

· 研究报告 ·

硒和碲对缓解糜子镉毒害及减少籽粒镉积累的调控效应

刘佳佳, 张大众, 张渊博, 张楚楚, 周佳玥, 熊亚红, 卓振生, 饶煜健, 冯佰利*

西北农林科技大学农学院/旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要 提高糜子(*Panicum miliaceum*)镉耐受性与低积累能力对镉污染地区糜子的安全生产具有重要意义。该研究以镉耐受和镉敏感糜子品种为材料, 通过苗期水培和全生育期盆栽试验, 分析不同形态硒和四价碲对镉胁迫下糜子生长、根系形态、镉吸收转运和籽粒矿质营养含量的影响。结果表明, 外源添加硒和碲能缓解镉毒害, 其中有机硒缓解效果较好。与单独镉处理相比, 硒和碲能够促进根系直径增加并抑制镉吸收, 最高可使根系镉含量降低33%。此外, 硒和碲能够增加细胞壁和液泡中镉的占比, 提高镉耐受性。叶面喷施硒提高了糜子籽粒中锌、锰和钼等矿质营养元素含量。无机四价碲能更有效地抑制镉从营养器官向籽粒的转运, 在5 mg·kg⁻¹镉处理下, 可使镉敏感和镉耐受品种籽粒镉含量分别降低11.3%和20.3%。综上, 外源添加硒能够显著提高糜子镉耐受性并减少籽粒镉积累。研究结果可为镉污染地区糜子的安全生产提供参考。

关键词 糜子, 镉, 硒, 碲, 耐受性

刘佳佳, 张大众, 张渊博, 张楚楚, 周佳玥, 熊亚红, 卓振生, 饶煜健, 冯佰利 (2023). 硒和碲对缓解糜子镉毒害及减少籽粒镉积累的调控效应. 植物学报 58, 62–76.

土壤重金属污染是世界性环境问题, 其中镉(Cd)是毒性大、迁移性强且易被植物吸收的重金属。Cd会刺激线粒体电子传递链中活性氧的产生, 还通过破坏叶绿体间接促进活性氧的产生, 从而诱发植物的氧化胁迫, 抑制呼吸作用和光合作用, 导致植物生长发育受阻, 甚至死亡(Jia et al., 2016; Haider et al., 2021; 安婷婷等, 2021)。研究表明, 即使较低浓度Cd胁迫也会对作物的产量和品质产生负面影响(Liu et al., 2020; Lu et al., 2021)。此外, Cd易通过食物链进入人体, 严重威胁食品安全和人类健康(Zhu et al., 2018)。据统计, 我国重金属污染(主要是Cd和砷)耕地面积超过2×10⁷ hm², 每年造成粮食减产达1×10⁷ t, 重金属污染粮食达1.2×10⁷ t, 造成农业损失至少200亿元(龚继明, 2014)。我国重金属空间分布特征差异明显, 南方农田土壤重金属含量高于北方。除福建、广东和海南等南方省份外, 陕西、内蒙古、甘肃和山西等北方省份的Cd富集程度也较高, 分别为背景值的3.34、2.68、1.84和1.41倍。其中陕西省农田土壤Cd含量为0.314 mg·kg⁻¹, 超出了全国平均值与土壤

环境质量标准, 居全国第五(陈文轩等, 2020)。这可能与这些地区分布较多的矿区有关(陈建信等, 2018; 赵晓光等, 2019)。Cd污染加剧了耕地非粮化, 但目前对北方干旱半干旱地区Cd污染问题重视不足。

糜子(*Panicum miliaceum*)是C₄高光效作物, 生育期短, 适播期长, 具有极强的非生物胁迫抗性, 是抗逆先锋作物和智慧作物(Habiyaremye et al., 2017; Mabhaudhi et al., 2019; Zou et al., 2019; Muthamilarasan and Prasad, 2021)。作为起源于中国的古老作物, 糜子种质资源丰富(Lu et al., 2009; Zhang et al., 2019b), 是我国北方旱区的重要粮食作物。因此, 在应对陕、甘和晋等地区Cd污染方面, 糜子比其它作物更具优势。我们前期对288份糜子核心种质资源Cd耐受和积累能力的研究表明, 糜子是Cd污染土壤修复和安全利用的潜力作物(Liu et al., 2021)。因此, 积极探索有效减少糜子Cd毒害和籽粒Cd积累的农艺措施, 可为糜子安全生产提供重要保障。

目前, 降低作物中重金属积累的策略主要包括培育低积累的作物品种、降低土壤重金属植物利用率、

收稿日期: 2022-07-29; 接受日期: 2022-11-15

基金项目: 陕西省小杂粮产业技术体系建设(No.NYKJ-2021-YL(XN)40)和省级大学生创新创业训练计划(No.S202110712332)

* 通讯作者。E-mail: fengbaili@nwfafu.edu.cn

植物激素调控以及水肥管理等(Farooq et al., 2016; Zhang et al., 2019a, 2019c; Cheng et al., 2020; Wang et al., 2021)。其中, 外源添加环境友好型物质在控制农田重金属上的应用受到越来越多的关注(Huang et al., 2021; Zhang et al., 2022a)。硫族元素硫(S)和硒(Se)分别作为植物的第四大营养元素和有益元素, 在缓解作物Cd胁迫中发挥重要作用。S主要通过促进水稻(*Oryza sativa*)根系铁膜的形和厌氧条件下降低土壤活跃态Cd的比例来减少植物对Cd的吸收(Zhang et al., 2019a; Zandi et al., 2020)。S缓解Cd胁迫的适宜剂量大于Se(Zhang et al., 2022a)。Se是对植物有益且人体必需的营养元素, 通过调节植物抗氧化系统、根系形态、提高细胞壁中果胶和半纤维素2含量以及调节转运蛋白的表达来减轻Cd毒害并抑制Cd的吸收和转运(Lin et al., 2012; Zhao et al., 2019b; Zhu et al., 2020; Huang et al., 2021)。作为S和Se的同族元素, 碲(Te)与S和Se共享代谢途径(Anan et al., 2013)。尽管对Te的生物学和毒理学影响知之甚少, 但推测其与S和Se有相似性(Berenguel et al., 2018)。研究表明, Se和Te在提高小麦(*Triticum aestivum*) Cd耐受性和安全生产中发挥重要作用(Zhang et al., 2022a)。对水稻(Huang et al., 2017; Liu et al., 2020)、小麦(Zhang et al., 2022a)和油菜(*Brassica napus*) (Zhao et al., 2019b)的研究表明, Se对Cd毒害的调控效果受Se和Cd的剂量、Se的添加类型以及植物种类等多种因素的影响。然而, Se和Te对糜子Cd毒害的缓解效果和作用机制尚不清楚。

本研究以Cd耐受和Cd敏感糜子品种为材料, 通过苗期水培和全生育期盆栽试验探究不同形态Se和Te对Cd胁迫下糜子生长、根系形态、生理指标、Cd吸收转运和亚细胞分布特性及籽粒矿质营养元素含量的影响, 为阐明Se和Te缓解糜子Cd胁迫的作用机制奠定基础, 并为进一步提高糜子Cd耐受能力和安全生产水平提供依据。

1 材料与方

1.1 供试材料

供试材料为糜子(*Panicum miliaceum* L.) Cd敏感品种NM6 (VS)和Cd耐受品种4452 (VT) (Liu et al., 2021)。

1.2 苗期试验

1.2.1 试验设计

苗期试验采用水培方式于人工气候箱内培养。选饱满种子, 用0.1%氯化汞(HgCl₂)消毒10分钟, 蒸馏水冲洗3次, 吸干种子表面水分后置于铺有潮湿滤纸的培养皿中, 25°C黑暗中放置3天。将发芽的种子种植在EVA泡沫板上(孔距1.0 cm×1.0 cm), 放入装有6 L蒸馏水的塑料盆(35.0 cm×26.5 cm×16.5 cm)中培养约5天。将长势一致的幼苗移栽到PVC发泡板上(孔距2.5 cm×2.5 cm), 利用1/2营养液培养3天后改为完全培养液培养7天。营养液组成: 1 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂·4H₂O, 0.5 mmol·L⁻¹ MgSO₄·7H₂O, 0.2 mmol·L⁻¹ KH₂PO₄, 1.5 mmol·L⁻¹ KCl, 1.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂, 1 μmol·L⁻¹ H₃BO₃, 50 nmol·L⁻¹ (NH₄)₆Mo₇O₂₄, 0.5 μmol·L⁻¹ CuSO₄·5H₂O, 1 μmol·L⁻¹ ZnSO₄·7H₂O, 1 μmol·L⁻¹ MnSO₄·H₂O, 0.1 mmol·L⁻¹ FeSO₄·7H₂O, pH5.5。每7天更换1次营养液, 昼夜温度为28/22°C、光周期为16小时光照/8小时黑暗。

前期研究发现, 15 μmol·L⁻¹ Cd处理下参试品种Cd耐受指数差异最大(Liu et al., 2022), 因此设置Cd处理浓度为15 μmol·L⁻¹。Se选择缓解Cd毒害效果较好且易在籽粒中积累的无机四价硒(SeIV)和有机硒(硒代蛋氨酸, SeMet) (Wan et al., 2016; Zhang et al., 2022a), 浓度参考前人研究(Li et al., 2015; Wu et al., 2020)。共设置7个处理(表1), 重复3次, 将Cd、Se和Te添加到营养液中处理14天后取样。

1.2.2 生长参数测定

测量幼苗株高、最大根长、地上部和根系鲜重。用ScanMaker i800 Plus扫描仪扫描糜子根系。采用万深LA-S植物根系分析系统分析总根长、根表面积、根

表1 试验设计

Table 1 Experimental design

Treatment	Abbreviation
Control	CK
15 μmol·L ⁻¹ CdCl ₂	Cd
15 μmol·L ⁻¹ CdCl ₂ +5 μmol·L ⁻¹ Na ₂ SeO ₃	SeIV
15 μmol·L ⁻¹ CdCl ₂ +5 μmol·L ⁻¹ SeMet	SeMet
15 μmol·L ⁻¹ CdCl ₂ +5 μmol·L ⁻¹ Na ₂ TeO ₃	Te
15 μmol·L ⁻¹ CdCl ₂ +5 μmol·L ⁻¹ Na ₂ SeO ₃ +5 μmol·L ⁻¹ Na ₂ TeO ₃	SeIV+Te
15 μmol·L ⁻¹ CdCl ₂ +5 μmol·L ⁻¹ SeMet+5 μmol·L ⁻¹ Na ₂ TeO ₃	SeMet+Te

体积和平均直径等根系性状。

1.2.3 生理指标测定

利用检测试剂盒(索莱宝, 北京)测定糜子根系和叶片超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)、过氧化氢(H_2O_2)、丙二醛(MDA)和还原型谷胱甘肽(GSH)含量以及超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性。

1.2.4 Cd含量和亚细胞分布测定

将幼苗根部在 $20\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ Na}_2\text{-EDTA}$ 溶液中浸泡15分钟, 用蒸馏水冲洗3次以去除表面吸附的Cd。将根系和地上部分解后加入硝酸和过氧化氢(3:1, v/v), 利用石墨消解仪(海能SH220N, 中国)消解, 利用原子吸收光谱仪(日立Z-2000, 日本)测定Cd含量。将根系和叶片研磨, 采用逐步离心法提取细胞壁组分(F_{CW})、细胞器组分(F_{CO})和可溶性组分(F_S), 然后消解并测定各组分Cd含量。亚细胞组分提取参考董萌等(2013)的方法并稍作修改, 称取1.0 g样品, 用10 mL预冷的提取液充分研磨成匀浆(提取液组成: $0.25\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 蔗糖, $50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ Tris-HCl}$ (pH7.5), $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 二硫赤藓糖醇), 匀浆用尼龙布过滤并用去离子水洗涤残渣, 将滤液和洗涤液混匀, 在 $800\times g$ 下离心0.5小时, 所得沉淀及过滤得到的残渣即是细胞壁部分; 取上清液在 $20\ 000\times g$ 下离心45分钟, 所得沉淀和上清液分别为细胞器组分和可溶性组分。

1.3 全生育期试验

1.3.1 试验设计

全生育期试验采用盆栽方式于玻璃温室内进行, 土壤制备参考Zhang等(2022a)的方法。依据陕西榆林土壤Cd含量($0.33\text{--}51.67\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) (袁文淼, 2015), 设置4种土壤Cd浓度, 即0、5、50和 $100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。设置5种Se处理, 即0 (CK)、 $15\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{ Na}_2\text{SeO}_3$ (SeIV15)、 $30\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{ Na}_2\text{SeO}_3$ (SeIV30)、 $15\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 硒代蛋氨酸 (SeMet15)和 $30\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 硒代蛋氨酸 (SeMet30), 分别于糜子苗期、拔节期和灌浆期喷施。共种植120盆(2品种 \times 4个土壤Cd浓度 \times 5个Se处理 \times 3个重复), 于成熟期取样。

1.3.2 不同器官Cd含量测定

将糜子成熟期植株按根、茎、叶、鞘、穗轴和籽粒分

解后烘干并磨粉, 测定各器官Cd含量。采用电感耦合等离子质谱仪(ICP-MS, 赛默飞世尔, 美国)测定籽粒中铜(Cu)、铁(Fe)、锌(Zn)、镁(Mg)、钙(Ca)、锰(Mn)、钼(Mo)和硒(Se)含量。

1.4 数据处理

利用Excel软件整理数据和作图, 图中数据为平均值 \pm 标准差。热图用TBtools软件(<https://github.com/CJ-Chen/TBtools/releases>)绘制。利用SPSS 20.0软件进行统计分析, 采用单因素方差分析和Duncan多重极差检验($P<0.05$)。Cd耐受指数(tolerance index)和转运系数(translocation factor)参考Zhang等(2022a)的方法进行计算, 计算公式如下:

$$\text{Cd耐受指数}(\%) = \frac{1}{4} \times \left(\frac{\text{株高}_{\text{处理}}}{\text{株高}_{\text{对照}}} + \frac{\text{根长}_{\text{处理}}}{\text{根长}_{\text{对照}}} + \frac{\text{地上部鲜重}_{\text{处理}}}{\text{地上部鲜重}_{\text{对照}}} + \frac{\text{根系鲜重}_{\text{处理}}}{\text{根系鲜重}_{\text{对照}}} \right) \times 100\% \quad (1)$$

$$\text{Cd转运系数}(\%) = \frac{\text{地上部Cd含量}}{\text{根系Cd含量}} \times 100\% \quad (2)$$

2 结果与讨论

2.1 Se和Te缓解Cd对糜子生长的抑制

与对照相比, Cd处理显著抑制了糜子幼苗的生长(图1A), 导致Cd敏感和Cd耐受品种株高分别降低32.6%和27.0%, 最大根长分别降低16.5%和15.0% (图1B), 地上部鲜重分别降低41.6%和33.3%, 根系鲜重分别降低30.2%和25.0% (图1C)。添加Se和Te均有效缓解了Cd对糜子生长的抑制; 与单独Cd处理相比, 添加Se和Te使Cd敏感和Cd耐受品种的Cd耐受指数分别从59.2%和65.7%提高到80.5%–92.9%和74.2%–89.1%。从耐受指数来看, SeMet对糜子Cd毒害的缓解效果最佳, 其次是SeIV和Te, 而Se和Te的联合应用则会降低缓解效果; Se和Te对Cd敏感品种的缓解效果更好(图1D)。

2.2 Se和Te对Cd胁迫下糜子根系形态的影响

Cd、SeIV、SeMet和Te的添加均会对糜子的根系形态产生显著影响(图2A, B)。与对照相比, Cd胁迫导致Cd敏感和Cd耐受品种的总根长(图2C)、表面积(图

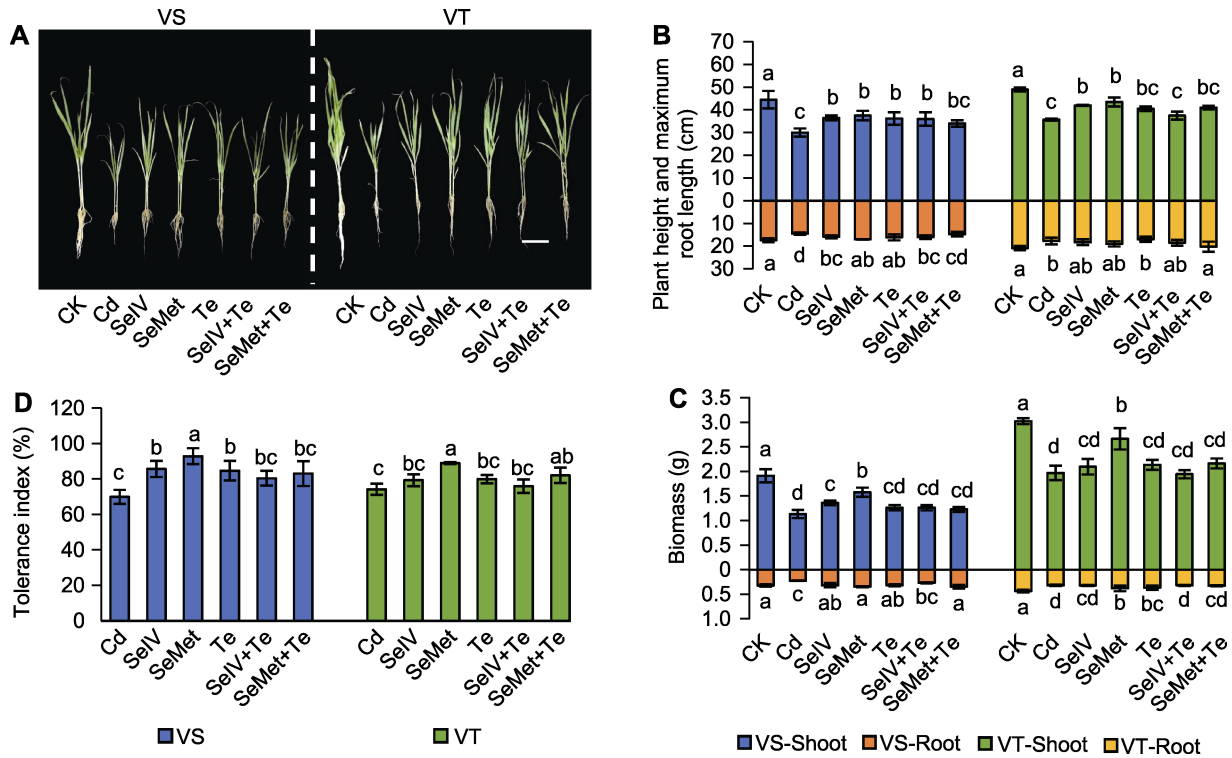


图1 Se和Te对Cd胁迫下Cd敏感(VS)和Cd耐受(VT)糜子品种生长参数的影响 (A) 生长情况(bar=10 cm); (B) 株高和最大根长; (C) 地上部和根系生物量; (D) Cd耐受指数。CK、Cd、SeIV、SeMet、Te、SeIV+Te和SeMet+Te同表1。不同小写字母表示各处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 1 Effects of Se and Te on growth parameters of Cd-sensitive (VS) and Cd-tolerant (VT) broomcorn millet varieties under Cd stress (A) Growth (bar=10 cm); (B) Plant height and maximum root length; (C) Shoot and root biomass; (D) Cd tolerance index. CK, Cd, SeIV, SeMet, Te, SeIV+Te, and SeMet+Te are the same as shown in Table 1. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$).

2D)和体积(图2E)分别下降了67.2%和54.1%、56.7%和52.3%及41%和43.8%，根直径则分别增加了42.5%和18.0% (图2F)。Se和Te的添加缓解了Cd对根系生长的抑制。整体而言，SeMet的缓解效果最好，SeMet+Te的缓解效果最差。与单独Cd处理相比，添加SeMet分别使Cd敏感和Cd耐受品种的总根长(图2C)及根系表面积(图2D)、体积(图2E)和直径(图2F)增加了35.4%和24.9%、84.1%和25.3%、49.4%和34.2%及54.0%和6.9%。

2.3 Se和Te对Cd胁迫下糜子生理指标的影响

Cd胁迫导致糜子地上部活性氧(O_2^- 和 H_2O_2)含量显著增加(图3A, B)。与单独Cd处理相比，Se和Te的添加显著增加地上部 O_2^- 含量(图3A)，并显著降低了Cd敏感品种根部和Cd耐受品种的 H_2O_2 含量(图3B)。Cd胁迫

迫使糜子体内GSH含量升高，Se和Te的添加进一步提高了GSH含量，与单独Cd处理相比，添加SeIV导致Cd敏感品种根部和Cd耐受品种地上部GSH含量显著升高，增幅分别为70.4%和130.6% (图3C)。Cd胁迫导致糜子SOD活性升高，而Se和Te添加导致地上部SOD活性降低，根部SOD活性升高(图3D)。与单独Cd处理相比，SeMet的添加显著增强了地上部POD活性(图3E)。Cd胁迫导致糜子体内MDA含量增加，与单独Cd处理相比，Se和Te的添加使MDA含量降低，而SeMet+Te处理则导致MDA含量显著升高(图3F)。

2.4 Se和Te对糜子Cd吸收及亚细胞分布的影响

与单独Cd处理相比，Se和Te的添加抑制了糜子对Cd的吸收，显著降低了两品种根部Cd含量，除SeMet外，Se和Te分别添加与同时添加均导致Cd敏感品种

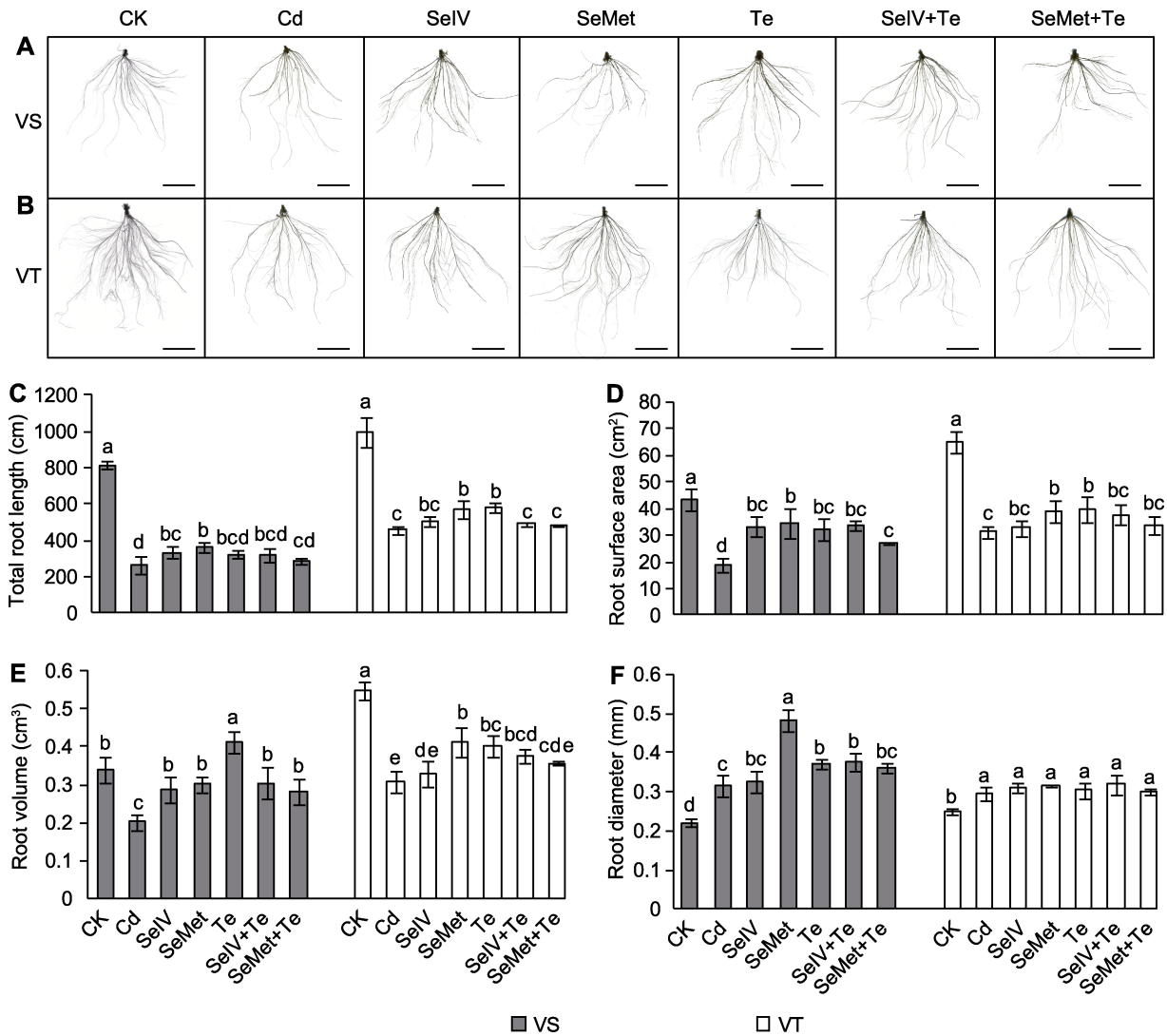


图2 Se和Te对Cd胁迫下Cd敏感(VS)和Cd耐受(VT)糜子品种根系性状的影响
(A) Cd敏感品种(VS)根系扫描图(bars=5 cm); **(B)** Cd耐受品种(VT)根系扫描图(bars=5 cm); **(C)** 总根长; **(D)** 根系表面积; **(E)** 根系体积; **(F)** 根系直径。CK、Cd、SeIV、SeMet、Te、SeIV+Te和SeMet+Te同表1。不同小写字母表示各处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 2 Effects of Se and Te on root traits of Cd-sensitive (VS) and Cd-tolerant (VT) broomcorn millet varieties under Cd stress

(A) Root scanned picture of Cd-sensitive variety (VS) (bars=5 cm); **(B)** Root scanned picture of Cd-tolerant variety (VT) (bars=5 cm); **(C)** Total root length; **(D)** Root surface area; **(E)** Root volume; **(F)** Root diameter. CK, Cd, SeIV, SeMet, Te, SeIV+Te, and SeMet+Te are the same as shown in Table 1. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$).

根部Cd含量下降20%以上, 其中Te的添加使根部Cd含量降低最多(为33.3%); SeMet、Te和SeIV+Te处理也使Cd耐受品种根部Cd含量降低20%以上(图4A)。此外, Se处理显著降低了Cd敏感品种地上部Cd含量(图4A)。与单独Cd处理相比, Se和Te处理显著提高了Cd转运系数, 其中Te处理使Cd敏感和Cd耐受品种转运系数分别提高53.2%和32.2% (图4B)。整体而言,

与单独Cd处理相比, Se和Te的添加提高了糜子细胞质组分(Fs) Cd占比, 降低了细胞器组分(Fco)和细胞壁组分(Fcw) Cd的比例(图4C)。

2.5 成熟期糜子各器官Cd含量

图5显示, 糜子根系Cd含量最高, 其次是鞘, 籽粒Cd含量最低。糜子中Cd含量随土壤Cd浓度增加而增加,

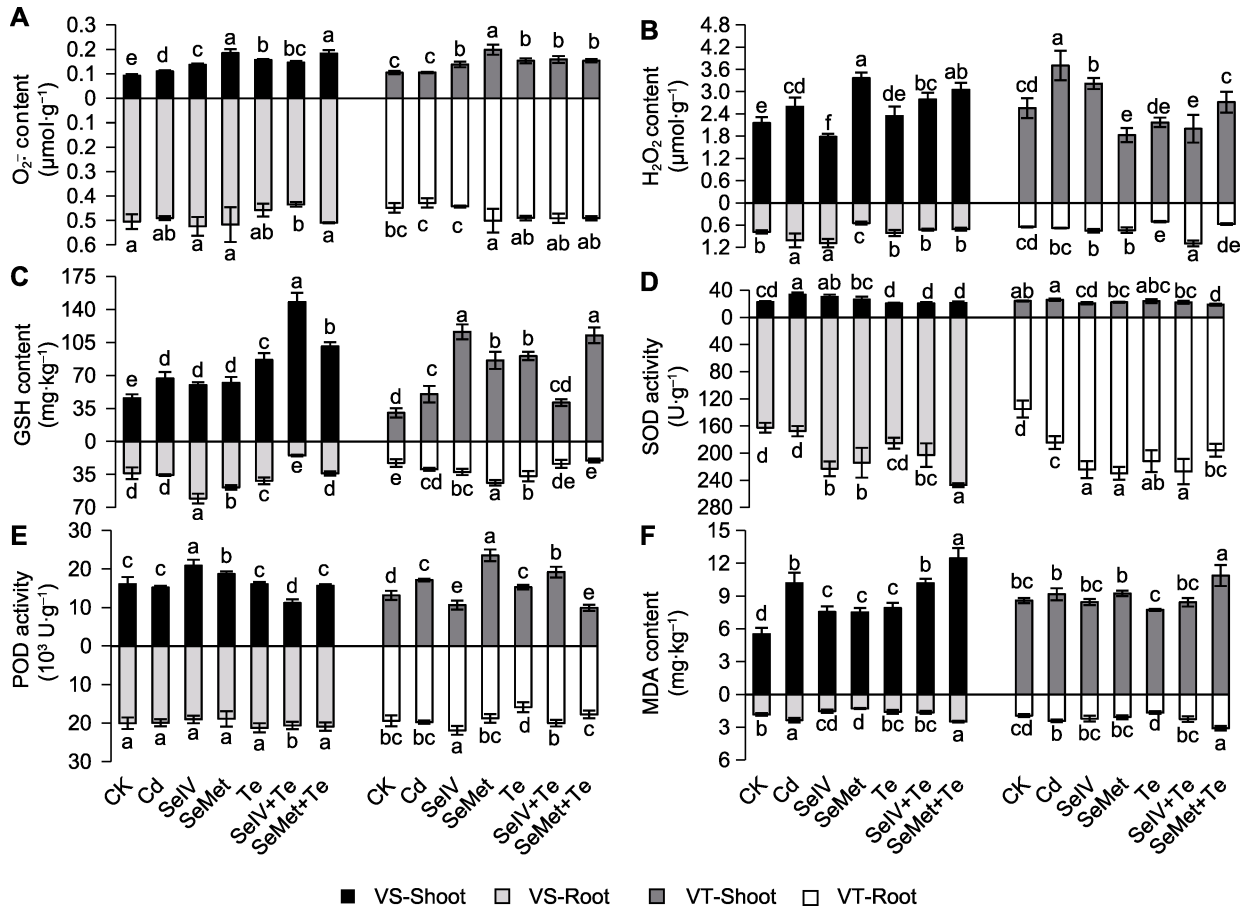


图3 Se和Te对Cd胁迫下Cd敏感(VS)和Cd耐受(VT)糜子品种生理指标的影响
(A) 超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)含量; **(B)** 过氧化氢(H_2O_2)含量; **(C)** 还原型谷胱甘肽(GSH)含量; **(D)** 超氧化物歧化酶(SOD)活性; **(E)** 过氧化物酶(POD)活性; **(F)** 丙二醛(MDA)含量。CK、Cd、SeIV、SeMet、Te、SeIV+Te和SeMet+Te含义同表1。不同小写字母表示各处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 3 Effects of Se and Te on physiological indexes of Cd-sensitive (VS) and Cd-tolerant (VT) broomcorn millet varieties under Cd stress
(A) Superoxide anion ($O_2^{\cdot-}$) content; **(B)** Hydrogen peroxide (H_2O_2) content; **(C)** Reduced glutathione (GSH) content; **(D)** Superoxide dismutase (SOD) activity; **(E)** Peroxidase (POD) activity; **(F)** Malondialdehyde (MDA) content. CK, Cd, SeIV, SeMet, Te, SeIV+Te, and SeMet+Te are the same as shown in Table 1. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$).

但籽粒中Cd增加幅度小于营养器官。与 $5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ Cd处理相比, $100 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ Cd处理下Cd敏感和Cd耐受品种根中Cd含量分别增加了1.4倍和3.0倍, 叶片中分别增加了1.8倍和5.9倍, 而籽粒中分别只增加了26.7%和79.2%。低浓度Cd ($5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)处理下, 喷施SeIV和SeMet能显著降低糜子各器官Cd含量。30 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ SeIV能有效降低籽粒中Cd含量, $5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ Cd处理使Cd敏感和Cd耐受品种籽粒中的Cd含量分别降低了11.3%和20.8%。

2.6 根到地上部器官及各器官到籽粒的Cd转运系数

整体而言, Cd从根系到地上部各器官的转运系数随着土壤Cd浓度的增加而降低, 根系到鞘的转运系数最高, 而根系到籽粒的转运系数最低。喷施SeIV和SeMet降低了Cd敏感品种根系到地上部器官的Cd转运系数, 但5和50 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ Cd处理下Cd耐受品种的Cd转运系数升高。与单独Cd处理相比, 喷施SeIV和SeMet能够降低营养器官到籽粒的Cd转运系数, 其中30 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ SeIV处理降低了两品种在所有浓度Cd

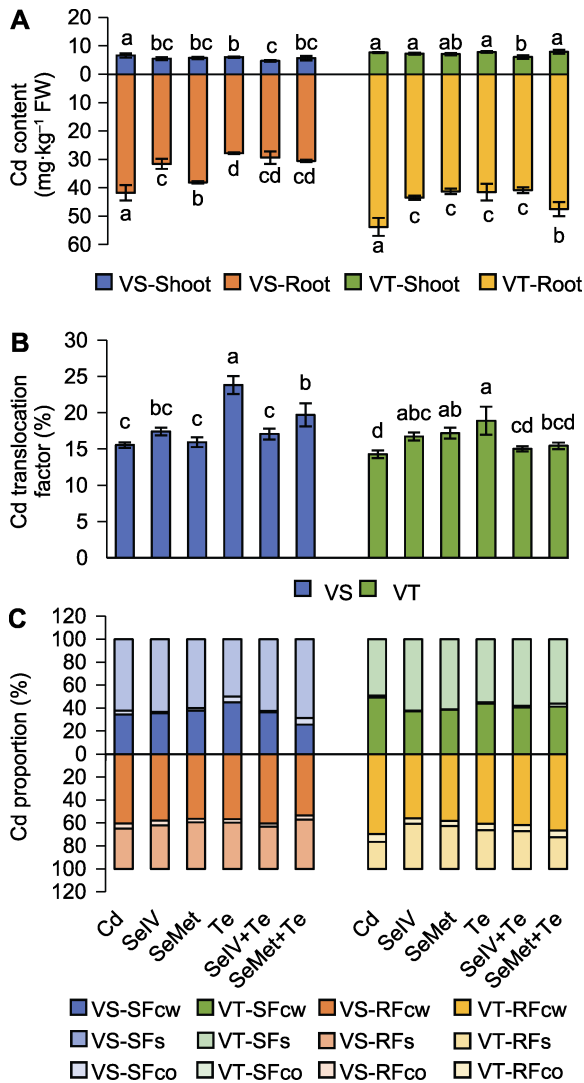


图4 Se和Te对Cd胁迫下Cd敏感(VS)和Cd耐受(VT)糜子品种幼苗Cd吸收转运和亚细胞分布的影响
(A) Cd含量; (B) Cd转运系数; (C) 地上部(S)和根部(R)细胞壁组分(Fcw)、细胞器组分(Fco)和细胞质组分(Fs) Cd占比。CK、Cd、SeIV、SeMet、Te、SeIV+Te和SeMet+Te含义同表1。不同小写字母表示各处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 4 Effects of Se and Te on Cd uptake and translocation and Cd subcellular distribution in seedlings of Cd-sensitive (VS) and Cd-tolerant (VT) broomcorn millet varieties under Cd stress

(A) Cd content; (B) Cd translocation factor; (C) Cd percentage in cell wall fraction (Fcw), organelle fraction (Fco) and solubility fraction (Fs) of shoot (S) and root (R). CK, Cd, SeIV, SeMet, Te, SeIV+Te, and SeMet+Te are the same as shown in Table 1. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$).

处理下营养器官(除穗轴)到籽粒的Cd转运系数(图6)。

2.7 籽粒中Se和其它矿质营养元素的含量

糜子籽粒Ca (图7A)、Mg (图7B)和Fe (图7C)含量较高,且受Cd胁迫的影响较小,喷施SeIV和SeMet提高了籽粒Ca含量,但未引起Mg和Fe含量的显著变化。Cd胁迫导致籽粒中Zn (图7D)和Mn (图7E)含量降低,喷施SeIV和SeMet可不同程度地提高籽粒中Zn和Mn的含量。Cd胁迫对籽粒中Cu (图7F)和Mo (图7G)含量影响较小,喷施SeIV和SeMet显著提高了籽粒中Mo的含量。喷施SeIV和SeMet显著提高了糜子籽粒中Se的含量,且随喷施浓度的增加Se含量增高,但受Cd胁迫影响不显著。SeMet处理下籽粒中Se含量基本分布在5–6 mg·kg⁻¹,显著高于SeIV处理下的2–3 mg·kg⁻¹ (图7H)。

2.8 讨论

2.8.1 Se和Te缓解Cd胁迫对糜子生长的抑制并改变其根系形态

本研究发现,Cd胁迫抑制糜子的生长,外源Se和Te增加了Cd胁迫下糜子苗期的株高、根长和生物量。前人研究也发现,适当剂量的Se可通过调节物质代谢、平衡必需元素、诱导抗氧化系统以及修复受损细胞等减轻重金属毒害(Feng et al., 2021),这可能是Se和Te促进Cd胁迫下糜子生长的原因之一。从苗期看,Se和Te的缓解效果表现为SeMet>SeIV≈Te>SeMet+Te>SeIV+Te, SeMet缓解效果好于SeIV和Te,可能是由于SeMet能更快地被同化利用并向地上部运输,从而更快地响应Cd胁迫(Li et al., 2008; 邓坤, 2015)。Se和Te的添加对地上部的缓解效果甚微,可能是由于Se和Te的添加使植物螯合素(PCs)等巯基化合物合成增加,促进Cd向地上部转运(Mendoza-Cózatl et al., 2008; Li et al., 2019)。Se和Te的联合应用导致Cd毒害的缓解效果降低,可能是由于Se的作用具有两面性,而Se和Te功能相似,低浓度Se对植物有益,高浓度则会产生毒害(Wang et al., 2012)。Cd胁迫导致作物根系变短、变粗、弯曲,侧根减少(Qin et al., 2018)。本研究中,Cd胁迫降低了糜子总根长、根表面积和根体积,而增加了根系直径。通过抑制根伸长并增加根直径来减少对重金属的吸收和转运是植物应对重金属胁迫的策略之一(Feng et al., 2021; Zhang et al., 2022b)。本研究中,SeIV、SeMet

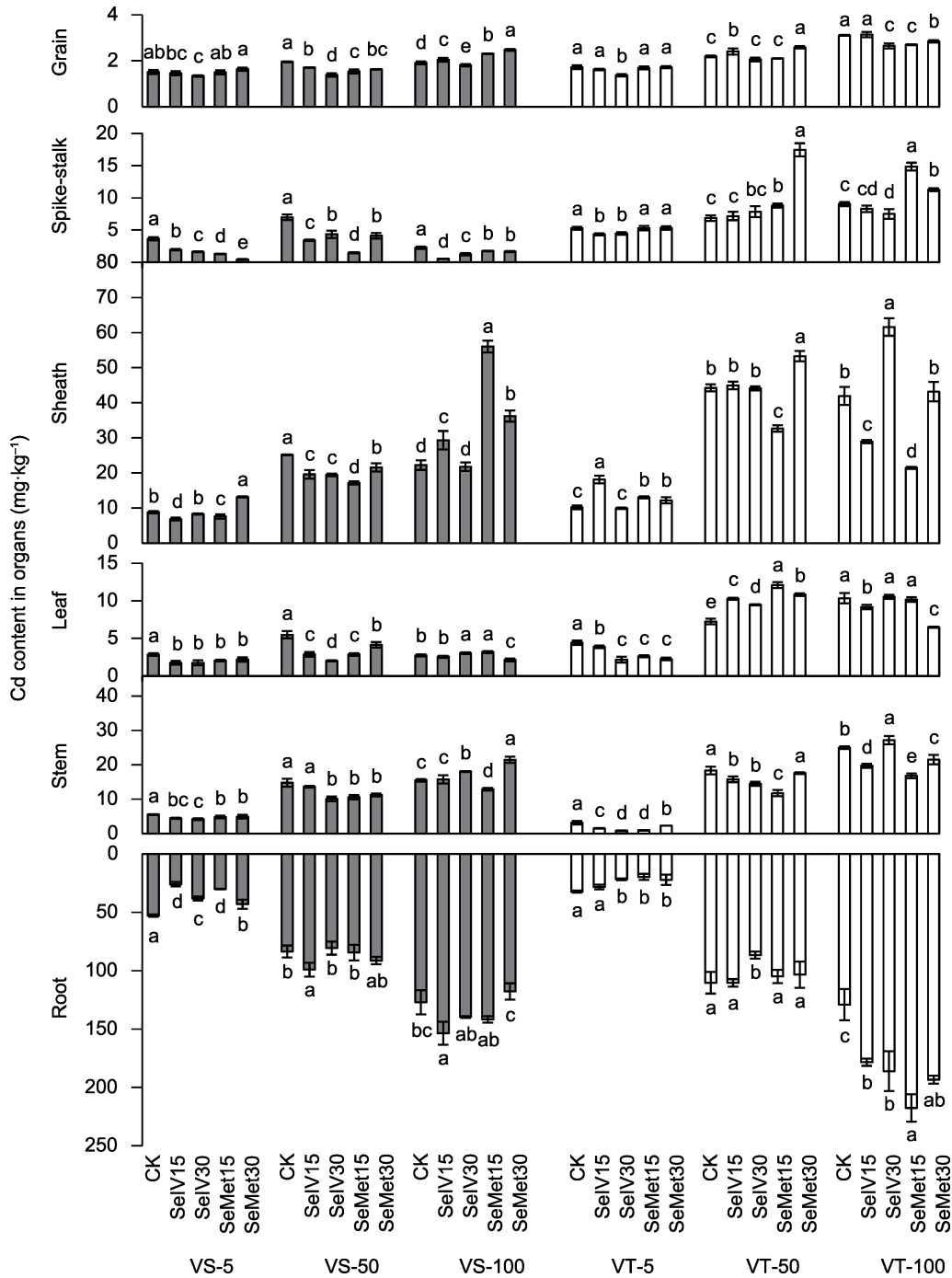


图5 Se对Cd胁迫下成熟期Cd敏感(VS)和Cd耐受(VT)糜子品种各器官Cd含量的影响
-5、-50和-100分别表示5、50和100 mg·kg⁻¹ Cd处理。CK、SeI15、SeI30、SeMet15和SeMet30分别表示0、15 mg·L⁻¹ Na₂SeO₃、30 mg·L⁻¹ Na₂SeO₃、15 mg·L⁻¹ 硒代蛋氨酸和30 mg·L⁻¹ 硒代蛋氨酸处理。不同小写字母表示各处理间差异显著(P<0.05)。

Figure 5 Effects of Se on Cd content of various organs of Cd-sensitive (VS) and Cd-tolerant (VT) broomcorn millet varieties at maturity under Cd stress
-5, -50, and -100 indicate 5, 50, and 100 mg·kg⁻¹ Cd treatments, respectively. CK, SeI15, SeI30, SeMet15, and SeMet30 represented the 0, 15 mg·L⁻¹ Na₂SeO₃, 30 mg·L⁻¹ Na₂SeO₃, 15 mg·L⁻¹ selenomethionine, and 30 mg·L⁻¹ selenomethionine treatments, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments (P<0.05).

		Cd translocation factor (%)										
		From root to organs					From organs to grain					
		Stem	Leaf	Sheath	Spike-stalk	Grain	Root	Stem	Leaf	Sheath	Spike-stalk	
VS-5		12.9	6.7	20.6	8.6	4.2	4.2	33.0	63.5	20.6	49.4	CK
		13.8	5.5	21.3	6.1	4.6	4.6	33.1	82.6	21.4	74.7	SeIV15
		11.0	4.6	21.8	4.3	3.5	3.5	32.0	76.1	16.2	82.7	SeIV30
		16.0	6.9	25.2	4.3	5.0	5.0	31.2	72.6	19.8	115.9	SeMet15
		11.4	5.1	30.6	3.4	3.8	3.8	33.4	74.4	12.5	113.3	SeMet30
VS-50		17.7	6.6	30.1	8.4	2.3	2.3	13.2	35.5	7.8	27.9	CK
		13.8	2.9	19.8	3.5	1.7	1.7	12.5	59.3	8.7	49.9	SeIV15
		12.5	2.5	24.1	5.4	1.7	1.7	13.8	68.6	7.1	31.8	SeIV30
		12.5	3.4	20.4	1.8	1.8	1.8	14.6	53.5	9.0	104.0	SeMet15
		12.3	4.5	23.6	4.5	1.8	1.8	14.5	39.3	7.6	39.4	SeMet30
VS-100		12.2	2.2	17.5	1.8	1.5	1.5	12.4	69.9	8.6	84.7	CK
		10.3	1.7	19.1	0.4	1.3	1.3	13.0	80.0	7.0	379.1	SeIV15
		12.9	2.2	15.6	0.9	1.3	1.3	10.0	59.6	8.3	144.1	SeIV30
		9.1	2.2	39.6	1.2	1.6	1.6	17.9	72.4	4.1	131.6	SeMet15
		18.2	1.8	30.8	1.4	2.1	2.1	11.5	115.3	6.8	149.8	SeMet30
VT-5		9.7	13.7	31.7	16.4	5.4	5.4	55.0	39.0	16.9	32.6	CK
		5.3	13.8	64.2	15.4	5.8	5.8	108.3	41.8	9.0	37.4	SeIV15
		3.8	10.1	46.0	20.7	6.4	6.4	169.0	62.9	13.8	30.6	SeIV30
		4.9	13.3	66.4	27.0	8.6	8.6	177.5	64.6	13.0	31.9	SeMet15
		10.4	10.2	55.1	24.2	7.8	7.8	74.8	76.2	14.1	32.2	SeMet30
VT-50		16.6	6.6	40.1	6.2	2.0	2.0	12.0	30.2	5.0	31.9	CK
		14.3	9.3	40.7	6.5	2.2	2.2	15.3	23.5	5.4	33.5	SeIV15
		16.7	10.9	51.0	9.1	2.4	2.4	14.3	21.8	4.7	26.2	SeIV30
		11.2	11.5	31.2	8.4	2.0	2.0	17.9	17.4	6.4	23.9	SeMet15
		17.0	10.5	51.6	16.9	2.5	2.5	14.8	23.9	4.9	14.8	SeMet30
VT-100		19.4	8.0	32.5	7.0	2.4	2.4	12.4	30.0	7.4	34.3	CK
		11.1	5.1	16.2	4.7	1.8	1.8	16.0	34.3	10.9	37.8	SeIV15
		14.6	5.7	33.1	4.0	1.4	1.4	9.8	25.1	4.3	35.3	SeIV30
		7.7	4.7	9.9	6.8	1.2	1.2	16.1	26.6	12.6	18.2	SeMet15
		11.1	3.4	22.3	5.8	1.5	1.5	13.3	43.9	6.6	25.3	SeMet30

图6 Se对Cd胁迫下Cd敏感(VS)和Cd耐受(VT)糜子品种根到地上部各器官和各器官到籽粒Cd转运系数的影响 -5、-50、-100、CK、SeIV15、SeIV30、SeMet15和SeMet30同图5。不同颜色表示Cd转运系数在不同处理间存在差异,颜色越红表示转运系数越大,颜色越蓝表示转运系数越小。

Figure 6 Effect of Se on Cd translocation factor from root to shoot and from each organ to grains of Cd-sensitive (VS) and Cd-tolerant (VT) broomcorn millet varieties under Cd stress -5, -50, -100, CK, SeIV15, SeIV30, SeMet15, and SeMet30 are the same as shown in Figure 5. Different colors indicate that Cd translocation factor is different among treatments. The redder the color is, the greater Cd translocation factor is, and the bluer the color is, the smaller Cd translocation factor is.

和Te的添加显著改善了Cd对糜子根系生长的抑制并促进根系增粗,这与Ding等(2014)向Cd胁迫水稻中

添加Se促进其根伸长并增加根直径的结果一致,说明增加根直径可能是本研究中Se和Te减少糜子Cd吸

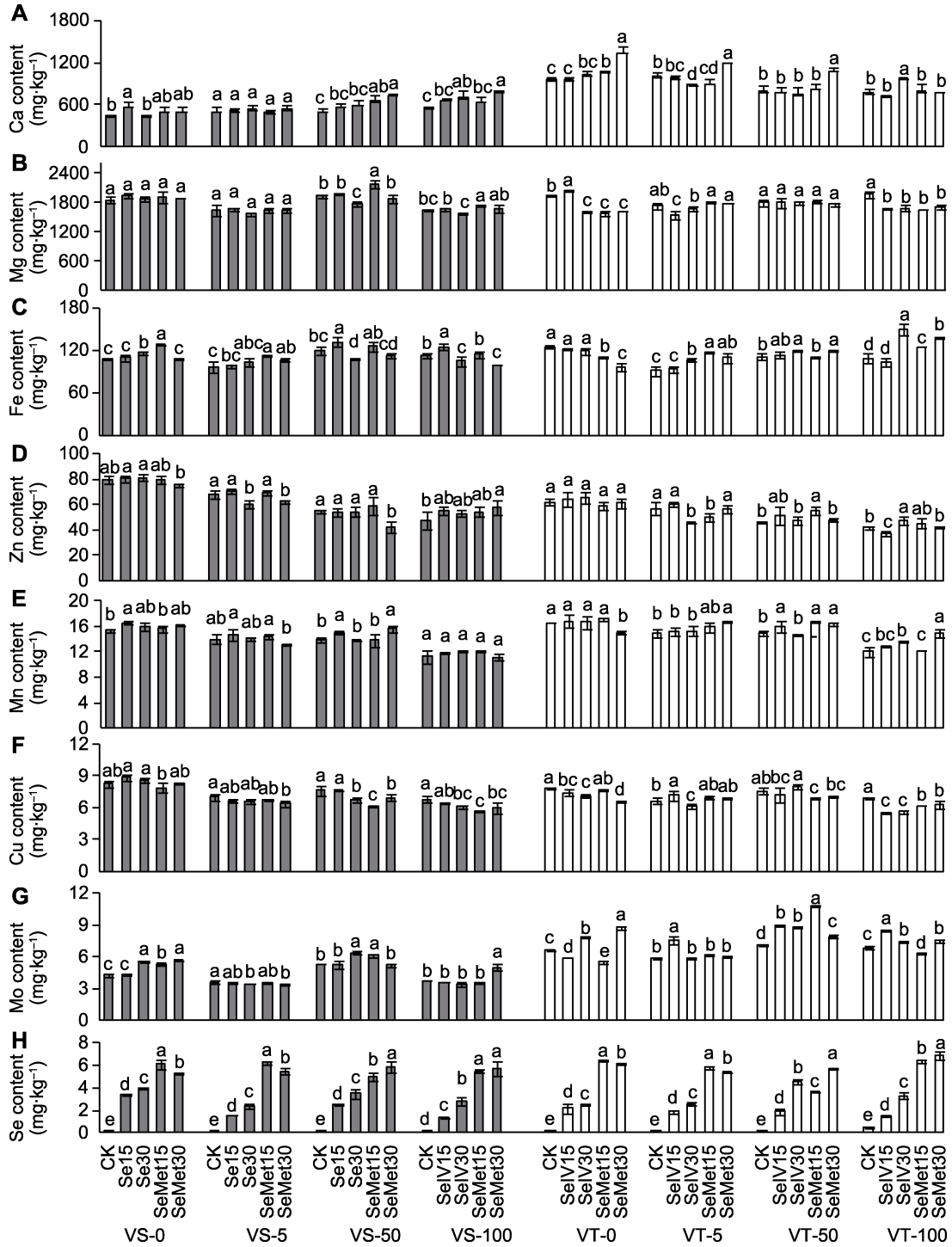


图7 Se对Cd胁迫下Cd敏感(VS)和Cd耐受(VT)糜子品种籽粒中矿质元素含量的影响

(A) 钙含量; (B) 镁含量; (C) 铁含量; (D) 锌含量; (E) 锰含量; (F) 铜含量; (G) 钼含量; (H) 硒含量。-0、-5、-50和-100分别表示0、5、50和100 mg·kg⁻¹ Cd处理。CK、SeI15、SeI30、SeMet15和SeMet30的含义同图5。不同小写字母表示各处理间差异显著 (P<0.05)。

Figure 7 Effect of Se on mineral element content in the grains of Cd-sensitive (VS) and Cd-tolerant (VT) broomcorn millet varieties under Cd stress

(A) Calcium content; (B) Magnesium content; (C) Iron content; (D) Zinc content; (E) Manganese content; (F) Copper content; (G)

Molybdenum content; (H) Selenium content. -0, -5, -50, and -100 indicate 0, 5, 50, and 100 mg·kg⁻¹ Cd treatments, respectively. CK, SeIV15, SeIV30, SeMet15, and SeMet30 are the same as shown in Figure 5. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$).

收的原因之一。

2.8.2 Se和Te减轻Cd造成的氧化损伤

Cd诱导糜子产生活性氧(O₂⁻和H₂O₂), 并导致MDA含量显著增加, 表明Cd造成糜子膜脂过氧化。当植物受到氧化胁迫时主要通过2种途径缓解, 一是非酶途径, 通过抗氧化物(如GSH)直接清除活性氧, 另一种是依赖抗氧化酶(如SOD和POD)来调节氧化应激(Yu et al., 2018)。本研究中, Se和Te的添加促进糜子GSH的合成, 还诱导根部SOD和地上部POD活性升高, 这些反应能有效减轻Cd引起的氧化胁迫(Wan et al., 2016), 同时MDA积累量的减少也表明Se和Te的添加减缓了Cd造成的氧化损伤。但Se和Te联合应用时, 在糜子体内Cd积累量减少的情况下, 活性氧和MDA含量增加, 可能是由于过量的Se或Te通过消耗硫醇和NADPH等触发氧化应激(Feng et al., 2013)。Paciolla等(2011)和Li等(2015)也发现, 过量的Se会导致千里光(*Senecio scandens*)和青菜(*B. rapa var. chinensis*)中H₂O₂含量升高而产生毒性。

2.8.3 Se和Te影响糜子Cd的吸收及分布

本研究发现, Se或Te的添加减少了糜子地上部和根中Cd的积累。通过添加Se减少重金属在植物体内积累的报道已有很多, 对其机理的解释也不尽相同。Zhu等(2020)认为, Se通过影响小麦根部形态而减少Cd的吸收; Huang等(2021)则认为Se调控转运体基因的表达进而减少Cd吸收。本研究中Se和Te的添加使糜子根系显著增粗, 可能是其减少Cd积累的原因之一。Cd与Se或Te通过自身特定的转运体进入根细胞, 根对其吸收不存在细胞外竞争(Wan et al., 2016), 因此其拮抗作用更多发生在细胞内部, Se或Te调节转运体基因的表达可能是其减少植物Cd积累的主要原因(Zhu et al., 2020)。本研究表明, Se和Te的添加促进Cd向糜子地上部转运, 这与在油菜(Zhao et al., 2019b)和烟草(*Nicotiana tabacum*) (Li et al., 2019)中的研究结果一致, 可能是Se和Te的添加促进了GSH、PCs和金属硫蛋白(MT)的合成, 进而形成PC-Cd和GSH-Cd等复合物, 参与Cd的远距离运输。

此外, 通过细胞壁吸附和液泡区室化降低重金属毒害, 是植物主要的解毒机制之一(Feng et al., 2021; Huang et al., 2021)。根细胞壁是阻止Cd进入细胞内的第一道屏障, 而S和Se的施用能提高细胞壁上含硫官能团、果胶和半纤维素2的含量, 增强细胞壁对重金属的吸附能力(Zhao et al., 2019a, 2019b; Zhang et al., 2019a)。由于化学性质相似, Se和Te在细胞内的代谢通过S代谢途径进行, 能刺激PCs的合成, 形成PC-Cd等复合物并转运到液泡中, 进而缓解Cd毒害(Zhao et al., 2019b; Huang et al., 2021)。本研究中, 根部60%的Cd分布在细胞壁, 只有约3%–6%分布在细胞器组分, Se和Te增加了根和地上部可溶性组分Cd占比而减少了在细胞器中的分布, 这也可能是糜子Cd耐受性增强的重要原因之一。

叶面喷施Se是一种提高重金属污染农田安全生产水平经济高效的策略(Wu et al., 2020)。本研究中苗期试验结果也表明Se和Te能较好地缓解Cd毒害, 但Te在人体内的功能尚不清楚, 因此我们选择缓解Cd毒害和降低籽粒Cd积累效果较好的SeIV和SeMet进行全生育期试验(Wan et al., 2016; Zhang et al., 2022a)。低浓度(5 mg·kg⁻¹) Cd胁迫下SeIV和SeMet降低了成熟期糜子Cd积累; 高浓度(100 mg·kg⁻¹) Cd胁迫下其对Cd吸收的抑制效果减弱, 甚至促进Cd积累。这与Ding等(2014)在水稻中的研究结果一致, 即Se添加造成细胞膜损伤增加了细胞Cd渗透性导致Cd增加; 而Zhang等(2022a)认为是Se上调了Cd转运体的表达, 随着土壤Cd浓度的增加, Cd吸收量超过了外排转运体的调节能力而表现为促进Cd积累。除了抑制Cd吸收, 30 mg·L⁻¹ SeIV还能进一步减少Cd从各营养器官向籽粒转运。这与Yang等(2021)的研究结果一致, 即通过喷施巯基化合物增加Cd在水稻旗叶中的积累, 从而减少籽粒中Cd含量。目前, 已鉴定到一系列参与Cd吸收和转运的转运体, 如天然抗性相关巨噬蛋白、重金属转运ATP酶以及锌铁转运蛋白(王璐瑶等, 2022; Yang et al., 2022), 但糜子中相关研究鲜有报道, 后续可进一步从转运体基因表达角度开展Se和Te调控糜子Cd转运和积累的机理研究。

2.8.4 Se改善Cd胁迫下糜子籽粒的矿质营养

关于重金属干扰植物对Ca、Fe和Mg等必需矿质元素吸收, 破坏营养平衡的报道较多, 重金属主要通过与矿质元素竞争结合位点以及降低ATP酶活性等减少植物对营养元素的吸收(Zhao et al., 2019a)。本研究中, Cd胁迫抑制糜子对Zn和Mn的吸收并表现出浓度依赖。这与我们前期的结果一致, 即Cd胁迫显著抑制糜子对Zn的吸收(Liu et al., 2021), 并推测ZIP家族转运体在Cd的吸收和转运中起关键作用(Liu et al., 2022)。喷施SeIV和SeMet能提高籽粒Zn、Mn和Mo的含量。Se可以通过减少细胞膜损伤、提高ATP酶活性和调节转运体基因表达来改善植物对矿质营养元素的吸收(Zhao et al., 2019a; Feng et al., 2021)。与SeIV相比, SeMet更容易在糜子籽粒中积累, 可能是由于SeMet被叶片吸收后可通过韧皮部快速转运到籽粒, 而SeIV则大量积累在叶片等营养器官中(周鑫斌等, 2017)。

综上, 不同形式的Se/Te对糜子Cd胁迫的缓解效果不同。SeMet能更有效地缓解Cd毒害, 而SeIV和TeIV能更多地减少Cd积累。Se/Te可以通过增加根直径减少Cd吸收, 调节GSH的合成及细胞壁特性促进Cd在细胞壁和液泡中积累; 通过调节抗氧化系统减少Cd造成的氧化损伤, 从而缓解糜子Cd毒害。叶面喷施SeIV/SeMet可以降低低浓度($5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) Cd毒害下糜子的Cd积累, SeIV还可以通过减少根、茎、叶和叶鞘中Cd向籽粒的转运, 进一步降低籽粒Cd积累量。

参考文献

- 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.
- 陈建信, 孙燕英, 刘鑫, 李元杰, 李永林 (2018). 内蒙古东部两个有色金属集中开采区土壤重金属污染健康风险评估的对比研究. 干旱区资源与环境 **32**, 140–146.
- 陈文轩, 李茜, 王珍, 孙兆军 (2020). 中国农田土壤重金属空间分布特征及污染评价. 环境科学 **41**, 2822–2833.
- 邓坤 (2015). 水稻根系吸收和转运硒代蛋氨酸的机制研究. 硕士学位论文. 洛阳: 河南科技大学. pp. 1–37.
- 董萌, 赵运林, 库文珍, 周小梅, 李燕子 (2013). 萎蒿对镉的富集特征及亚细胞分布特点. 植物学报 **48**, 381–388.
- 龚继明 (2014). 重金属污染的缓与急. 植物生理学报 **50**, 567–568.
- 王璐瑶, 陈睿, 赵守清, 闫慧莉, 许文秀, 刘若溪, 麻密, 虞轶俊, 何振艳 (2022). 水稻镉积累特性的生理和分子机制研究概述. 植物学报 **57**, 236–249.
- 袁文淼 (2015). 陕北能源化工基地土壤中重金属与多环芳烃污染现状及其污染风险分析. 硕士学位论文. 西安: 西安建筑科技大学. pp. 19–27.
- 赵晓光, 张亦扬, 杜华栋 (2019). 陕北矿区不同土地类型下土壤重金属污染评价. 环境工程 **37**(9), 188–193.
- 周鑫斌, 赖凡, 张城铭, 高阿祥, 徐卫红 (2017). 不同形态硒向水稻籽粒转运途径及品种差异. 土壤学报 **54**(5), 1251–1258.
- Anan Y, Yoshida M, Hasegawa S, Katai R, Tokumoto M, Ouerdane L, Łobiński R, Ogra Y (2013). Speciation and identification of tellurium-containing metabolites in garlic, *Allium sativum*. *Metallomics* **5**, 1215–1224.
- Berenguel O, de Pessôa GS, Arruda MAZ (2018). Total content and *in vitro* bioaccessibility of tellurium in brazil nuts. *J Trace Elem Med Biol* **48**, 46–51.
- Cheng YR, Bao YJ, Chen X, Yao Q, Wang C, Chai SY, Zeng J, Fan X, Kang HY, Sha LN, Zhang HQ, Zhou YH, Wang Y (2020). Different nitrogen forms differentially affect Cd uptake and accumulation in dwarf Polish wheat (*Triticum polonicum* L.) seedlings. *J Hazard Mater* **400**, 123209.
- Ding YZ, Feng RW, Wang RG, Guo JK, Zheng XQ (2014). A dual effect of Se on Cd toxicity: evidence from plant growth, root morphology and responses of the antioxidative systems of paddy rice. *Plant Soil* **375**, 289–301.
- Farooq MA, Gill RA, Faisal I, Ali B, Liu HB, Xu JX, He SP, Zhou WJ (2016). Methyl jasmonate regulates antioxidant defense and suppresses arsenic uptake in *Brassica napus* L. *Front Plant Sci* **7**, 468.
- Feng RW, Wang LZ, Yang JG, Zhao PP, Zhu YM, Li YP, Yu YS, Liu H, Rensing C, Wu ZY, Ni RX, Zheng SA (2021). Underlying mechanisms responsible for restriction of uptake and translocation of heavy metals (metalloids) by selenium via root application in plants. *J Hazard Mater* **402**, 123570.
- Feng RW, Wei CY, Tu SX (2013). The roles of selenium in protecting plants against abiotic stresses. *Environ Exp Bot* **87**, 58–68.
- Habiyaremye C, Matanguihan JB, D'Alpoim Guedes J, Ganjyal GM, Whiteman MR, Kidwell KK, Murphy KM (2017). Proso millet (*Panicum miliaceum* L.) and its potential for cultivation in the Pacific Northwest, U.S: a re-

- view. *Front Plant Sci* **7**, 1961.
- Haider FU, Cai LQ, Coulter JA, Cheema SA, Wu J, Zhang RZ, Ma WJ, Farooq M** (2021). Cadmium toxicity in plants: impacts and remediation strategies. *Ecotoxicol Environ Saf* **211**, 111887.
- Huang BF, Xin JL, Dai HW, Zhou WJ** (2017). Effects of interaction between cadmium (Cd) and selenium (Se) on grain yield and Cd and Se accumulation in a hybrid rice (*Oryza sativa*) system. *J Agric Food Chem* **65**, 9537–9546.
- Huang HL, Li M, Rizwan M, Dai ZH, Yuan Y, Hossain M, Cao MH, Xiong SL, Tu SX** (2021). Synergistic effect of silicon and selenium on the alleviation of cadmium toxicity in rice plants. *J Hazard Mater* **401**, 123393.
- Jia WT, Lv SL, Feng JJ, Li JH, Li YX, Li SZ** (2016). Morphophysiological characteristic analysis demonstrated the potential of sweet sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) in the phytoremediation of cadmium-contaminated soils. *Environ Sci Pollut Res Int* **23**, 18823–18831.
- Li HF, McGrath SP, Zhao FJ** (2008). Selenium uptake, translocation and speciation in wheat supplied with selenate or selenite. *New Phytol* **178**, 92–102.
- Li J, Liang DL, Qin SY, Feng PY, Wu XP** (2015). Effects of selenite and selenate application on growth and shoot selenium accumulation of pak choi (*Brassica chinensis* L.) during successive planting conditions. *Environ Sci Pollut Res Int* **22**, 11076–11086.
- Li XZ, Yu H, Sun XW, Yang JT, Wang DC, Shen LF, Pan YS, Wu YC, Wang Q, Zhao Y** (2019). Effects of sulfur application on cadmium bioaccumulation in tobacco and its possible mechanisms of rhizospheric microorganisms. *J Hazard Mater* **368**, 308–315.
- Lin L, Zhou WH, Dai HX, Cao FB, Zhang GP, Wu FB** (2012). Selenium reduces cadmium uptake and mitigates cadmium toxicity in rice. *J Hazard Mater* **235–236**, 343–351.
- Liu JH, Hou H, Zhao L, Sun ZJ, Li H** (2020). Protective effect of foliar application of sulfur on photosynthesis and antioxidative defense system of rice under the stress of Cd. *Sci Total Environ* **710**, 136230.
- Liu JJ, Zhang DZ, Yuan YH, Chen PL, Zhang PP, Jin F, Yang QH, Feng BL** (2021). A promising crop for cadmium-contamination remediation: broomcorn millet. *Ecotoxicol Environ Saf* **224**, 112669.
- Liu JJ, Zhang DZ, Zhang YB, Zhou H, Chen PL, Yuan YH, Yang QH, Zhao L, Feng BL** (2022). Dynamic and comparative transcriptome analyses reveal key factors contributing to cadmium tolerance in broomcorn millet. *Int J Mol Sci* **23**, 6148.
- Lu HY, Zhang JP, Liu KB, Wu NQ, Li YM, Zhou KS, Ye ML, Zhang TY, Zhang HJ, Yang XY, Shen LC, Xu DK, Li Q** (2009). Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in East Asia extended to 10, 000 years ago. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 7367–7372.
- Lu M, Yu S, Lian JP, Wang Q, He ZL, Feng Y, Yang XE** (2021). Physiological and metabolomics responses of two wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes differing in grain cadmium accumulation. *Sci Total Environ* **769**, 145345.
- Mabhaudhi T, Chimonyo VGP, Hlahla S, Massawe F, Mayes S, Nhamo L, Modi AT** (2019). Prospects of orphan crops in climate change. *Planta* **250**, 695–708.
- Mendoza-Cózatl DG, Butko E, Springer F, Torpey JW, Komives EA, Kehr J, Schroeder JI** (2008). Identification of high levels of phytochelatin, glutathione and cadmium in the phloem sap of *Brassica napus*. A role for thiol-peptides in the long-distance transport of cadmium and the effect of cadmium on iron translocation. *Plant J* **54**, 249–259.
- Muthamilarasan M, Prasad M** (2021). Small millets for enduring food security amidst pandemics. *Trends Plant Sci* **26**, 33–40.
- Paciolla C, De Leonardis S, Dipierro S** (2011). Effects of selenite and selenate on the antioxidant systems in *Senecio scandens* L. *Plant Biosyst-Int J Deal Aspects Plant Biol* **145**, 253–259.
- Qin XM, Nie ZJ, Liu HE, Zhao P, Qin SY, Shi ZW** (2018). Influence of selenium on root morphology and photosynthetic characteristics of winter wheat under cadmium stress. *Environ Exp Bot* **150**, 232–239.
- Wan YN, Yu Y, Wang Q, Qiao YH, Li HF** (2016). Cadmium uptake dynamics and translocation in rice seedling: influence of different forms of selenium. *Ecotoxicol Environ Saf* **133**, 127–134.
- Wang KJ, Yu HY, Zhang XZ, Ye DH, Huang HG, Wang YD, Zheng ZC, Li TX** (2021). A transcriptomic view of cadmium retention in roots of cadmium-safe rice line (*Oryza sativa* L.). *J Hazard Mater* **418**, 126379.
- Wang YD, Wang X, Wong YS** (2012). Proteomics analysis reveals multiple regulatory mechanisms in response to selenium in rice. *J Proteomics* **75**, 1849–1866.
- Wu C, Dun Y, Zhang ZJ, Li ML, Wu GQ** (2020). Foliar application of selenium and zinc to alleviate wheat (*Triticum aestivum* L.) cadmium toxicity and uptake from cadmium-contaminated soil. *Ecotoxicol Environ Saf* **190**, 110091.
- Yang XR, Wang CR, Huang YC, Liu B, Liu ZQ, Huang YZ,**

- Cheng LL, Huang YF, Zhang CB** (2021). Foliar application of the sulfhydryl compound 2,3-dimercaptosuccinic acid inhibits cadmium, lead, and arsenic accumulation in rice grains by promoting heavy metal immobilization in flag leaves. *Environ Pollut* **285**, 117355.
- Yang Z, Yang F, Liu JL, Wu HT, Yang H, Shi Y, Liu J, Zhang YF, Luo YR, Chen KM** (2022). Heavy metal transporters: functional mechanisms, regulation, and application in phytoremediation. *Sci Total Environ* **809**, 151099.
- Yu Y, Yuan SL, Zhuang J, Wan YN, Wang Q, Zhang JS, Li HF** (2018). Effect of selenium on the uptake kinetics and accumulation of and oxidative stress induced by cadmium in *Brassica chinensis*. *Ecotoxicol Environ Saf* **162**, 571–580.
- Zandi P, Yang JJ, Xia X, Tian Y, Li Q, Mozdzeń K, Barabas-Krasny B, Wang YS** (2020). Do sulfur addition and rhizoplane iron plaque affect chromium uptake by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings in solution culture? *J Hazard Mater* **388**, 121803.
- Zhang DX, Du GH, Chen D, Shi GL, Rao W, Li X, Jiang Y, Liu SL, Wang DC** (2019a). Effect of elemental sulfur and gypsum application on the bioavailability and redistribution of cadmium during rice growth. *Sci Total Environ* **657**, 1460–1467.
- Zhang DZ, Panhwar RB, Liu JJ, Gong XW, Liang JB, Liu MX, Lu P, Gao XL, Feng BL** (2019b). Morphological diversity and correlation analysis of phenotypes and quality traits of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) core collections. *J Integr Agric* **18**, 958–969.
- Zhang DZ, Zhang YB, Zhou H, Wang HR, Gao YJ, Shao LL, Ding Q, Ma LJ** (2022a). Chalcogens reduce grain Cd accumulation by enhancing Cd root efflux and upper organ retention in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environ Exp Bot* **201**, 104975.
- Zhang DZ, Zhou H, Shao LL, Wang HR, Zhang YB, Zhu T, Ma LT, Ding Q, Ma LJ** (2022b). Root characteristics critical for cadmium tolerance and reduced accumulation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Environ Manage* **305**, 114365.
- Zhang YL, He SR, Zhang Z, Xu HJ, Wang JJ, Chen HY, Liu YL, Wang XL, Li YT** (2019c). Glycine transformation induces repartition of cadmium and lead in soil constituents. *Environ Pollut* **251**, 930–937.
- Zhao YY, Hu CX, Wang X, Qing XJ, Wang P, Zhang Y, Zhang X, Zhao XH** (2019a). Selenium alleviated chromium stress in Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *Pekinensis*) by regulating root morphology and metal element uptake. *Ecotoxicol Environ Saf* **173**, 314–321.
- Zhao YY, Hu CX, Wu ZC, Liu XW, Cai MM, Jia W, Zhao XH** (2019b). Selenium reduces cadmium accumulation in seed by increasing cadmium retention in root of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Environ Exp Bot* **158**, 161–170.
- Zhu HH, Ai HL, Cao LW, Sui R, Ye HP, Du DY, Sun J, Yao J, Chen K, Chen L** (2018). Transcriptome analysis providing novel insights for Cd-resistant tall fescue responses to Cd stress. *Ecotoxicol Environ Saf* **160**, 349–356.
- Zhu JJ, Zhao P, Nie ZJ, Shi HZ, Li C, Wang Y, Qin SY, Qin XM, Liu HE** (2020). Selenium supply alters the subcellular distribution and chemical forms of cadmium and the expression of transporter genes involved in cadmium uptake and translocation in winter wheat (*Triticum aestivum*). *BMC Plant Biol* **20**, 550.
- Zou CS, Li LT, Miki D, Li DL, Tang QM, Xiao LH, Rajput S, Deng P, Peng L, Jia W, Huang R, Zhang ML, Sun YD, Hu JM, Fu X, Schnable PS, Chang YX, Li F, Zhang H, Feng BL, Zhu XG, Liu RY, Schnable JC, Zhu JK, Zhang H** (2019). The genome of broomcorn millet. *Nat Commun* **10**, 436.

Regulatory Effects of Selenium and Tellurium on Alleviating Cadmium Toxicity and Reducing Grain Cadmium Accumulation in Broomcorn Millet (*Panicum miliaceum*)

Jiajia Liu, Dazhong Zhang, Yuanbo Zhang, Chuchu Zhang, Jiayue Zhou, Yahong Xiong
Zhensheng Zhuo, Yujian Rao, Baili Feng

State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas/College of Agronomy, Northwest A&F University,
Yangling 712100, China

Abstract Improving the cadmium (Cd) tolerance and low accumulation ability of broomcorn millet (*Panicum miliaceum*) is of great significance to its safe production in Cd-contaminated areas. Using Cd-tolerant and Cd-sensitive broomcorn millet varieties as materials, the effects of different forms of selenium and tellurium on the growth, root morphology, Cd uptake and transport, and grain mineral nutrient content under Cd stress were investigated by seedling hydroponic and full-fertility pot experiments. Exogenous addition of selenium and tellurium alleviated Cd toxicity, with organoselenium having the best alleviation effect. Compared with Cd treatment alone, selenium and tellurium can promote root diameter increase and inhibit Cd uptake, reducing root Cd content by up to 33%. Meanwhile, selenium and tellurium increased the percentage of Cd in cell wall and vacuole, thus improved Cd tolerance. Foliar spraying of selenium increased the mineral nutrient content of zinc, manganese and molybdenum in grains; inorganic tetravalent selenium could inhibit the translocation of Cd from nutrient organs to grains more effectively, reducing grain Cd content by 11.3%, 20.3% in Cd-sensitive and Cd-tolerant varieties under $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd treatment, respectively. In conclusion, exogenous addition of selenium can improve Cd tolerance and reduce grain Cd accumulation in broomcorn millet, and these findings provide a reference for safe production of broomcorn millet in Cd contaminated areas.

Key words broomcorn millet, cadmium, selenium, tellurium, tolerance

Liu JJ, Zhang DZ, Zhang YB, Zhang CC, Zhou JY, Xiong YH, Zhuo ZS, Rao YJ, Feng BL (2023). Regulatory effects of selenium and tellurium on alleviating cadmium toxicity and reducing grain cadmium accumulation in broomcorn millet (*Panicum miliaceum*). *Chin Bull Bot* **58**, 62–76.

* Author for correspondence. E-mail: fengbaili@nwfau.edu.cn

(责任编辑: 朱亚娜)