【结果】(1) 镉主要分布在苧麻各器官的细胞壁和可溶性组分中, 两者镉占比在地下器官和叶中均超过 90%, 茎中镉占比超过 85%。(2) 苧麻地下器官主要以 NaCl 提取态镉为主, 其镉占比均超过 50%, 茎和叶中迁移性更强的有机镉和水溶性镉占比显著增加。(3) 影响地下器官中镉滞留的因素包括地下器官细胞壁成分和 NaCl 提取态镉占比增加, 且滞留效果受基因型影响。【结论】苧麻各器官通过改变镉的结合形态增强耐镉能力, 细胞壁和液泡在提高镉耐受能力方面起重要作用, 地下器官中细胞壁主要成分的增加有助于镉滞留。

关键词 苧麻; 镉胁迫; 耐受机制; 细胞和亚细胞水平

中图分类号 Q945.78 **文献标志码** A

Study on the strategies of cadmium tolerance in different organs of ramie

LI Zhiwei¹, WU Yini¹, HE Congyu¹, XUE Shuai^{1,2}, JIE Yucheng^{2,3}, WU Shenglan⁴

(1 College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2 Yuelushan Laboratory, Changsha 410128, China; 3 College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 4 Orient Science & Technology College, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract [Objective] This study aims to explore the tolerance strategies of different organs of ramie plants (*Boehmeria nivea*) in response to cadmium (Cd) stress, with the goal of providing guidance for Cd tolerance breeding and advancing, the understanding of the molecular mechanisms underlying Cd tolerance in ramie. [Methods] Using the Cd-enriched germplasm ‘Xiangzhu XB’ and Cd-tolerant ‘Xiangzhu 3’ as materials, a pot trial was conducted with varying concentrations of Cd (0, 50, 100, and 200 mg/kg). The subcellular distribution and chemical forms of Cd in different organs and the changes in the cell wall compositions of the underground organ were analyzed. [Results] (1) To tolerant Cd stress, the ramie plant reduced Cd translocation by adsorbing and immobilizing it in the cell walls and compartmentalizing it within vacuoles. More than 90% of the Cd in the underground organs and leaves was immobilized through these mechanisms. (2) To adapt to Cd stress, Cd-binding in different organs shifted from highly mobile forms to less mobile ones. Under Cd stress, the Cd in the underground organs was predominantly NaCl-extractable, accounting for more than 50% of the total Cd content. (3) Cell wall components and the proportion of NaCl-extractable Cd were the two factors influencing Cd retention in underground organs. The retention effect was influenced by the genotype. [Conclusion] The Cd tolerance of ramie organs is enhanced by chan-

收稿日期: 2024-07-25; 修改稿收到日期: 2024-10-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(32000259, 31872877)

作者简介: 李芷薇(1998—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物抗逆遗传学研究。E-mail: Lizhiwei2935@163.com

通信作者: 吴胜兰, 副教授, 主要从事植物遗传资源评价研究。E-mail: wushenglan@hunau.edu.cn

ging the binding form of Cd. Cell wall and vacuole play an important role in improving Cd tolerance. The increase of main components of cell wall in underground organs contributes to Cd retention.

Key words *Boehmeria nivea* L.; cadmium stress; tolerance strategy; cellular and subcellular level

苧麻(*Boehmeria nivea* L.)又称“中国草”,作为纤维植物和饲用植物开发利用已经有上千年历史^[1]。中国作为苧麻的分布与利用中心,种植面积长期占据全球的95%以上。然而,随着石化纤维的大量被利用及粮食安全担忧不断提升,全球范围内的苧麻种植面积都持续萎缩^[2]。中国作为苧麻的主要生产国,对全世界苧麻产业有着近乎垄断的优势,曾为中国出口创汇提供了重要来源。作为纤维质量极优的物种,苧麻在未来纤维类生物基产品制备领域具备战略优势^[3]。因此,必须采取行之有效的措施推动中国苧麻行业的转型升级发展,以维持中国在相关领域的持续优势。苧麻作为具备耐受重金属、耐贫瘠、耐旱等多重环境胁迫的作物种类,利用不适合粮食作物生长的边际性土地种植苧麻,可有效缓解苧麻种植面积持续萎缩的趋势^[2]。在所有边际性土地中,重金属污染休耕地主要处于中国南方,开发难度较低,水肥条件优越。比如,目前湖南有不适合种植粮食作物的重金属污染休耕地约2 666.67 hm²^[2-4]。苧麻作为非食用型的经济作物,在重金属污染的休耕地上种植不存在食品安全的担忧;另外,苧麻具有较强的环境胁迫耐受能力,废弃矿山的复垦地也可作为扩展苧麻种植面积的后备土地资源,这不但可遏制苧麻种植面积萎缩的局面,而且凭借苧麻发达的地下根系统、较强的重金属吸附能力还可实现土壤改良的目的^[5-6]。但上述潜能的实现需要建立在具备可种植苧麻新品种的基础上。因此,培育具备耐重金属、高产、优质苧麻新品种是亟待攻关的重要方向。

重金属耐受机制是育种的前提与基础,揭示苧麻耐受重金属胁迫的相关机制是亟待解决的关键科学问题。目前,关于苧麻耐受重金属胁迫响应机制的研究主要集中在分子生物学层面。有研究指出镉敏感苧麻品种受镉胁迫后 *BnHMA1* 表达量增加,加速镉转运,进而削弱重金属毒害作用^[6]。镉胁迫可以诱导 *BnPCS1* 的过表达,进而增强苧麻植株镉耐受能力^[7]。但相关研究还不多且系统性不强,导致现有分子育种技术在耐镉苧麻新品种培育中应用还存在局限。基因表达的结果往往体现在植株形态、组织与细胞结构等方面的变化。因此,明确重金属胁迫条件下苧麻在组织结构及细胞等分子上位水

平的耐受策略,然后再深入分析调控相应上位耐受策略的分子过程,可增强苧麻耐重金属分子机制研究的目标性,进而提升相应分析效率和结果准确性。

目前,关于从苧麻组织与细胞结构层面减轻镉离子毒害作用的研究较少。高等植物在重金属胁迫条件下,其植株可通过形成屏障组织减少对重金属的吸收,植物分泌物与重金属离子螯合减轻其毒性,体内重金属的区室化隔离与植物体外泌解毒等途径以适应重金属胁迫^[8]。基于此,本研究将探究细胞壁的吸附固定和液泡区室化隔离对苧麻植株耐镉能力的贡献,进而明确各器官在亚细胞水平上的耐受策略;同时通过分析根、茎、叶各器官中不同形态镉含量的差异,探究苧麻植株如何通过改变镉离子迁移性和毒性以增强植株镉胁迫的适应能力;再利用相关性分析考察影响苧麻地下器官中镉滞留的关键因素,进一步阐明地下器官适应镉胁迫的响应机制。本研究结果可为苧麻耐镉育种以及更深入的分子水平耐镉机制研究提供理论指导和技术支持。

1 材料和方法

1.1 试验材料

选取‘湘苧XB’和‘湘苧3号’,个品种作为研究对象,笔者所在团队前期研究结果表明所选2个品种均为同时具备重金属和贫瘠土壤耐受性的苧麻基因型,其耐镉阈值均在150 mg/kg之上^[9-10]。其中,‘湘苧XB’属于镉富集型种质,而‘湘苧3号’属于镉耐受型种质,且‘湘苧XB’对贫瘠土壤的耐受能力强于‘湘苧3号’^[2]。2个种质的种植材料均采集于湖南省长沙市湖南农业大学耘园实验基地内(北纬28°11'10",东经113°04'05",海拔58 m)。

1.2 试验设计及取样方案

研究结果表明,2种参试材料均能在50~150 mg/kg 镉含量土壤中生长良好^[11],但当镉含量超过150 mg/kg时,苧麻各性状开始下降^[11-12]。基于此,研究共设4个镉胁迫浓度处理,分别为0(对照组,不添加镉),50,100,200 mg/kg,每个处理设3个重复。

于2023年春季挑选长势健壮的苧麻根茎(约200 g)作为繁殖材料,种植在无孔塑料方盆中(65 cm×40 cm×15 cm),每盆种植4株苧麻。自然光照,15~27℃下连续培养15 d后,添加相应浓度的CdCl₂·2.5H₂O

溶液进行镉胁迫处理。栽培土选用育苗营养基质,其有机质和腐殖酸含量大于 55%,pH 为 6.0。为保证养分供应,培养期间使用 Hoagland 完全营养液浇灌 3 次,每次间隔 50 d,连续培养 150 d 后收获植株。收获后,新鲜苧麻植株样品分为地下器官(根和根茎)、茎和叶 3 个部分。将样品洗净后,一部分用于各器官亚细胞组分分离(2.0 g 样品)和不同化学形态镉的提取(0.2 g 样品),剩余样品在烘箱中 105 °C 杀青 1 h 后 65 °C 烘干至恒重,粉碎过 100 目筛并保存于自封袋,用于后续测定地下器官、茎和叶中镉含量。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 镉含量测定

将植物样品在 80 °C 烘干至恒重后,粉碎过 100 目筛密封保存。称取 0.3 g 样品放入消煮管中,加入 HNO₃ 和 HClO₄(体积比为 3:1)8 mL,静置 6~10 h。将样品置于石墨消解仪内,温度控制在 160 °C 消化,直至无红棕色浓烟产生,消解产物在 240 °C 条件下赶酸至 1 mL,以上操作均在通风橱中进行。将赶酸后的样品用超纯水定容至 50 mL,用 0.22 μm 微孔滤膜过滤溶液,用电感耦合等离子技术(ICP-MS)测定溶液中的镉含量。

1.3.2 木质纤维素含量测定

将苧麻各器官样品洗净、烘干、粉碎过筛后,参照标准《木质纤维素类生物质原料化学成分的测定 第 5 部分:纤维素、半纤维素、果胶和木质素的测定》(NB/T 34057.5—2017)测定木质素、纤维素含量^[13]。

1.3.3 亚细胞组分分离与镉含量测定

参考 Weigei^[14]等和 Fu 等^[15]的方法,利用改进的差速离心技术分离不同器官的不同亚细胞组分^[16]。具体步骤:准确称取植物组织鲜样(根、茎、叶)2.0 g,加入 20 mL 预冷的 4 °C 提取液[25 mmol/L 蔗糖+50 mmol/L Tris-HCl 缓冲液(pH 为 7.5)+1 mmol/L 二硫赤鲜糖醇]后研磨成匀浆,匀浆液于尼龙布(100 μm 网筛筛目)筛分,残渣为细胞壁组分;滤液在 600g 条件下离心 10 min,沉淀为细胞核组分;上清液在 2 000g 条件下离心 15 min,沉淀为叶绿体组分;上清液在 10 000g 条件下离心 20 min,沉淀为线粒体组分,上清液为可溶组分。全部操作在 4 °C 下进行。所得的各亚细胞组分烘干,加入 HNO₃ 和 HClO₄(体积比为 3:1)进行消解,并测定镉含量。

1.3.4 不同化学形态镉提取与测定

参考 Fu 等^[15]化学试剂逐步提取法提取植株地下器官、茎、叶中不同形态的镉离子。按照以下溶液

进行逐步提取:(1)80% 乙醇(记为 F-Ethanol),提取无机镉,以硝酸盐/亚硝酸盐镉、氯化物镉和氨基苯酚镉为主;(2)去离子水(记为 F-H₂O),提取水溶性 Cd;(3)1 mol/L NaCl(记为 F-NaCl),提取果胶酸盐和蛋白质结合的 Cd;(4)2% HAc(记为 F-HAc),提取磷酸盐结合态镉,含 CdHPO₄ 和 Cd₃(PO₄)₂ 等;(5)0.6 mol/L HCl(记为 F-HCl),提取草酸结合的镉。具体步骤:分别准确称取苧麻地下器官、茎、叶鲜样 0.2 g,依次加入上述提取液 20 mL,研磨成匀浆,25 °C 下 150 r/min 振荡 22 h,于 4 °C 下 10 000g 离心 10 min 后吸取上清液,再加入相同提取液 20 mL,相同振荡条件振荡 2 h 后,4 °C 下 10 000g 离心 10 min 后吸取上清液,合并 2 次上清液得到相应提取态组分样品。将提取后所得沉淀物以此类推进行逐步提取。5 种提取后溶液定容至 50 mL,剩余残留态镉(记为 F-Resdual),经过烘干、消解和定容后,用 0.22 μm 微孔滤膜过滤溶液,用电感耦合等离子技术(ICP-MS)测定溶液中镉含量。

1.3.5 数据处理

所有测定指标利用 SPSS 26.0 先进行单因素方差分析(one-way ANOVA),再进行处理间 0.05 水平的差异显著性检验及多重比较;试验数据间的相关关系采用皮尔逊相关性分析。数据均以“平均值±标准误”表示。

滞留率用于表征植物根系在吸收镉后将其固定或保留在根部的能力^[17]。滞留率=[地下器官中的镉含量-地上部(茎和叶)镉含量]/地下器官镉含量×100%。

2 结果与分析

2.1 镉胁迫对苧麻各器官中镉积累的影响

‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’各器官中镉含量均随着镉胁迫浓度增加而上升,且各浓度处理间均差异显著($P < 0.05$),器官之间又表现为地下器官 > 茎 > 叶,且各器官间均存在显著差异(表 1)。其中,处理浓度间比较,2 份种质地下器官中镉含量均值在 200 mg/kg Cd 处理下分别是 100 mg/kg 和 50 mg/kg 处理的 3.12 倍和 6.14 倍。两种质间比较,‘湘苧 3 号’地下器官、茎和叶中镉含量均不同程度高于相应的‘湘苧 XB’,其各浓度处理平均镉含量分别为 40.69,21.07,4.25 mg/kg,而相应的‘湘苧 XB’则分别为 36.49,12.67,3.51 mg/kg。尤其在 200 mg/kg Cd 处理下,‘湘苧 3 号’茎秆中镉含量是相应‘湘苧 XB’的 1.94 倍,即‘湘苧 3 号’对镉富集能

力强于‘湘苧 XB’,但整体上两种质之间含量无显著差异。不同器官之间比较,苧麻植株各器官镉含量(所有处理平均值)表现为地下器官(38.59 mg/kg) > 茎(16.87 mg/kg) > 叶(3.88 mg/kg),且此趋势在供试的2个品种间和3个镉处理浓度间稳定存在。

2.2 镉胁迫对苧麻地下器官中镉含量及镉形态的影响

2.2.1 地下器官亚细胞组分中镉含量和占比

由图1可知,‘湘苧 XB’和‘湘苧3号’地下器官细胞壁、细胞核和可溶性组分中镉含量均随镉胁迫浓度增加而显著上升($P < 0.05$)。

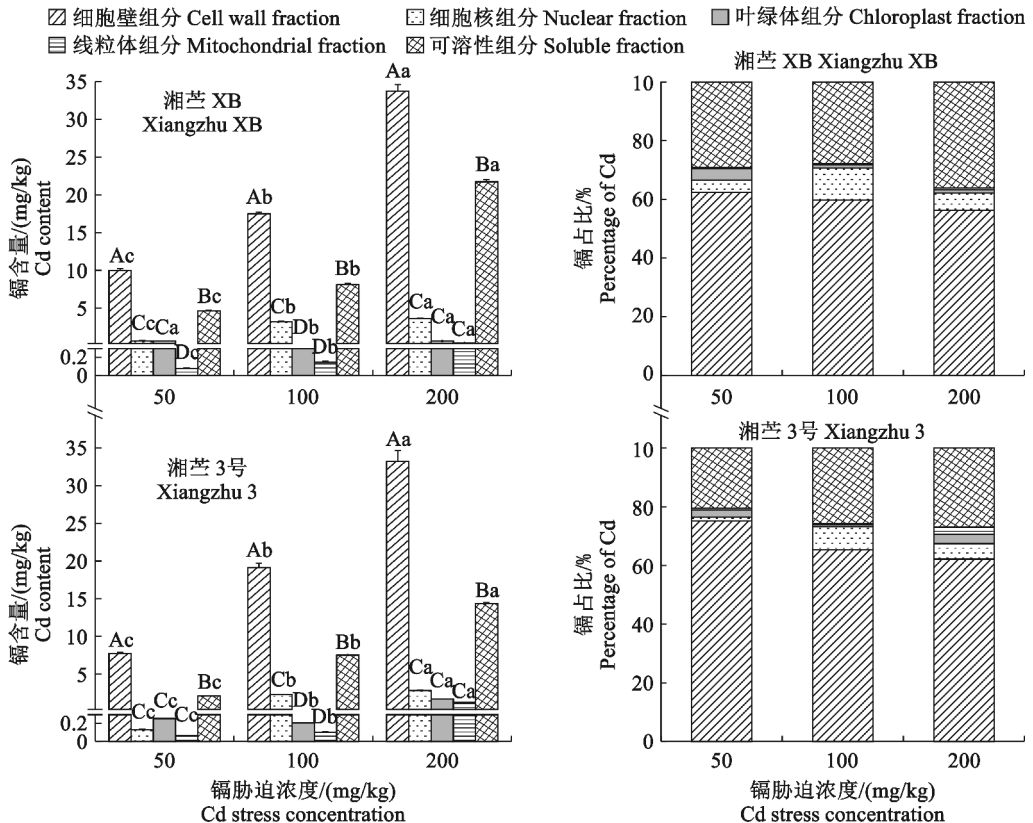
表1 不同浓度镉胁迫下苧麻各器官中镉积累量

Table 1 Cd accumulation in different organs of ramie under varying concentrations of Cd stress

基因型 Genotype	镉浓度/(mg/kg) Cd concentration	镉含量/(mg/kg) Cd content		
		地下器官 Underground organ	茎 Stem	叶 Leaf
湘苧 XB Xiangzhu XB	50	12.368±0.117Ac	4.350±0.192Bc	1.451±0.024Cc
	100	21.400±0.372Ab	10.736±0.124Bb	2.660±0.041Cb
	200	75.716±3.374Aa	22.916±0.466Ba	6.415±0.170Ca
湘苧3号 Xiangzhu 3	50	13.048±0.426Ac	6.197±0.182Bc	1.711±0.031Cc
	100	28.633±1.146Ab	12.604±0.207Bb	3.201±0.096Cb
	200	80.395±0.412Aa	44.397±0.275Ba	7.838±0.247Ca

注:同列不同小写字母表示同一种质不同镉处理间存在显著性差异($P < 0.05$),而同行不同大写字母表示同一镉浓度处理不同器官间存在显著性差异($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters within same column represent significant differences among Cd treatments in the same variety ($P < 0.05$), while different uppercase letters within same row represent significant differences between organs under the same Cd treatment at 0.05 level ($P < 0.05$).



同一亚细胞组分内不同小写字母代表不同镉处理间在0.05水平存在显著性差异($P < 0.05$);同一镉浓度处理内不同大写字母代表不同亚细胞组分间在0.05水平存在显著性差异($P < 0.05$)。下同。

图1 不同浓度镉胁迫下‘湘苧 XB’和‘湘苧3号’地下器官亚细胞组分中镉含量和占比

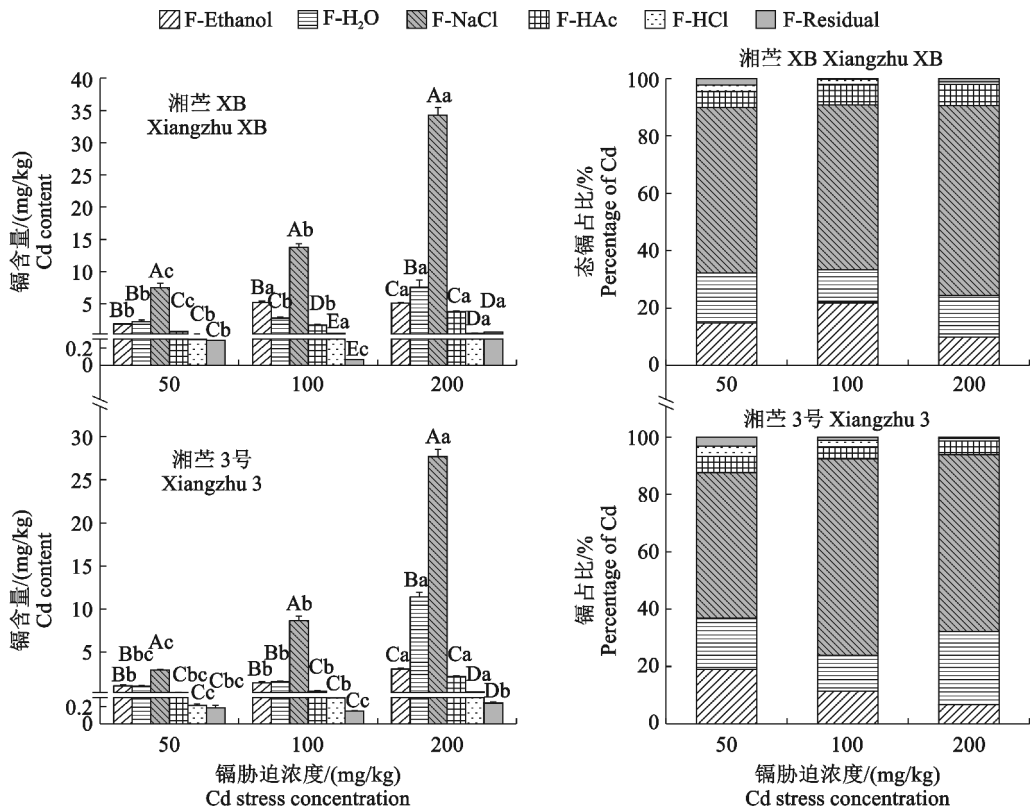
Different lowercase letters within the same subcellular component represent significant differences between different Cd concentration treatments at 0.05 level ($P < 0.05$), while different uppercase letters under the same Cd treatment represent significant differences among different subcellular components at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below.

Fig. 1 Cd content and proportion of subcellular components in underground organs of ‘Xiangzhu XB’ and ‘Xiangzhu 3’ under different concentrations of Cd stress

随着镉处理浓度升高,各亚细胞组分中镉含量占比却呈现细胞壁中镉含量占比下降,可溶性组分镉含量占比上升趋势。在 200,100 mg/kg Cd 胁迫处理下,‘湘苧 3 号’地下器官细胞壁中镉含量占比比较 50 mg/kg Cd 胁迫处理分别降低 23.89%和 13.00%,可溶性组分中镉含量占比分别增加 31.95%和 26.13%。虽然各亚细胞组分中镉含量占比有变化,整体上仍表现为地下器官中镉离子主要分布在细胞壁和可溶性组分,并且细胞壁组分中镉占比更高。其中,‘湘苧 XB’细胞壁和可溶性组分中镉占比之和达 90.48%(所有处理平均占比),‘湘苧 3 号’达 90.29%,进入细胞核、叶绿体和线粒体组分的镉所占比例不超过总镉含量的 10%。

2.2.2 地下器官中不同化学形态镉含量和占比

由图 2 可知,随着镉胁迫浓度增加,地下器官中残留态镉含量先降后升,并在 100 mg/kg Cd 处理下最低,此时‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’分别比 50 mg/kg Cd 处理降低 77.00%和 19.57%。其他形态镉含量均呈显著递增趋势($P < 0.05$),并以 F-NaCl 提取态镉含量增幅最大,200 mg/kg Cd 胁迫处理‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’F-NaCl 提取态镉含量分别是 50 mg/kg Cd 胁迫处理的 3.59 倍和 9.42 倍。但随着镉胁迫浓度升高,不同化学形态镉占比存在不同的变化趋势。F-NaCl 提取态镉作为地下器官中镉含量和占比最高的形态,在‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’中占比分别达 60.46%和 60.35%。



F-Ethanol, 80%乙醇提取态镉;F-H₂O, 去离子水提取态镉;F-NaCl, 氯化钠提取态镉;F-HAc, 醋酸提取态镉;

F-HCl, 盐酸提取态镉;F-Residual, 残渣态镉。下同。

图 2 不同浓度镉胁迫下‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’植株地下器官中不同化学形态镉含量及占比

F-Ethanol, ethanol-extracted Cd. F-H₂O, deionized water-extracted Cd. F-NaCl, sodium chloride-extracted Cd.

F-HAc, acetic acid-extracted Cd. F-HCl, hydrochloric acid-extracted Cd. F-Residual, residual Cd. The same as below.

Fig. 2 Proportion and content of different chemical forms of Cd in the underground organs of ‘Xiangzhu XB’ and ‘Xiangzhu 3’ plants under different concentrations of Cd stress

在 200 mg/kg Cd 胁迫时,‘湘苧 XB’F-NaCl 提取态镉占比较 50 mg/kg 和 100 mg/kg 分别显著增加了 14.55%和 15.46%。‘湘苧 3 号’F-NaCl 提取态镉占比随着镉胁迫浓度增加呈现先升后降趋势,在镉胁迫浓度为 100 mg/kg 时达到最大值(68.71%)。

‘湘苧 XB’的 F-Ethanol 提取态镉占比随镉胁迫浓度增加先增后降,在 100 mg/kg Cd 胁迫下最高(21.81%),分别是 50 mg/kg 和 200 mg/kg Cd 胁迫的 1.47 倍和 2.20 倍。‘湘苧 3 号’F-H₂O 提取态镉占比随着镉胁迫浓度增加表现为先降后增,在

100 mg/kg Cd 胁迫下最低(12.38%),较 50 mg/kg Cd 胁迫降低了 30.70%,而在 200 mg/kg Cd 胁迫时增加了 2.06 倍。F-HAc、F-HCl 和 F-Residual 提取态镉占比整体偏低,其占比均在 10%左右,且随镉胁迫浓度增加整体呈下降趋势。

2.2.3 地下器官中镉滞留率

由图 3 可知,镉处理浓度与基因型对苧麻地下器官中镉滞留率有显著影响($P < 0.05$)。整体来看,镉处理浓度对地下器官中镉滞留率的影响在‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’之间呈相反趋势,即‘湘苧 XB’随镉胁迫浓度增加表现为先降后增,‘湘苧 3 号’则表现为先增后降。在镉胁迫浓度为 100 mg/kg 时,地下器官镉滞留率在‘湘苧 XB’中达到最低值(37.33%),而在‘湘苧 3 号’中达到最高值(45.00%)。比较 2 个基因型,整体上表现为‘湘苧 XB’地下器官对镉的滞留能力强于‘湘苧 3 号’,其滞留率均值高出‘湘苧 3 号’10.67%。

2.2.4 地下器官细胞壁的主要成分含量

细胞壁作为苧麻地下器官滞留镉的关键组分,其主要成分含量受镉胁迫影响后产生了显著变化(图 4)。“湘苧 XB”细胞壁中纤维素和果胶含量在 100 mg/kg Cd 胁迫下显著偏低,分别仅占 1.60% 和 1.35%;木质素含量在 100 mg/kg Cd 胁迫时达到 21.92%,显著高于 50 mg/kg Cd 胁迫时的含量;而半纤维素含量在不同浓度镉胁迫之间未呈现出显著性差异。“湘苧 3 号”细胞壁中纤维素、半纤维素和木质素含量在镉胁迫浓度为 200 mg/kg 时较 100 mg/kg Cd 胁迫分别显著降低了 18.56%、16.45% 和 23.03%;果胶含量在 100 mg/kg Cd 胁迫下显著偏低,仅占 1.60%。

2.2.5 地下器官细胞壁的成分含量和各化学形态镉占比与镉滞留率的相关性

苧麻地下器官细胞壁的成分含量与镉滞留率的相关性分析(表 2)表明,“湘苧 XB”的镉滞留率与细胞壁中纤维素含量和果胶含量均呈极显著正相关($P < 0.01$)。“湘苧 3 号”的镉滞留率与地下器官细胞壁半纤维素含量和木质素含量呈显著正相关($P < 0.05$)。在 200 mg/kg Cd 胁迫时,“湘苧 XB”镉滞留率较 100 mg/kg Cd 胁迫时增加 63.41%,其纤维素和果胶含量较 100 mg/kg Cd 胁迫时也分别增加了 5.58% 和 10.75%。此时,“湘苧 3 号”镉滞留率较 100 mg/kg Cd 胁迫处理减少了 22.22%,相应的半纤维素和木质素含量也较 100 mg/kg Cd 胁迫处理显著减少了 16.45% 和 23.03%。可见,在 200 mg/kg Cd 胁迫时,“湘苧 XB”地下器官细胞壁成分中纤维素和果胶的形成对镉滞留具有明显促进作用,而“湘苧 3 号”地下器官细胞壁中半纤维素和木质素合成受到抑制,其镉滞留能力也有所降低。

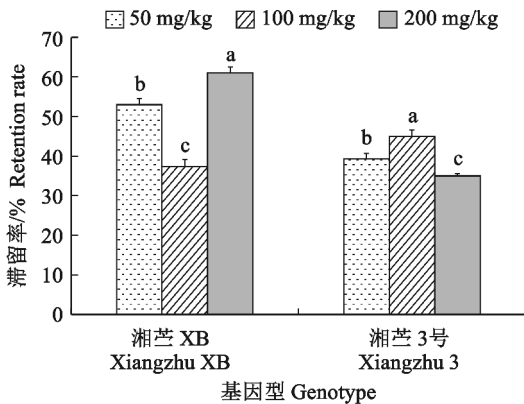


图 3 不同浓度镉胁迫下苧麻植株地下器官中镉的滞留率

Fig. 3 Cd retention rates in the underground organs of ramie plants under different levels of Cd stress

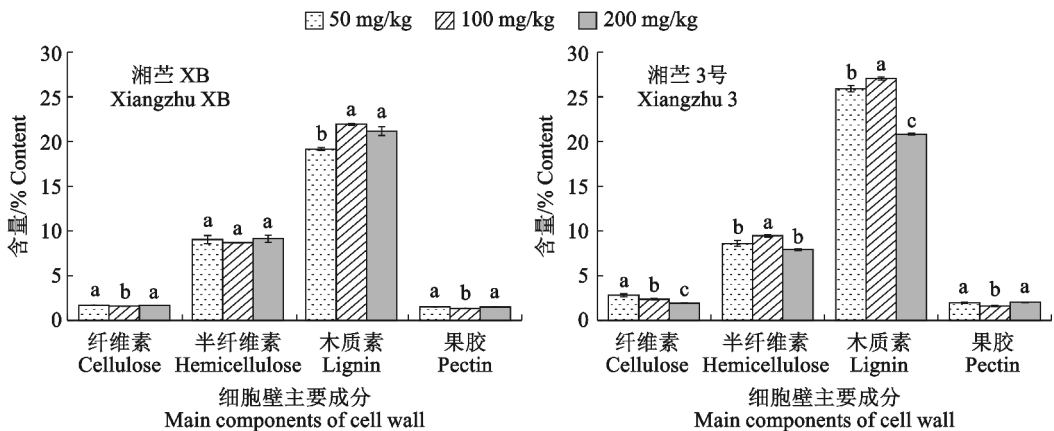


图 4 不同浓度镉胁迫下‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’地下器官细胞壁中的主要成分含量

Fig. 4 Content of the main cell wall components in the underground organs of ‘Xiangzhu XB’ and ‘Xiangzhu 3’ under different concentrations of Cd stress

另外,‘湘苧3号’的镉滞留率与地下器官细胞壁中果胶含量呈显著负相关($P < 0.05$),但其相关性及果胶含量都偏低,果胶含量对‘湘苧3号’镉滞留的影响较小。

表2同时显示,‘湘苧XB’地下器官中镉滞留率与其F-Ethanol提取态镉占比呈极显著负相关,与F-NaCl提取态($P < 0.05$)和F-Residual残渣态($P > 0.05$)镉占比呈正相关。说明在镉胁迫处理下,‘湘苧XB’地下器官中镉离子由容易迁移的F-Eth-

anol提取态转化为较难迁移的F-NaCl提取态和难以迁移的残渣态,实现对镉的固定与滞留。对‘湘苧3号’而言,其地下器官中镉离子滞留率主要与F-H₂O提取态镉占比呈显著负相关,与F-NaCl和F-HCl提取态呈不显著正相关。即‘湘苧3号’地下器官中镉离子由易迁移的F-H₂O提取态镉离子转化为较难迁移的F-NaCl和F-HCl提取态,实现对镉的固定与滞留。可见,苧麻地下器官中镉结合形态的转换也是影响其镉滞留的因素之一。

表2 苧麻植株地下器官细胞壁的主要成分含量和不同化学形态镉占比与其镉滞留率的相关性

Table 2 Correlation between cell wall components, proportion of different Cd chemical forms, and Cd retention rates of the underground organs of ramie plants

基因型 Genotype	纤维素 Cellulose	半纤维素 Hemicellulose	木质素 Lignin	果胶 Pectin	F-Ethanol
湘苧 XB Xiangzhu XB	0.829**	0.279	-0.386	0.825**	-0.905**
湘苧3号 Xiangzhu 3	0.404	0.725*	0.802*	-0.673*	0.198
基因型 Genotype	F-H ₂ O	F-NaCl	F-HAc	F-HCl	F-Residual
湘苧 XB Xiangzhu XB	0.462	0.716*	-0.046	-0.438	0.586
湘苧3号 Xiangzhu 3	-0.810**	0.413	-0.348	0.491	0.083

注: * 和 ** 分别表示在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平显著相关。

Note: * and ** indicate significant correlation at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

2.3 镉胁迫对苧麻植株茎和叶中镉含量及镉形态的影响

2.3.1 茎和叶亚细胞组分中镉含量和占比

由图5、图6可知,随着镉胁迫浓度增加,‘湘苧XB’和‘湘苧3号’茎、叶细胞壁和可溶性组分中镉含量存在显著上升趋势($P < 0.05$),如‘湘苧XB’茎的细胞壁组分中镉含量由50 mg/kg Cd胁迫处理下的1.21 mg/kg增加至200 mg/kg Cd胁迫处理下的8.60 mg/kg。

镉在茎和叶亚细胞组分中的分布与地下器官相似,主要分布在细胞壁和可溶性组分中,但其将镉离子更多地区隔在可溶性组分中,细胞壁滞留镉占比次之,这与地下器官不同。其中,‘湘苧XB’和‘湘苧3号’茎秆细胞壁和可溶性组分中镉占比之和分别为85.08%(所有处理平均占比,分别为40.42%和44.66%)和86.92%(分别为40.22%和46.70%),叶片细胞壁和可溶性组分中镉占比之和分别高达93.48%(分别43.25%和50.23%)和92.25%(分别为42.22%和50.04%)。此外,‘湘苧XB’和‘湘苧3号’茎秆细胞核、叶绿体和线粒体组分中镉占比均超过10%,而叶片细胞核、叶绿体和线粒体组分中的镉占比仅分别为6.52%和7.75%。随着镉胁迫浓度增加,‘湘苧3号’茎秆可溶性组分中镉占比存在显著下降趋势,由50

mg/kg处理的56.22%下降至200 mg/kg处理的40.75%。但随镉胁迫浓度增加,‘湘苧XB’和‘湘苧3号’叶片可溶性组分中镉占比均呈显著上升趋势,如‘湘苧3号’叶片可溶性组分中镉占比由50 mg/kg处理的47.03%上升至200 mg/kg处理的51.88%。

2.3.2 茎和叶中不同化学形态镉含量和占比

由图7可知,‘湘苧XB’和‘湘苧3号’茎秆中F-NaCl提取态镉含量随镉胁迫浓度升高而显著增加($P < 0.05$),如200 mg/kg镉胁迫处理分别较50 mg/kg Cd处理增加了11.02倍和16.88倍。同时,‘湘苧XB’和‘湘苧3号’茎秆中F-NaCl提取态镉占比范围分别为32.37%~39.08%和24.03%~41.79%,均显著高于其他提取态镉,表现与地下器官一致,且随镉胁迫浓度增加其占比整体有所递增。在镉胁迫环境下,‘湘苧XB’和‘湘苧3号’茎秆中F-Ethanol和F-H₂O提取态镉占比显著高于地下器官,在100 mg/kg Cd胁迫时,‘湘苧XB’F-H₂O提取态镉占比高达29.37%,‘湘苧3号’F-Ethanol提取态镉占比高达39.24%;F-Ethanol和F-H₂O作为迁移能力较强的化学形态,‘湘苧XB’二者占比之和随镉胁迫加强而显著增加,而‘湘苧3号’二者占比之和则先增后降,200 mg/kg Cd胁迫处理时二者占比之和较100 mg/kg Cd处理降低了25.54%。

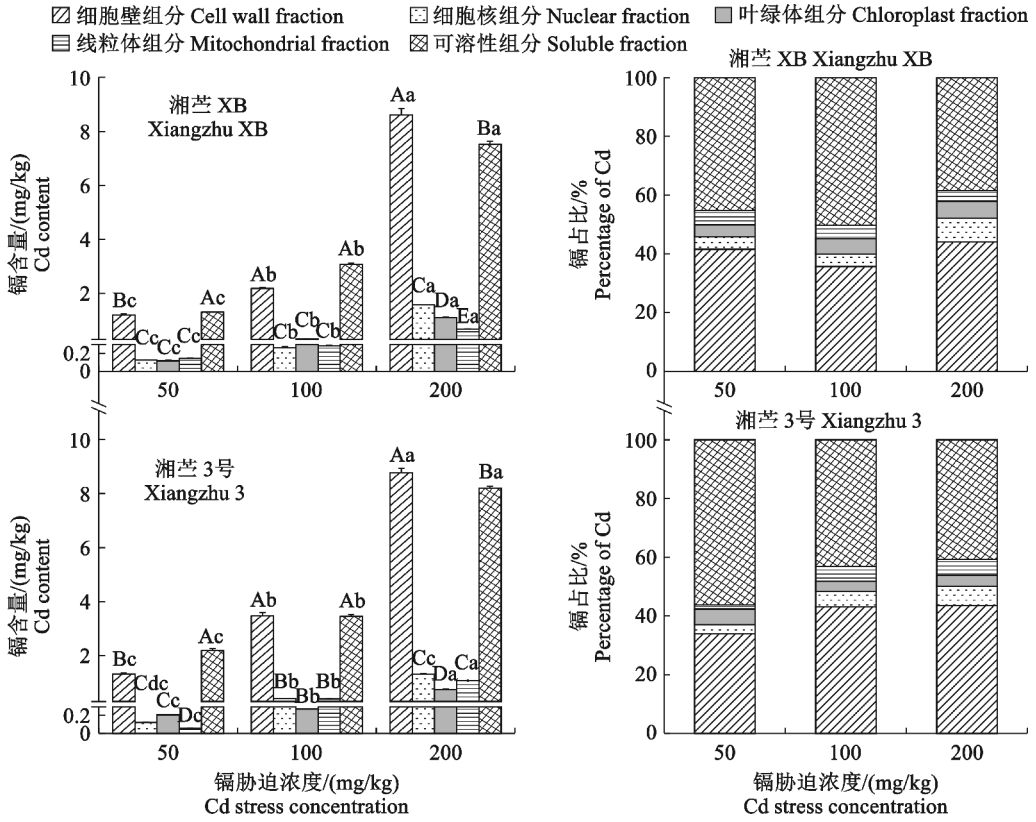


图 5 不同浓度镉胁迫下‘湘芷 XB’和‘湘芷 3 号’茎的亚细胞组分中镉含量和占比
 Fig. 5 Cd content and proportion of subcellular components in the stems of ‘Xiangzhu XB’ and ‘Xiangzhu 3’ under different concentrations of Cd stress

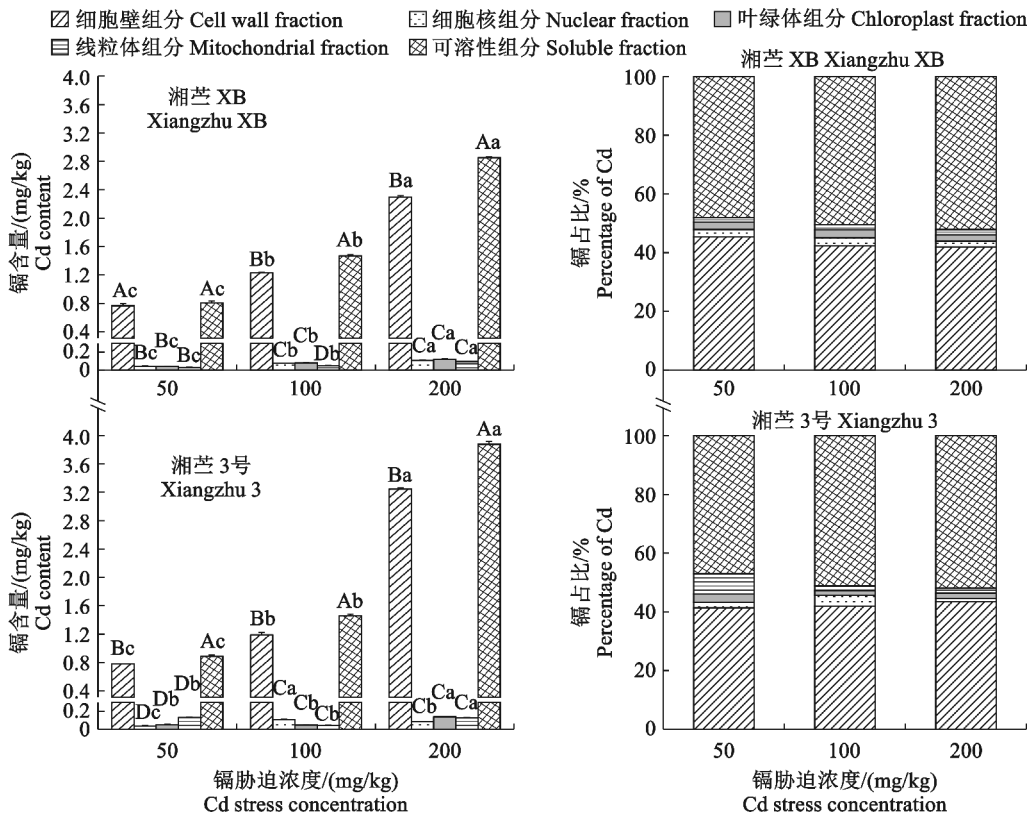


图 6 不同浓度镉胁迫下‘湘芷 XB’和‘湘芷 3 号’叶的亚细胞组分中镉含量和占比
 Fig. 6 Cd content and proportion of subcellular components in the leaves of ‘Xiangzhu XB’ and ‘Xiangzhu 3’ under different concentrations of Cd stress

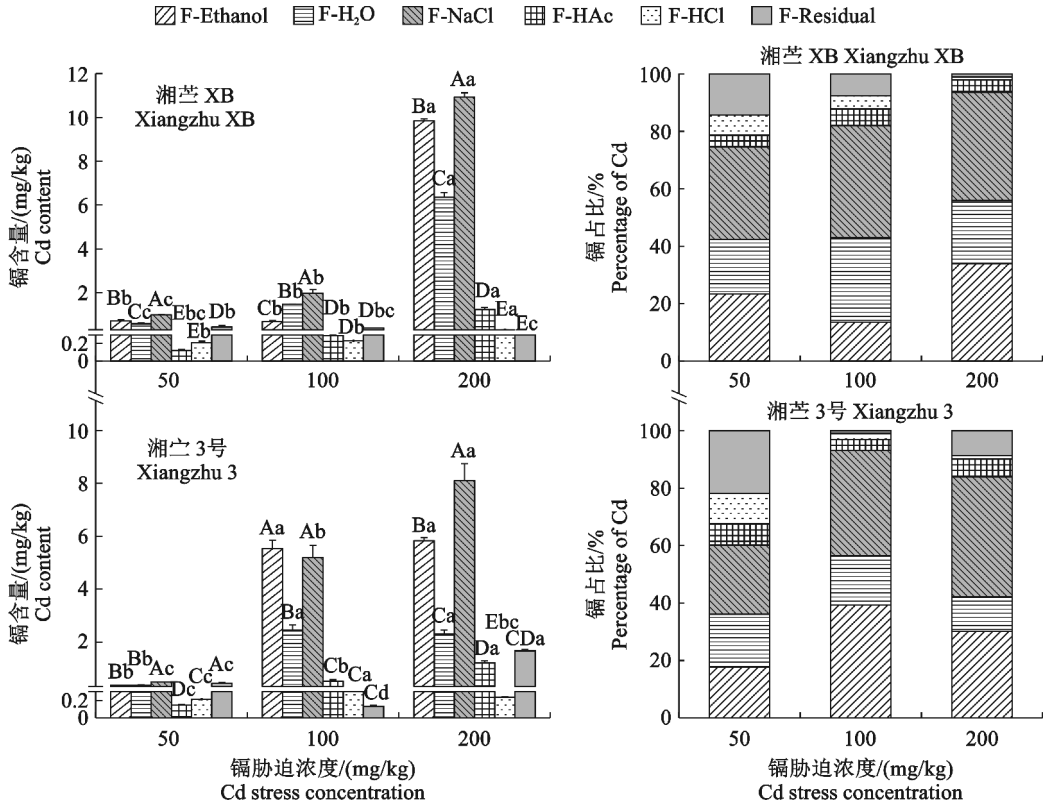


图 7 不同浓度镉胁迫下‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’茎中不同化学形态镉含量和占比
 Fig. 7 The content and proportion of different chemical forms of Cd in the stems of ‘Xiangzhu XB’ and ‘Xiangzhu 3’ under different concentrations of Cd stress

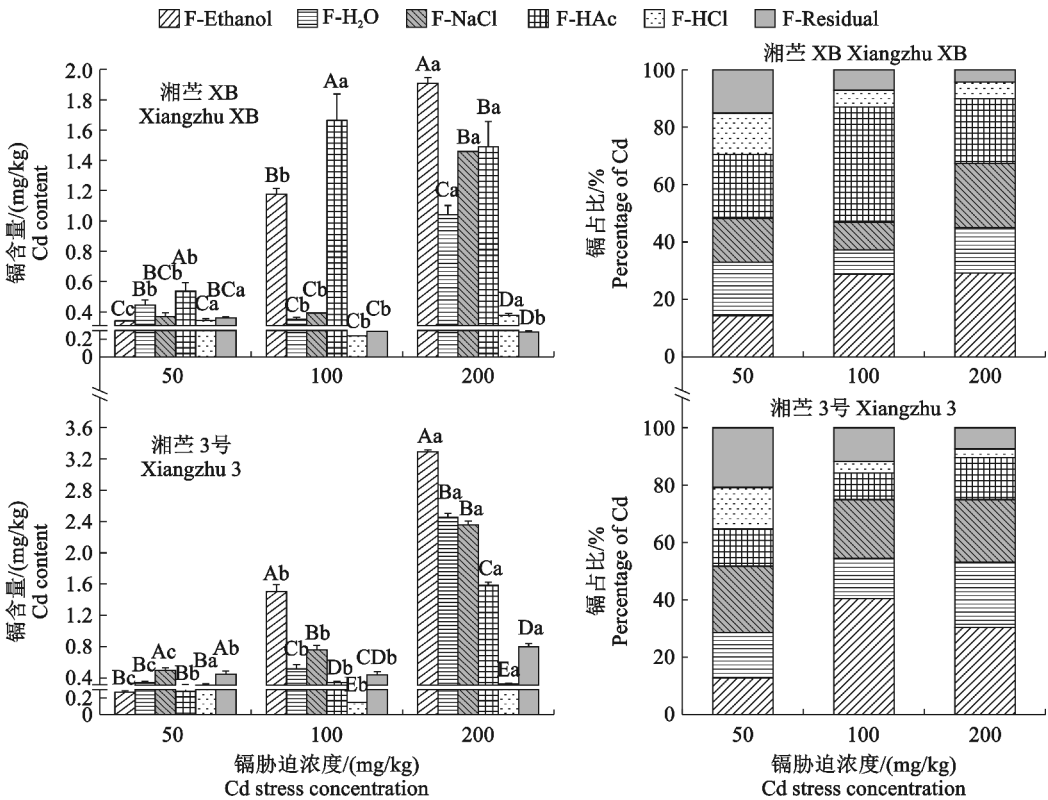


图 8 不同浓度镉胁迫下‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’叶中不同化学形态镉含量和占比
 Fig. 8 The content and proportion of different chemical forms of Cd in the leaves of ‘Xiangzhu XB’ and ‘Xiangzhu 3’ under different concentrations of Cd stress

随着镉胁迫浓度增加,‘湘苧 XB’茎中 F-HAc、F-HCl 和 F-Residual 提取态镉占比之和整体上有所降低,而‘湘苧 3 号’茎中 F-HAc、F-HCl 和 F-Residual 提取态镉占比之和在 200 mg/kg 镉胁迫下较 100 mg/kg Cd 胁迫时增加了 2.37 倍(图 7)。

从图 8 可知,‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’叶片中不同化学形态镉含量较地下器官和茎中显著减少。但随着镉胁迫浓度增加,其中 F-Ethanol 和 F-H₂O 提取态含量占比之和也明显增加,这 2 种镉形态之和占比在叶中最高。当镉胁迫浓度 ≥ 100 mg/kg 时,‘湘苧 3 号’叶中 F-Ethanol 和 F-H₂O 提取态镉占比超过 50%,均值达到 53.80%。而 F-NaCl 提取态镉不是叶片中镉的主要结合形态,其均值在 2 个苧麻种质中分别仅占 15.75%和 21.78%(所有镉处理的均值)。另外,苧麻叶片中 F-HAc 提取态镉所占比例增加,如 100 mg/kg Cd 胁迫‘湘苧 XB’叶片中 F-HAc 提取态镉占比可达 40.24%;‘湘苧 3 号’叶片中 F-HAc 提取态镉占比均值可达 12.29%,分别是茎和地下器官中的 2.13 倍和 2.55 倍。

3 讨论

3.1 镉胁迫对 2 种基因型苧麻植株镉吸收与积累的影响

根系是镉离子进入植株体的第一道屏障,根对镉的固持作用会限制镉向地上部分转运,植物将镉滞留在根系中可能是植物应对重金属胁迫的方式之一^[18]。植株应对镉胁迫时,地下器官作为植株最先接触重金属的器官,其适应性对植株耐受镉胁迫至关重要。本研究中,苧麻各器官中镉含量随着镉胁迫浓度增加显著上升,且大部分镉积累在地下器官中,这与 Lai^[19]和闫雷等^[20]的研究相似。当镉胁迫浓度达到 200 mg/kg 时,‘湘苧 3 号’向茎运输镉含量更高,进一步证实其植株向上运输镉的能力较强^[12]。在耐镉阈值范围内,虽然 2 种基因型苧麻均能吸附土壤中的重金属镉,但‘湘苧 3 号’的吸附效果优于‘湘苧 XB’。根据前期建立的苧麻贫瘠土壤适应能力评价体系^[2],‘湘苧 XB’适应贫瘠土壤的能力较强,而‘湘苧 3 号’则较弱。因此,‘湘苧 XB’更适合用于修复贫瘠的矿区重金属污染土壤,而‘湘苧 3 号’则在修复重金属污染的休耕地时能发挥最佳效果。

3.2 2 种基因型苧麻各器官亚细胞组分对镉胁迫的响应

细胞壁的吸附固定和液泡区室化隔离作用是植

物细胞适应镉胁迫和解镉毒的关键机制^[21]。有研究指出,细胞壁能固定大量的镉离子,减少重金属镉进入细胞,减轻对植物细胞的伤害^[15]。而液泡作为可溶性组分的主要组成部分,其内部丰富的有机酸可与重金属离子螯合,并将其隔离在液泡中,降低重金属对植物组织或器官产生的毒害作用,从而表现出重金属的内部耐受作用^[22],是镉在植物各器官中结合的第二位点^[23]。本研究发现,在镉胁迫环境下,‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’地下器官、茎和叶中镉离子大部分被富集在细胞壁和可溶性组分,其占比均超过 80%。因此‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’各器官均是利用细胞壁的吸附固定和液泡区室化隔离作用缓解镉毒。这与早柳(*Salix matsudana* Koidz.)^[24]、美洲商陆(*Phytolacca americana* L.)^[15]和栌树(*Koeleria paniculata* Lamx.)^[25]中的研究结果相似。但与之不同的是,这 2 种基因型苧麻植株镉离子分布在不同器官中存在差异,地下器官的细胞壁组分中镉占比均超过 50%,而茎和叶可溶性组分中镉占比略高于细胞壁组分中的镉占比。有研究指出,当细胞壁结合的镉离子达到饱和时,镉会以游离态进入细胞质并产生毒害,此时液泡通过区室化阻隔作用将镉离子螯合在植物液泡中^[26],而该过程受液泡中酶基因调控,可将根系细胞质中镉转运到液泡中进行隔离储存,Daisei 等^[27]对水稻(*Oryza sativa* L.)的研究结果表明,低镉积累品种的 OsHMA3 通过选择性地镉隔离到根液泡中,限制了镉从根部到地上组织的迁移。因此,苧麻各器官将镉分布在细胞壁和可溶性组分是行之有效的解毒策略,根据其各器官适应镉胁迫所产生的解毒策略,后续深入分析调控耐受镉胁迫的分子机制具有重要意义。

3.3 2 种基因型苧麻器官镉化学形态对不同浓度镉胁迫的响应

有研究指出,镉化学形态的转换是植物细胞解镉毒的关键机制^[28],并且镉的化学形态与其毒性和迁移能力直接相关,随着提取剂极性增强,所提取镉在植株体内的毒性和迁移能力不断降低^[15]。无机镉(F-Ethanol 提取态镉)和水溶性镉(F-H₂O 提取态镉)的迁移性和毒性最强;果胶酸盐和蛋白质结合态镉(F-NaCl 提取态镉)迁移性较低,毒性最低^[29];磷酸盐结合态镉(F-HAc 提取态镉)、草酸结合的镉(F-HCl 提取态镉)和残留态(F-Residual 提取态镉)迁移性和毒性也逐级降低^[30]。本研究结果显示,苧麻地下器官在镉胁迫下作为镉富集的主要器官,并

主要以果胶酸盐和蛋白质结合态镉存在,镉占比均超过 50%,该形态以高占比形式存在被认为是植物中减轻镉毒性重要方式,从而减轻对地下器官的损伤^[31]。同时,随着镉胁迫浓度增加,苧麻地下器官中 F-NaCl 提取态镉占比有所上升,以提高苧麻地下器官的耐镉能力。另外,镉的化学形态对地下器官中镉滞留率具有显著影响。Li 等的研究结果^[32]表明,镉迁移能力的降低对增强地下器官镉滞留率具有重要作用,有助于提升植物适应镉胁迫。本研究中,苧麻地下器官在受到镉胁迫时有将迁移能力强的无机镉和水溶性镉转化为迁移能力弱的果胶酸盐和蛋白质结合镉以及磷酸盐结合态镉的趋势,以增强地下器官对镉的滞留能力,减少镉离子向地上部分转运,降低镉毒害作用。与地下器官不同的是,在适应镉胁迫的阈值范围内,2 种不同基因型苧麻植株茎和叶中无机镉和水溶性镉占比较高。但为缓解镉胁迫对茎和叶生长的影响,茎通过提高 F-NaCl 提取态镉占比,叶通过提高 F-HAc 提取态镉占比,降低镉的迁移性和毒性,缓解镉毒害发生。

3.4 2 种不同基因型苧麻细胞壁成分对地下器官滞留镉的影响

根系是镉离子进入植株体的首道屏障,将镉滞留在根系中是植株应对重金属胁迫的方式之一^[33]。本研究发现,苧麻地下器官是镉富集的主要器官。通过亚细胞分布研究发现,细胞壁组分在吸附固定镉离子过程中发挥重要作用。细胞壁作为保护植物免受重金属毒害影响的重要保护屏障^[18],其主要成分包括纤维素、半纤维素、木质素和果胶等,对重金属具有一定的螯合作用^[34];并且,细胞壁上含有丰富的带负电荷的官能团,能与重金属阳离子发生反应,是细胞壁能滞留镉的关键原因^[35-36]。有研究表

明,细胞壁上半纤维素和果胶带有的负电荷基团与镉离子发生静电结合,这主要受到 *PME14* 和 *XCD1* 等基因调控^[37]。在水稻耐盐胁迫的研究中,*UGE3* 过表达能提高纤维素和半纤维素的含量,从而增强水稻对盐胁迫和渗透胁迫的耐受性^[38-40]。本研究发现,镉胁迫引起细胞壁成分含量变化,细胞壁成分含量变化会影响地下器官对镉的滞留能力。‘湘苧 XB’地下器官中的纤维素和果胶含量增加,以及‘湘苧 3 号’地下器官中半纤维素和木质素含量增加均增强了对镉的滞留能力。然而,不同程度的镉胁迫对不同基因型苧麻地下器官细胞壁成分含量和镉滞留能力的影响存在显著差异。马莹等^[29]的研究也证实镉胁迫会导致‘中苧 1 号’等基因型苧麻半纤维素含量变化,通过增加细胞壁中的半纤维素含量以应对镉胁迫,这进一步支持了细胞壁成分在响应镉胁迫中的重要作用。因此,通过明确细胞壁成分含量增加类型,并对其合成酶相关基因进一步分析,有助于后续深入研究提升植物耐镉能力。

4 结 论

‘湘苧 XB’和‘湘苧 3 号’具有较强的镉耐受能力,在应对不同浓度镉胁迫时,其植株各器官均通过调节镉的选择性分布以及转换镉的结合形态以减轻镉毒害作用。其中,根系的细胞壁吸附固定作用、茎叶的液泡区室化隔离作用及镉形态从迁移-毒性强的形态向迁移-毒性弱的形态转化是苧麻植株应对镉毒害的重要策略。综合 2 个基因型苧麻品种的表现,‘湘苧 XB’更适合用于修复贫瘠的矿区重金属污染土壤,而‘湘苧 3 号’则在修复重金属污染的休耕地时能发挥最佳效果。

参考文献:

[1] 朱守晶,史文娟. 苧麻液泡膜质子焦磷酸酶基因 *BnVP1* 的克隆及镉胁迫下的表达分析[J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(8): 1485-1494.

ZHU S J, SHI W J. Cloning of the vacuolar H⁺-pyrophosphatases gene *BnVP1* from ramie (*Boehmeria nivea*) and expression analysis under cadmium stress[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2021, 29(8): 1485-1494.

[2] 吴胜兰. 苧麻种质对贫瘠土壤适应性评价及其机制[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2021.

[3] VAHID S, YING C. Bast fibres: Structure, processing, properties, and applications[J]. *International Materials Reviews*, 2019, 64(7): 381-406.

[4] 戴先焙, 蒋桂韬, 戴求仲. 种植苧麻修复重金属污染耕地[J]. 湖南农业, 2015(8): 28.

DAI X B, JIANG G T, DAI Q Z. Planting ramie (*Boehmeria nivea*) to remediate heavy metal contaminated farmland[J]. *Human Agriculture*, 2015(8): 28.

[5] SUN W, JI B, KHOSO S A, et al. An extensive review on restoration technologies for mining tailings[J]. *Environmental*

- Science and Pollution Research*, 2018, 25: 33911-33925.
- [6] 苏小惠, 余玮, 杨瑞芳, 等. 苧麻重金属 ATP 酶 *BnHMA1* 基因的克隆及表达分析[J]. 植物生理学报, 2020, 56(7): 1531-1540.
SU X H, SHE W, YANG R F, *et al.* Cloning and expression pattern analysis of ramie heavy metal transporting ATPase gene *BnHMA1*[J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(7): 1531-1540.
- [7] 张蕾, 全芮萍, 陈建福, 等. 苧麻 *BnPCSI* 响应重金属镉胁迫功能分析[J]. 农业生物技术学报, 2023, 31(9): 1846-1856.
ZHANG L, QUAN R P, CHEN J F, *et al.* Functional analysis of ramie (*Boehmeria nivea*) *BnPCSI* in response to heavy metal cadmium stress[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2023, 31(9): 1846-1856.
- [8] 韩旭, 丁国华. 植物对重金属的耐受性和吸收、转运特性的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(4): 106-109.
HAN X, DING G H. Research advances of plant tolerance, absorption and transport characteristics of heavy metals[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2016, 44(4): 106-109.
- [9] 余玮, 揭雨成, 邢虎成, 等. 苧麻耐镉品种差异及其筛选指标分析[J]. 作物学报, 2011, 37(2): 348-354.
SHE W, JIE Y C, XING H C, *et al.* Comparison and screening indicators for ramie (*Boehmeria nivea*) genotypes tolerant to cadmium[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37(2): 348-354.
- [10] YANG B, ZHOU M, SHU W S, *et al.* Constitutional tolerance to heavy metals of a fiber crop, ramie (*Boehmeria nivea*), and its potential usage[J]. *Environment Pollution*, 2010, 158: 551-558
- [11] 曹德菊, 周世杯, 项剑. 苧麻对土壤中镉的耐受和积累效应研究[J]. 中国麻业, 2004(6): 14-16.
CAO D J, ZHOU S B, XIANG J. Ramie tolerance to Cd in soil and its accumulation effect[J]. *Plant Fiber Sciences in China*, 2004(6): 14-16.
- [12] 林欣, 张兴, 朱守晶, 等. 苧麻对重金属 Cd 污染的耐受和富集能力研究[J]. 中国农学通报, 2015, 31(17): 145-150.
LIN X, ZHANG X, ZHU S J, *et al.* Tolerance and accumulation ability of ramie to heavy metal cadmium pollution[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(17): 145-150.
- [13] 国家能源局. NB/T 34057. 5—2017 木质纤维素类生物质原料化学成分的测定 第 5 部分: 纤维素、半纤维素、果胶和木质素的测定[S]. 北京: 国家能源局, 2017.
- [14] WEIGEL H J, JAGER H J. Subcellular distribution and chemical form of cadmium in bean plants[J]. *Plant Physiology*, 1980, 65(3): 480-482.
- [15] FU X, DOU C, CHEN Y, *et al.* Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Phytolacca americana* L. [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2011, 186(1): 103-107.
- [16] 伍旖旎. 南荻适应镉胁迫的机制探索[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2022.
- [17] 王艳, 王彤, 朱四喜, 等. 芦竹中六价铬的富集、转运及其亚细胞分布[J]. 安全与环境学报, 2020, 20(6): 2295-2302.
WANG Y, WANG T, ZHU S X, *et al.* Accumulation, translocation and subcellular distribution of Cr(VI) in *Arun-do donax*[J]. *Journal of Safety and Environment*, 2020, 20(6): 2295-2302.
- [18] 王学华, 戴力. 作物根系镉滞留作用及其生理生化机制[J]. 中国农业科学, 2016, 49(22): 4323-4341.
WANG X H, DAI L. Immobilization effect and its physiology and biochemical mechanism of the cadmium in crop roots [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(22): 4323-4341.
- [19] LAI H Y. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Impatiens walleriana* in relation to its phytoextraction potential[J]. *Chemosphere*, 2015, 138: 370-376.
- [20] 闫雷, 朱园辰, 陈辰, 等. 镉在黄瓜幼苗中的化学形态及亚细胞分布[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(8): 1864-1871.
YAN L, ZHU Y C, CHEN C, *et al.* Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in cucumber seedlings [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(8): 1864-1871.
- [21] WEI W, PENG H, XIE Y H, *et al.* The role of silicon in cadmium alleviation by rice root cell wall retention and vacuole compartmentalization under different durations of Cd exposure[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 226: 112810.
- [22] BALI A S, SIDHU G P S, KUMAR V. Root exudates ameliorate cadmium tolerance in plants: A review[J]. *Environmental Chemistry Letters*, 2020, 18: 1243-1275.
- [23] GUAN Y M, ZHANG H H, PAN W, *et al.* Sulfide alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis* plants by altering the chemical form and the subcellular distribution of cadmium [J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 627: 663-670.
- [24] 杨卫东, 陈益泰, 屈明华. 镉在旱柳中亚细胞分布及存在的化学形态[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1394-1399.
YANG W D, CHEN Y T, QU M H. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Salix matsudana* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(7): 1394-1399.
- [25] YANG L P, ZHU J, WANG P, *et al.* Effect of Cd on growth, physiological response, Cd subcellular distribution and chemical forms of *Koeleria paniculata* [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 160: 10-18.
- [26] 舒婉钦, 陈光才, 王树凤, 等. 杞柳 4 个品种 Cd 的亚细胞分布、化学形态及其对 Cd 转运的影响[J]. 植物生理学, 2022, 58(9): 1766-1778.
SU W Q, CHEN G C, WANG S F, *et al.* Subcellular distri-

- bution, chemical forms of cadmium and the effects on cadmium transportation in four cultivars of *Salix integra* [J]. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(9): 1766-1778.
- [27] DAISEI U, NAOKI Y, IZUMI K, *et al.* Gene limiting cadmium accumulation in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(38): 16500-16505.
- [28] MA Y S, JIE H D, TANG Y Y, *et al.* The role of hemicellulose in cadmium tolerance in ramie [*Boehmeria nivea* (L.) Gaud.] [J]. *Plants*, 2022, 11(15): 1941.
- [29] 马莹, 黄蓝青, 贾红磊, 等. 乙烯促进木质素合成减少镉吸收和积累提高番茄耐镉性[J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2023, 39(7): 980-990.
- MA Y, HUANG L Q, JIA H L, *et al.* Ethylene enhances Cd tolerance through promoting lignin synthesis and reducing cadmium absorption and accumulation in tomato[J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2023, 39(7): 980-990.
- [30] 陈子涵, 任建国, 庞玉新, 等. 镉胁迫对艾纳香抗性生理、亚细胞镉分布和镉化学形态的影响[J]. *种子*, 2022, 41(2): 31-39.
- CHEN Z H, REN J G, PANG Y X, *et al.* Effects of cadmium stress on resistant physiology, sbcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Blumea balsamifera* [J]. *Seed*, 2022, 41(2): 31-39.
- [31] CHEN L, GUO L, XIONG Q Q, *et al.* Biochar-mediated Cd accumulation in rice grains through altering chemical forms, subcellular distribution, and physiological characteristics[J]. *Biochar*, 2023, 5(1): 48.
- [32] LI H, LUO N, ZHANG J L, *et al.* Do arbuscular mycorrhizal fungi affect cadmium uptake kinetics, subcellular distribution and chemical forms in rice? [J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 571: 1183-1190.
- [33] LI G X, LI Q S, WANG L, *et al.* Subcellular distribution, chemical forms, and physiological response to cadmium stress in *Hydrilla verticillata* [J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2019, 21(3): 230-239.
- [34] DE-JESUS-GARCIA R, ROSAS U, DUBROVSKY J G. The barrier function of plant roots: Biological bases for selective uptake and avoidance of soil compounds[J]. *Functional Plant Biology*, 2020, 47(5): 383-397.
- [35] 郭宝, 李雪姣, 唐静, 等. 水稻木质部伤流液响应镉胁迫的蛋白组鉴定[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29(9): 1597-1617.
- GUO B, LI X J, TANG J, *et al.* Proteomic identification of proteins in rice xylem sap in response to cadmium[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2023, 29(9): 1597-1617.
- [36] ZHENG M M, FENG D, LIU H J, *et al.* Subcellular distribution, chemical forms of cadmium and rhizosphere microbial community in the process of cadmium hyperaccumulation in duckweed[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 859: 160389.
- [37] YU H X, WANG Y K, HUANG H G, *et al.* The regulatory role of root in cadmium accumulation in a high cadmium-accumulating rice line (*Oryza sativa* L.) [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(20): 1-10.
- [38] 柏晓娅. *XCD1* 基因调控拟南芥抗镉的机理研究[D]. 合肥: 合肥工业大学, 2014.
- [39] TANG Y J, WANG M H, GAO L Y, *et al.* OsUGE3-mediated cell wall polysaccharides accumulation improves biomass production, mechanical strength, and salt tolerance [J]. *Plant Cell Environment*, 2022, 45(8): 2492-2507.
- [40] 汪明滔, 刘建伟, 赵春钊. 植物调控盐胁迫下细胞壁完整性的分子机制[J]. *生物技术通报*, 2023, 39(11): 18-27.
- WANG M T, LIU J W, ZHAO C Z. Molecular mechanisms of cell wall integrity in plants under salt stress[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2023, 39(11): 18-27.