

植物响应镉胁迫的生理生化机制研究进展

安婷婷^{1,2,3}, 黄帝^{1,2,3}, 王浩^{1,2}, 张一³, 陈应龙^{1,2,4*}

¹西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100; ²中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100; ³西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100; ⁴西澳大学农业研究所, 农业与环境学院, 珀斯 6009

摘要 镉(Cd)是一种分布广泛且污染严重的重金属; 其毒性大, 不仅影响植物的生长发育, 而且危害人类健康。该文对植物Cd胁迫的生理生化响应方面的最新研究进展进行了总结概括。从植物光合系统、活性氧、活性氮、抗氧化防御系统、激素、钙信号、蛋白和基因等方面, 概述了植物对Cd胁迫的响应及应答机制, 探讨了植物对Cd胁迫响应机制的研究方向, 旨在为今后开展植物响应Cd胁迫的生理生化及分子机制研究提供理论依据。

关键词 镉, 植物, 生理生化特性, 胁迫, 机制

安婷婷, 黄帝, 王浩, 张一, 陈应龙 (2021). 植物响应镉胁迫的生理生化机制研究进展. 植物学报 56, 347–362.

镉(Cd)因其在土壤中移动性强、毒性大、污染范围广和检出频率高等原因, 被联合国环境计划署(United Nations Environment Programme, UNEP)列入可引起人类癌症的致癌物质(UNEP, 2008; DalCorso et al., 2008; 付铄岚等, 2017)。土壤中的Cd被植物吸收后, 会随着食物链在高营养级生物体内富集, 诱发人体骨质疏松并损坏肾脏, 导致人体慢性中毒, 甚至出现免疫系统、神经系统及生殖系统损伤等疾病, 对人类健康造成严重的威胁(Lalor, 2008; Clemens et al., 2013)。由于Cd对各种环境及生物体的长期毒性作用, 其已成为全社会关注的焦点(Nagajyoti et al., 2010; Etesami and Jeong, 2018)。有研究表明, 植物对Cd污染会产生一系列的应激反应, 如氧化应激、酶活性和植物信号物质(激素和钙离子)失衡, 导致光合系统受损、质膜过氧化、细胞损伤、酶活性改变、内质网胁迫、蛋白质降解、DNA损伤或突变, 从而影响其生理生化代谢过程, 最终使植物生长受到抑制, 甚至死亡(Sanità di Toppi and Gabbriellini, 1999; DalCorso et al., 2008; Nagajyoti et al., 2010; 杨正婷和刘建祥, 2016; Shahid et al., 2019; 张瑛等, 2019)(图1)。此外, 植物对胁迫的响应是一个联合的信号通路和网络调控(郭倩倩和周文彬, 2019; 苗青霞等, 2019)。目前, 国内外在植物对镉的吸收、积累

和转运或镉对植物产生的毒害和抗镉生理及分子机制等方面已有大量研究, 而有关植物对重金属镉胁迫的主要代谢过程的应答机制报道较少。本文综述了植物响应镉胁迫的生理生化代谢变化及其应答机制, 为深入理解镉胁迫下植物的代谢差异、认识植物的抗镉策略, 及未来作物育种和环境修复提供理论依据。

1 植物代谢过程对Cd胁迫的响应

1.1 植物生理生化代谢

1.1.1 光合系统

Cd胁迫影响植物光合器官的叶绿素含量和碳代谢酶活性并破坏植物的光合结构, 从而降低植物的光合速率。有研究表明, 土壤中较高浓度的Cd污染, 可显著降低玉米(*Zea mays*)的叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量(惠俊爱等, 2010; Anjum et al., 2016); 及植物的碳同化关键酶1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)的活性, 影响叶片对CO₂的固定(张磊等, 2008; Zhang et al., 2011)。此外, Cd还可能通过与含硫基团反应抑制参与碳同化的酶(如Rubisco)的活性(Prasad, 1995)。Verma和Dubey

收稿日期: 2020-09-16; 接受日期: 2021-02-18

基金项目: 国家自然科学基金(No.31471946, No.42077055)

* 通讯作者。E-mail: yinglong.chen@uwa.edu.au

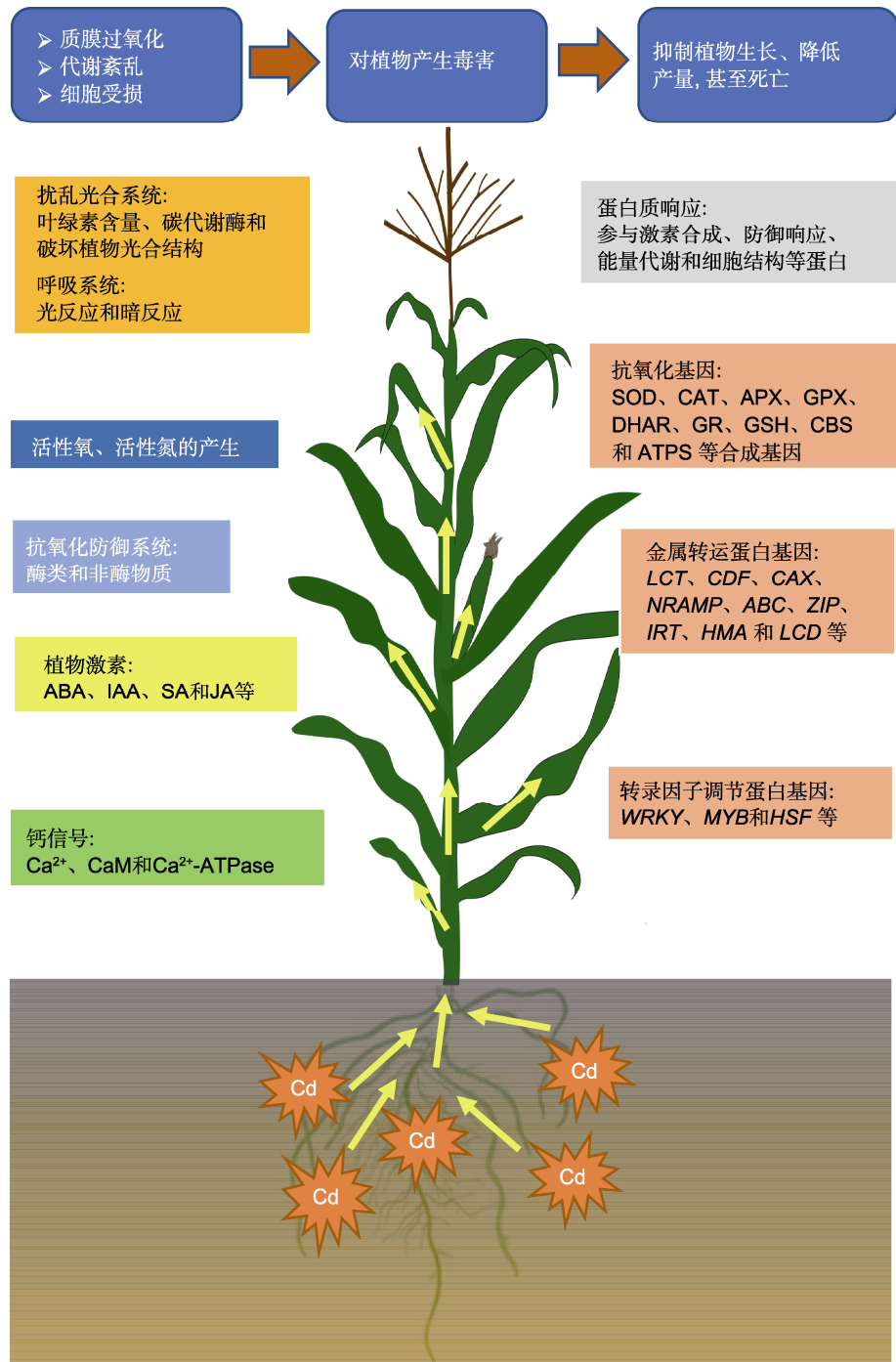


图1 Cd胁迫下植物体内主要生理生化代谢的响应机制

ABA: 脱落酸; IAA: 吲哚乙酸; SA: 水杨酸; JA: 茉莉酸; SOD: 超氧化物歧化酶; CAT: 过氧化氢酶; APX: 抗坏血酸过氧化物酶; GPX: 谷胱甘肽过氧化物酶; DHAR: 脱氢抗坏血酸还原酶; GR: 谷胱甘肽还原酶; GSH: 谷胱甘肽; CBS: 胱硫醚 β -合酶; ATPS: ATP硫酸化酶

Figure 1 Response mechanism of physiological and biochemical metabolism in plants under Cd stress

ABA: Absciscic acid; IAA: Indole-3-acetic acid; SA: Salicylic acid; JA: Jasmonic acid; SOD: Superoxide dismutase; CAT: Catalase; APX: Ascorbateperoxidase; GPX: Glutathione peroxidase; DHAR: Dehydroascorbate reductase; GR: Glutathione reductase; GSH: Glutathione; CBS: Cystathionine β -synthetase; ATPS: ATP sulfatase

(2001)研究发现, 100或500 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$ 处理下, 水稻(*Oryza sativa*)的蔗糖降解酶、酸性转化酶和蔗糖合酶活性增强, 而蔗糖磷酸酶活性下降。此外, Cd污染还会造成叶绿体膨胀和变形, 线粒体基粒片层松散和无序排列, 细胞壁部分区段出现断裂(郭磊, 2018); 叶鞘细胞的叶绿体类囊体解体, 淀粉粒数目增加(Vaculík et al., 2015), 从而影响作物线粒体的电子传递及光合作用。

植物光合细胞器的破坏严重影响植物的光合速率。Cd通过影响植物的光反应、暗反应和光化学效率, 降低植物的光合效率。有研究表明, Cd胁迫($3\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)降低了小麦(*Triticum aestivum*)的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率及胞间二氧化碳浓度(Guo et al., 2019); 高浓度Cd (50和100 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)胁迫导致玉米叶片的光合速率下降, 光补偿点提高, 光饱和点和表观量子效率降低, 暗呼吸速率升高(惠俊爱等, 2010)。张磊等(2008)研究发现, Cd胁迫下玉米的最大光合速率和叶片蒸腾速率明显降低, 光饱和点和表观量子产额下降。Cd胁迫使暗适应的玉米叶片初始荧光(F_0)升高, 最大荧光产量(F_m)、可变荧光(F_v)、PSII的潜在活性(F_v/F_0)和光能转化效率(F_v/F_m)下降, 表明Cd胁迫下PSII的潜在活性和原初光能转换效率减弱。 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、实际光化学量子产量(Φ_{PSII})和光化学猝灭系数(qP)随Cd浓度的升高而降低(曹玲等, 2006)。Ekmekeçi等(2008)也发现, Cd处理降低了玉米的 F_v/F_m , 使植物光反应和暗反应不能顺利进行, 最终影响植物的代谢产物。

1.1.2 活性氧和活性氮

活性氧(reactive oxygen species, ROS)和活性氮(reactive nitrogen species, RNS)是植物产生的具有一定功能的活性分子化合物, 是植物适应环境变化的主要调节因子。低含量水平下, ROS和RNS是信号分子(Romero-Puertas and Sandalio, 2016); 过多积累后, 会诱导植物氧化损伤及细胞程序性死亡, 是植物响应胁迫的关键指标(Das and Roychoudhury, 2014; Nieves-Cordones et al., 2019)。Cd毒害最常见的表现是诱导植物出现氧化应激反应, 如产生ROS和RNS (Romero-Puertas et al., 2019)。ROS和RNS之间存在动态平衡(Delledonne et al., 2001)。ROS通过多种反应产生, 包括呼吸和光合电子传递链及酶(如

过氧化物酶)的副反应等; Cd胁迫下, 植物细胞中产生ROS的部位有线粒体、叶绿体、过氧化物酶体、细胞质以及外质体等(Romero-Puertas et al., 2019)。ROS包括单线态氧(single oxygen, $^1\text{O}_2$)、超氧自由基阴离子(superoxide radical, O_2^-)、过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)和羟基自由基(hydroxyl radical, $\cdot\text{OH}$) (Nieves-Cordones et al., 2019)。清除ROS的机制涉及酶促抗氧化剂和非酶类抗氧化剂(1.1.3节)。ROS会对脂质、蛋白质和DNA等生物分子造成损害, 破坏细胞的完整性, 最终导致细胞死亡(Das and Roychoudhury, 2014)。ROS作为信号分子在多种生命过程中扮演重要角色, 包括趋向性、细胞死亡和细胞对生物和非生物胁迫的反应(Mittler et al., 2011)。

活性氮(RNS)主要包括一氧化氮(NO)、S-亚硝基硫醇(SNOs)、高氮氧化物(NO_x)、二硝基铁配合物和过氧亚硝酸盐(ONOO) 5种。过量的RNS会与脂类、蛋白质和核酸发生反应, 导致细胞损害(Neill et al., 2008a; Romero-Puertas and Sandalio, 2016)。然而, 细胞内NO一旦产生, 就会与ROS迅速作用, 产生大量的RNS (如 NO_2), 然后降解为亚硝酸盐和硝酸钠(Neill et al., 2008b)。低水平的NO可调节植物的发育, 而在胁迫条件下植物体内会产生大量的NO (Romero-Puertas and Sandalio, 2016; Liu et al., 2018); NO浓度过高则抑制植物的生长, 甚至引起细胞程序性死亡(Arasimowicz-Jelonek et al., 2012; Sami et al., 2018)。低浓度NO促进植物生长, 高浓度则抑制植物生长, 其与生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸(abscisic acid, ABA)、乙烯、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和水杨酸(salicylic acid, SA)也有一定的交互作用(Sami et al., 2018)。Cd能通过破坏呼吸和光合作用的电子传递链使电子被传递到非靶向分子, 从而导致ROS和RNS的产生, 且Cd能通过抑制自由基降低相关酶活性(Ekmekeçi et al., 2008; Romero-Puertas and Sandalio, 2016), 导致ROS和RNS不能够被及时清除而过量累积, 最终引起植物营养应激反应(Nieves-Cordones et al., 2019)。外施氮(Zhang et al., 2019b)、磷(Wang et al., 2020)、钾(Wu et al., 2020)、钙(Li et al., 2021)和硅(Vaculík et al., 2015)等植物营养元素, 可起到调控植物激素含量、非酶物质和抗氧化酶活性及转运基因表达等作用, 减轻Cd对植物的毒害, 但外施营养物

质对ROS和RNS有怎样的影响有待后续探索。

1.1.3 抗氧化防御系统

植物抗氧化系统包括酶类和非酶类抗氧化剂。酶类主要包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate-peroxidase, APX); 参与非酶促反应的抗氧化剂有多胺、脯氨酸、谷胱甘肽(glutathione, GSH)、抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)、硫醇、生育酚、类胡萝卜素和渗透蛋白等, 这些抗氧化剂在植物体内产生, 有效增强了植物对多种逆境胁迫的抵抗能力(Etesami and Jeong, 2018; Shahid et al., 2019)。但是, 植物抗氧化防御系统对Cd胁迫的响应因物种而异。玉米幼苗在Cd胁迫下, 细胞膜透性增大, 保护酶CAT和SOD活性降低, POD活性增强, 丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量上升, 幼苗的生长受到抑制(孔祥生等, 1999)。Ekmekçi等(2008)证实, Cd浓度的升高增强了玉米幼苗SOD和POD活性, 但较高浓度的Cd会抑制GR和APX活性。Guo等(2019)研究发现, Cd (3 mg·kg⁻¹)处理提高了小麦叶片中MDA含量及SOD、POD和CAT活性。曹莹等(2007)研究发现, 随着Cd处理浓度的升高, 玉米的SOD活性上升, CAT活性下降, POD活性变化不一。

表1 植物激素对Cd胁迫的响应

Table 1 Responses of plant hormones to Cd stress

激素	激素合成基因	非酶物质	抗氧化酶	抗氧化物质基因	吸收和运输蛋白基因
ABA	<i>NCED3</i> 和 <i>Glyma17G242200</i> (Bashir et al., 2019; Song et al., 2019)	AsA和GSH (Hu et al., 2005; Stroiński et al., 2010; Li et al., 2014)	APX、POD、SOD和CAT (Hu et al., 2005)	<i>StPCS 1</i> (Stroiński et al., 2010)	<i>IRT1</i> (Fan et al., 2014)
IAA	<i>Glyma02G037600.1</i> (Bashir et al., 2019)	GSH (Hu et al., 2013)	SOD、POD、CAT和GST (Bočová et al., 2013; 陈晶等, 2016)	SODs (Pan et al., 2020)	<i>Nramp</i> 、 <i>IRT</i> 、 <i>HMA</i> 和 <i>ZIP</i> (Korshunova et al., 1999; 罗莎, 2017)
SA	<i>Glyma02G063400</i> (Bashir et al., 2019)	脯氨酸(Krantev et al., 2008; 胡春霞和王秀芹, 2010)	NR、GS和GOGAT (Za-woznik et al., 2007; Chao et al., 2010; 赵新月等, 2013)	SODs、CATs和APXS (Gill, 2015)	<i>OsLCT1</i> 、 <i>OsLCD</i> 和 <i>ZIP</i> (Liu et al., 2016)
JA	<i>PtJMT1</i> 和 <i>Glyma11G007600.1</i> (Bashir et al., 2019; Song et al., 2019)	GSH (Noriega et al., 2012; Zhao et al., 2016)	CAT、SOD和APX (Noriega et al., 2012; Zhao et al., 2016)	SODs、APXS和CATs (Keunen et al., 2013)	<i>AtIRT1</i> 、 <i>AtHMA2</i> 和 <i>AtHMA4</i> (Lei et al., 2020)

AsA: 抗坏血酸; POD: 过氧化物酶; GST: 谷胱甘肽-S-转移酶; NR: 硝酸还原酶; GS: 谷氨酰胺合成酶; GOGAT: 谷氨酸合成酶。

ABA、IAA、SA、JA、GSH、SOD、CAT 和 APX 同图 1。

AsA: Ascorbic acid; POD: Peroxidase; GST: Glutathione-S-transferase; NR: Nitrite reductase; GS: Glutamine synthetase; GOGAT: Glutamate synthase. ABA, IAA, SA, JA, GSH, SOD, CAT and APX see Figure 1.

非酶类抗氧化剂在植物响应Cd胁迫过程中也发挥着重要作用。李佳等(2015)研究发现, Cd胁迫下植物体内多胺含量上升; 施用外源多胺可显著促进玉米幼苗的生长, 有效缓解Cd胁迫对玉米幼苗生长的抑制。Cd处理后, 玉米幼苗的脯氨酸含量升高; 但随着Cd胁迫时间的延长, AsA和GSH含量降低(曹莹等, 2007)。汪骢跃等(2014)发现, 随着Cd浓度的升高, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)幼苗中总酚、黄酮类、花色素苷、酸溶性硫醇盐、GSH以及植物螯合肽(phytochelatin, PC)含量增加, 从而减少Cd对自身的危害。

1.1.4 植物抗逆相关激素

Cd胁迫下, 抗逆相关的植物激素(如ABA、IAA、SA和JA)均会发生显著变化, 且影响抗氧化物质合成相关基因和运输蛋白基因的表达(表1)。多数情况下Cd胁迫可引起植物体内IAA、SA、ABA和JA含量变化(Liu et al., 2016; Bashir et al., 2019; Song et al., 2019)。添加适量外源ABA、IAA、SA和JA等可缓解Cd胁迫对植物的危害。

ABA诱导的NADPH氧化酶产生的过氧化氢(H₂O₂)在ABA信号转导通路中发挥重要作用, 从而诱导抗氧化防御系统的启动(Hu et al., 2005)。ABA处理可抵消Cd诱导的非酶类抗氧化物质和抗氧化酶类物质的波动。例如, Li等(2014)研究表明, ABA处理显著提高了APX和POD活性, 降低了SOD和CAT活性;

使AsA水平升高,并恢复了Cd应激引起的GSH水平降低。Bashir等(2019)研究表明,用CdCl₂溶液短期处理植物可使ABA合成基因(*Glyma17G242200*)表达上调,内源性ABA浓度升高。外源ABA提高了植物螯合肽酶基因(*StPCS1*)的转录水平及植物螯合肽合成酶(phytochelatase, PCS)活性,且实验表明ABA参与了PCS的调控(Stroiński et al., 2010)。Fan等(2014)研究表明,施用外源ABA可减少拟南芥中Cd的积累,这与抑制铁调控运输因子(iron regulated transporter1, IRT1)介导的Cd吸收有关。

Cd处理的植物初级根尖和子叶中IAA浓度及分布有较大差异。Cd处理后,IAA含量显著降低(Guo et al., 2019), IAA合成基因表达下调(Bashir et al., 2019), IAA氧化酶活性增强, IAA生物合成和分解代谢基因表达改变(Hu et al., 2013)。此外, Cd胁迫下,外源IAA能显著提高玉米幼苗根和地上部生物量,降低地上部Cd含量,但对根Cd含量的影响不显著,显著降低叶片的MDA和GSH含量,使玉米幼苗叶片SOD、POD和CAT活性显著增强(陈晶等, 2016)。当IAA合成受到抑制时,如施加生长素信号抑制剂氯苯氧基异丁酸,可有效抑制10 μmol·L⁻¹ Cd诱导的根系生长和H₂O₂产生,但不抑制60 μmol·L⁻¹ Cd诱导的根系生长和H₂O₂产生(Tamás et al., 2012)。Cd胁迫下施加IAA,可激活谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione-S-transferase, GST)(在植物解毒过程中起关键作用)活性,使植物更好地发生应激反应(Bočová et al., 2013)。Cd胁迫下,施加外源IAA还可显著提高SODs基因的表达,降低H₂O₂含量,从而减少Cd对植物的毒害(Pan et al., 2020)。重金属污染条件下,外源IAA可促进天然抗性相关巨噬细胞蛋白基因*NRAMP*(*NATURAL RESISTANCE-ASSOCIATED MACROPHAGE PROTEIN*)、*IRT*、重金属ATP酶家族基因*HMA*(*heavy metal ATPase*)和锌铁转运蛋白基因*ZIP*(*zinc iron transporter protein*)的表达,提高植物的抗Cd能力(Korshunova et al., 1999; 罗莎, 2017)。

外源SA可改变ROS的积累和抗氧化酶系统活性,缓解Cd胁迫带来的不利影响(Zawoznik et al., 2007)。施加外源SA可使油菜(*Brassica campestris*)叶片的可溶性糖和游离脯氨酸含量升高、MDA积累减少,质膜透性降低, CAT、POD和SOD活性升高,明显缓解Cd毒害(胡春霞和王秀芹, 2010)。SA处理显著

增强玉米叶片中SOD活性,降低CAT和POD活性,并减轻Cd对APX活性的抑制作用(Krantev et al., 2008)。此外, SA通过抑制ROS的过量产生缓解Cd引发的氧化损伤(Zawoznik et al., 2007);施用外源SA可减少根系中ROS和MDA的积累,进而减轻Cd毒性(Liu et al., 2016);外源SA也可介导NADPH氧化酶产生H₂O₂,以应对Cd胁迫引起的氧化应激(Chao et al., 2010)。赵新月等(2013)研究表明,与仅用Cd处理的玉米相比,用50–250 μmol·L⁻¹ SA处理玉米其叶绿素含量、硝酸还原酶(nitrite reductase, NR)、谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)和谷氨酸合成酶(glutamate synthase, GOGAT)活性显著升高,氮素代谢过程良好,玉米根系的POD活性降低(但POD和SOD活性与无Cd处理相比无显著差异),且降低了Cd胁迫对质膜氧化系统的伤害。但外源SA对Cd胁迫修复的缓解作用受浓度影响较大,低浓度的SA具有良好的修复效果,高浓度的SA反而影响了光合色素的合成及酶活性,抑制玉米的生长(赵新月等, 2013)。重金属胁迫下,外源SA提高了植物SOD、CAT和APX合成基因的表达(Gill, 2015; Song et al., 2019);及水稻叶片和稻穗中低亲和离子转运子基因(*OsLCT1*)、水稻低Cd基因(*OsLCD*)和*ZIP*的时空表达(Liu et al., 2016)。

Cd胁迫通常促进JA合成基因(Bashir et al., 2019)和抗氧化酶合成基因的转录(Keunen et al., 2013)。低浓度JA可缓解Cd胁迫。例如,用20 μmol·L⁻¹ JA处理可有效改善Cd诱导的氧化应激,使硫代巴比妥酸反应物质、H₂O₂和O₂⁻的积累减少,使GSH、CAT、SOD及血红素氧合酶(HO)活性增强(Noriega et al., 2012; Adhikari et al., 2018)。研究发现,番茄(*Solanum lycopersicum*) JA缺失突变体对Cd的敏感性增强,与光合作用相关参数(包括总叶绿素、光系统II实际效率、可变叶绿素荧光与最大荧光比及净光合速率)值降低;相对水含量、可溶性糖和脯氨酸含量及淀粉的积累减少;氧化应激和抗氧化防御作用(包括H₂O₂与MDA生成、电解质渗漏、SOD、APX和CAT活性)减弱(Zhao et al., 2016)。外源茉莉酸甲酯(MeJA)通过降低拟南芥根系和茎叶中的Cd浓度,下调参与Cd吸收和运输的*AtIRT1*、*AtHMA2*和*AtHMA4*基因表达,缓解Cd引起的新叶毒害。JA合成关键基因*AtAOS*突变上调*AtIRT1*、*AtHMA2*和*AtHMA4*等转运

蛋白基因表达, 增加根和芽中的Cd浓度, 提高拟南芥对Cd的敏感性。此外, MeJA降低Cd胁迫的拟南芥根尖中的NO水平(Lei et al., 2020)。镉胁迫下植物激素ABA、IAA、SA和JA之间的相互作用值得深入探索。

1.1.5 植物钙信号

Ca^{2+} 作为细胞功能的第二信使, 参与调节植物各种逆境下的重要生理生化过程。钙信使系统包括 Ca^{2+} 、钙调蛋白(CaM)和钙泵(Ca^{2+} -ATPase)。CaM是 Ca^{2+} 的感受器, Ca^{2+} -ATPase决定着 Ca^{2+} 的跨膜运输(Snedden and Fromm, 2001)。正常情况下三者的含量保持稳定, 可维持细胞正常的生理功能。在外界生物和非生物胁迫下, 细胞质中的 Ca^{2+} 浓度会瞬间升高(Ca^{2+} 浓度的波动被认为是植物对外界刺激的反应信号)(Nürnberg and Scheel, 2001; Liu et al., 2017)。Cd胁迫扰动植物细胞中的 Ca^{2+} 水平, 从而扰乱植物叶片的水分状况(Perfus-Barbeoch et al., 2002)。胞质 Ca^{2+} 浓度增加对 H_2O_2 的生成有动态调控作用, Ca^{2+} 可调控NADH氧化酶活性, 上调植物中 H_2O_2 的含量; 也可通过刺激 H_2O_2 酶活性下调植物中的 H_2O_2 水平(Yang and Poovaiah, 2002)。当ROS含量超过 Ca^{2+} 调控的浓度范围时, 会对植物造成伤害, 细胞膜和细胞器膜发生膜质过氧化, 膜的通透性被破坏, 致使细胞死亡(赵士诚等, 2008)。Cd与 Ca^{2+} 的化学性质相似, Cd被植物吸收后通过金属转运体或钙通道运输至根部, 也可通过电压依赖的钙通道进入细胞, 一旦进入胞质, 它就会模拟钙离子的活性, 扰乱钙信号调控; 导致根系吸收大量的Cd, 并显著减少根长、根表面积、根体积和根系生物量, 使叶片黄化并干燥坏死(Yang and Poovaiah, 2002; Wang et al., 2016; Ismael et al., 2019)。Cd进入植物根细胞也诱导一些对重金属胁迫有反应的特定信号分子, 如CaMs、钙依赖蛋白激酶(calcium-dependent protein kinases, CDPKs)和丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinases, MAPKs), 调控植物对逆境的抗性(Danquah et al., 2014; Xu et al., 2017)。

CaM是细胞中重要的 Ca^{2+} 信号感受器, 在胁迫中起钙信号转导作用。它能与细胞质中升高的 Ca^{2+} 结合成具有活性的 Ca^{2+} -CaM, 从而调控其下游许多靶蛋白(如 H_2O_2 、SOD、GR、CAT和 Ca^{2+} -ATPase)的活性; 同时, CaM也受 Ca^{2+} 诱导(Yadav, 2010)。

Ca^{2+} 浓度过高或维持高浓度 Ca^{2+} 的时间过长会干扰细胞能量代谢系统和许多生理功能, 甚至会导致细胞死亡; 为维持细胞生理代谢和 Ca^{2+} 第二信使功能的正常进行, 胞质中的 Ca^{2+} 浓度在完成信息传递后需迅速降至静态水平, 这主要靠 Ca^{2+} 转运体 Ca^{2+} -ATPase完成(Snedden and Fromm, 1998)。

质膜上的 Ca^{2+} -ATPase能使高浓度的 Ca^{2+} 进入非原生质体空间, 调节胁迫下细胞内的 Ca^{2+} 平衡和维持细胞相对稳定的内环境(Snedden and Fromm, 2001; Hu et al., 2007)。赵士诚等(2008)用不同浓度的Cd处理玉米叶片, 其 Ca^{2+} -ATPase活性均表现为细胞质膜>液泡膜、内质网膜>线粒体膜。并且低浓度Cd处理下, 为保持细胞内的 Ca^{2+} 平衡, 玉米叶片生物膜系统的 Ca^{2+} -ATPase活性增强; 高浓度Cd处理下, Ca^{2+} -ATPase活性下降, 出现代谢紊乱, 玉米中下部叶变黄且生长停滞。Ca预处理可显著降低扁豆(*Lablab purpureus*)幼苗的Cd积累, 并通过调节 H_2O_2 酶活性和降低膜的氧化损伤减轻Cd处理的不利影响(Talukdar, 2012)。林啸等(2014)发现外源Ca处理可降低白菜(*Brassica pekinensis*)叶片的Cd含量, 并通过 Ca^{2+} -CaM信号途径调节酶类抗氧化剂APX、CAT和POD以及非酶类抗氧化剂GSH含量, 维持叶片ROS的平衡, 减少Cd诱导的细胞程序性死亡, 从而增强植物对Cd的耐受性。植物钙信号与抗氧化系统的关联机制值得进一步研究。

1.1.6 内质网胁迫

内质网(endoplasmic reticulum, ER)是一个复杂的代谢场所, 是调控蛋白质合成、信号转导和钙稳态的重要细胞器(Xu et al., 2013)。所有分泌蛋白和大部分膜蛋白的合成和折叠及蛋白质的修饰和加工(主要包括糖基化、羟基化、酰基化和二硫键形成等)均在内质网进行(陈倩和谢旗, 2018)。当植物受到干旱、高温、盐和重金属等胁迫后, 细胞蛋白质异常糖基化、 Ca^{2+} 平衡紊乱及氧化还原状态改变会使细胞内积累大量未折叠或错误折叠的蛋白, 导致内质网胁迫(Kleizen and Braakman, 2004; Beaupere and Labunsky, 2019)。Cd诱导内质网应激, 改变内质网钙和脂质组成、ROS种类和错误折叠/未折叠蛋白(Rajakumar et al., 2016)。分子伴侣参与内质网Cd胁迫的调控。BiP(binding protein)属于热休克蛋白(heat shock pro-

tein, HSP) HSP70家族, 是内质网腔内含量很高的分子伴侣, 参与内质网胁迫(Kleizen and Braakman, 2004)。植物中, 程序性细胞死亡可通过ER调控应激-细胞死亡信号通路, BiP通过内质网应激-细胞死亡信号通路缓解Cd诱导的BY-2 (bright yellow-2)程序性死亡(Xu et al., 2013)。同时, 内质网也是基因表达的重要场所。Wang等(2018)发现*GmHMA3w*主要在根内质网表达, 可将Cd从细胞壁运输至根内质网, 最终限制Cd从根向茎叶的转运。*bZIP*是位于根系质膜上的锌铁转运基因, 在拟南芥根细胞内质网应激信号转导中起重要作用(Deng et al., 2013)。

1.2 植物蛋白和基因表达

1.2.1 植物蛋白

植物响应Cd胁迫的蛋白主要与抗氧化、转运和转录调控等相关(表2)。罗琼等(2015)在重金属超富集植物龙葵(*Solanum nigrum*)根和叶中分别鉴定出9个和6个差异表达蛋白, 涉及激素合成、防御响应、能量代谢和细胞结构等。Xu等(2017)采用定量多组分蛋白质组学方法, 对萝卜(*Raphanus sativus*)根系Cd胁迫下的差异表达蛋白进行了研究, 通过功能注释揭示它们主要参与碳水化合物和能量代谢、应激和防御以及信号转导过程。利用实时荧光定量PCR证实了12个基因编码其相应差异表达蛋白的表达模式, 特别是一些与碳

水化合物代谢、活性氧清除、细胞转运和信号转导相关的关键蛋白参与了萝卜Cd应激反应的调控网络。Cd²⁺处理萝卜根后激活了几个关键信号分子(Ca²⁺、CaM、IAA和JA)和金属转运蛋白基因(*ZIP*、*HMA*、*ABC*和*IRT*)的表达, 减轻Cd胁迫并重建萝卜体内氧化还原稳态(Xu et al., 2017; 2020)。

1.2.2 植物抗氧化基因

Cd显著影响抗氧化酶类物质和非酶抗氧化物质的基因表达。不同浓度Cd处理的玉米幼苗, SOD基因的表达随着Cd浓度的升高先上升, 后随着时间的延长而下降; CAT基因的表达随着Cd浓度的升高和处理时间的延长逐渐增强(赵士诚等, 2008)。高浓度Cd处理下, 抗氧化酶基因*GR-chl*、*CAT3*、*APX-cyt*、*APX-per*和*MTLa*的表达上调(Zhang et al., 2019b)。当植物遭受Cd胁迫时, 金属硫蛋白(metallothionein)基因*MTs*、*APX*、*GPX*和*DHAR*等表达上调(Cobbett and Goldsbrough, 2002; Tamás et al., 2008)。γ-谷氨酰半胱氨酸合成酶(γ-glutamylcysteine synthetase, γ-GCS)、谷胱甘肽合成酶(glutathione synthetase, GSHs)、胱硫醚β-合酶(cystathionine beta-synthase, CBS)、ATP硫酸化酶(ATP sulfurylase, ATPS)、GR、PCS和乙二醛酶(glyoxalase) I和II等合成基因是调节重金属耐受性的潜在候选基因(Yadav, 2010; Sofo

表2 植物蛋白对Cd胁迫的响应

Table 2 Responses of plant proteins to Cd stress

物质	主要因子	功能	参考文献
非酶物质 抗氧化酶	MT、PC、GSH和果胶 SOD、CAT、APX、GPX、 DHAR、GR、GSH、CBS 和ATPS	与Cd螯合, 固定在液泡或细胞壁中 减少ROS和RNS等物质的积累	Xu et al., 2017, 2020; Jia et al., 2019 Yadav, 2010; Zhang et al., 2019b
金属转运蛋 白基因	<i>LCT</i> 、 <i>CDF</i> 、 <i>CAX</i> 、 <i>NRA- MP</i> 、 <i>ABC</i> 、 <i>ZIP</i> 、 <i>IRT</i> 、 <i>HMA</i> 和 <i>LCD</i>	吸收或运输Cd离子, 提高植物的Cd 积累和对Cd的耐受性	孙瑞莲和周启星, 2005; Yuan et al., 2012; Park et al., 2012; Mikkelsen et al., 2012; 张标金等, 2013; Huang et al., 2016; Feng et al., 2017; 袁连玉等, 2017; 黄新元和赵 方杰, 2018; Wu et al., 2019; Zhang et al., 2020a, 2020b; Khan et al., 2020
转录因子调 节蛋白基因	<i>WRKY</i> 、 <i>MYB</i> 和 <i>HSF</i>	与DNA结合, 参与激素和抗氧化酶 等, 从而调控Cd的吸收、运输和积累	Ülker and Somssich, 2004; Rushton et al., 2010; Dubos et al., 2010; Hong et al., 2017; Song et al., 2018; Zhang et al., 2019a; Cai et al., 2020; Chen et al., 2020

MT: 金属硫蛋白; PC: 螯合肽; ROS: 活性氧; RNS: 活性氮。GSH、SOD、CAT、APX、GPX、DHAR、GR、CBS 和 ATPS 同图 1。

MT: Metallothionein; PC: Phytochelatin; ROS: Reactive oxygen species; RNS: Reactive nitrogen species. GSH, SOD, CAT, APX, GPX, DHAR, GR, CBS, and ATPS see Figure 1.

et al., 2013)。细胞壁果胶(pectin)在重金属结合中起重要作用,根、茎和叶细胞壁的酯化及果胶酶修饰减少了Cd的积累。番茄经Cd处理后,其细胞壁果胶相关基因*SIQUA1*和*SIPME1*表达上调,果胶甲基酯酶活性明显升高(Jia et al., 2019)。

1.2.3 植物转运蛋白基因

根系从土壤中吸收Cd及其在植物体内运输需要多个不同的重金属转运体家族(如低亲和性阳离子转运蛋白(low-affinity cation transporter, LCT)、阳离子扩散促进剂(cation diffusion facilitator, CDF)和离子交换剂(cation exchanger, CAX))参与(孙瑞莲和周启星, 2005; Yuan et al., 2012; 袁连玉等, 2017)。这些转运体介导了植物中过渡金属离子(如 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Co^{2+} 、 Ni^{2+} 和 Mn^{2+})从细胞质到外腔室的空泡隔离、储存和运输过程,被命名为重金属忍耐蛋白(metal tolerance protein, MTP) (Blaudez et al., 2003; Korenkov et al., 2009)。NRAMP家族在生物体中 Mn^{2+} 、 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 的细胞膜转运中发挥重要作用。NRAMP家族成员将二价金属阳离子运输到细胞质中,*NRAMP3*在鼠耳芥(*A. halleri*)和天蓝遏蓝菜(*Thlaspi caerulescens*)根中高表达,*NRAMP1*、*NRAMP3*和*NRAMP5*在天蓝遏蓝菜茎和叶中高表达(Krämer et al., 2007)。Zhang等(2020a)在Cd超积累植物东南景天(*Sedum alfredii*)中发现,*SaNRAMP1*过表达显著增加了烟草(*Nicotiana tabacum*)茎和叶中的Cd浓度。Zhang等(2020b)在平邑甜茶(*Malus hupehensis*)中发现,*MhNRAMP1*的表达蛋白是一种位于细胞膜的疏水性跨膜蛋白,Cd胁迫和 Ca^{2+} 缺乏诱导*MhNRAMP1*在根中表达。*MhNRAMP1*过表达可增加酵母中Cd浓度,增强其对Cd的敏感性。Cd胁迫下,*MhNRAMP1*过表达的转基因烟草和苹果(*M. Pumila*)愈伤组织生长状况比野生型(WT)差。*MhNRAMP1*通过介导Cd的吸收和积累及刺激液泡加工酶,加速Cd诱导的细胞死亡。PCS和尼克烟酰胺是植物体内常见的重金属螯合剂,YSL (yellow stripe1-like)基因家族在螯合金属的转运过程中发挥重要作用(Curie et al., 2009)。Feng等(2017)发现*SnYSL3*编码一种等离子体局局部转运蛋白,转运多种金属-烟酰胺复合物。Cd胁迫可上调*SnYSL3*的表达,表明*SnYSL3*在Cd胁迫中起重要作用。

ABC (ATP-binding cassette)转运体家族广泛参与细胞中离子、碳水化合物、脂类、药物和重金属的运输(Khan et al., 2020)。其中,两种ABCC转运蛋白(*AtABCC1*和*AtABCC2*)是重要的液泡转运体,通过液泡隔离介导对Cd的耐受性(Park et al., 2012)。ZIP包括锌调控转运体(zinc-regulated transporter, ZRT)和铁调控转运体(iron-regulated transporter, IRT)家族。拟南芥中,定位于根系细胞质膜的*AtIRT1*是主要的根部铁摄取载体,其也可运输大量的Cd (Wu et al., 2019)。

重金属ATP酶基因家族(HMA)已被证明在不同的植物种类中行使特定的功能,不同的HMA在不同组织中表达,最终导致功能的多样性。*HvHMA1*参与Zn以及Cd向大麦(*Hordeum vulgare*)籽粒的转运(Mikkelsen et al., 2012)。*HMA2*和*HMA4*可将Cd装载到木质部,以便从根运输至茎和叶,*OsHMA2*与水稻维管组织中的锌装载及液泡膜定位有关(Yamaji et al., 2013)。液泡膜上的*OsHMA3*将Cd转移至根系液泡,*OsHMA4*则将Cu转运至根系液泡,限制Cd从根向茎以及叶的转移,从而减少Cd在种子中的积累(Miyadate et al., 2011; Huang et al., 2016)。*TcHMA3*在叶片的液泡中表达,将Cd隔离在根和叶的液泡中,最终导致Cd的超积累,增强对Cd的耐受性(Ueno et al., 2011)。*AtHMA3*在拟南芥中过表达导致Cd的积累量比野生型高2–3倍(Morel et al., 2009)。这些转运蛋白为植物的基因工程提供了有用的工具,增强了植物对金属的耐受性和积累能力,继续推进它们的协同作用研究具有重要意义。

1.2.4 植物转录因子调节蛋白基因

转录因子(transcription factors, TFs)是一类DNA结合蛋白,参与植物的各种生理过程,涉及生长、发育、自我应激信号转导或与不同的基因和转录因子交叉调节(Erpen et al., 2018)。转录因子可通过控制下游基因的表达调控Cd胁迫反应,是Cd解毒和耐受调控网络中的核心成分。目前,已发现植物中大多数类型的Cd解毒和耐受转录因子。其中,WRKY、MYB和HSF等转录因子在调节植物Cd胁迫响应方面具有重要作用。WRKY TFs是植物中最大的转录因子家族之一,拥有强大的转录调控功能(Ülker and Somssich, 2004; Erpen et al., 2018)。WRKY TFs不仅可通过调

节植物激素信号转导途径, 还可结合其靶基因启动子通过激活或抑制下游基因的表达来调节它们的应激反应(Rushton et al., 2010)。Hong等(2017)研究发现, Cd胁迫下玉米*ZmWRKY4*基因的表达上调, SOD和APX活性升高。*ZmWRKY4*在玉米叶肉细胞原生质体中的瞬时表达和RNA干扰(RNAi)进一步表明, *ZmWRKY4*是ABA诱导SOD和APX表达及活性增强所必需; *ZmWRKY4*在原生质体中的过表达上调了抗氧化酶的表达和活性, 而ABA诱导的抗氧化酶的表达和活性增强被*ZmWRKY4*的RNAi基因沉默所阻断。Cai等(2020)对大豆(*Glycine max*)的研究表明, *GmWRKY4*直接作用于*ATCDT1*、*GmCDT1-1*和*GmCDT1-2*, 从而减少Cd的摄取并积极调节对Cd胁迫的耐受性。*GmWRKY142-GmCDT1-1/2*级联模块为降低Cd在大豆中积累提供了潜在策略。

MYB转录因子控制发育和代谢, 是生物和非生物胁迫反应调控网络中的关键因素(Dubos et al., 2010)。Cd诱导拟南芥氧化应激产生ROS, 而MYB4可激活抗氧化防御系统, 提高SOD和POD等抗氧化酶活性, 并增强*PCS*和*MTs*基因的表达, 从而减轻ROS对细胞的损害(Agarwal et al., 2020)。Zhang等(2019a)研究发现, MYB49通过直接与基本螺旋-环-螺旋(helix loop helix, HLH)的转录因子bHLH38和bHLH101启动子结合, 正向调控其表达, 导致*IRT1*被激活, 而*IRT1*编码一种参与Cd摄取的金属转运蛋白。MYB49还与重金属相关的异丙烯化植物蛋白(heavy metal-associated isoprenylated plant proteins, HIPPs) HIP22和HIP44的启动子区域结合, 导致它们表达上调, Cd的积累增加。此外, 作为控制Cd在植物细胞中吸收和积累的反馈机制, Cd诱导ABA上调ABI5的表达, 其蛋白产物与MYB49互作, 并阻止其与下游基因启动子结合, 从而减少Cd的积累。ABA信号控制Cd在植物中吸收和积累的分子反馈机制与MYB49蛋白调控途径具有一定的关系。

HSP不仅能对抗应激相关损伤与保护细胞, 而且在蛋白质规则折叠、细胞内分布和降解中也发挥重要作用。这些功能有利于生物在压力条件下生存(Hartl and Hayer-Hart, 2002; Zhou et al., 2019)。热休克转录因子HSFs (heat shock transcription factors)调节HSP的表达, 参与蛋白稳态的各个方面(如受损蛋白的重新折叠、组装和运输), 维持蛋白的稳定

性(Wu, 1995; Guo et al., 2008)。*TaHsfA4a*上调表达的水稻对Cd的耐受性增强, *OsHsfA4a*下调表达的水稻对Cd的耐受性减弱, 在小麦和水稻根系中, Cd胁迫导致*HsfA4a*以及金属硫蛋白基因的表达上调(Shim et al., 2009)。此外, Chen等(2020)研究结果也表明, *SaHsfA4c*通过上调HSP的表达和提高ROS清除酶活性, 增强植物的抗逆性。Cd胁迫下, HSF/HSP参与柳枝稷(*Panicum virgatum*)正常蛋白质构象的重建以及细胞内稳态调节(Song et al., 2018)。这些HSF/HSP表达基因可作为进一步研究的候选基因, 以提高植物对Cd的耐受性。

2 总结和展望

Cd污染是十分严峻且亟待解决的环境问题, 开展植物对Cd胁迫的生理分子研究, 阐明植物应对Cd胁迫的生理生化机制, 有助于培育出Cd吸收和积累能力较低的作物, 及利用Cd吸收潜力较大的植物进行环境修复, 对有效控制Cd向食物链迁移与保障食品安全具有重要的科学价值和现实意义。植物对Cd胁迫的响应是一个复杂的生理生化代谢过程。当Cd胁迫发生时, 植物体启动生理生化网络调控响应, 主要体现在维持ROS和RNS的代谢水平, 并伴随抗氧化酶类、非酶类抗氧化物质、钙信号传递、激素、内质网加工、调控蛋白和基因表达等的变化。由于Cd处理浓度、处理时间、取样时间、取样器官和植物种类等的不同, 活性氧、抗氧化物质、激素和金属离子转运蛋白基因的表达和含量存在差异; 但这些物质相互调控, 相互影响, 对胁迫做出应答, 减少Cd对植物的毒害, 从而提高植物的适应性。

目前, 上述物质对Cd毒害的反应已进行了深入研究, 但还有很多工作需要开展。例如, Cd胁迫对植物呼吸作用的影响及机制; Cd胁迫下植物激素ABA、IAA、SA和JA基因的合成和相互作用。此外, 控制实验条件下, 外源植物激素对缓解Cd胁迫有一定作用, 但在大田环境下的实际应用前景如何? 一些转运蛋白已成功鉴定, 但这些转运蛋白之间如何协同作用? 这些问题需进一步探索。了解抗氧化酶基因、内质网胁迫、金属转运蛋白基因和转录因子调节蛋白等的网络表达机理, 减少Cd对植物的毒害, 也是当前急需研究的重要方向。

参考文献

- 曹玲, 王庆成, 崔东海 (2006). 土壤镉污染对四种阔叶树苗木叶绿素荧光特性和生长的影响. 应用生态学报 **17**, 769–772.
- 曹莹, 李建东, 赵天宏, 郭伟 (2007). 镉胁迫对玉米生理生化特性的影响. 农业环境科学学报 **26**, 8–11.
- 陈晶, 庞思琪, 赵秀兰 (2016). 外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗生长及抗氧化系统的影响. 植物生理学报 **52**, 1191–1198.
- 陈倩, 谢旗 (2018). 内质网胁迫在植物中的研究进展. 生物技术通报 **34**, 15–25.
- 付铄岚, 王昌全, 李冰, 徐强, 张敬昇, 李萌, 唐杰, 何玉亭, 沈杰, 曾杰熙, 严勋 (2017). 外源Cd在不同品种水稻组织中的细胞分布和化学形态特征研究. 中国生态农业学报 **25**, 903–910.
- Gill RA (2015). 水杨酸和谷胱甘肽调控铬胁迫下油菜不同耐性品种生理生化和基因组变化的作用机理. 博士论文. 杭州: 浙江大学. pp. 1–160.
- 郭磊 (2018). 外源硅影响镉化学形态及其生物有效性的土壤化学机制. 博士论文. 沈阳: 沈阳农业大学. pp. 1–196.
- 郭倩倩, 周文彬 (2019). 植物响应联合胁迫机制的研究进展. 植物学报 **54**, 662–672.
- 胡春霞, 王秀芹 (2010). 外源水杨酸对镉胁迫下油菜渗透调节物质和保护酶活性的影响. 鞍山师范学院学报 **12**(2), 40–42.
- 黄新元, 赵方杰 (2018). 植物防御素调控水稻镉积累的新机制. 植物学报 **53**, 451–455.
- 惠俊爱, 党志, 叶庆生 (2010). 镉胁迫对玉米光合特性的影响. 农业环境科学学报 **29**, 205–210.
- 孔祥生, 张妙霞, 郭秀璞 (1999). Cd²⁺毒害对玉米幼苗细胞膜透性及保护酶活性的影响. 农业环境保护 **18**, 133–134.
- 李佳, 刘杨, 羌维民, 王棹仁, 温晓霞, 廖允成 (2015). 镉胁迫下多胺对玉米苗期生长的影响及其机理. 农业环境科学学报 **34**, 1021–1027.
- 林啸, 高素萍, 雷霆, 王成聪, 张开会 (2014). 镉胁迫下外源钙对白菜氧化应激和NO含量的影响. 农业环境科学学报 **33**, 1699–1705.
- 罗琼, 葛青, 刘小京, 谢志霞, 张苹, 潘响亮, 徐进 (2015). 重金属超富集植物龙葵对镉响应的蛋白组学分析. 中国生态农业学报 **23**, 1429–1436.
- 罗莎 (2017). *Sasm05*菌株提高东南景天锌富集的作用机制研究. 硕士论文. 杭州: 浙江大学. pp. 1–88.
- 苗青霞, 方燕, 陈应龙 (2019). 小麦根系特征对干旱胁迫的响应. 植物学报 **54**, 652–661.
- 孙瑞莲, 周启星 (2005). 高等植物重金属耐性与超积累特性及其分子机理研究. 植物生态学报 **29**, 497–504.
- 汪骢跃, 王宇涛, 曾琬琳, 李韶山 (2014). Ca²⁺和K⁺对拟南芥幼苗镉毒害的缓解作用. 植物学报 **49**, 262–272.
- 杨正婷, 刘建祥 (2016). 植物内质网胁迫应答研究进展. 生物技术通报 **32**, 84–96.
- 袁连玉, 陈应娟, 魏旭, 童华荣 (2017). 茶树金属耐受蛋白基因CsMTP11的克隆及功能分析. 作物学报 **43**, 708–717.
- 张标金, 张祥喜, 罗林广 (2013). 与植物镉吸收转运相关的主要基因家族. 基因组学与应用生物学 **32**, 127–134.
- 张磊, 于燕玲, 张磊 (2008). 外源镉胁迫对玉米幼苗光合特性的影响. 华北农学报 **23**, 101–104.
- 张瑛, 刘秀梅, 张志浩, 孟诗原, 王倩, 韦业, 王华田, 陈淑英, 丛桂芝, 唐金, 秦德明 (2019). 磁化水处理对镉胁迫下欧美杨幼苗光合及生长特性的影响. 中国生态农业学报 **27**, 305–313.
- 赵士诚, 孙静文, 王秀斌, 汪洪, 梁国庆, 周卫 (2008). 镉对玉米苗中钙调蛋白含量和Ca²⁺-ATPase活性的影响. 植物营养与肥料学报 **14**, 264–271.
- 赵新月, 何茂, 石辉, 屈波 (2013). 外源水杨酸对镉胁迫下玉米幼苗的叶氮素代谢和根系抗氧化酶的影响. 农业环境科学学报 **32**, 1950–1958.
- Adhikari S, Ghosh S, Azahar I, Adhikari A, Shaw AK, Konar S, Roy S, Hossain Z (2018). Sulfate improves cadmium tolerance by limiting cadmium accumulation, modulation of sulfur metabolism and antioxidant defense system in maize. *Environ Exp Bot* **153**, 143–162.
- Agarwal P, Mitra M, Banerjee S, Roy S (2020). MYB4 transcription factor, a member of R2R3-subfamily of MYB domain protein, regulates cadmium tolerance via enhanced protection against oxidative damage and increases expression of PCS1 and MT1C in *Arabidopsis*. *Plant Sci* **297**, 110501.
- Anjum SA, Tanveer M, Hussain S, Ullah E, Wang LC, Khan I, Samad RA, Tung SA, Anam M, Shahzad B (2016). Morpho-physiological growth and yield responses of two contrasting maize cultivars to cadmium exposure. *Clean-Soil Air Water* **44**, 29–36.
- Arasimowicz-Jelonek M, Floryszak-Wieczorek J, Deckert J, Rucińska-Sobkowiak R, Gzyl J, Pawlak-Sprada S, Abramowski D, Jelonek T, Gwóźdź EA (2012). Nitric oxide implication in cadmium-induced programmed cell

- death in roots and signaling response of yellow lupine plants. *Plant Physiol Biochem* **58**, 124–134.
- Bashir W, Anwar S, Zhao Q, Hussain I, Xie FT** (2019). Interactive effect of drought and cadmium stress on soybean root morphology and gene expression. *Ecotoxicol Environ Saf* **175**, 90–101.
- Beaupere C, Labunskyy VM** (2019). (Un)folding mechanisms of adaptation to ER stress: lessons from aneuploidy. *Curr Genet* **65**, 467–471.
- Blaudez D, Kohler A, Martin F, Sanders D, Chalot M** (2003). Poplar metal tolerance protein 1 confers zinc tolerance and is an oligomeric vacuolar zinc transporter with an essential leucine zipper motif. *Plant Cell* **15**, 2911–2928.
- Bočová B, Huttová J, Mistrík I, Tamás L** (2013). Auxin signaling is involved in cadmium-induced glutathione-S-transferase activity in barley root. *Acta Physiol Plant* **35**, 2685–2690.
- Cai Z, Xian P, Wang H, Lin R, Hai N** (2020). Transcription factor GmWRKY142 confers cadmium resistance by up-regulating the cadmium tolerance 1-like genes. *Front Plant Sci* **11**, 742.
- Chao YY, Chen CY, Huang WD, Kao CH** (2010). Salicylic acid-mediated hydrogen peroxide accumulation and protection against Cd toxicity in rice leaves. *Plant Soil* **329**, 327–337.
- Chen SS, Yu M, Li H, Wang Y, Lu ZC, Zhang YX, Liu MY, Qiao GR, Wu LH, Han XJ, Zhuo RY** (2020). *SaHsfA4c* from *Sedum alfredii* hance enhances cadmium tolerance by regulating ROS-scavenger activities and heat shock proteins expression. *Front Plant Sci* **11**, 142.
- Clemens S, Aarts MGM, Thomine S, Verbruggen N** (2013). Plant science: the key to preventing slow cadmium poisoning. *Trends Plant Sci* **18**, 92–99.
- Cobbett C, Goldsbrough P** (2002). Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annu Rev Plant Biol* **53**, 159–182.
- Curie C, Cassin G, Couch D, Divol F, Higuchi K, Le Jean M, Misson J, Schikora A, Czernic P, Mari S** (2009). Metal movement within the plant: contribution of nicotianamine and yellow stripe 1-like transporters. *Ann Bot* **103**, 1–11.
- DalCorso G, Farinati S, Maistri S, Furini A** (2008). How plants cope with cadmium: staking all on metabolism and gene expression. *J Integr Plant Biol* **50**, 1268–1280.
- Danquah A, de Zelicourt A, Colcombet J, Hirt H** (2014). The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. *Biotechnol Adv* **32**, 40–52.
- Das K, Roychoudhury A** (2014). Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Front Environ Sci* **2**, 53.
- Delledonne M, Zeier J, Marocco A, Lamb C** (2001). Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**, 13454–13459.
- Deng Y, Srivastava R, Howell SH** (2013). Protein kinase and ribonuclease domains of IRE1 confer stress tolerance, vegetative growth, and reproductive development in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 19633–19638.
- Dubos C, Stracke R, Grotewold E, Weisshaar B, Martin C, Lepiniec L** (2010). MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci* **15**, 573–581.
- Ekmekçi Y, Tanyolaç D, Ayhan B** (2008). Effects of cadmium on antioxidant enzyme and photosynthetic activities in leaves of two maize cultivars. *J Plant Physiol* **165**, 600–611.
- Erpen L, Devi HS, Grosser JW, Dutt M** (2018). Potential use of the DREB/ERF, MYB, NAC and WRKY transcription factors to improve abiotic and biotic stress in transgenic plants. *Plant Cell Tissue Organ Cult* **132**, 1–25.
- Etesami H, Jeong BR** (2018). Silicon (Si): review and future prospects on the action mechanisms in alleviating biotic and abiotic stresses in plants. *Ecotoxicol Environ Saf* **147**, 881–896.
- Fan SK, Fang XZ, Guan MY, Ye YQ, Lin XY, Du ST, Jin CW** (2014). Exogenous abscisic acid application decreases cadmium accumulation in *Arabidopsis* plants, which is associated with the inhibition of *IRT1*-mediated cadmium uptake. *Front Plant Sci* **5**, 721.
- Feng SS, Tan JJ, Zhang YX, Liang S, Xiang SQ, Wang H, Chai TY** (2017). Isolation and characterization of a novel cadmium-regulated Yellow Stripe-Like transporter (Sn-YSL3) in *Solanum nigrum*. *Plant Cell Rep* **36**, 281–296.
- Guo JJ, Qin SY, Rengel Z, Gao W, Nie ZJ, Liu HG, Li C, Zhao P** (2019). Cadmium stress increases antioxidant enzyme activities and decreases endogenous hormone concentrations more in Cd-tolerant than Cd-sensitive wheat varieties. *Ecotoxicol Environ Saf* **172**, 380–387.
- Guo JK, Wu J, Ji Q, Wang C, Luo L, Yuan Y, Wang YH, Wang J** (2008). Genome-wide analysis of heat shock transcription factor families in rice and *Arabidopsis*. *J Genet Genomics* **35**, 105–118.
- Hartl FU, Hayer-Hartl M** (2002). Molecular chaperones in

- the cytosol: from nascent chain to folded protein. *Science* **295**, 1852–1858.
- Hong CY, Cheng D, Zhang GQ, Zhu DD, Chen YH, Tan MP (2017). The role of ZmWRKY4 in regulating maize antioxidant defense under cadmium stress. *Biochem Biophys Res Commun* **482**, 1504–1510.
- Hu XL, Jiang MY, Zhang AY, Lu J (2005). Absciscic acid-induced apoplastic H₂O₂ accumulation up-regulates the activities of chloroplastic and cytosolic antioxidant enzymes in maize leaves. *Planta* **223**, 57–68.
- Hu XL, Jiang MY, Zhang JH, Zhang AY, Lin F, Tan MP (2007). Calcium-calmodulin is required for absciscic acid-induced antioxidant defense and functions both upstream and downstream of H₂O₂ production in leaves of maize (*Zea mays*) plants. *New Phytol* **173**, 27–38.
- Hu YF, Zhou GY, Na XF, Yang LJ, Nan WB, Liu X, Zhang YQ, Li JL, Bi YR (2013). Cadmium interferes with maintenance of auxin homeostasis in *Arabidopsis* seedlings. *J Plant Physiol* **170**, 965–975.
- Huang XY, Deng FL, Yamaji N, Pinson SRM, Fujii-Kashino M, Danku J, Douglas A, Guerinot ML, Salt DE, Ma JF (2016). A heavy metal P-type ATPase *OshM-A4* prevents copper accumulation in rice grain. *Nat Commun* **7**, 12138.
- Ismael MA, Elyamine AM, Moussa MG, Cai MM, Zhao XH, Hu CX (2019). Cadmium in plants: uptake, toxicity, and its interactions with selenium fertilizers. *Metallomics* **11**, 255–277.
- Jia HL, Wang XH, Wei T, Zhou R, Muhammad H, Hua L, Ren XH, Guo JK, Ding YZ (2019). Accumulation and fixation of Cd by tomato cell wall pectin under Cd stress. *Environ Exp Bot* **167**, 103829.
- Keunen E, Remans T, Opdenakker K, Jozefczak M, Gie-len H, Guisez Y, Vangronsveld J, Cuypers A (2013). A mutant of the *Arabidopsis thaliana* *LIPOXYGENASE1* gene shows altered signaling and oxidative stress related responses after cadmium exposure. *Plant Physiol Biochem* **63**, 272–280.
- Khan N, You FM, Datla R, Ravichandran S, Jia BS, Cloutier S (2020). Genome-wide identification of ATP binding cassette (ABC) transporter and heavy metal associated (HMA) gene families in flax (*Linum usitatissimum* L.). *BMC Genomics* **21**, 722.
- Kleizen B, Braakman I (2004). Protein folding and quality control in the endoplasmic reticulum. *Curr Opin Cell Biol* **16**, 343–349.
- Korenkov V, King B, Hirschi K, Wagner GJ (2009). Root-selective expression of *AtCAX4* and *AtCAX2* results in reduced lamina cadmium in field-grown *Nicotiana tabacum* L. *Plant Biotechnol J* **7**, 219–226.
- Korshunova YO, Eide D, Clark WG, Guerinot ML, Pakrasi HB (1999). The IRT1 protein from *Arabidopsis thaliana* is a metal transporter with a broad substrate range. *Plant Mol Biol* **40**, 37–44.
- Krämer U, Talke IN, Hanikenne M (2007). Transition metal transport. *FEBS Lett* **581**, 2263–2272.
- Krantev A, Yordanova R, Janda T, Szalai G, Popova L (2008). Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants. *J Plant Physiol* **165**, 920–931.
- Lalor GC (2008). Review of cadmium transfers from soil to humans and its health effects in the Jamaican environment. *Sci Total Environ* **400**, 162–172.
- Lei GJ, Sun L, Sun Y, Zhu XF, Li GX, Zheng SJ (2020). Jasmonic acid alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis* via suppression of cadmium uptake and translocation. *J Integr Plant Biol* **62**, 218–227.
- Li SW, Leng Y, Feng L, Zeng XY (2014). Involvement of absciscic acid in regulating antioxidative defense systems and IAA-oxidase activity and improving adventitious rooting in mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) seedlings under cadmium stress. *Environ Sci Pollut Res Int* **21**, 525–537.
- Li ZR, Mei XY, Li T, Yang S, Qin L, Li B, Zu YQ (2021). Effects of calcium application on activities of membrane transporters in *Panax notoginseng* under cadmium stress. *Chemosphere* **262**, 127905.
- Liu SL, Yang RJ, Tripathi DK, Li X, He W, Wu MX, Ali S, Ma MD, Cheng QS, Pan YZ (2018). RETRACTED: the interplay between reactive oxygen and nitrogen species contributes in the regulatory mechanism of the nitro-oxidative stress induced by cadmium in *Arabidopsis*. *J Hazard Mater* **344**, 1007–1024.
- Liu XL, Li X, Dai CC, Zhou JY, Yan T, Zhang JF (2017). Improved short-term drought response of transgenic rice over-expressing maize C₄ phosphoenolpyruvate carboxylase via calcium signal cascade. *J Plant Physiol* **218**, 206–221.
- Liu ZP, Ding YF, Wang FJ, Ye YY, Zhu C (2016). Role of salicylic acid in resistance to cadmium stress in plants. *Plant Cell Rep* **35**, 719–731.
- Mikkelsen MD, Pedas P, Schiller M, Vincze E, Mills RF, Borg S, Møller A, Schjoerring JK, Williams LE, Baekgaard L, Holm PB, Palmgren MG (2012). Barley

- HvHMA1* is a heavy metal pump involved in mobilizing organellar Zn and Cu and plays a role in metal loading into grains. *PLoS One* **7**, e49027.
- Mittler R, Vanderauwera S, Suzuki N, Miller G, Tognetti VB, Vandepoele K, Gollery M, Shulaev V, Van Breusegem F (2011). ROS signaling: the new wave? *Trends Plant Sci* **16**, 300–309.
- Miyadate H, Adachi S, Hiraizumi A, Tezuka K, Nakazawa N, Kawamoto T, Katou K, Kodama I, Sakurai K, Takahashi H, Satoh-Nagasawa N, Watanabe A, Fujimura T, Akagi H (2011). *OsHMA3*, a P1B-type of ATPase affects root-to-shoot cadmium translocation in rice by mediating efflux into vacuoles. *New Phytol* **189**, 190–199.
- Morel M, Crouzet J, Gravot A, Auroy P, Leonhardt N, Vavasseur A, Richaud P (2009). AtHMA3, a P_{1B}-ATPase allowing Cd/Zn/Co/Pb vacuolar storage in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **149**, 894–904.
- Nagajyoti PC, Lee KD, Sreekanth TVM (2010). Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environ Chem Lett* **8**, 199–216.
- Neill S, Barros R, Bright J, Desikan R, Hancock J, Harrison J, Morris P, Ribeiro D, Wilson I (2008a). Nitric oxide, stomatal closure, and abiotic stress. *J Exp Bot* **59**, 165–176.
- Neill S, Bright J, Desikan R, Hancock J, Harrison J, Wilson I (2008b). Nitric oxide evolution and perception. *J Exp Bot* **59**, 25–35.
- Nieves-Cordones M, López-Delacalle M, Ródenas R, Martínez V, Rubio F, Rivero RM (2019). Critical responses to nutrient deprivation: a comprehensive review on the role of ROS and RNS. *Environ Exp Bot* **161**, 74–85.
- Noriega G, Cruz DS, Batlle A, Tomaro M, Balestrasse K (2012). Heme oxygenase is involved in the protection exerted by jasmonic acid against cadmium stress in soybean roots. *J Plant Growth Regul* **31**, 79–89.
- Nürnberg T, Scheel D (2001). Signal transmission in the plant immune response. *Trends Plant Sci* **6**, 372–379.
- Pan CL, Lu HL, Liu JC, Yu JY, Wang Q, Li JW, Yang JJ, Hong HL, Yan CL (2020). SODs involved in the hormone mediated regulation of H₂O₂ content in *Kandelia obovata* root tissues under cadmium stress. *Environ Pollut* **256**, 113272.
- Park J, Song WY, Ko D, Eom Y, Hansen TH, Schiller M, Lee TG, Martinoia E, Lee Y (2012). The phytochelatin transporters AtABCC1 and AtABCC2 mediate tolerance to cadmium and mercury. *Plant J* **69**, 278–288.
- Perfus-Barbeoch L, Leonhardt N, Vavasseur A, Forestier C (2002). Heavy metal toxicity: cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status. *Plant J* **32**, 539–548.
- Prasad MNV (1995). Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants. *Environ Exp Bot* **35**, 525–545.
- Rajakumar S, Bhanupriya N, Ravi C, Nachiappan V (2016). Endoplasmic reticulum stress and calcium imbalance are involved in cadmium-induced lipid aberrancy in *Saccharomyces cerevisiae*. *Cell Stress Chaperones* **21**, 895–906.
- Romero-Puertas MC, Sandalio LM (2016). Nitric oxide level is self-regulating and also regulates its ROS partners. *Front Plant Sci* **7**, 316.
- Romero-Puertas MC, Terrón-Camero LC, Peláez-Vico MÁ, Olmedilla A, Sandalio LM (2019). Reactive oxygen and nitrogen species as key indicators of plant responses to Cd stress. *Environ Exp Bot* **161**, 107–119.
- Rushton PJ, Somssich IE, Ringler P, Shen QJ (2010). WRKY transcription factors. *Trends Plant Sci* **15**, 247–258.
- Sami F, Faizan M, Faraz A, Siddiqui H, Yusuf M, Hayat S (2018). Nitric oxide-mediated integrative alterations in plant metabolism to confer abiotic stress tolerance, NO crosstalk with phytohormones and NO-mediated post translational modifications in modulating diverse plant stress. *Nitric Oxide* **73**, 22–38.
- Sanità di Toppi L, Gabbriellini R (1999). Response to cadmium in higher plants. *Environ Exp Bot* **41**, 105–130.
- Shahid MA, Balal RM, Khan N, Zotarelli L, Liu GD, Sarkhosh A, Fernández-Zapata JC, Nicolás JJM, Garcia-Sanchez F (2019). Selenium impedes cadmium and arsenic toxicity in potato by modulating carbohydrate and nitrogen metabolism. *Ecotoxicol Environ Saf* **180**, 588–599.
- Shim D, Hwang JU, Lee J, Lee S, Choi Y, An G, Martinoia E, Lee Y (2009). Orthologs of the class A4 heat shock transcription factor HsfA4a confer cadmium tolerance in wheat and rice. *Plant Cell* **21**, 4031–4043.
- Snedden WA, Fromm H (1998). Calmodulin, calmodulin-related proteins and plant responses to the environment. *Trends Plant Sci* **3**, 299–304.
- Snedden WA, Fromm H (2001). Calmodulin as a versatile calcium signal transducer in plants. *New Phytol* **151**, 35–66.
- Sofo A, Vitti A, Nuzzaci M, Tataranni G, Scopa A, Vangronsveld J, Remans T, Falasca G, Altamura MM, Degola F, Sanità di Toppi L (2013). Correlation between

- hormonal homeostasis and morphogenic responses in *Arabidopsis thaliana* seedlings growing in a Cd/Cu/Zn multi-pollution context. *Physiol Plant* **149**, 487–498.
- Song G, Yuan SX, Wen XH, Xie ZN, Lou LQ, Hu BY, Cai QS, Xu B** (2018). Transcriptome analysis of Cd-treated switchgrass root revealed novel transcripts and the importance of HSF/HSP network in switchgrass Cd tolerance. *Plant Cell Rep* **37**, 1485–1497.
- Song JY, Finnegan PM, Liu WH, Li X, Yong JWH, Xu JT, Zhang Q, Wen YX, Qin KX, Guo JZ, Li T, Zhao C, Zhang Y** (2019). Mechanisms underlying enhanced Cd translocation and tolerance in roots of *Populus euramericana* in response to nitrogen fertilization. *Plant Sci* **287**, 110206.
- Stroiński A, Chadzinikolau T, Giżewska K, Zielezińska M** (2010). ABA or cadmium induced phytochelatin synthesis in potato tubers. *Biol Plant* **54**, 117–120.
- Talukdar D** (2012). Exogenous calcium alleviates the impact of cadmium-induced oxidative stress in *Lens culinaris* Medic. Seedlings through modulation of antioxidant enzyme activities. *J Crop Sci Biotechnol* **15**, 325–334.
- Tamás L, Bočová B, Huttová J, Liptáková L, Mistřík I, Valentovičová K, Zelinová V** (2012). Impact of the auxin signaling inhibitor p-chlorophenoxyisobutyric acid on short-term Cd-induced hydrogen peroxide production and growth response in barley root tip. *J Plant Physiol* **169**, 1375–1381.
- Tamás L, Dudíková J, Ďurčková K, Halušková LU, Huttová J, Mistřík I, Ollé M** (2008). Alterations of the gene expression, lipid peroxidation, proline and thiol content along the barley root exposed to cadmium. *J Plant Physiol* **165**, 1193–1203.
- Ueno D, Milner MJ, Yamaji N, Yokosho K, Koyama E, Zambrano MC, Kaskie M, Ebbs S, Kochian LV, Ma JF** (2011). Elevated expression of *TcHMA3* plays a key role in the extreme Cd tolerance in a Cd-hyperaccumulating ecotype of *Thlaspi caerulescens*. *Plant J* **66**, 852–862.
- Ülker B, Somssich IE** (2004). WRKY transcription factors: from DNA binding towards biological function. *Curr Opin Plant Biol* **7**, 491–498.
- UNEP** (2008). Final review of scientific information on cadmium. <https://www.unep.org/resources/report/final-review-scientific-information-cadmium>.
- Vaculík M, Pavlovic A, Lux A** (2015). Silicon alleviates cadmium toxicity by enhanced photosynthetic rate and modified bundle sheath's cell chloroplasts ultrastructure in maize. *Ecotoxicol Environ Saf* **120**, 66–73.
- Verma S, Dubey RS** (2001). Effect of cadmium on soluble sugars and enzymes of their metabolism in rice. *Biol Plant* **44**, 117–123.
- Wang H, Chen WY, Sinumvayabo N, Li YF, Han ZX, Tian J, Ma Q, Pan ZZ, Geng ZJ, Yang SQ, Kang MM, Rahman SU, Yang GJ, Zhang Y** (2020). Phosphorus deficiency induces root proliferation and Cd absorption but inhibits Cd tolerance and Cd translocation in roots of *Populus × euramericana*. *Ecotoxicol Environ Saf* **204**, 111148.
- Wang P, Deng XJ, Huang Y, Fang XL, Zhang J, Wan HB, Yang CY** (2016). Root morphological responses of five soybean (*Glycine max* (L.) Merr) cultivars to cadmium stress at young seedlings. *Environ Sci Pollut Res Int* **23**, 1860–1872.
- Wang Y, Wang C, Liu YJ, Yu KF, Zhou YH** (2018). *GmHMA3* sequesters Cd to the root endoplasmic reticulum to limit translocation to the stems in soybean. *Plant Sci* **270**, 23–29.
- Wu C** (1995). Heat shock transcription factors: structure and regulation. *Annu Rev Cell Dev Biol* **11**, 441–469.
- Wu Q, Zhu XF, Zhao XS, Shen RF** (2020). Potassium affects cadmium resistance in *Arabidopsis* through facilitating root cell wall Cd retention in a nitric oxide dependent manner. *Environ Exp Bot* **178**, 104175.
- Wu X, Chen JH, Yue XM, Wei XN, Zou JW, Chen YH, Su NN, Cui J** (2019). The zinc-regulated protein (ZIP) family genes and glutathione S-transferase (GST) family genes play roles in Cd resistance and accumulation of pak choi (*Brassica campestris* ssp. *chinensis*). *Ecotoxicol Environ Saf* **183**, 109571.
- Xu H, Xu WZ, Xi HM, Ma WW, He ZY, Ma M** (2013). The ER luminal binding protein (BiP) alleviates Cd²⁺-induced programmed cell death through endoplasmic reticulum stress-cell death signaling pathway in tobacco cells. *J Plant Physiol* **170**, 1434–1475.
- Xu L, Wang Y, Zhang F, Tang MJ, Chen YL, Wang J, Karanja BK, Luo XB, Zhang W, Liu LW** (2017). Dissecting root proteome changes reveals new insight into cadmium stress response in radish (*Raphanus sativus* L.). *Plant Cell Physiol* **58**, 1901–1913.
- Xu L, Zhang F, Tang MJ, Wang Y, Dong JH, Ying JL, Chen YL, Hu B, Li C, Liu LW** (2020). Melatonin confers cadmium tolerance by modulating critical heavy metal chelators and transporters in radish plants. *J Pineal Res* **69**, e12659.
- Yadav SK** (2010). Heavy metals toxicity in plants: an over-

- view on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. *S Afr J Bot* **76**, 167–179.
- Yamaji N, Xia JX, Mitani-Ueno N, Yokosho K, Feng MJ** (2013). Preferential delivery of zinc to developing tissues in rice is mediated by P-type heavy metal ATPase OsHMA2. *Plant Physiol* **162**, 927–939.
- Yang T, Poovaiah BW** (2002). Hydrogen peroxide homeostasis: activation of plant catalase by calcium/calmodulin. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 4097–4102.
- Yuan LY, Yang SG, Liu BX, Zhang M, Wu KQ** (2012). Molecular characterization of a rice metal tolerance protein, OsMTP1. *Plant Cell Rep* **31**, 67–79.
- Zawoznik MS, Groppa MD, Tomaro ML, Benavides MP** (2007). Endogenous salicylic acid potentiates cadmium-induced oxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci* **173**, 190–197.
- Zhang J, Zhang M, Song HY, Zhao JQ, Shabala S, Tian SK, Yang XE** (2020a). A novel plasma membrane-based NRAMP transporter contributes to Cd and Zn hyperaccumulation in *Sedum alfredii* Hance. *Environ Exp Bot* **176**, 104121.
- Zhang LY, Zhang HY, Guo W, Tian YL, Chen ZS, Wei XF** (2011). Photosynthetic responses of energy plant maize under cadmium contamination stress. *Adv Mat Res* **356-360**, 283–286.
- Zhang P, Wang RL, Ju Q, Li WQ, Tran LSP, Xu J** (2019a). The R2R3-MYB transcription factor MYB49 regulates cadmium accumulation. *Plant Physiol* **180**, 529–542.
- Zhang SM, Yang C, Chen MM, Chen J, Pan YH, Chen YL, Rahman SU, Fan JF, Zhang Y** (2019b). Influence of nitrogen availability on Cd accumulation and acclimation strategy of *Populus* leaves under Cd exposure. *Ecotoxicol Environ Saf* **180**, 439–448.
- Zhang WW, Yue SQ, Song JF, Xun M, Han MY, Yang HQ** (2020b). *MhNRAMP1* from *Malus hupehensis* exacerbates cell death by accelerating Cd uptake in tobacco and apple calli. *Front Plant Sci* **11**, 957.
- Zhao SY, Ma QF, Xu X, Li GZ, Hao L** (2016). Tomato jasmonic acid-deficient mutant *spr2* seedling response to cadmium stress. *J Plant Growth Regul* **35**, 603–610.
- Zhou M, Zheng SG, Liu R, Lu J, Lu L, Zhang CH, Liu ZH, Luo CP, Zhang L, Yant L, Wu Y** (2019). Genome-wide identification, phylogenetic and expression analysis of the heat shock transcription factor family in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genomics* **20**, 505.

Research Advances in Plant Physiological and Biochemical Mechanisms in Response to Cadmium Stress

Tingting An^{1, 2, 3}, Di Huang^{1, 2, 3}, Hao Wang^{1, 2}, Yi Zhang³, Yinglong Chen^{1, 2, 4*}

¹State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; ²Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China; ³College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; ⁴Institute of Agriculture, and School of Agriculture and Environment, the University of Western Australia, Perth 6009, Australia

Abstract Cadmium (Cd) is one of the widely distributed and polluted heavy metals. With serious toxicity, Cd not only affects the growth and development of plants, but also endangers human health. This review summarizes recent research advances and underlying mechanisms of physiological and biochemical responses to Cd stress in plants. We also review and discuss plant responses in photosynthetic systems, reactive oxygen species and reactive nitrogen species, antioxidant defense systems, hormones, calcium signals, and their underpinning proteomics and genomics mechanisms. We aim to form a theoretical basis for future research on understanding the physiological and biochemical mechanisms of plant responses to Cd stress.

Key words cadmium, plant, physiological and biochemical characteristics, stress, mechanism

An TT, Huang D, Wang H, Zhang Y, Chen YL (2021). Research advances in plant physiological and biochemical mechanisms in response to cadmium stress. *Chin Bull Bot* **56**, 347–362.

* Author for correspondence. E-mail: yinglong.chen@uwa.edu.au

(责任编辑: 孙冬花)