

水稻核心种质的耐镉性鉴定

江森, 余海娟, 李亮, 谭明谱*

南京农业大学生命科学学院, 南京210095

摘要: 植物在吸收和富集重金属能力上表现出显著的种内差异即基因型差异。本研究筛选了90份水稻核心种质, 测定 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 镉(Cd)处理后的相对根长差异量(RRL)和相对株高差异量(RPH), 藉此确定Cd耐性较好的水稻品种有11个, Cd敏感的有9个。进一步检测在Cd污染土壤中生长的部分品种水稻各组织中的Cd及Ca、K、Mg、Fe、Mn、Zn等含量, 结果表明Cd影响了其他营养元素的积累, 并且表现出组织特异性和种质特异性。同其他材料相比, 仅耐Cd材料‘BINIRHEN’各组织Cd含量较低, 并且其穗中的Mn、Fe和Zn含量均大于茎, 因此‘BINIRHEN’为Cd胁迫遗传改良的优势材料。本研究结果对筛选Cd耐受的水稻品种以及克隆水稻基因组中耐受Cd的关键基因提供参考。

关键词: 水稻; 核心种质; 镉; 耐性

Identification of Cadmium Tolerance in a Subset of the Core Collection of Chinese Rice (*Oryza sativa* L.) Germplasm

JIANG Miao, YU Hai-Juan, LI Liang, TAN Ming-Pu*

College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Plant uptake and accumulation of heavy metals show significant intraspecific difference namely genotypic differences. In this study, the relative difference of root length (RRL) and the relative difference of plant height (RPH) of 90 core collection of rice seedlings after $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ cadmium (Cd) treatment were analyzed to determine the Cd tolerance of different rice materials. The results show that 11 cultivars display better resistance to Cd stress, whereas 9 lines sensitive to Cd treatment. Next, the contents of Cd, Ca, Fe, Zn, K, Mn and Mg were detected in the different tissues of rice grown in Cd-contaminated soil, and the results indicate that Cd affect the absorption of other beneficial elements. Furthermore, the distribution of the metal elements displayed tissue-specific. Compared with other materials, the Cd content of ‘BINIRHEN’ was remarkably lower, and the content of Zn, Fe and Mn in the spike was higher than that in the stem. These results suggest that ‘BINIRHEN’ was the most promising material for genetic improvement of Cd stress. The results of this study have certain reference value for the screening of Cd tolerant rice lines, and for cloning key genes controlling Cd tolerance in rice.

Key words: rice; core collection; cadmium; tolerance

水稻(*Oryza sativa*)作为我国主要的粮食作物, 也是人类摄取金属元素的主要来源, 水稻中各种金属元素的含量直接关系着我们的健康。土壤污染及其导致的环境恶化是引发水稻质量问题的重要因素和源头, 其中又以镉(cadmium, Cd)污染最为严重, 水稻较易从土壤中吸收富集As、Pb和Cd等重金属(陈虎等2013)。Cd在植物体内的积累不仅影响植物的生长发育, 造成产量和品质下降, 更为严重的是通过食物链进入人体, 影响人类健康(Rejeb等2013)。Cd抑制植物细胞生长, 破坏水分平衡, 抑制氧化磷酸化, 引发氧化胁迫, 影响光合作用, 损伤核仁及影响质膜ATP酶的活力(李彩霞

等2006; 徐正浩等2006)。Cd会导致植物体内微量元素的代谢失调, 高浓度Cd使幼苗吸收及分布K、Ca、Mg等营养元素减少(郭智等2009; Zhang等2009; 李虹颖和苏彦华2012), 阻止叶绿素形成及其含量增加, 影响光合产物的运输、分布, 加速叶片衰老, 从而抑制植物的生长(荆红梅等2001; 李彩霞等2006; 李隼等2011; 张永平等2014)。

植物在吸收和富集重金属能力上不仅表现出

收稿 2015-08-03 修定 2015-10-09

资助 国家自然科学基金(31271421)。

* 通讯作者(E-mail: tempo@njau.edu.cn; Tel: 025-84396372)。

显著的种间差异,也表现出显著的种内差异即基因型差异(Grant等2008; 刘维涛和周启2010; 居学海等2014)。水稻是我国主要粮食作物之一,也是对Cd富集较强的作物。水稻品种和土壤类型对Cd吸收和积累有着深远的影响,水稻籽粒中Cd积累量存在显著的品种间差异(Li等2005),而这种差异主要是由于根系的形态和生理活性、根表氧化膜以及在体内运输的不同引起的(吴启堂等1999; 刘敏超等2001; Liu等2003)。因此,可以通过筛选Cd富集能力低的品种来减少Cd污染土壤中水稻中的Cd含量,从而降低人类健康风险(叶新新和孙波2012)。

植物的Cd耐性以及Cd在植株不同器官中的积累与分布存在着显著的种间和品种间差异。一般来说,水稻品种间Cd含量的差异主要由基因型决定,并且低积累品种各器官Cd含量较低,Cd在植物各器官中的含量由高到低顺序为:根系>叶片>穗轴>籽粒(文志琦等2015)。水稻不同器官的Cd积累量差异很大,根系Cd含量最高,是籽粒Cd含量的20~40倍,是穗轴Cd含量的10~18倍,是叶片Cd含量的4~13倍,说明水稻吸收的Cd主要集中在根系和叶片中,灌浆过程中叶片中的Cd大量输出,致使其中的Cd含量明显下降(文志琦等2015)。另外,不同品种的水稻Cd的摄入对其他金属离子的吸收和代谢的影响程度也是不同的(Liu等2010)。因此,筛选Cd耐性强且籽粒Cd积累量低的品种是进行稻米安全生产的重要途径(陈京都2013; 曹方彬2014)。

本研究选用90份常规稻即核心种质资源来鉴定耐Cd品种,并进一步检测在Cd污染土壤中生长的部分品种水稻各组织中的Cd及其他几种金属元素的含量,筛选Cd富集能力低的水稻以及叶、茎中高Cd含量而穗中低Cd含量的水稻,为Cd污染区稻米的安全生产和污染区土壤的生物修复提供一定的理论参考。

材料与方法

1 材料与试剂

实验材料:上海市农业生物基因中心(SAGC)罗利军教授提供的用于抗旱节水水稻育种计划的90份水稻(*Oryza sativa* L.)核心种质(Luo等2010; Lou等2011; Wu等2015),包括45份籼稻和43份粳稻。

如‘绿旱1号’、‘旱稻8号’、‘沪旱15号’、‘旱恢3号’、‘中旱209’、‘中旱3号’、‘沪旱1B’、‘沪旱7B’、‘旱旱稻’、‘沪旱3号’等耐旱的旱稻。

实验所用水培培养液为木村营养液。

2 实验设计

2.1 不同品种水稻的Cd耐性鉴定

选取不同品种的水稻种子每种40粒,用次氯酸消毒后将其浸泡在清水中12 h后,在光照培养箱中催芽48 h;挑选长势较均一的种子幼苗20粒播种于木村水稻营养液中,于(28/22) °C (昼/夜)、相对湿度75%、光照强度200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、光周期14 h/10 h (昼/夜)的培养箱中培养,到第2片叶长出时,开始进行不同浓度Cd处理(0、50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$),每2 d更换一次培养液,至第3片叶完全展开(处理7~9 d)后,测量Cd处理组和对照组水稻植株的株高和根长,结合表观特征初步筛选出对Cd耐性较好和对Cd敏感的水稻品种。根据测量的数值求其平均值与标准偏差,利用字母标记法判断一种水稻的株高和根长在0、10和50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的Cd离子浓度条件下有无显著差异。

2.2 水稻组织中Cd及Zn、Fe、Mn、Mg、Ca、K含量的测定

参照李鹏等(2011)、李虹颖和苏彦华(2012)以及文志琦等(2015)的方法,取生长于湖南某Cd污染区土壤中的相同生育期的8个水稻品种的茎、叶、穗组织,烘箱烘干后取0.5 g样品,先用浓HNO₃微波消解,定容到50 mL,再使用ICP-OES电感耦合等离子体发射光谱仪(PerkinElmer Optima 2100DV)测定水稻样品中的Cd及Zn、Fe、Mn、Mg、Ca、K等金属元素的含量。

3 数据处理

相对株高(relative plant height, RPH)数值是对照组株高与处理组株高的差值与对照组株高的比值,相对根长(relative root length, RRL)数值是对照组根长与处理组根长的差值与对照组根长的比值,计算RPH和RRL时使用所采集数据的平均值。将测定的相对根长和相对株高数据结合Cd处理前后的表型差异,选择RPH和RRL值均为极端10%的材料,得到耐Cd和Cd敏感的水稻材料。

采用SPSS 20.0统计软件进行数据处理:进行单因素方差分析和Duncan多重检验。

实验结果

1 确定筛选水稻耐性的Cd浓度

不同品种水稻对不同浓度的Cd胁迫耐受性是不同的,且随Cd浓度的升高,这种耐受性的变化也是不同的。在Cd处理浓度为 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,在 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度下对Cd耐性较好的品种表现出对高

浓度的Cd胁迫仍有较好的耐性或耐性急剧变差2种情况,因而Cd处理浓度为 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 是偏低的,在此浓度下的鉴定效果有部分局限性,而 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 是更合适的处理浓度,鉴定效果相对更可靠。如‘IR442-2-58’在较高浓度 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理后,根长和株高明显受到抑制,效果比低浓度 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 更明显(图1)。



图1 两种浓度Cd胁迫下不同品种的水稻幼苗表型

Fig.1 The phenotypes of different rice cultivar seedlings under cadmium stress in two concentrations

每种品种3份均标注编号及名称,每种品种从左至右依次为CK、 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd处理和 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd处理。

此外较高浓度可以鉴别品种的Cd耐性,如编号51的水稻品种‘橄榄谷’植株随着Cd浓度的提高,叶片愈显瘦弱,植株矮小,根部越显短、少,说明该品种水稻对Cd较敏感;编号55的水稻品种不同处理之间相差较小,黄化现象不明显,说明该品种对Cd的耐性较好(图1)。因此,在后续的实验中使用 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的Cd处理浓度对90个不同品种的水稻进行Cd耐性鉴定。

2 水稻90份核心种质的Cd耐性鉴定

综合相对根长和相对株高等因素考虑,实验的结果表明‘JUMALI’、‘IRAT 13’、‘BINIRHEN’、‘多车’、‘金黄占’、‘KEQING 3’、‘PRATAO’、‘KN 361-1-8-6’、‘LAC 23’、‘褐秆籼粘’和‘Dalai Aman’等11个材料属耐Cd型水稻品种。Cd敏感的水稻品种有9个,即‘MILT 1444’、‘橄榄谷’、‘SILEWAH’、‘Emata Yin’、‘IR 75942-9’、‘沪早3号’、‘IR 442-2-58’、‘磨王谷’和‘旱稻3号’(表1)。

3 八个水稻材料的组织中Cd及Zn、Fe、Mn、Mg、Ca、K含量测定

实验结果表明,在Cd污染土壤中,同一品种不同组织中Cd含量是不同的,总体来说茎中的Cd含量最高,叶和穗中的含量相对较低。不同品种相同组织之间的Cd含量也是不同的;微量元素Zn、Fe、Mn的含量和大量元素Mg、Ca、K的含量因种质的不同也有所不同,其在相同品种各组织中的含量也存在差异,其差异的大小也是由种质决定的(表2)。

对于同一品种水稻的不同组织,在茎中Cd含量最高, K和Zn含量也最高,而茎中的Ca和Mg的含量最低,Mn含量的组织差异性表现为叶片>茎>穗(表2)。而对于耐Cd材料‘BINIRHEN’,其各组织Cd含量较低,穗中的Mn和Zn含量却大于茎;耐Cd材料‘BINIRHEN’中穗的Fe含量大于茎,而敏感材料如‘旱稻3号’的穗Fe含量小于茎(表2)。

表1 Cd处理下不同品种水稻的株高、根长、相对株高和相对根长

Table 1 The plant heights, root lengths, RPHs and RRLs of different rice cultivars under cadmium stress

编号	亚种	品种	株高/cm		相对株高	根长/cm		相对根长
			CK	Cd		CK	Cd	
83	<i>japonica</i>	'JUMALI'	18.93±4.84	22.00±1.78	-0.16	8.07±0.42	8.80±0.52	-0.09
16	<i>japonica</i>	'IRAT 13'	17.17±1.75	19.75±0.95	-0.15	7.60±0.79	8.80±0.57	-0.16
105	<i>japonica</i>	'BINIRHEN'	18.23±1.42	19.32±1.63	-0.06	6.77±1.07	8.28±0.81	-0.22
86	<i>indica</i>	'多车'	24.60±1.77	25.40±1.31	-0.03	6.90±0.83	9.50±1.32*	-0.38
55	<i>indica</i>	'金黄占'	14.67±0.58	14.93±1.00	-0.02	10.40±1.44	10.83±1.15	-0.04
92	<i>indica</i>	'KEQING 3'	17.02±1.38	17.00±0.78	0	8.78±0.55	10.10±1.02*	-0.15
113	<i>japonica</i>	'PRATAO'	23.80±2.43	23.34±1.59	0.02	8.28±0.64	8.56±0.67	-0.03
17	<i>japonica</i>	'KN 361-1-8-6'	17.37±4.16	17.00±2.00	0.02	5.63±1.34	6.60±0.75	-0.17
112	<i>japonica</i>	'LAC 23'	20.90±1.92	20.38±1.21	0.02	8.92±0.96	10.18±0.63	-0.14
94	<i>indica</i>	'褐秆籼粘'	20.42±1.28	19.70±1.11	0.04	8.60±1.71	8.63±0.96	0
67	<i>indica</i>	'Dalai Aman'	18.80±1.06	17.97±1.27	0.04	7.30±0.50	7.20±0.61	0.01
42	<i>indica</i>	'MONOLAYA'	12.60±0.99	14.06±2.72	-0.12	9.20±0.57	8.70±0.61	0.05
77	<i>indica</i>	'DS001'	17.50±1.09	18.18±1.09	-0.04	8.66±0.90	7.95±0.37	0.08
102	<i>japonica</i>	'TODOROKIWASE'	23.12±2.98	23.83±3.61	-0.03	8.82±0.41	8.23±1.11	0.07
5	<i>indica</i>	'C 22'	20.03±0.87	20.20±0.26	-0.01	7.90±1.35	7.27±1.36	0.08
71	<i>japonica</i>	'IR 10781-75-3-2-2'	19.90±3.93	19.50±2.52	0.02	6.00±0.20	5.67±0.75	0.06
68	<i>japonica</i>	'CICA 4'	14.90±0.66	14.55±2.62	0.02	10.87±0.47	6.90±2.12	0.37
112	<i>japonica</i>	'LAC 23'	20.90±1.92	20.38±1.21	0.02	8.92±0.96	10.18±0.63	-0.14
82	<i>indica</i>	'大叶早'	23.78±0.55	23.12±0.54	0.03	10.44±1.18	8.54±0.09	0.18
78	<i>indica</i>	'SML 81B'	18.24±2.55	17.38±2.27	0.05	7.06±0.94	6.32±0.51	0.1
25	<i>aus</i>	'LAMBAYEQUE 1'	22.97±0.97	21.87±2.39	0.05	6.23±0.84	6.10±1.31	0.02
85	<i>indica</i>	'良国早'	18.00±2.69	17.10±1.97	0.05	7.72±0.55	7.68±0.83	0.01
93	<i>indica</i>	'Rikuto Norin 21'	21.40±1.93	19.87±4.96	0.07	12.05±1.53	9.80±0.36	0.19
10	<i>indica</i>	'IAC 5100'	20.38±0.65	18.90±1.98	0.07	9.30±0.99	6.90±1.84*	0.26
61	<i>indica</i>	'II-32 B'	14.53±1.50	13.40±1.65	0.08	11.33±2.57	9.30±0.82	0.18
91	<i>indica</i>	'PR 403'	18.44±2.00	17.00±0.72	0.08	8.60±1.29	9.16±0.99	-0.07
74	<i>indica</i>	'六黄占'	20.00±1.27	18.34±1.00*	0.08	8.26±1.05	7.76±0.33	0.06
54	<i>indica</i>	'NORIN 24'	14.93±1.44	13.50±1.00	0.1	11.17±1.26	7.30±1.47	0.35
36	<i>japonica</i>	'Iguape Cateto'	25.50±1.50	23.03±3.46	0.1	7.13±0.29	8.17±1.97	-0.15
32	<i>japonica</i>	'DNJ 171'	17.30±5.90	15.60±2.85	0.1	7.60±3.18	7.27±1.16	0.04
69	<i>indica</i>	'珍富'	20.47±0.15	18.43±2.28	0.1	6.83±1.36	5.10±0.95	0.25
12	<i>japonica</i>	'T 1095'	21.35±2.13	19.10±1.04	0.11	13.12±2.64	12.43±1.64	0.05
101	<i>indica</i>	'乌尖内田谷'	22.28±1.08	19.85±1.38*	0.11	6.22±0.77	6.17±0.92	0.01
103	<i>indica</i>	'CARTUNA'	15.42±1.10	13.70±1.68	0.11	5.10±0.82	5.50±0.91	-0.08
7	<i>indica</i>	'特青'	18.58±1.78	16.37±1.38	0.12	11.02±0.78	7.65±1.17*	0.31
114	<i>indica</i>	'绿早1号'	15.96±1.34	14.02±0.89	0.12	6.72±0.56	6.36±0.76	0.05
107	<i>japonica</i>	'旱稻8号'	16.15±0.47	14.17±3.88	0.12	14.17±3.88	5.70±1.25	0.6
20	<i>japonica</i>	'TORIDE 1'	23.43±4.67	20.53±1.62*	0.12	11.03±0.49	6.57±1.00*	0.4
24	<i>japonica</i>	'MIFOR 6-2'	22.73±1.42	19.90±5.55	0.12	6.56±0.55	5.63±0.31*	0.14
9	<i>indica</i>	'DINALAGA'	18.48±1.39	16.13±3.00	0.13	8.70±0.88	7.03±0.78	0.19
34	<i>indica</i>	'Jappeni Tungkungo'	19.23±0.25	16.77±2.63	0.13	6.20±1.40	5.03±0.87	0.19
13	<i>indica</i>	'绵恢725'	23.24±5.70	20.25±1.91	0.13	8.66±0.86	7.45±0.25*	0.14
119	<i>japonica</i>	'C 418'	23.80±1.35	20.70±2.03	0.13	7.96±1.27	9.28±0.65	-0.17
97	<i>indica</i>	'IR 65907-116-1-B'	19.40±1.66	16.83±0.15	0.13	5.45±0.77	4.43±0.06*	0.19
100	<i>indica</i>	'Nep Huong'	23.85±2.61	20.63±1.55	0.14	8.18±3.41	8.63±0.45	-0.06
44	<i>indica</i>	'BPI 9-33'	15.43±1.42	13.20±0.96	0.14	9.83±1.27	6.47±0.60*	0.34
129	<i>indica</i>	'沪旱15号'	18.08±0.66	15.40±2.76	0.15	7.22±0.64	6.80±0.60	0.06
123	<i>indica</i>	'旱恢3号'	18.36±4.02	15.60±2.81	0.15	5.54±0.68	5.32±0.59	0.04
64	<i>indica</i>	'青丝占1'	14.37±0.71	12.13±0.75*	0.16	10.57±0.85	8.10±0.78*	0.23

表1 (续)

编号	亚种	品种	株高/cm		相对株高	根长/cm		相对根长
			CK	Cd		CK	Cd	
27	<i>japonica</i>	‘晚旱稻’	19.47±2.75	16.43±2.76	0.16	6.73±1.08	6.53±0.75	0.03
115	<i>indica</i>	‘中旱209’	19.02±2.54	16.00±1.07	0.16	8.28±0.28	8.52±1.32	-0.03
66	<i>japonica</i>	‘DJAUB’	18.97±2.05	15.87±2.06	0.16	6.07±0.31	3.70±0.62*	0.39
31	<i>japonica</i>	‘NAVOLATO A 71’	16.33±2.34	13.63±1.69	0.17	7.07±2.97	6.40±1.04	0.09
37	<i>japonica</i>	‘中旱3号’	27.17±1.04	22.63±2.51	0.17	9.23±0.06	9.07±0.55	0.02
120	<i>indica</i>	‘沪旱1B’	19.66±2.67	16.28±3.14	0.17	11.68±0.88	10.02±1.24	0.14
73	<i>indica</i>	‘MRC 172-9’	20.54±1.81	16.98±2.02*	0.17	7.72±0.56	6.04±0.76*	0.22
19	<i>japonica</i>	‘IAC 1246’	16.93±1.29	13.87±0.40	0.18	11.40±1.01	8.17±1.19*	0.28
121	<i>indica</i>	‘沪旱7B’	19.82±1.55	16.12±2.50*	0.19	6.98±0.48	6.34±0.80	0.09
99	<i>indica</i>	‘TAITUNG 16’	18.95±2.43	15.25±3.54*	0.2	7.62±0.95	7.62±0.46	0
127	<i>japonica</i>	‘湘晴’	18.86±2.01	15.16±0.89*	0.2	6.24±0.21	5.66±0.70	0.09
49	<i>indica</i>	‘PR 325’	15.83±0.23	12.70±0.36*	0.2	7.53±3.52	7.57±0.40	-0.01
57	<i>indica</i>	‘DT001’	19.50±1.80	15.57±0.67*	0.2	7.93±1.10	5.83±1.76	0.26
96	<i>japonica</i>	‘Blue Belle’	24.32±1.49	19.40±1.65*	0.2	8.66±0.10	7.57±0.06*	0.13
79	<i>japonica</i>	‘ITA 141’	22.02±1.61	17.48±1.54*	0.21	12.22±1.65	9.54±0.61	0.22
59	<i>japonica</i>	‘IAC 1’	16.40±2.36	12.97±2.97*	0.21	7.90±2.10	5.57±1.65	0.29
81	<i>indica</i>	‘IR 30358-084-1-1’	26.08±1.65	20.52±2.28*	0.21	11.92±1.21	11.40±1.70	0.04
26	<i>japonica</i>	‘UVS’	20.40±2.47	16.05±2.05	0.21	8.66±0.87	8.60±0.62*	0.01
58	<i>indica</i>	‘Dourado Agulha’	17.93±3.15	14.10±3.00	0.21	4.80±0.56	3.70±0.26*	0.23
72	<i>indica</i>	‘BALA’	26.46±1.80	20.80±1.96*	0.21	11.58±1.60	9.66±0.51*	0.17
23	<i>japonica</i>	‘KU 70-1’	23.50±5.89	18.47±3.97	0.21	7.93±1.46	6.83±1.95	0.14
15	<i>japonica</i>	‘八月糯’	22.33±5.03	17.55±3.75	0.21	9.10±2.13	7.55±1.34	0.17
62	<i>japonica</i>	‘BENGUE’	25.33±2.08	19.80±2.42*	0.22	9.07±1.37	5.37±0.32*	0.41
87	<i>japonica</i>	‘IPEACO 162’	14.20±1.93	10.96±3.29*	0.23	11.90±0.35	9.28±1.37*	0.22
98	<i>indica</i>	‘Tres Meses’	25.54±1.04	19.53±1.27*	0.24	9.92±0.30	10.53±0.81	-0.06
39	<i>indica</i>	‘Khau Meo’	15.37±5.20	11.53±0.99	0.25	11.07±2.69	4.40±0.53*	0.6
6	<i>japonica</i>	‘毫刚’	27.37±0.25	20.10±1.08*	0.27	13.33±1.33	9.90±0.90*	0.26
70	<i>japonica</i>	‘MIGA’	20.73±0.81	14.93±1.96*	0.28	11.37±0.25	6.70±0.95*	0.41
3	<i>japonica</i>	‘早旱稻’	24.83±0.38	17.22±3.73*	0.31	12.20±1.61	10.40±1.58	0.15
28	<i>japonica</i>	‘Bico Preto’	24.23±0.70	16.40±4.16*	0.32	7.17±2.32	5.87±1.55	0.18
84	<i>indica</i>	‘Bico Branco’	27.83±3.20	18.00±2.31*	0.35	9.77±0.51	7.50±0.94*	0.23
90	<i>japonica</i>	‘云陆8号’	28.88±2.16	17.53±2.19*	0.39	8.66±0.10	7.73±1.08*	0.11
53	<i>indica</i>	‘COLOMBIA 1’	17.33±0.58	8.50±4.24*	0.51	10.00±1.00	9.50±4.95	0.05
11	<i>japonica</i>	‘MILT 1444’	21.38±0.89	15.03±1.16*	0.3	14.02±1.20	10.13±0.47*	0.28
51	<i>japonica</i>	‘橄榄谷’	26.00±2.00	18.00±1.73*	0.31	17.27±0.64	11.00±1.00*	0.36
8	<i>japonica</i>	‘SILEWAH’	24.90±1.24	16.00±3.15*	0.36	11.42±0.79	8.33±1.24*	0.27
56	<i>japonica</i>	‘Emata Yin’	19.17±3.33	12.23±5.86*	0.36	11.50±0.50	5.13±1.80*	0.55
18	<i>indica</i>	‘IR 75942-9’	21.93±4.87	13.43±3.40*	0.39	12.37±2.22	8.60±2.00	0.3
128	<i>japonica</i>	‘沪旱3号’	21.18±1.19	12.40±2.27*	0.41	13.25±0.41	9.44±0.79*	0.29
60	<i>japonica</i>	‘IR 442-2-58’	23.33±4.04	13.50±1.32*	0.42	13.90±3.78	8.23±1.05*	0.41
38	<i>japonica</i>	‘磨王谷’	26.33±3.06	12.73±4.94*	0.52	15.50±2.65	7.67±2.84*	0.51
40	<i>japonica</i>	‘旱稻3号’	21.80±0.85	10.50±1.35*	0.52	12.75±1.06	5.33±1.15*	0.58

“Cd”为50 μmol·L⁻¹处理, “*”表示同一品种Cd处理的株高或根长与对照相比差异显著($P<0.05$)。

讨 论

1 不同品种水稻的Cd耐性鉴定

植物在吸收和富集重金属能力上不仅表现出

显著的种间差异, 也表现出了显著的种内差异即基因型差异(Grant等2008; 刘维涛和周启2010)。小麦(Zhang等2002)、大麦(Wu等2003; Tirayioglu等2006)和玉米(郭晓方等2010)等作物不同基因型

表2 Cd污染土壤中8个水稻品种的各组织中7种金属元素的含量

Table 2 Concentrations of seven kinds of metal elements in eight different rice lines grown in Cd contaminated soil

编号	品种	组织	Cd/mg·kg ⁻¹	Zn/mg·kg ⁻¹	Fe/mg·kg ⁻¹	Mn/g·kg ⁻¹	Mg/g·kg ⁻¹	Ca/g·kg ⁻¹	K/g·kg ⁻¹
40	'旱稻3号'	叶	0.41±0.07 ^a	31.60±2.97 ^b	107.34±17.85 ^a	0.19±0.03 ^a	0.95±0.15 ^{ab}	4.29±0.47 ^a	14.75±2.88 ^a
		茎	0.53±0.09 ^a	60.96±12.78 ^a	54.50±11.53 ^b	0.14±0.02 ^{ab}	0.75±0.11 ^b	0.42±0.07 ^c	16.86±1.76 ^a
		穗	0.12±0.03 ^b	53.47±5.08 ^{ab}	38.86±4.95 ^b	0.10±0.01 ^b	1.34±0.03 ^a	1.11±0.04 ^b	8.68±1.04 ^b
18	'IR 75942-9'	叶	0.32±0.02 ^b	27.70±5.27 ^c	53.46±7.89	0.43±0.07 ^a	1.23±0.50 ^a	2.37±0.82 ^a	10.65±2.12
		茎	0.60±0.03 ^a	176.38±20.69 ^a	68.60±8.56	0.38±0.03 ^a	0.88±0.15 ^b	0.76±0.17 ^c	12.14±2.33
		穗	0.26±0.04 ^b	53.57±7.42 ^b	65.65±10.46	0.18±0.01 ^b	1.29±0.20 ^a	1.37±0.28 ^b	12.46±1.96
32	'DNJ 171'	叶	0.62±0.12 ^b	53.09±8.92 ^b	102.75±14.07 ^a	1.39±0.19 ^a	2.61±0.30 ^a	4.03±1.11 ^a	15.52±2.35 ^b
		茎	1.93±0.39 ^a	227.81±33.53 ^a	117.43±13.37 ^a	0.51±0.11 ^b	1.52±0.31 ^b	0.64±0.09 ^c	33.56±4.56 ^a
		穗	0.52±0.11 ^b	81.38±20.66 ^b	50.27±10.32 ^b	0.46±0.06 ^b	1.71±0.06 ^b	1.24±0.23 ^b	12.06±1.29 ^b
36	'Iguape Cateto'	叶	0.52±0.06 ^b	49.11±6.12 ^c	140.74±21.87 ^a	1.01±0.14 ^a	1.39±0.01	3.38±0.72 ^a	15.88±0.49 ^b
		茎	2.11±0.40 ^a	177.12±28.40 ^b	139.83±10.57 ^a	0.37±0.07 ^b	1.20±0.11	0.44±0.01 ^b	24.01±2.27 ^a
		穗	0.72±0.17 ^b	399.99±54.67 ^a	90.52±16.80 ^b	0.31±0.11 ^b	1.34±0.04	0.97±0.11 ^b	14.10±2.90 ^b
107	'旱稻8号'	叶	0.55±0.09 ^b	37.31±5.93 ^c	48.27±2.89 ^b	0.62±0.12 ^a	1.61±0.29	2.21±0.37 ^a	14.46±2.41 ^b
		茎	1.14±0.11 ^a	289.63±43.67 ^a	95.81±6.41 ^a	0.72±0.14 ^a	1.78±0.37	0.73±0.13 ^b	20.61±4.47 ^{ab}
		穗	1.18±0.11 ^a	98.30±19.72 ^b	75.03±11.39 ^{ab}	0.21±0.07 ^b	1.89±0.22	0.97±0.03 ^b	25.10±4.69 ^a
96	'Blue Belle'	叶	0.06±0.02 ^b	12.58±0.97 ^c	108.27±8.52 ^b	0.27±0.03 ^a	1.12±0.20 ^b	3.38±0.35 ^a	12.91±2.50
		茎	0.15±0.03 ^a	26.81±2.49 ^b	73.87±12.40 ^b	0.09±0.01 ^b	0.88±0.19 ^b	0.71±0.12 ^c	17.53±3.89
		穗	0.06±0.02 ^b	69.43±4.22 ^a	617.15±94.91 ^a	0.14±0.04 ^b	1.48±0.25 ^a	1.78±0.20 ^b	13.56±2.81
67	'Dalai Aman'	叶	0.23±0.01 ^b	65.35±5.31	130.26±15.43	0.48±0.03 ^a	1.66±0.25 ^a	3.98±0.84 ^a	20.37±2.13 ^a
		茎	1.20±0.22 ^a	70.63±10.52	84.78±14.38	0.28±0.11 ^b	1.13±0.17 ^b	1.64±0.26 ^b	19.68±3.63 ^a
		穗	0.42±0.07 ^b	48.23±6.90	100.97±9.70	0.23±0.06 ^b	1.39±0.28 ^{ab}	0.98±0.16 ^b	6.57±1.02 ^b
105	'BINIRHEN'	叶	0.20±0.02 ^b	12.9±1.6 ^b	71.24±15.12 ^b	0.28±0.06 ^a	1.06±0.12 ^{ab}	3.95±0.62 ^a	9.32±1.90 ^{ab}
		茎	0.31±0.03 ^a	60.03±9.70 ^a	62.44±6.72 ^b	0.11±0.01 ^b	0.86±0.17 ^b	0.46±0.09 ^c	14.58±2.21 ^a
		穗	0.18±0.03 ^b	85.65±14.11 ^a	360.45±47.23 ^a	0.17±0.02 ^b	1.36±0.24 ^a	1.38±0.21 ^b	6.41±0.80 ^b

不同字母表示同一品种不同组织同一金属元素含量之间差异显著($P<0.05$)。

积累与分布重金属存在显著差异(刘维涛和周启010)。对水稻富集重金属基因型差异的研究也得出了类似的结论(Liu等2003, 2007)。

水稻作为全世界最重要的粮食作物之一, 也是人类摄取重金属的主要来源。水稻品种和土壤类型对Cd吸收和积累有着深远的影响, 水稻籽粒中Cd积累量存在显著的品种间差异(Li等2005), 水稻的不同部位对重金属Cd、Cr、Pb的吸收和积累也有所不同, 大部分重金属滞留在根部, 少量向地上部分迁移(陈慧茹等2015)。不同物种或同一物种不同品种之间对重金属的吸收和积累具有显著的差异。Cao等(2014)和Zeng等(2008)均筛选出水稻籽粒低Cd、Cr和Pb积累品种。而对于高积累品种, 即使在非污染土地上, 其可食用部位重金属含量也有可能超过国家安全标准。培育重金属低积累水稻品种、调控植株重金属吸收与转运、控制与降低籽粒重金属积累, 是实现重金属中轻度污染农田粮食安全生产的有效途径, 而筛选低积累

水稻种质、明确重金属积累与耐性的机理是培育低重金属积累品种的基础(曹方彬2014)。

本研究对90种不同的水稻品种进行Cd处理, 发现不同品种Cd耐性有差异, 进而得到Cd耐性较好的水稻品种(表1)。水稻品种间Cd含量的差异主要由基因型决定(文志琦等2015), 不同品种相同组织之间的Cd含量也是不同的; 微量元素Zn、Fe、Mn的含量和大量元素Mg、Ca、K的含量因种质的不同也有所不同, 其在相同品种各组织中的含量也是存在差异的, 其差异的大小也是由种质决定的(表2)。

2 Cd浓度和器官效应

在一定浓度范围内, 水稻各部分重金属含量随着重金属处理浓度的增加而增加, 表现出剂量效应(陈慧茹等2015)。对于不同的水稻材料, Cd低积累品种中各器官Cd含量较低, 水稻不同器官的Cd积累量差异很大, 由高到低顺序为: 根系>叶片>穗轴>籽粒。由于水稻吸收的Cd主要集中在根系

和叶片中, 灌浆过程中叶片中的Cd大量输出致使其中的Cd含量明显下降(文志琦等2015)。本研究的结果表明, 在Cd污染土壤中, 同一品种不同组织中Cd含量是不同的, 总体来说茎中的Cd含量最高, 而叶和穗中的含量相对较低(表2)。

因此, 当Cd对植物产生毒害作用时, 首先会表现在根部的形态和生理功能的改变上。根是植物吸收营养元素的主要器官, 且根是直接接触到土壤中重金属的器官, 重金属对植物的胁迫也首先从根部开始(李隼等2011)。从本研究结果可以看出, 在受到重金属Cd胁迫时, 各个品种的根长都明显受到一定程度的抑制, 但品种间差异明显。

Cd胁迫对单株鲜重具有明显的抑制效应, 不同浓度间的抑制效应相近(陈志德等2009)。本研究用了低浓度 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和较高浓度 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的Cd处理水稻幼苗, 也发现低浓度和较高浓度的Cd处理其抑制效应相近, 但较高浓度效果更为明显(图1)。

株高是营养体生长的主要表现之一, 株高的增加往往伴随着叶片的增加、茎围的扩大, 是植物生长发育过程中内在协调性强弱的外在表现。结合相对根长的数据来判定耐Cd性, 结果表明, Cd耐性和相对根长、相对株高的分析结果具有较高的致一致性。

Cd影响植物的光合作用, Cd破坏水分平衡, 降低光合速率, 破坏光合器官及色素, 抑制RuBP羧化酶活性, 影响碳固定, 叶绿素Hill反应, PSI、PSII活力, 增加非光化学猝灭等(荆红梅等2001; 李彩霞等2006; 张永平等2014)。Cd会导致植物体内微量元素的代谢失调, 影响Ca、Mg、Zn、Fe、Mn和Cu等营养元素的吸收、积累和转移, 从而抑制植物的生长(郭智等2009; Zhang等2009; 李虹颖和苏彦华2012)。本研究的结果也表明, Cd影响了水稻对其他金属元素的吸收。对于同一品种水稻的不同组织, 在茎中Cd含量最高, 而茎中的Ca含量最低(表2), 因而Cd可能阻止了对Ca的吸收和转移。对于大多数材料(除‘旱稻8’), 其茎中的Mg含量最低, 而且茎中的Mn含量低于叶片(表2), 因而Cd可能阻止了对Mg的吸收。

水稻中后期Cd耐性和对Cd的吸收与苗期具有一致性, 可以用苗期Cd的耐性与Cd吸收评价水

稻不同基因型Cd耐性的差异(程旺大等2005; 宋阿琳等2006)。因此, 本研究的苗期筛选结果可以用于生长后期耐性品种的培育。选育收获部位低Cd积累的作物和品种是降低作物Cd含量的一种经济而有效的技术途径。对籽粒Cd积累水平不同的水稻品种的生长性状的研究却发现, 高Cd品种的根系耐受指数及根系鲜质量显著低于低Cd品种(史静等2013), 因而测定耐Cd和Cd敏感材料的Cd含量可以辅助确定耐Cd且籽粒限量积累Cd的理想材料。本研究的结果证实了该方案的可行性, 对于耐Cd材料‘BINIRHEN’, 其各组织Cd含量较低, 穗中的Mn和Zn含量却大于茎; 耐Cd材料‘BINIRHEN’中穗的Fe含量大于茎, 而敏感材料如‘旱稻3号’的穗Fe含量小于茎(表2), 由此可见, ‘BINIRHEN’为Cd胁迫遗传改良的优势材料, 然而‘BINIRHEN’表现的Cd耐性机制值得深入研究, 其可能通过少量吸收Cd或将Cd缓存在根系细胞的液泡中, 这是植物耐镉的一种很重要的方式(Mendoza-Cózatl等2011), 也是我们下一步研究的切入点。本研究结果对筛选Cd耐受的水稻品种, 以及为利用遗传学等方法克隆水稻基因组中耐受Cd的关键基因提供参考。

参考文献

- 曹方彬(2014). 水稻重金属积累的品种与环境效应及调控技术研究 [博士论文]. 杭州: 浙江大学
陈虎, 郭笃发, 郭峰, 李晓晴, 范仲学(2013). 作物吸收富集镉研究进展. 中国农学通报, 29 (3): 6~11
陈慧茹, 董亚玲, 王琦, 刘斌美, 吴跃进, 王钰(2015). 重金属污染土壤中Cd、Cr、Pb元素向水稻的迁移累积研究. 中国农学通报, 31 (12): 236~241
陈京都(2013). 水稻镉胁迫响应差异机理和调控效应的研究[博士学位论文]. 扬州: 扬州大学
陈志德, 仲维功, 王军, 杨杰, 张红生(2009). 镉胁迫对水稻种子萌发和幼苗生长的影响. 江苏农业学报, 25 (1): 19~23
程旺大, 姚海根, 张国平, 汤美玲, Peter Dominy (2005). 镉胁迫对水稻生长和营养代谢的影响. 中国农业科学, 38 (3): 528~537
郭晓方, 卫泽斌, 丘锦荣, 吴启堂, 周建利(2010). 玉米对重金属累积与转运的品种间差异. 生态与农村环境学报, 26 (4): 367~371
郭智, 原海燕, 奥岩松(2009). 镉胁迫对龙葵幼苗光合特性和营养元素吸收的影响. 生态环境学报, 18 (3): 824~829.
荆红梅, 郑海雷, 赵中秋, 张春光(2001). 植物对镉胁迫响应的研究进展. 生态学报, 21 (12): 2125~2129
居学海, 张长波, 宋正国, 韩立娜, 陆仲烟, 王景安, 刘仲齐(2014). 水稻籽粒发育过程中各器官镉积累量的变化及其与基因型和土壤镉水平的关系. 植物生理学报, 50 (5): 634~640
李彩霞, 李鹏, 苏永发, 郑普勤, 张芬琴, 张勇(2006). 水杨酸对镉胁迫下玉米幼苗质膜透性和保护酶活性的影响. 植物生理学通

- 讯, 42 (5): 882~884
- 李虹颖, 苏彦华(2012). 镉对籽粒苋耐性生理及营养元素吸收积累的影响. 生态环境学报, 21 (2): 308~313
- 李鹏, 葛滢, 吴龙华, 沈丽波, 谭维娜, 骆永明(2011). 两种籽粒镉含量不同水稻的镉吸收转运及其生理效应差异初探. 中国水稻科学, 25 (3): 291~296
- 李隼, 黄胜东, 赵福庚(2011). 重金属镉对水稻根毛细胞钾离子吸收过程的影响. 植物生理学报, 47 (5): 481~487
- 刘敏超, 李花粉, 夏立江, 杨林书(2001). 根表铁锰氧化物胶膜对不同品种水稻吸镉的影响. 生态学报, 21 (4): 598~602
- 刘维涛, 周启(2010). 重金属污染预防品种的筛选与培育. 生态环境学报, 19 (6): 1452~1458
- 史静, 潘根兴, 夏运生, 张仕颖, 张乃明(2013). 镉胁迫对两品种水稻生长及抗氧化酶系统的影响. 生态环境学报, 22 (5): 832~837
- 宋阿琳, 娄运生, 梁永超(2006). 不同水稻品种对铜镉的吸收与耐性研究. 农业资源与环境科学, 22 (9): 408~411
- 文志琦, 赵艳玲, 崔冠男, 尹洁, 高子平, 赵静, 焦金娟, 刘仲齐(2015). 水稻营养器官镉积累特性对稻米镉含量的影响. 植物生理学报, 51 (8): 1280~1286
- 吴启堂, 陈卢, 王广寿(1999). 水稻不同品种对Cd吸收累积的差异和机理研究. 生态学报, 19 (1): 104~107
- 徐正浩, 沈国军, 诸常青, 徐林娟, 何勇, 俞谷松(2006). 植物镉忍耐的分子机理. 应用生态学报, 17 (6): 1112~1116
- 叶新新, 孙波(2012). 品种和土壤对水稻镉吸收的影响及镉生物有效性预测模型研究进展. 土壤, 44 (3): 360~365
- 张永平, 范红伟, 杨少军, 陈幼源(2014). 外源水杨酸对镉胁迫下甜瓜幼苗生长、光合作用和活性氧代谢的缓解效应. 植物生理学报, 50 (10): 1555~1562
- Cao F, Wang R, Cheng W, Zeng F, Ahmed IM, Hu X, Zhang G, Wu F (2014). Genotypic and environmental variation in cadmium, chromium, lead and copper in rice and approaches for reducing the accumulation. *Sci Total Environ*, 496: 275~281
- Grant CA, Clarke JM, Duguid S, Chaney RL (2008). Selection and breeding of plant cultivars to minimize cadmium accumulation. *Sci Total Environ*, 390 (2-3): 301~310
- Li Z, Li L, Pan G, Che J (2005). Bioavailability of Cd in a soil-rice system in China: Soil type versus genotype effects. *Plant Soil*, 271: 165~173
- Liu J, Cao C, Wong M, Zhang Z, Chai Y (2010). Variations between rice cultivars in iron and manganese plaque on roots and the relation with plant cadmium uptake. *J Environ Sci*, 22 (7): 1067~1072
- Liu J, Qian M, Cai G, Yang J, Zhu Q (2007). Uptake and translocation of Cd in different rice cultivars and the relation with Cd accumula-
- tion in rice grain. *J Hazard Mater*, 143: 443~447
- Liu JG, Liang JS, Li KQ, Zhang ZJ, Yu BY, Lu XL, Yang JC, Zhu QS (2003). Correlations between cadmium and mineral nutrients in absorption and accumulation in various genotypes of rice under cadmium stress. *Chemosphere*, 52: 1467~1473
- Lou Q, Ma C, Wen W, Zhou J, Chen L, Feng F, Xu X, Lu X, Luo L, Mei H et al (2011). Profiling and association mapping of grain metabolites in a subset of the core collection of Chinese rice germplasm (*Oryza sativa* L.). *J Agric Food Chem*, 59: 9257~9264
- Luo LJ (2010). Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. *J Exp Bot*, 61: 3509~3517
- Mendoza-Cózatl DG, Jobe TO, Hauser F, Schroeder JI (2011). Long-distance transport, vacuolar sequestration, tolerance, and transcriptional responses induced by cadmium and arsenic. *Curr Opin Plant Biol*, 14 (5): 554~562
- Rejeb KB, Ghnaya T, Zaier H, Benzarti M, Baioui R, Ghabriche R, Wali M, Lutts S, Abdelly C (2013). Evaluation of the Cd²⁺ phytoextraction potential in the xerophyte *Salsola kali* L. and the impact of EDTA on this process. *Ecol Eng*, 60: 309~315
- Tiryakioglu M, Eker S, Ozkutlu F, Husted S, Cakmak I (2006). Antioxidant defense system and cadmium uptake in barley genotypes differing in cadmium tolerance. *J Trace Elem Med Biol*, 20 (3): 181~189
- Wu F, Zhang G, Dominy P (2003). Four barley genotypes respond differently to cadmium: lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity. *Environ Exp Bot*, 50 (1): 67~78
- Wu J, Feng F, Lian X, Teng X, Wei H, Yu H, Xie W, Yan M, Fan P, Li Y et al (2015). Genome-wide Association Study (GWAS) of mesocotyl elongation based on re-sequencing approach in rice. *BMC Plant Biol*, 15 (1): 218
- Yu S, Liao F, Wang F, Wen W, Li J, Mei H, Luo L (2012). Identification of rice transcription factors associated with drought tolerance using the Ecotilling method. *PLoS ONE*, 7 (2): e30765
- Zeng F, Mao Y, Cheng W, Wu F, Zhang G (2008). Genotypic and environmental variation in chromium, cadmium and lead concentrations in rice. *Environ Pollut*, 153 (2): 309~314
- Zhang G, Fukami M, Sekimoto H (2002). Influence of cadmium on mineral concentrations and yield components in wheat genotypes differing in Cd tolerance at seedling stage. *Field Crops Res*, 77 (2-3): 93~98
- Zhang S, Hu F, Li H, Li X (2009). Influence of earthworm mucus and amino acids on tomato seedling growth and cadmium accumulation. *Environ Pollut*, 157 (10): 2737~2742