

As、Cd 和 Pb 植物根系吸收途径和影响因素研究现状与进展

柳 检^{1,2}, 罗立强^{1,2*}

(1. 中国地质大学(武汉)材料与化学学院, 湖北 武汉 430074;

2. 国家地质实验测试中心, 北京 100037)

摘要: 环境中的毒性元素被植物吸收后, 不仅危害植物生长, 还会通过生物链的传递危害人类健康。植物吸收毒性元素有根、茎、叶三种途径, 其中根系吸收最为重要。明晰毒性元素进入根细胞的途径和影响因素, 有助于阻控其进入植物, 降低食用风险。近年来, 在毒性元素根系吸收途径研究领域, 国际上主要开展了吸收动力学过程、转运蛋白识别和外界环境作用机制研究。本文从根系对 As、Cd、Pb 的吸收途径和影响因素两个方面, 对植物利用转运蛋白和离子通道跨膜转运过程、根际环境与共存元素的影响等进行了评述, 并认为在分子尺度下开展毒性元素细胞吸收动态过程、细胞响应机制和根际多因素作用机理研究是该领域未来发展方向, 同时推测 As(III) 的外排机制与 P 类似, 且 Pb^{2+} 利用了 Ca^{2+} 通道转运至木质部。

关键词: 毒性元素; 植物根系; 吸收途径; 影响因素; 研究进展

中图分类号: X821 **文献标识码:** A

毒性元素侵害植物体主要有 3 个途径: 叶片吸收、茎吸收和根系吸收^[1], 其中根系是最主要的吸收途径。近年来, 在毒性元素植物根系吸收途径的研究领域, 国际上主要聚焦于以下 4 个方向: ①毒性元素通过共质体途径和质外体途径进入植物体的动力学过程研究^[2]; ②与转运毒性元素进入植物体相关的基因、蛋白的表征和鉴定^[3]; ③毒性元素与必需元素竞争运输通道的机理探索^[4]; ④根际外部环境和植物内部屏障对吸收的影响研究^[5-6]。

植物吸收毒性元素后会降低生物酶活性、干扰代谢过程、破坏膜的完整性, 使植物生长受到抑制, 且过量的吸收会因细胞坏死而导致植物死亡。例如, As(V) 通过干扰氧化磷酸化反应和三磷酸腺苷(ATP)的合成, 影响代谢过程^[7]; As(III) 与酶、组织蛋白的巯基反应会抑制细胞功能, 破坏其光合作用和呼吸系统, 抑制植物生长^[8]。Cd 通过干扰 Ca、Mg 和 P 等的吸收, 可抑制叶绿体的合成, 降低质膜的渗透性, 使植物生长迟缓、萎黄和叶卷^[9]。过量的 Pb 通过改变膜的结构和渗透性、扰乱酶的活性、阻碍有丝分裂及扭曲叶绿体结构等, 导致植物生长矮化、萎黄和根系变黑^[10]。

植物能从土壤中吸收必需元素如 Fe、Cu、Ni 和 Zn, 也会从土壤中吸收非必需元素如 As、Cd、Pb, 较低浓度的 As、Cd、Pb 进入植物体后, 就会对植物细胞产生毒性^[11]。叶中 As 浓度在 1 ~ 20 $\mu\text{g/g}$ (干重), Cd 浓度在 5 ~ 10 $\mu\text{g/g}$ (干重), Pb 浓度在 10 ~ 20 $\mu\text{g/g}$ (干重) 范围时, 就会危害大多数植物的生长^[12]。目前, 在元素吸收途径的研究领域, 关于植物根系对毒性元素的吸收机制和影响因素的研究持续成为各国关注的焦点。本文对植物利用转运蛋白、离子通道跨膜运输 As、Cd、Pb 的过程, 以及土壤中共存离子、根际环境理化性质对 As、Cd、Pb 吸收的影响进行了评述, 并分析了当前存在的问题和今后的研究方向。

1 植物根系吸收 As、Cd、Pb 的主要途径

当毒性元素通过植物根系侵入植物体时, 其吸收和积累受到四个生理学过程的控制和调节^[13]: 从土壤中吸收进入根细胞^[14]; 排出至根际^[15]; 区隔于液泡^[16]; 加载到木质部^[17]。

植物根系通过共质体和质外体途径吸收土壤中溶解态的毒性元素^[18-19]。因以被动吸收为机制的

收稿日期: 2015-03-18; 修回日期: 2015-05-17; 接受日期: 2015-05-20

作者简介: 柳检, 硕士研究生, 研究方向为生物地球化学。E-mail: liujian120129@126.com。

通讯作者: 罗立强, 博士, 研究员, 从事生物地球化学、分析化学研究。E-mail: luoliqiang@cags.ac.cn。

质外体途径受到内、外皮层细胞形成的质外体屏障的限制^[20],使得以主动吸收为机制的共质体途径成为最主要的吸收方式。共质体吸收途径包括利用必需元素的转运蛋白^[21]、离子通道^[4]和内吞作用^[22]三种方式,其中以转运蛋白运输为主。

1.1 转运蛋白吸收途径

植物根系可以通过磷酸盐转运蛋白、水通道蛋白、阳离子转运蛋白和锌铁转运蛋白等吸收 P、Si、Ca、K、Fe 和 Zn 等必需元素。但这些转运蛋白不具专一性,如磷酸盐转运蛋白和水通道蛋白除了分别运输 P 和 Si 外,还可以分别运输 As(V) 和 As(III)。

1.1.1 转运蛋白跨膜运输 As

植物吸收 As 经历跨膜运输、液泡区隔、转运到木质部和外排四个生理学过程(图 1)。第一,土壤中的 As(III) 和未解离的甲基砷利用水通道蛋白(NIP)进入根细胞(图 1A),如利用 Lsi1^[23-24], As(V) 主要通过磷酸盐转运蛋白(Pi)进入根细胞^[23],进入细胞的部分 As(V) 以谷胱甘肽(GSH)作还原剂在砷酸盐还原酶(AR)的作用下迅速被还原成 As(III),如图 1 所示。但水通道蛋白不是 As(III) 进入根细胞的唯一途径,胆汁/亚砷酸盐/核黄素(BART)亚族的蛋白也可以转运 As(III) 进入蜈蚣草的根细胞^[25]。第二,进入细胞内部的 As(III) 与植物螯合态(PCs)络合后利用三磷酸结合盒转运蛋白(ATP-binding cassette transporters, ABC 转运蛋白)区隔到液泡中(图 1C),如利用 AtABCC1 和 AtABCC2^[26]。第三,游离在细胞质内的 As(III)、As(V) 可以分别利用 Lsi2^[27] 和 Pi^[28] 加载到木质部

(图 1D),再经木质部长程运输到叶片,降低根中的积累量。另外,对于 As 的外排机制(图 1B),目前还未获得明确的结论。

运输 As 的转运蛋白在植物对 As 的抗性机制方面也起着重要作用,若植物体内缺乏水通道蛋白或磷酸盐转运蛋白,就会减少对砷的吸收,从而增强植物对 As 的抗性^[29]。例如,相比野生型拟南芥,缺少磷酸盐转运蛋白 Pht1;1 和 Pht1;4 致功能缺失的突变体对砷酸盐的抗性更强,表明 Pht1;1 和 Pht1;4 调控砷酸盐吸收进入拟南芥^[30]。相比野生型水稻, Si 吸收缺陷的突变体因水通道蛋白 Lsi1(NIP2;1) 功能的缺陷不但影响水稻对 Si 的吸收,而且导致突变体根对 As(III)^[27]、MMA(V) 和 DMA(V)^[24] 的吸收分别降低 57%、80% 和 50%,表明 Lsi1 调节水稻根对 As(III) 和不游离甲基砷的吸收。

1.1.2 转运蛋白跨膜运输 Cd

Cd 的吸收也受到上述四个过程的调节(图 1),这四个过程又受到质膜和液泡膜上转运蛋白(表 1)的调控。第一,土壤中的 Cd 主要以 Cd²⁺ 离子或镉-植物螯合肽(Cd-PC)进入植物根细胞^[31](图 1E)。Cd²⁺ 进入根细胞的过程主要受到质膜上的锌铁转运蛋白(ZIP)^[13]、低亲和性阳离子转运蛋白(LCT1)^[21] 和天然抗性相关的巨噬细胞蛋白(NRAMP)^[32] 三类蛋白的调节;Cd-PC 主要利用 YSL(yellow stripe like)转运蛋白穿过根细胞膜进入细胞^[33]。第二,因植物自身的排异特征,吸收进入细胞的部分 Cd²⁺ 会被质膜上的 P_{1B} 型 ATPases AtHMA4^[17] 和 ABC 转运蛋白 AtPDR8^[15] 两类蛋白

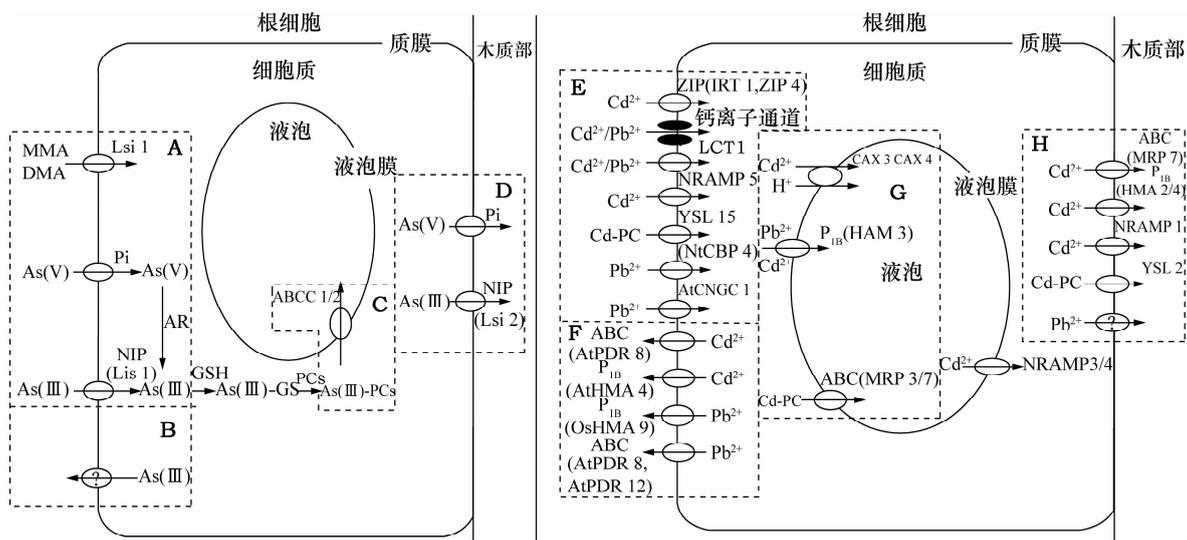


图 1 As(左)、Cd 和 Pb(右)跨质膜、液泡膜运输示意图

Fig. 1 The schematic of As(left), Cd and Pb(right) across the plasma membrane, vacuole membrane transporting

外排至根际环境中(图1F)。第三,为了缓解Cd的毒性,根细胞质中的部分 Cd^{2+} 利用液泡膜上的 H^+ / Cd^{2+} -逆向运输蛋白AtCAX2和AtCAX4^[34]、 P_{1B} 型ATPases AtHMA3^[16]及ABC转运蛋白AtMRP7^[35]三类蛋白进入液泡(图1G),从而降低游离在细胞质中的Cd浓度。第四,植物还利用质膜上的 P_{1B} 型ATPases AtHMA2^[36]和AtHMA4^[17]、ABC转运蛋白AtMRP7^[35]和YSL转运蛋白^[37]三类蛋白将Cd从共质体加载到木质部(图1H),从而增加Cd向地上部分的迁移,降低根细胞中的Cd浓度。

1.1.3 转运蛋白跨膜运输Pb

同样,Pb的吸收仍受到上述四个过程的控制。除了Pb加载到木质部的转运蛋白未被识别外,涉及其他三个运输过程的转运蛋白均已基本识别(表1)。过程1:钙调素结合蛋白NtCBP4和环核苷酸门控通道蛋白AtCNGC1两种蛋白调节 Pb^{2+} 跨质膜运输到细胞质。Arazi等^[38]首次报道了调节植物耐受和积累 Pb^{2+} 的转运蛋白NtCBP4在烟草质膜的过量表达,增加了 Pb^{2+} 的积累量,表明NtCBP4参与 Pb^{2+} 吸收穿过根细胞质膜。另外,Sunkar等^[39]发现拟南芥CNGC1基因编码的蛋白过量表达时,不但增强了拟南芥对 Pb^{2+} 的抗性,而且增加了植物体内Pb的含量,说明 Pb^{2+} 进入植物细胞时,CNGC1是穿过质膜运输 Pb^{2+} 的特殊转运基因,对应的蛋白AtCNGC1参与 Pb^{2+} 的吸收。过程2:质膜上ABC转运蛋白和 P_{1B} 型ATPases两类蛋白将 Pb^{2+} 排出至根际。Lee等^[40]报道了ABC转运蛋白AtPDR12可将 Pb^{2+} 泵出细胞质,它只对Pb起作用,而对其他重金属不起作用。另外, P_{1B} 型ATPases家族的OsHMA9也有此功能^[41]。过程3: P_{1B} 型ATPases转运蛋白可将Pb运输至液泡并区隔化,如拟南芥液泡膜上的AtHMA3将 Pb^{2+} 限制在液泡中,以提高植株对Pb的耐性^[16]。

1.2 离子通道吸收途径

As、Cd、Pb除了利用转运蛋白,也可以利用离子通道进入植物根细胞。砷酸盐是磷酸盐的化学类似物,As可利用磷酸盐的通道进入根细胞,Cd和Pb主要利用钙离子通道进入根细胞。Rosas-Castor等^[54]发现As进入玉米的通道会受到磷酸根的较大影响,As进入玉米根时, PO_4^{3-} 占据As的离子通道,使As在玉米中的迁移率与可溶性 PO_4^{3-} 成反比。 Cd^{2+} 可以利用去极化钙离子通道(DACC)、超极化钙离子通道(HACC)、非电压依赖性钙离子通道

(VICC)进入根细胞^[21]。另有研究表明 Cd^{2+} 通道也是Pb进入蚕豆根细胞的主要途径^[55]。除了利用 Cd^{2+} 和 K^+ 通道进入植物根细胞外,Pb还可利用非选择性阳离子通道进入植物,如环核苷酸门控离子通道等^[56]。

1.3 内吞作用吸收途径

Pb^{2+} 除了利用转运蛋白、离子通道进入植物细胞外,还可以通过质膜的变形运动将细胞外的 Pb^{2+} 转运到细胞内,即利用内吞作用进行跨膜运输。Samardakiewicz等^[57]通过Pb在浮萍根的分生组织细胞内的分布,发现分生组织的细胞质内没有Pb沉积,只在小囊泡和质膜内陷处发现有Pb沉积,表明Pb通过内吞作用进入根细胞,而不是通常的扩散作用。同样,Meyers等^[22]观察到Pb利用内吞作用进入芥菜根细胞的液泡。

但目前,因在细胞尺度下原位观察As、Cd、Pb在植物细胞内的分布特征,还受到分析方法的检出限和仪器分辨率的限制,导致As、Cd、Pb利用内吞作用吸收进入植物细胞的相关报道较少。

2 植物吸收As、Cd、Pb的外界影响因素

植物对As、Cd、Pb的吸收受到共存元素、根际环境等外界因素和凯氏带、胼胝质等内在因素的影响,其中外界环境因素的影响最为显著。

2.1 共存元素的影响

土壤中共存元素Si、P都会与As竞争离子通道和跨膜运输蛋白上的结合位点,抑制根对As的吸收。①Si与As(Ⅲ)竞争。因Si与As(Ⅲ)利用硅酸盐转运蛋白进入细胞时,竞争硅酸盐转运蛋白上的结合位点^[27],使得 $CaSiO_3$ 的添加会抑制西红柿根对As(Ⅲ)的吸收^[58]。但也有研究表明硅酸、As(Ⅲ)类似物硼酸和水通道蛋白抑制剂 $HgCl_2$ 对蜈蚣草根吸收As(Ⅲ)和As(V)没有影响^[59]。②P与As(V)竞争。P与As(V)竞争磷酸盐转运蛋白,使P与As(V)在植物吸收和运输中表现出拮抗效应。Su等^[60]发现向As(V)暴露环境中添加可溶性磷酸盐,使蜈蚣草对As(V)的吸收减小了60%。但也有报道表明微溶性磷酸盐岩促进蜈蚣草对As的吸收,使平均每株植物中As的积累量从46 mg增加到107 mg^[61]。

Cd、Pb进入植物时,都与Ca竞争钙离子通道,使得Cd、Pb的吸收受到植物生长介质中Ca元素的抑制。因Cd与Ca竞争生菜根表面钙离子通道的

表1 跨膜运输 As、Cd、Pb 的转运蛋白

Table 1 The transporter of As, Cd and Pb transmembrane transport

跨膜运输 As						
转运蛋白(TP)的名称	植物	TP 在根细胞的位置	TP 的作用	转运元素	文献	
Pi 转运蛋白	Ph1;1 和 Ph1;4	拟南芥	质膜	转运元素至细胞质	As(V)、P	[30]
NIP 转运蛋白	NIP2;1 (Lsi1)	水稻	外侧质膜	转运元素至细胞质	As(III)、MMA、DMA、Si	[24,27]
	AtNIP7;1	拟南芥	质膜	转运 As(III) 至细胞质	As(III)	[42]
	AtNIP5;1 和 AtNIP6;1	拟南芥	质膜	转运 As(III) 至细胞质	As(III)	[43]
	OsNIP2;1 和 OsNIP3;2	水稻	质膜	转运 As(III) 至细胞质	As(III)	[43]
	LjNIP5;1 和 LjNIP6;1	百脉根	质膜	转运 As(III) 至细胞质	As(III)	[43]
	Lsi2	水稻	内侧质膜	转运元素至木质部	As(III)、Si	[27]
ABCC 型转运蛋白	AtABCC1 和 AtABCC2	拟南芥	根细胞质膜	转运 As(III) 至液泡	As(III)	[26]
BART		蜈蚣草	根细胞质膜	转运 As(III) 至细胞质	As(III)	[25]
跨膜运输 Cd						
转运蛋白(TP)的名称	植物	TP 在根细胞的位置	TP 的作用	转运元素	文献	
ZIP 蛋白	HvIRT1	大麦	质膜	转运金属至细胞质	Mn、Fe、Zn、Cd	[44]
	OsIRT1	水稻	质膜	转运金属至细胞质	Fe、Zn、Cd	[45]
	IRT1	拟南芥	表皮细胞质膜	转运金属至细胞质	Fe、Zn、Mn、Co、Cd	[46]
YSL 蛋白	OsYSL15	水稻	质膜	转运金属至细胞质	Fe、Cd	[33]
	AtYSL2	拟南芥	质膜	加载金属至木质部	Fe、Cd	[37]
低亲和性阳离子转运蛋白	LCT1	烟草	质膜	转运金属至细胞质	Na、K、Ca、Cd	[47]
NRAMP 蛋白	OsNRAMP1	水稻	质膜	转运金属至细胞质、木质部	Fe、Cd	[48]
	AtNRAMP3 和 AtNRAMP4	拟南芥	液泡膜	从液泡排出金属	Fe、Cd	[49]
	NRAMP5	水稻	质膜	转运金属至根细胞	Mn、Cd	[32]
H ⁺ /Cd ²⁺ 逆向运输蛋白	AtCAX2、AtCAX4	拟南芥	液泡膜	转运 Cd 至液泡	Cd	[34]
ABC 转运蛋白	AtMRP7	烟草	质膜、液泡膜	转运 Cd 至液泡、加载 Cd 至木质部	Cd	[35]
	AtPDR8	拟南芥	质膜	排出金属至根际	Cd、Pb	[15]
P _{1B} 型 ATPases	HMA2	拟南芥	质膜	加载 Cd 至木质部	Cd	[36]
	AtHMA4	拟南芥	质膜	加载金属至木质部、排出金属至根际	Cd、Zn	[17]
	TcHMA3	天蓝遏蓝菜	液泡膜	转运 Cd 至液泡	Cd	[50]
	AtHMA3	拟南芥	根尖液泡膜	转运金属至液泡	Cd、Zn、Co、Pb	[16]
	OsHMA3	水稻	液泡膜	转运 Cd 至液泡	Cd	[51]
CDF 蛋白	OsMTP1	洋葱	质膜	跨膜运输金属元素	Cd、Zn	[52]
跨膜运输 Pb						
转运蛋白(TP)的名称	植物	TP 在根细胞的位置	TP 的作用	转运元素	文献	
环核苷酸门控通道蛋白	AtCNGC1	拟南芥	质膜	转运 Pb ²⁺ 进入细胞	Pb	[39]
钙调素结合蛋白	NtCBP4	烟草	质膜	转运金属至细胞质	Ca、Ni、Pb	[38]
低亲和性阳离子转运蛋白	LCT1	烟草	质膜	转运 Pb ²⁺ 至细胞质	Pb	[53]
ABC 转运蛋白	AtPDR12	拟南芥	质膜	排出 Pb ²⁺ 至根际	Pb	[40]
P _{1B} 型 ATPases	OsHMA9	单子叶植物	质膜	排出金属至根际	Cu、Zn、Pb	[41]

结合位点,当培养液中添加后 0.5 mmol/L Ca 后,生菜根中 Cd 的浓度降低约 36%^[62]。Kim 等^[63]报道 Ca²⁺ 与 Pb²⁺ 运输穿过根细胞质膜时存在竞争,导致水稻根对 Pb²⁺ 的吸收减少,在添加 100 μmol/L Ca²⁺ 后,根尖对 Pb²⁺ 的吸收降低 60%,缓解了 Pb 对根的毒性。

土壤中其他共存元素也会影响植物对 As、Cd、Pb 的吸收。例如,Srivastava 等^[64]报道 5 μmol/L Se 可促进蜈蚣草对 As 的吸收,但 Malik 等^[65]发现 5 μmol/L Se 显著抑制了绿豆根对 As 的吸收。还有报道显示共存元素促进毒豆根对 Pb 的吸收,促进能力为:Cu > Zn > Ni^[66];在共存元素抑制玉米根对 Cd

的吸收时,其抑制能力与各元素的转运蛋白和通道无关,而与各元素的化学性质有关,抑制能力为:Pb > Cu > Co > Zn > Mg > Mn^[18]。

2.2 根际环境的影响

外部根际环境如土壤 pH、氧化还原电位(Eh)、有机质(OM)、阳离子交换能力(CEC)、土壤性质、土壤矿物组成等可以改变土壤中 As、Cd、Pb 的有效性,从而影响植物根系对 As、Cd、Pb 的吸收。例如,水稻对低 pH、CEC、高 OM 和高含沙量的强淋溶土、岩成土有较高的 Cd、Ni、Zn 生物有效性^[67];胡萝卜对 Cd 的吸收与土壤 pH 和有机碳含量成反比^[5];酸性土壤中生长的小麦对 Cd 的生物富集系数是碱

性土壤中小麦的2~3倍^[68];间断淹没土壤环境下,水稻根际土壤Eh值约为持续淹没条件的7倍,使水稻根际孔隙水、谷粒中As浓度较持续淹没条件分别降低86%、41%^[69];磷灰石能与Pb反应形成磷氯铅矿吸附在植物根表面,使Pb向茎中的迁移量降低约56倍^[70]。

除了土壤理化性质,植物根系分泌物也是元素生物有效性的控制性因素,影响植物根对As、Pb、Cd的吸收。例如,在Cd暴露下,红树林根分泌的低分子量有机酸使土壤pH降低0.2~0.5,且根际土壤中Cd的可提取态、碳酸盐结合态在化学提取态中所占的比例与低分子量有机酸的总量正相关^[71];蜈蚣草的根系分泌物诱导土壤pH减小0.7~0.92,溶解有机碳增加2~3倍,使根际中可溶于水的As浓度增大20%~40%,从而促进蜈蚣草根对As的吸收^[72];乙酸和苹果酸(Pb:有机酸=1:10)分别使小麦根短期(120 min)Pb吸收量增加2.1倍和1.5倍,同时乙酸和苹果酸分别使Pb的最大吸收速率提高2.45倍和1.63倍^[73]。

3 跨膜运输过程分析

近十年来,国内外学者在识别植物体内调控As、Cd、Pb跨膜运输的转运蛋白方面取得了显著进展。嵌入在植物细胞质膜、液泡膜内的特殊蛋白,在调节As、Cd、Pb吸收和运输的四个过程中发挥着重要作用。

(1)进入根细胞:As(Ⅲ)和甲基砷主要利用水通道蛋白Lsi1进入根细胞,As(V)主要利用磷酸盐转运蛋白进入根细胞,Cd主要利用ZIP、LCT1、NRAMP和YSL家族的四类转运蛋白进入根细胞,Pb主要利用转运蛋白NtCBP4、AtCNGC1和LCT1进入根细胞,Cd、Pb还利用Ca离子通道进入根细胞。

(2)外排到根际:Cd、Pb都利用P_{1B}型ATPases和ABC两类转运蛋白排出至根际。

(3)区隔到液泡:As(Ⅲ)-PC利用ABCC型转运蛋白进入液泡,Cd、Pb都利用P_{1B}型ATPases将其区隔于液泡,另外Cd还利用H⁺/Cd²⁺逆向运输蛋白和ABC转运蛋白进入液泡。

(4)加载到木质部:As(Ⅲ)和As(V)分别利用水通道蛋白Lsi2、磷酸盐转运蛋白加载至木质部;Cd可以利用P_{1B}型ATPases、ABC、NRAMP和YSL家族的四类转运蛋白进入木质部。

目前,关于As(Ⅲ)的外排机制和Pb²⁺加载到木质部的途径还未见报道,但根据已有的研究报道,

作者认为,As(Ⅲ)的外排与P类似、Pb²⁺利用Ca²⁺通道加载到木质部,但关于这一机理假设还有待实验研究证实。

4 存在问题与展望

虽然As、Cd、Pb吸收途径的研究已取得了阶段性的进展,但因其是极其复杂的生物化学过程,且受到多种复杂因素的影响,使在该领域仍存在一些争议和亟待解决的问题。

(1)根系对As(Ⅲ)的吸收机制存在争议。多数报道As(Ⅲ)主要利用水通道蛋白进入植物,但有报道水通道蛋白抑制剂对蜈蚣草吸收As(Ⅲ)没有影响^[59]。就As(Ⅲ)进入蜈蚣草的途径和是否通过水通道蛋白进入蜈蚣草的根细胞有待进一步确认。

(2)外界环境因素对毒性元素吸收的影响存在较多争议。①土壤中共存元素主要通过竞争转运蛋白和离子通道来抑制As、Cd、Pb的吸收,但有研究表明抑制作用与竞争无关,而与共存离子的化学性质有关^[18];②同剂量的Se对As吸收的影响结果相悖,Se会增加蜈蚣草对As的吸收^[64],但也会减少绿豆对As的吸收^[65];③有机质含量对Cd吸收的影响存在差异,土壤中高有机质含量会抑制胡萝卜对Cd的吸收^[5],但也会促进水稻对Cd的吸收^[67]。

(3)分子吸收机制尚不明晰。As(Ⅲ)-低分子硫醇配合物是否利用ABCC型转运蛋白进入液泡?细胞质内As(Ⅲ)的外排机制是否与P类似?Pb²⁺跨质膜运输到木质部是否也是利用Ca²⁺通道?这些问题都值得进一步探索。

以上这些问题和观点的差异,说明在认识As、Cd、Pb进入植物的过程和分子吸收机制的科学问题方面,还存在分子尺度下对As、Cd、Pb的吸收、运输机制和受多种因素影响的认知缺陷。笔者以为可以深入开展以下研究:①土壤-植根界面毒性元素的形态和进入植物的动态过程与机制研究;②细胞与分子尺度下毒性元素运输通道与途径研究;③转运蛋白特征与蛋白调控吸收机理研究。对于以上三个问题的深入研究和探索,有助于揭示毒性元素的植物吸收与响应机制,发现植物对重金属的耐受和富集规律,从而为有效利用污染土壤植物修复技术奠定基础。

5 参考文献

- [1] Schreck E, Dappe V, Sarret G, et al. Foliar or Root Exposures to Smelter Particles: Consequences for Lead

- Compartmentalization and Speciation in Plant Leaves [J]. *Science of the Total Environment*, 2014, 476: 667 – 676.
- [2] Van der Vliet L, Peterson C, Hale B. Cd Accumulation in Roots and Shoots of Durum Wheat: The Roles of Transpiration Rate and Apoplastic Bypass [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(11): 2939 – 2947.
- [3] 金枫, 王翠, 林海建, 等. 植物重金属转运蛋白研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(7): 1875 – 1882.
Jin F, Wang Q, Lin H J, et al. Heavy Metal Transport Proteins in Plants: A Review [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(7): 1875 – 1882.
- [4] Lavoie M, Campbell P G, Fortin C. Extending the Biotic Ligand Model to Account for Positive and Negative Feedback Interactions between Cadmium and Zinc in a Freshwater Alga [J]. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(21): 12129 – 12136.
- [5] Ding C, Zhang T, Wang X, et al. Prediction Model for Cadmium Transfer from Soil to Carrot (*Daucus carota* L.) and Its Application to Derive Soil Thresholds for Food Safety [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2013, 61(43): 10273 – 10282.
- [6] Vacul k M, Landberg T, Greger M, et al. Silicon Modifies Root Anatomy, and Uptake and Subcellular Distribution of Cadmium in Young Maize Plants [J]. *Annals of Botany*, 2012, 110(2): 433 – 443.
- [7] Tripathi R D, Srivastava S, Mishra S, et al. Arsenic Hazards: Strategies for Tolerance and Remediation by Plants [J]. *TRENDS in Biotechnology*, 2007, 25(4): 158 – 165.
- [8] Garg N, Singla P. Arsenic Toxicity in Crop Plants: Physiological Effects and Tolerance Mechanisms [J]. *Environmental Chemistry Letters*, 2011, 9(3): 303 – 321.
- [9] Benavides M P, Gallego S M, Tomaro M L. Cadmium Toxicity in Plants [J]. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2005, 17(1): 21 – 34.
- [10] Sharma P, Dubey R S. Lead Toxicity in Plants [J]. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2005, 17(1): 35 – 52.
- [11] Rascio N, Navari-Izzo F. Heavy Metal Hyperaccumulating Plants: How and Why Do They Do It? And What Makes Them So Interesting? [J]. *Plant Science*, 2011, 180(2): 169 – 181.
- [12] White P, Brown P. Plant Nutrition for Sustainable Development and Global Health [J]. *Annals of Botany*, 2010, 105(7): 1073 – 1080.
- [13] Verbruggen N, Hermans C, Schat H. Mechanisms to Cope with Arsenic or Cadmium Excess in Plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(3): 364 – 372.
- [14] Peralta-Videa J R, Lopez M L, Narayan M, et al. The Biochemistry of Environmental Heavy Metal Uptake by Plants: Implications for the Food Chain [J]. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 2009, 41(8): 1665 – 1677.
- [15] Kim D Y, Bovet L, Maeshima M, et al. The Abc Transporter AtPDR8 is a Cadmium Extrusion Pump Conferring Heavy Metal Resistance [J]. *The Plant Journal*, 2007, 50(2): 207 – 218.
- [16] Morel M, Crouzet J, Gravot A, et al. AtHMA3, a P_{1B}-ATPase Allowing Cd/Zn/Co/Pb Vacuolar Storage in Arabidopsis [J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(2): 894 – 904.
- [17] Mills R F, Francini A, Ferreira da Rocha P S, et al. The Plant P_{1B}-type Atpase Athma4 Transports Zn and Cd and Plays a Role in Detoxification of Transition Metals Supplied at Elevated Levels [J]. *Febs Letters*, 2005, 579(3): 783 – 791.
- [18] Sterckeman T, Redjala T, Morel J L. Influence of Exposure Solution Composition and of Plant Cadmium Content on Root Cadmium Short-term Uptake [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 74: 131 – 139.
- [19] Ye J, Yan C, Liu J, et al. Effects of Silicon on the Distribution of Cadmium Compartmentation in Root Tips of *Kandelia obovata* (S., L.) Yong [J]. *Environmental Pollution*, 2012, 162: 369 – 373.
- [20] Vacul k M, Konlechner C, Langer I, et al. Root Anatomy and Element Distribution Vary between Two Salix Caprea Isolates with Different Cd Accumulation Capacities [J]. *Environmental Pollution*, 2012, 163: 117 – 126.
- [21] Lux A, Martinka M, Vacul k M, et al. Root Responses to Cadmium in the Rhizosphere: A Review [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(1): 21 – 37.
- [22] Meyers D E, Auchterlonie G J, Webb R I, et al. Uptake and Localisation of Lead in the Root System of *Brassica juncea* [J]. *Environmental Pollution*, 2008, 153(2): 323 – 332.
- [23] Zhao F J, McGrath S P, Meharg A A. Arsenic as a Food Chain Contaminant: Mechanisms of Plant Uptake and Metabolism and Mitigation Strategies [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 535 – 559.
- [24] Li R Y, Ago Y, Liu W J, et al. The Rice Aquaporin Lsi1 Mediates Uptake of Methylated Arsenic Species [J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(4): 2071 – 2080.

- [25] Mansour N M, Sawhney M, Tamang D G, et al. The Bile/Arsenite/Riboflavin Transporter (BART) Superfamily [J]. *Febs Journal*, 2007, 274(3): 612–629.
- [26] Song W Y, Park J, Mendoza-Catl D G, et al. Arsenic Tolerance in Arabidopsis is Mediated by Two ABC-type Phytochelatin Transporters [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(49): 21187–21192.
- [27] Ma J F, Yamaji N, Mitani N, et al. Transporters of Arsenite in Rice and Their Role in Arsenic Accumulation in Rice Grain [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(29): 9931–9935.
- [28] Mendoza-Catl D G, Jobe T O, Hauser F, et al. Long-distance Transport, Vacuolar Sequestration, Tolerance, and Transcriptional Responses Induced by Cadmium and Arsenic [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, 14(5): 554–562.
- [29] 刘文菊, 赵方杰. 植物砷吸收与代谢的研究进展 [J]. *环境化学*, 2011, 30(1): 56–62.
Liu W J, Zhao F J. A Brief Review of Arsenic Uptake and Metabolism in Plant [J]. *Environmental Chemistry*, 2011, 30(1): 56–62.
- [30] Shin H, Shin H S, Dewbre G R, et al. Phosphate Transport in Arabidopsis: Pht1; 1 and Pht1; 4 Play a Major Role in Phosphate Acquisition from Both Low- and High-phosphate Environments [J]. *The Plant Journal*, 2004, 39(4): 629–642.
- [31] Tudoreanu L, Phillips C J. Empirical Models of Cadmium Accumulation in Maize, Rye Grass and Soya Bean Plants [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2004, 84(8): 845–852.
- [32] Sasaki A, Yamaji N, Yokosho K, et al. NRAMP5 is a Major Transporter Responsible for Manganese and Cadmium Uptake in Rice [J]. *The Plant Cell Online*, 2012, 24(5): 2155–2167.
- [33] Curie C, Cassin G, Couch D, et al. Metal Movement within the Plant: Contribution of Nicotianamine and Yellow Stripe 1-like Transporters [J]. *Annals of Botany*, 2009, 103(1): 1–11.
- [34] Korenkov V, King B, Hirschi K, et al. Root-selective Expression of AtCAX4 and AtCAX2 Results in Reduced Lamina Cadmium in Field-grown *Nicotiana glauca* L [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2009, 7(3): 219–226.
- [35] Wojas S, Hennig J, Plaza S, et al. Ectopic Expression of Arabidopsis ABC Transporter MRM7 Modifies Cadmium Root-to-Shoot Transport and Accumulation [J]. *Environmental Pollution*, 2009, 157(10): 2781–2789.
- [36] Eren E, Argello J M. Arabidopsis HMA2, a Divalent Heavy Metal-Transporting P_{1B}-type Atpase, is Involved in Cytoplasmic Zn²⁺ Homeostasis [J]. *Plant Physiology*, 2004, 136(3): 3712–3723.
- [37] DiDonato R J, Roberts L A, Sanderson T, et al. Arabidopsis Yellow Stripe-Like2 (YSL2): A Metal-regulated Gene Encoding a Plasma Membrane Transporter of Nicotianamine-metal Complexes [J]. *The Plant Journal*, 2004, 39(3): 403–414.
- [38] Arazi T, Sunkar R, Kaplan B, et al. A Tobacco Plasma Membrane Calmodulin-binding Transporter Confers Ni²⁺ Tolerance and Pb²⁺ Hypersensitivity in Transgenic Plants [J]. *The Plant Journal*, 1999, 20(2): 171–182.
- [39] Sunkar R, Kaplan B, Bouche N, et al. Expression of a Truncated Tobacco NtCBP4 Channel in Transgenic Plants and Disruption of the Homologous Arabidopsis CNGC1 Gene Confer Pb²⁺ Tolerance [J]. *The Plant Journal*, 2000, 24(4): 533–542.
- [40] Lee M, Lee K, Lee J, et al. AtPDR12 Contributes to Lead Resistance in Arabidopsis [J]. *Plant Physiology*, 2005, 138(2): 827–836.
- [41] Lee S, Kim Y Y, Lee Y, et al. Rice P_{1B}-type Heavy-metal Atpase, OsHMA9, is a Metal Efflux Protein [J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(3): 831–842.
- [42] Isayenkov S V, Maathuis F J. The Arabidopsis Thaliana Aquaglyceroporin AtNIP7; 1 is a Pathway for Arsenite Uptake [J]. *Febs Letters*, 2008, 582(11): 1625–1628.
- [43] Bienert G P, Thorsen M, Schüssler M D, et al. A Subgroup of Plant Aquaporins Facilitate the Bidirectional Diffusion of As(OH)₃ and Sb(OH)₃ across Membranes [J]. *BMC Biology*, 2008, 6(1): 26.
- [44] Pedas P, Ytting C K, Fuglsang A T, et al. Manganese Efficiency in Barley: Identification and Characterization of the Metal Ion Transporter HvIRT1 [J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(1): 455–466.
- [45] Lee S, An G. Over-expression of OsIRT1 Leads to Increased Iron and Zinc Accumulations in Rice [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(4): 408–416.
- [46] Vert G, Grotz N, Daldal F, et al. Irt1, an Arabidopsis Transporter Essential for Iron Uptake from the Soil and for Plant Growth [J]. *The Plant Cell Online*, 2002, 14(6): 1223–1233.
- [47] Antosiewicz D M, Hennig J. Overexpression of LCT1 in Tobacco Enhances the Protective Action of Calcium against Cadmium Toxicity [J]. *Environmental Pollution*, 2004, 129(2): 237–245.
- [48] Takahashi R, Ishimaru Y, Senoura T, et al. The

- OsNRAMP1 Iron Transporter is Involved in Cd Accumulation in Rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(14): 4843 – 4850.
- [49] Lanquar V, Lelièvre F, Bolte S, et al. Mobilization of Vacuolar Iron by AtNRAMP3 and AtNRAMP4 is Essential for Seed Germination on Low Iron [J]. *The Embo Journal*, 2005, 24(23): 4041 – 4051.
- [50] Ueno D, Milner M J, Yamaji N, et al. Elevated Expression of TcHMA3 Plays a Key Role in the Extreme Cd Tolerance in a Cd-hyperaccumulating Ecotype of *Thlaspi caerulescens* [J]. *The Plant Journal*, 2011, 66(5): 852 – 862.
- [51] Miyadate H, Adachi S, Hiraizumi A, et al. OsHMA3, a P_{1B}-type of AtPase Affects Root-to-Shoot Cadmium Translocation in Rice by Mediating Efflux into Vacuoles [J]. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 190 – 199.
- [52] Yuan L, Yang S, Liu B, et al. Molecular Characterization of a Rice Metal Tolerance Protein, Osmtp1 [J]. *Plant Cell Reports*, 2012, 31(1): 67 – 79.
- [53] Wojas S, Ruzczyńska A, Bulska E, et al. Ca²⁺-dependent Plant Response to Pb²⁺ is Regulated by LCT1 [J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147(3): 584 – 592.
- [54] Rosas-Castor J M, Guzmán-Mar J L, Alfaro-Barbosa J M, et al. Evaluation of the Transfer of Soil Arsenic to Maize Crops in Suburban Areas of San Luis Potosi, Mexico [J]. *Science of Total Environment*, 2014, 497 – 498: 153 – 162.
- [55] Pourrut B, Perchet G, Silvestre J, et al. Potential Role of NADPH-oxidase in Early Steps of Lead-induced Oxidative Burst in *Vicia faba* Roots [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(6): 571 – 579.
- [56] Pourrut B, Shahid M, Dumat C, et al. Lead Uptake, Toxicity, and Detoxification in Plants [M] // *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* (Volume 213). New York: Springer, 2011: 113 – 136.
- [57] Samardakiewicz S, Woźny A. The Distribution of Lead in Duckweed (*Lemna minor* L.) Root Tip [J]. *Plant and Soil*, 2000, 226(1): 107 – 111.
- [58] Marmiroli M, Pignoni V, Savo-Sardaro M, et al. The Effect of Silicon on the Uptake and Translocation of Arsenic in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 99: 9 – 17.
- [59] Wang X, Ma L Q, Rathinasabapathi B, et al. Uptake and Translocation of Arsenite and Arsenate by *Pteris vittata* L.: Effects of Silicon, Boron and Mercury [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 68(2): 222 – 229.
- [60] Su Y, McGrath S, Zhu Y, et al. Highly Efficient Xylem Transport of Arsenite in the Arsenic Hyperaccumulator *Pteris vittata* [J]. *New Phytologist*, 2008, 180(2): 434 – 441.
- [61] Lessl J T, Ma L Q. Sparingly-Soluble Phosphate Rock Induced Significant Plant Growth and Arsenic Uptake by *Pteris vittata* from Three Contaminated Soils [J]. *Environmental Science & Technology*, 2013, 47(10): 5311 – 5318.
- [62] Zorrig W, Shahzad Z, Abdellay C, et al. Calcium Enhances Cadmium Tolerance and Decreases Cadmium Accumulation in Lettuce (*Lactuca sativa*) [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2012, 11(34): 8441 – 8448.
- [63] Kim Y Y, Yang Y Y, Lee Y. Pb and Cd Uptake in Rice Roots [J]. *Physiologia Plantarum*, 2002, 116(3): 368 – 372.
- [64] Srivastava M, Ma L Q, Rathinasabapathi B, et al. Effects of Selenium on Arsenic Uptake in Arsenic Hyperaccumulator *Pteris vittata* L. [J]. *Bioresource Technology*, 2009, 100(3): 1115 – 1121.
- [65] Malik J A, Goel S, Kaur N, et al. Selenium Antagonises the Toxic Effects of Arsenic on Mungbean (*Phaseolus aureus* roxb.) Plants by Restricting Its Uptake and Enhancing the Antioxidative and Detoxification Mechanisms [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 77: 242 – 248.
- [66] Israr M, Jewell A, Kumar D, et al. Interactive Effects of Lead, Copper, Nickel and Zinc on Growth, Metal Uptake and Antioxidative Metabolism of *Sesbania Drummondii* [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2011, 186(2): 1520 – 1526.
- [67] Zhao K, Liu X, Xu J, et al. Heavy Metal Contaminations in a Soil-rice System: Identification of Spatial Dependence in Relation to Soil Properties of Paddy Fields [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 181(1): 778 – 787.
- [68] Liu K, Li J, He W, et al. Major Factors Influencing Cadmium Uptake from the Soil into Wheat Plants [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, 113: 207 – 213.
- [69] Somenahally A C, Hollister E B, Yan W, et al. Water Management Impacts on Arsenic Speciation and Iron-reducing Bacteria in Contrasting Rice-rhizosphere Compartments [J]. *Environmental Science & Technology*, 2011, 45(19): 8328 – 8335.
- [70] Laperche V, Logan T J, Gaddam P, et al. Effect of Apatite Amendments on Plant Uptake of Lead from Contaminated Soil [J]. *Environmental Science &*

- Technology, 1997, 31(10): 2745 – 2753.
- [71] Haoliang L, Chongling Y, Jingchun L. Low-molecular-weight Organic Acids Exuded by Mangrove (*Kandelia candel* (L.) Druce) Roots and Their Effect on Cadmium Species Change in the Rhizosphere [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61(2): 159 – 166.
- [72] Gonzaga M I S, Ma L Q, Santos J A G, et al. Rhizosphere Characteristics of Two Arsenic Hyperaccumulating Pteris Ferns [J]. Science of the Total Environment, 2009, 407(16): 4711 – 4716.
- [73] Wang H, Shan X, Liu T, et al. Organic Acids Enhance the Uptake of Lead by Wheat Roots [J]. Planta, 2007, 225(6): 1483 – 1494.

Study Progress on the Root Uptake Pathway of As, Cd and Pb and Its Influence Factors

LIU Jian^{1,2}, LUO Li-qiang^{1,2*}

(1. Faculty of Materials Science and Chemistry, China University of Geosciences (Wuhan), Wuhan 430074, China;

2. National Research Center for Geoanalysis, Beijing 100037, China)

Abstract: Toxic elements in the environment taken up by plants, not only damage plant growth, but also harm the health of human beings through the food chain. Toxic elements are taken up by plants commonly through root, stem and foliar, of which the foliar is the most important way. Knowing the ways of toxic elements entering the root cell and its influence factors would lower the uptake of toxic elements by plants and lower the edible danger. In recent years, uptake kinetic process, transport protein identification and action mechanism of external factors are carried out internationally in the field of root system uptake pathway of toxic elements. In this paper, we focus on the root uptake pathway of As, Cd and Pb and its influence factors. Transport processes by transport protein and ion channel of transmembrane protein, rhizosphere environment and the effects of coexisting elements are reviewed. It is concluded that the dynamic process of cellular uptake of As, Cd and Pb at the molecular scale, the cell response mechanism, and rhizosphere effect mechanism of many factors are the main research orientation in the future. Moreover, it is possible that the efflux mechanism of As(III) is similar to P and Pb^{2+} is transported to xylem by Ca^{2+} channels.

Key words: Toxic element; plant root system; uptake pathway; influence factor; research progress