网络出版时间:2025-11-26 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.05.007

基于多组学分析水生蔬菜豆瓣菜对镉胁迫逆境的响应

赖紫欣[1,2],谭皖湘[1],骆善伟[2],李桂花[2],徐振江[1],江院[1]
(1 华南农业大学 农学院/农业农村部 植物新品种测试(广州)分中心,广东 广州 510642;
2 广东省农业科学院 蔬菜研究所,广东 广州 510640)

[摘 要] 【目的】探讨豆瓣菜对Cd胁迫的分子响应机制,为减轻豆瓣菜Cd危害和促进植物抗重金属研究提供参考。【方法】以水培豆瓣菜幼苗为材料,设置0,0.2,0.8,3.2,12.8 mg/L $CdCl_2$处理,筛选适宜Cd胁迫质量浓度,并考察其对相关生长生理指标、代谢物含量及基因表达的影响。【结果】①在适宜质量浓度(0.8 mg/L $CdCl_2$)Cd胁迫下,豆瓣菜植株的生物量和光合作用受到显著抑制,S含量显著减少,而Cd、Fe、Mn、K和Ca含量显著增加;POD和SOD活性显著下降,而MDA含量显著上升;根部维管束面积减小,细胞壁增厚及胞内质体、线粒体受损。②Cd胁迫下调MAPK信号通路相关基因(133个)和苯丙烷类合成途径相关基因(104个)表达,抑制应激响应和细胞壁强化;同时抑制糖酵解/糖异生途径基因表达,影响能量代谢;但同时促进过氧化物酶体相关基因表达上调,减轻氧化损伤。③Cd胁迫抑制植株糖酵解及淀粉和蔗糖代谢途径相关代谢物合成。【结论】0.8 mg/L $CdCl_2$胁迫显著抑制豆瓣菜的生长和光合作用。Cd通过抑制抗氧化系统活性及碳代谢通路相关酶基因的表达,影响碳代谢产物的积累,最终阻碍豆瓣菜的生长。

[关键词] 豆瓣菜;镉胁迫;糖酵解/糖异生途径;过氧化物酶体途径
[中图分类号] S645.9 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)05-0066-13

Multi-omics analysis of watercress response to cadmium stress

LAI Zixin[1,2], TAN Wanxiang[1], LUO Shanwei[2], LI Guihua[2],
XU Zhenjiang[1], JIANG Yuan[1]
(1 *College of Agriculture, South China Agricultural University/Guangzhou Sub-center for New Plant Variety Tests, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou, Guangdong* 510642, *China*; 2 *Vegetable Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou, Guangdong* 510640, *China*)

Abstract: 【Objective】 The study aims to explore the mechanisms underlying watercress (*Nasturtium officinale*) response to Cadmium (Cd) stress, to provide a reference basis for mitigating Cd toxicity and advancing research on plant resistance to heavy metals. 【Method】 Hydroponically grown watercress seedlings were treated with 0, 0.2, 0.8, 3.2, and 12.8 mg/L $CdCl_2$ to determine the appropriate Cd concentration. The effects of Cd stress on growth, physiological indices, metabolite levels, and gene expression were investigated. 【Result】 ① Under 0.8 mg/L $CdCl_2$ stress, biomass and photosynthesis of watercress were significantly inhibited. Sulfur (S) content was decreased, while Cd, Fe, Mn, K, and Ca contents were increased. Activities of POD and SOD were

[收稿日期] 2025-03-26 [修回日期] 2025-04-08
[基金项目] 农业农村部申请保护品种DUS测试及已知品种库维护项目(h20230603);广东省农业科学院创新基金-产业专项"纳米二硫化钼降低芥菜镉吸附机制研究"(202230)
[作者简介] 赖紫欣(1999—),女,江西萍乡人,在读硕士,主要从事植物栽培生理生化研究。E-mail:l1442999157@163.com
[通信作者] 江院(1979—),男,湖北荆州人,高级实验师,博士,主要从事作物遗传育种研究。E-mail:jiangyuan@scau.edu.cn

declined，whereas MDA levels were increased. Additionally，root vascular bundle area was decreased，cell walls were thickened，and intracellular structures，such as plastids and mitochondria，were damaged. ② Cd stress downregulated the expression of the genes associated with the MAPK signaling pathway（133 genes）and phenylpropanoid biosynthesis pathway（104 genes），impairing stress responses and cell wall reinforcement. It also suppressed the expression of genes related to glycolysis and gluconeogenesis，affecting energy metabolism，while simultaneously upregulating the expression of genes involved in peroxisome activity，alleviating oxidative damage. ③ Cd stress inhibited the synthesis of metabolites related to glycolysis，starch，and sucrose metabolism. 【Conclusion】0.8 mg/L $CdCl_2$ stress significantly inhibited the growth and photosynthesis of watercress. Transcriptomic and metabolomic analyses showed that Cd affected the accumulation of carbon metabolites by inhibiting the activity of the antioxidant system and the expression of genes related to the carbon metabolism pathway，ultimately hindering the growth of watercress.

Key words：watercress；Cd stress；glycolysis/gluconeogenesis；peroxisome

豆瓣菜（*Nasturtium officinale*），又称西洋菜、水田芥和水蔊菜，为十字花科（Brassicaceae）多年生水生草本植物。豆瓣菜具有较高的营养价值，生长速度快且种植成本较低，在中国南方得到了广泛种植。全球工业化和城市化的加速发展使重金属污染问题日益严重[1]，尤其是农业土壤中的Cd污染，对农业可持续发展构成了重大威胁[2]。Cd具有高流动性，易被植物根系吸收，从而抑制植物的生长发育[3]。在Cd胁迫下，豆瓣菜的生长发育受到影响，其品质和产量下降[4]。因此，探究豆瓣菜在Cd胁迫下的响应机制，对于寻求降低豆瓣菜Cd胁迫和Cd富集的方法具有重要意义。有研究发现，Cd累积会对植物细胞结构造成损伤，导致叶绿素含量下降，并通过抑制大量和微量营养元素的吸收干扰光合作用[5]。据报道，Cd胁迫引发的氧化应激导致活性氧（ROS）的积累和清除失衡，从而进一步加剧细胞氧化和毒性应激[6]。为了恢复细胞氧化还原的平衡，植物会激活多种清除ROS的代谢物和酶，如过氧化氢酶（CAT）、抗坏血酸过氧化物酶（APX）、谷胱甘肽还原酶（GR）和超氧化物歧化酶（SOD）等[7]。植物细胞中的螯合物，如谷胱甘肽和金属硫蛋白等，通过与Cd结合阻止其与关键蛋白质相互作用[8]。同时，细胞壁中的多糖也能够与Cd结合，阻碍其进入细胞，降低Cd对植物的毒性[9]。

转录组学研究将基因表达与生物学功能关联起来，在识别植物应对非生物胁迫的关键基因方面具有明显优势[10]，许多学者通过转录组学分析了植物对非生物胁迫的响应[11-13]。MILNER等[14]对不同基因型青花蓝（*Noccaea caerulescens*）转录组的分析显示，*NcNramp1*家族基因在植物吸收和积累Cd^{2+}过程中起关键作用。XIAO等[15]在冬小麦的转录组分析中检测到429个上调基因和998个下调基因，这些差异表达基因（DEGs）参与了Cd胁迫下的防御和解毒机制。代谢组学作为研究生物系统代谢网络的常用技术，已被广泛应用于探索植物在非生物胁迫下的响应机制[16-18]。MEI等[19]通过代谢组学分析，在Cd胁迫处理苋菜（*Amaranthus mangostanus* L.）中共鉴定出41种差异代谢物（DEMs），其中12种与缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸合成途径显著相关。MWAMBA等[20]对甘蓝型油菜（*Brassica napus*）进行的代谢组学分析显示，单萜类和类胡萝卜素等还原剂的产生在促进解毒机制和稳定细胞膜方面发挥了重要作用。

综上所述，尽管已有研究揭示了植物在Cd胁迫下的响应机制，但水生蔬菜在Cd胁迫下的基因转录和代谢反应仍不明确。本研究通过水培模拟试验，观察Cd胁迫对豆瓣菜生理特性和细胞结构的影响，鉴定Cd胁迫下的DEGs和DEMs，并分析其参与的代谢途径，从生理和分子层面探讨豆瓣菜在Cd胁迫下的响应机制，为后续寻找降低水生蔬菜Cd胁迫伤害的方法提供思路和理论基础。

1　材料与方法

1.1　材料与处理

试验于2023年8－12月在广东省农业科学院蔬菜研究所温室内进行。试验条件设定为光照周期16 h/8 h（光/暗），温度25～18 ℃，光照强度300～800 μmol/（m^2·s），相对湿度65%～75%。豆瓣菜种子购自广东省良种引进服务公司。试验设置5个处理：以无Cd污染的霍格兰（Hoagland）营养液水培作为对照组（CK），将分别含0.2，0.8，3.2和12.8 mg/L $CdCl_2$的相应营养液（处理液）水培设为Cd胁

迫组[21]。试验前,选取饱满、大小一致的豆瓣菜种子,在室温下超纯水中浸泡2 h,然后播种于湿润的基质中,播种深度为1 cm。播种后将苗床置于光照培养间中培养,在苗期选择长势一致的幼苗移栽。所有幼苗均移栽至2 L水培箱中,使用0.1 mol/L HCl或NaOH将处理液的pH值调节至5.6~5.8,每隔7 d更换1次处理液。每个处理设3个重复,每个重复4株豆瓣菜幼苗。将各处理组置于相同的生长条件下,持续处理14 d后取豆瓣菜植株样本,在清洗、吸水纸擦干后立即液氮速冻,样品放入-80 ℃冰箱保存备用。

1.2 观测指标及方法

1.2.1 生长指标和光合参数测定 幼苗水培处理14 d后,取豆瓣菜样品洗净,观察植株表型。分别测量地上部及地下部鲜质量,随后将样品置于烘箱,于70 ℃烘干至恒质量后分别测定地上部、地下部干质量。

在豆瓣菜幼苗水培10 d后,将植株置于低光照强度环境(室内黑暗)中30 min,以适应光照条件并稳定光合作用;随后使用MultispeQ V 2.0(美国密歇根州东兰辛)光合作用仪测定叶片的叶绿素相对含量(SPAD值)和最大光化学效率(F_v/F_m)。从植株的顶端(幼叶)、中部(成熟叶)和底部(老叶)各取5片叶进行测试,每片叶避开中间大叶脉测量3次,取平均值。

1.2.2 元素含量测定 将豆瓣菜植株样本烘干后研磨成粉末,过孔径425 μm筛,称取20 mg样品装入消煮管中,加入1 mL王水混合液(V(盐酸):V(硝酸)=3:1),将管口封闭,放置过夜。消煮管中加入1 mL超纯水冲洗混匀,利用孔径为0.22 μm过滤膜进行过滤。滤液利用体积分数1%硝酸稀释,最终用ICP质谱仪测定样品Cd、Fe、Mn、K、Ca和S等元素含量。

1.2.3 丙二醛含量和抗氧化酶活性测定 取液氮研磨的豆瓣菜样品粉末,按试剂盒说明书的方法,加入提取液离心后,取上清液进行反应,采用分光光度法在特定波长下测定吸光度变化,计算CAT、POD、SOD活性及MDA含量。每组3个重复。

1.3 石蜡切片制备及透射电镜观察

石蜡切片制备与光学显微镜观察步骤:石蜡切片脱蜡复水→甲苯胺蓝染色→透明封片→光学显微镜镜检→图像采集分析。透射电镜(TEM)观察:切取各处理组中相同大小的豆瓣菜上部主根(大小约2 mm),利用等渗缓冲液冲洗,放入体积分数2.5%戊二醇固定液中进行前固定。随后按标准流程进行冲洗、后固定和脱水。然后使用环氧丙烷逐步置换酒精(1:3→2:2→3:1→100%),逐滴加入Spurr树脂,振荡至树脂浓度达到70%,更换为纯Spurr树脂,振荡12 h。将样品置于包埋板中,填充环氧树脂并在70 ℃烘箱中聚合8 h。切取70 nm超薄切片,用醋酸铀溶液染色10 min,柠檬酸铅溶液染色1 min,随后清洗,并在室温下干燥,最后利用TEM对制备好的样品进行观察。

1.4 差异表达基因分析

1.4.1 转录组测序 本研究基于Illumina HiSeq TM2000高通量测序平台对豆瓣菜进行转录组测序,每个处理设置3个重复。测序由北京百迈客生物信息科技有限公司完成,按照RNA样品检测、文库构建、文库质检、上机测序的标准化流程进行测序操作。豆瓣菜的参考基因组和基因模型注释文件源自NCBI Assembly网站(https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_963854855.1/)。选择HISAT 2作为映射工具[22]。选用FeatureCounts(v1.5.0-p3)软件进行计数。为了量化基因表达水平,根据基因长度和映射到该基因的读段计数,计算了每个基因的每百万个DNA片段(FPKM)[23]。在差异表达分析方面,选用EdgeR R软件包(3.18.1),并使用Benjamini & Hochberg方法[24]对P值进行校正,将显著差异表达的P值设定为0.05且绝对倍数变化大于2。利用ClusterProfiler R软件包对DEGs进行了GO富集分析,并对基因长度偏差进行了校正,P值小于0.05且绝对倍数变化大于2的GO项认定为显著富集DEGs。利用ClusterProfiler R软件包,对DEGs在KEGG通路中的富集情况进行统计分析。

1.4.2 代谢组分析 每个处理称取50 mg样品,加入1 000 μL含内标的提取液(V(甲醇):V(乙腈):V(水)=2:2:1,内标质量浓度20 mg/L)置于离心管中。涡旋30 s后加入钢珠,转移至研磨仪45 Hz下处理10 min,冰水浴超声10 min。样品于-20 ℃静置1 h后,4 ℃离心机中12 000 r/min离心15 min,提取500 μL上清液至离心管。经真空浓缩器干燥后,加入160 μL乙腈水(V(乙腈):V(水)=1:1)复溶,涡旋30 s,冰水浴超声10 min,再次离心。取120 μL上清至进样瓶,并制备质量控制样本混合液。代谢组学分析使用Waters Acquity I-Class PLUS液质联用系统和Waters Xevo G2-XS QTof

质谱仪,装备色谱柱 Waters Acquity UPLC HSS T3(1.8 μm×2.1 mm×100 mm)。通过R语言ropls软件包进行OPLS-DA建模,并进行200次排列测试验证模型可靠性,结合差异倍数(fold change,FC)、*P*值和VIP值(variable importance in projection)筛选DEMs(FC>1,*P*<0.05,VIP>1)。采用超几何分布检验计算KEGG通路富集显著的DEMs。

1.4.3　实时定量PCR验证　根据富集分析结果,筛选出在不同Cd胁迫处理条件下参与糖酵解/糖异生合成途径及过氧化物酶体途径的DEGs,从中选择14个基因用于RT-qPCR验证。采用Primer 5.0软件设计引物,以*NaActin*作为内参基因(表1)。cDNA第一条链的合成按照北京盒子生工科技有限公司提供的反转录试剂盒说明书进行,RT-qPCR试验使用全式金荧光定量PCR试剂盒完成,基因的相对表达水平通过$2^{-\Delta\Delta Ct}$方法计算。

表1　实时荧光定量PCR引物设计序列

Table 1　Primer sequences of real-time fluorescent quantitative PCR

基因名称 Gene name	正向引物(5′→3′) Forward primer(5′→3′)	反向引物(5′→3′) Reverse primer(5′→3′)
NaActin	AGACCGACCTTTCGTATACC	CCTCTTCTGTCTTCACCGTCA
NasOffi10614	TCCAGCTACAGGTATGTAGG	TAGTCTCGCAGAACGGTTTA
NasOffi20316	GGTGAGTTCCAGAACTGCC	TCCTGTCTCGCTCCTTCTTC
NasOffi21280	TCAGGTTACGTTGAACACCC	GAGTGGTACGAGTTTTCCTC
NasOffi20313	GAGGGACAACCTCGAAGTAG	ATACGATTCTACTGGCGGC
NasOffi4994	AAACCTACACTTCGGACCT	AGCACCGATTTATGTCTGGC
NasOffi7384	TTCTTTTGACTGTTTCCCTCAC	ACACTACAACTTGTTTCCGT
NasOffi28984	TGAAGTGAGGTGTTGGCAGT	CCAACCAGTCACCCACGAT
NasOffi23945	GGAACCCTCGTCGTCTCGAT	GGAAATGGGGTGGTCGGTGT
NasOffi28902	AAAAACCGGCACATCGATAC	CCTCGTTCGTTGACGAAATT
NasOffi16909	ATTAGCTGAGGGGTATGAGT	AAAATCCCGAAAACGCAAAG
NasOffi11250	ATACCTTGTTGTTGAGGAGG	CTCTATGGCAAGGAAATGTGGT
NasOffi2304	TCGTCACTCCCACAATTCCC	GCTTGAGTCGGACAGATGGC
NasOffi5802	CCATTCGTGGTAGCTCCGAT	TGATGTTCTTGCTGTCCCGG
NasOffi16828	GTCACTAGGAGAAGGAGGTA	TTCACCACCATTACCTTCCAC

1.5　数据统计与分析

采用SPSS进行数据统计分析,*、**、***分别表示*P*<0.05,*P*<0.01和*P*<0.001显著性。应用GraphPad Prism 9.0软件绘图。

2　结果与分析

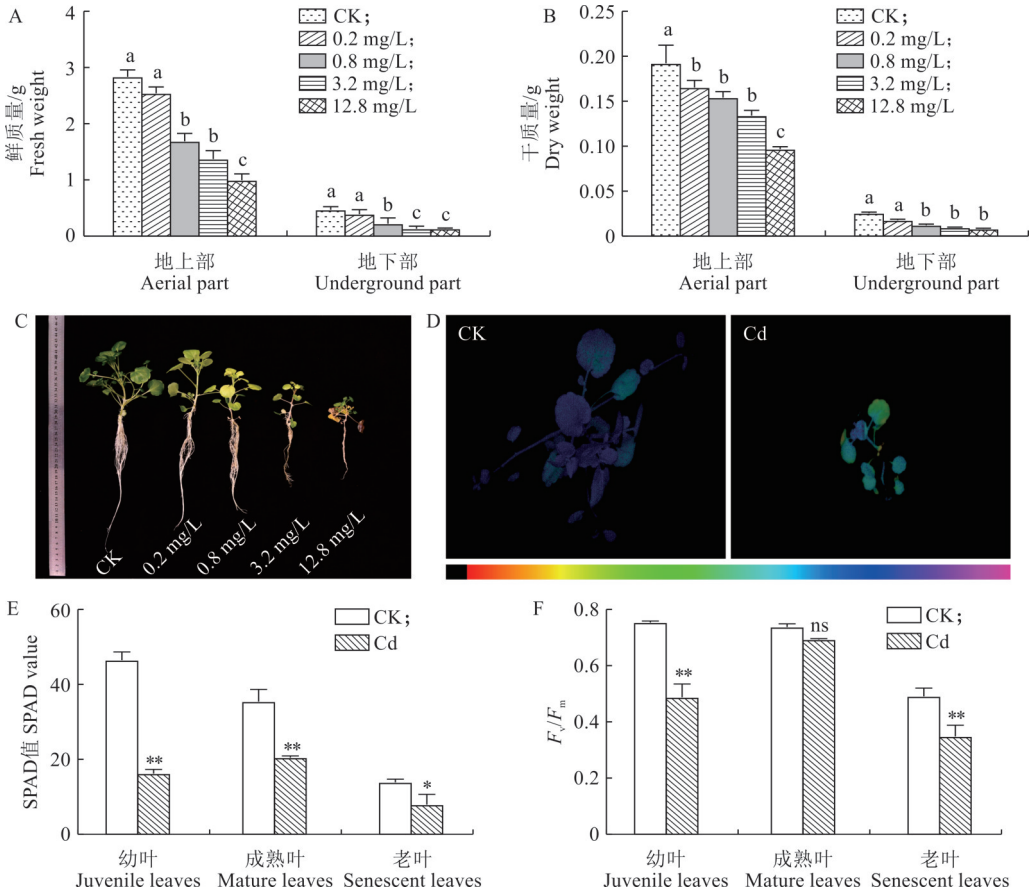
2.1　Cd胁迫对豆瓣菜幼苗生长和光合作用的影响

图1显示,随着$CdCl_2$质量浓度的增加,豆瓣菜地上部鲜质量和干质量均逐渐降低,尤其是在0.8 mg/L $CdCl_2$处理均与相应CK差异显著,当$CdCl_2$质量浓度进一步增加时,植株的地上、地下部鲜质量和干质量均显著低于相应CK(图1-A~B)。同时,高质量浓度Cd处理导致豆瓣菜叶片黄化、根部细软、根长缩短;在12.8 mg/L $CdCl_2$处理下,植株表现出明显的黄化和萎缩现象(图1-C)。因此,0.8 mg/L $CdCl_2$被选为后续试验的Cd胁迫质量浓度,在该条件下Cd既能抑制豆瓣菜的生长,又不至于导致植株死亡,从而达到适度的Cd胁迫强度。

Cd胁迫显著影响了豆瓣菜的叶绿素相对含量(SPAD值)和最大光化学效率(F_v/F_m)。在植株不同发育阶段,0.8 mg/L Cd处理组植株叶片(幼叶、成熟叶、老叶)中叶绿素相对含量(SPAD值)均极显著低于CK(图1-E);幼叶和老叶中最大光化学效率(F_v/F_m)也比CK极显著下降,而成熟叶中F_v/F_m未表现出显著差异(图1-F)。荧光成像结果(图1-D)显示,豆瓣菜CK植株生长正常,叶片荧光信号较强;而Cd处理组植株生长明显受到抑制,叶片荧光信号明显减弱。以上结果说明,在0.8 mg/L $CdCl_2$处理下,Cd胁迫显著抑制了豆瓣菜的生长,并降低了其叶绿素含量和光合作用效率。

2.2　Cd胁迫对豆瓣菜幼苗镉和营养元素含量及抗氧化酶活性的影响

由图2可以看出,在0.8 mg/L Cd胁迫下,豆瓣菜幼苗Cd、Fe、Mn、K、Ca、S和MDA含量及抗氧化酶(CAT、POD、SOD)活性均受到影响,且除CAT活性外均达到极显著水平。在Cd处理下,豆瓣菜植株Cd^{2+}含量接近600 mg/kg,而CK组几乎未检测到Cd元素存在;Cd处理下Fe、Mn、K和Ca含量分别比CK极显著增加了68%,25%,23%和18%,而S含量较CK极显著下降20%。



A、B. 地上部、地下部鲜质量和干质量;C. 植株表型;D. 植株荧光成像;E、F. 不同叶龄叶片光合参数。图柱上标不同小写字母表示处理之间差异显著($P<0.05$)。*、**分别表示处理与对照之间在$P<0.05$和$P<0.01$水平差异显著,ns表示无显著差异。下同。

A, B. Fresh and dry weights of the aerial parts and roots; C. Phenotypic images of plants; D. Fluorescent images of plants; E, F. Photosynthetic parameters of leaves at different ages. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$). *, ** represent significant difference between treatments and control at $P<0.05$ and $P<0.01$ level, respectively. 'ns' indicates no significant difference. The same below.

图 1 不同质量浓度Cd处理豆瓣菜幼苗的生长和光合作用参数

Fig. 1 Growth and photosynthesis indexes of watercress seedlings under different Cd concentrations.

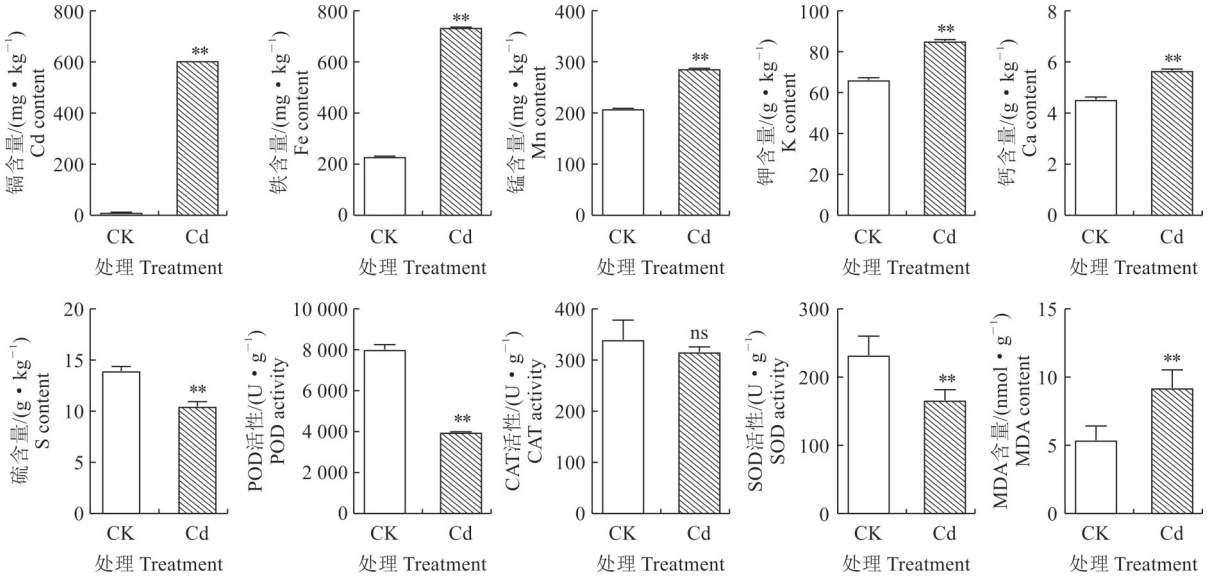


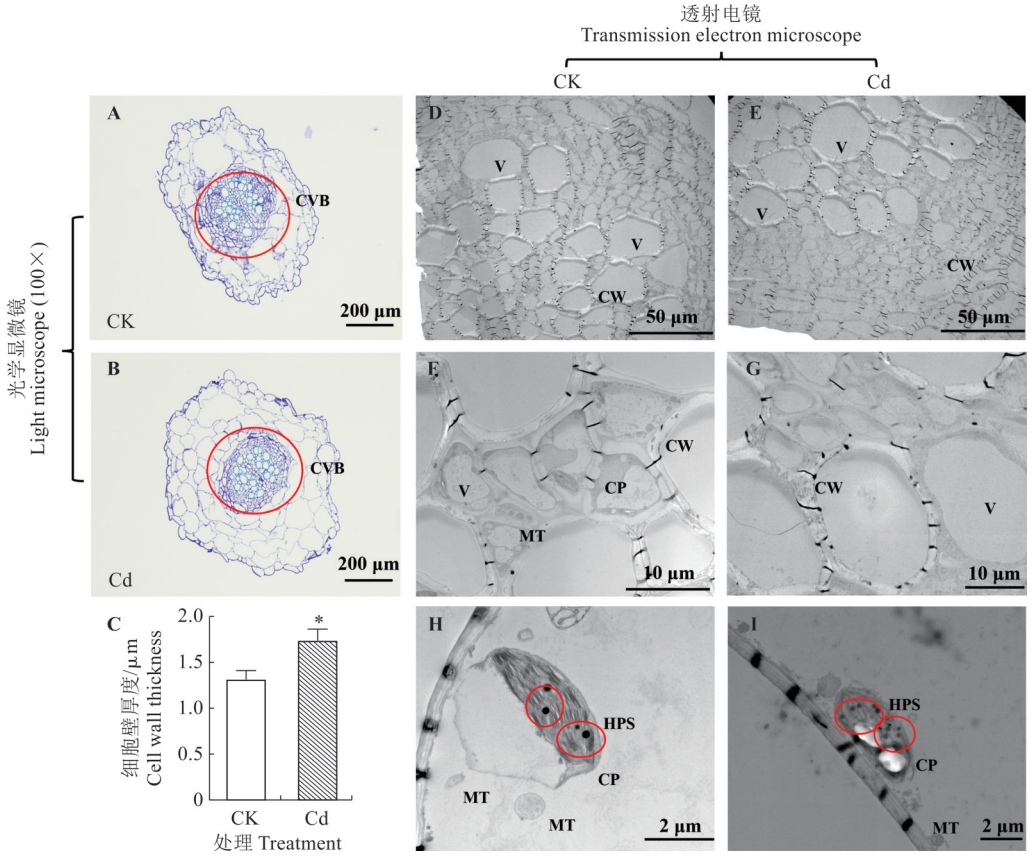
图 2 Cd胁迫下豆瓣菜幼苗元素含量及抗氧化酶活性

Fig. 2 Element contents and antioxidant enzyme activities in watercress seedlings under Cd stress

图 2 显示，在 0.8 mg/L Cd 胁迫下，Cd 处理组植株的 POD 和 SOD 活性分别比 CK 极显著降低 50% 和 28%，而 CAT 活性与 CK 无显著差异；植株 MDA 含量在 0.8 mg/L Cd 胁迫下也比 CK 极显著升高 71%。以上结果说明，0.8 mg/L Cd 胁迫导致豆瓣菜幼苗细胞膜脂质过氧化程度显著增加，植株受到了严重的过氧化伤害。

2.3　Cd 胁迫对豆瓣菜幼苗根部细胞结构的影响

豆瓣菜幼苗根部结构观察结果（图 3）显示，作为植物水分和养分主通道的维管束（CVB，红圈标记），其 Cd 处理组的横截面比例低于 CK 组（图 3-A～B），而豆瓣菜根部细胞壁（CW）也比 CK 显著增厚（图 3-C）。透射电镜（TEM）观察结果也显示，与 CK 组相比，Cd 处理组豆瓣菜根部 CW 明显增厚，液泡（V）变大，Cd 胁迫引发了细胞壁重构和细胞间隙扩展（图 3-E）；Cd 处理组根部细胞的细胞器数量也明显减少（图 3-G），并出现了更多的嗜饿颗粒（HPS），质体（CP）、线粒体（MT）膜边界变得模糊且形态发生畸变（图 3-I）。这说明 0.8 mg/L Cd 胁迫显著破坏了豆瓣菜根部细胞结构，并导致细胞代谢紊乱。



A、B. 光学显微镜下根部显微结构；C. 根部细胞壁厚度；D～I. 透射电镜下根部细胞结构（D、F、H. CK；E、G、I. Cd 胁迫）。CVB. 维管束；CW. 细胞壁；V. 液泡；CP. 质体；MT. 线粒体；HPS. 嗜饿颗粒。

A，B. Microstructure of roots under LM；C. Cell wall thickness of roots；D—I. Ultrastructure of roots under TEM（D，F，H. CK；E，G，I. Cd stress）. CVB. Vascular bundle；CW. Cell wall；V. Vacuole；CP. Plastid；MT. Mitochondria；HPS. Hunger pigment granules.

图 3　Cd 胁迫下豆瓣菜幼苗根部解剖结构

Fig. 3　Anatomical structures of watercress roots under Cd stress

2.4　Cd 胁迫下豆瓣菜差异表达基因分析

2.4.1　转录组测序和差异表达基因（DEGs）鉴定

利用 Illumina HiSeq TM2000 平台进行高通量转录组测序，6 个样本测序结果（表 2）显示，每个样本平均获得约 2 000 万个经过质量控制和过滤的有效读数。所有处理组的 Q30 均超过 92%，表明转录组测序数据可信度高，满足后续分析要求。各组之间的 GC 含量和 Q30 无明显差异，展示了测序结果的一致性和可靠性。PCA 结果显示，Cd 处理组和 CK 样本在 PC1 和 PC2 上分布不同，Cd 处理组与 CK 在 PC1 上明显分离，说明 Cd 胁迫处理影响了基因表达模式（图 4-A）。火山图展示了 Cd 处理组与 CK 之间 DEGs 的变化，其中上调基因 2 714 个，下调基因 4 586 个，表达无显著变化的基因 21 255 个（图 4-B）。

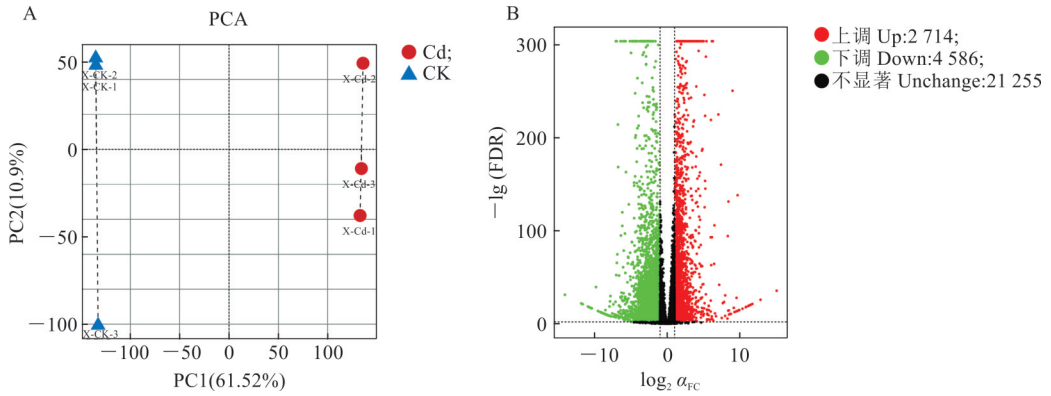
2.4.2　差异表达基因 KEGG 富集分析

Cd 胁迫下差异表达基因 KEGG 分类图见图 5。

表 2 豆瓣菜转录组测序数据汇总

Table 2 Summary of transcriptome data from RNA-sequencing of watercress

样品名称 Sample	过滤后数据 Clean read	过滤后长度/bp Clean base	GC 含量/% GC content	Q30/%
CK-1	25 667 181	7 684 798 299	45.93	93.67
CK-2	23 160 827	6 931 431 668	45.81	94.12
CK-3	20 504 009	6 132 900 676	45.91	92.76
Cd-1	22 833 228	6 833 921 036	45.67	94.47
Cd-2	23 102 320	6 921 053 108	45.38	94.33
Cd-3	23 007 661	6 887 581 646	45.45	94.73



A. 主成分分析图;B. 差异表达基因火山图。红色代表上调基因数目,绿色代表下调基因数目,黑色则代表无显著变化。

A. Diagram of principal component analysis; B. Volcano map of the differentially expressed genes. Red indicates upregulated genes, green indicates downregulated genes, and black represents no significant changes.

图 4 Cd 胁迫处理下豆瓣菜差异表达基因主成分分析和火山图

Fig. 4 PCA analysis and volcano map of the differentially expressed genes of watercress under Cd stress treatments

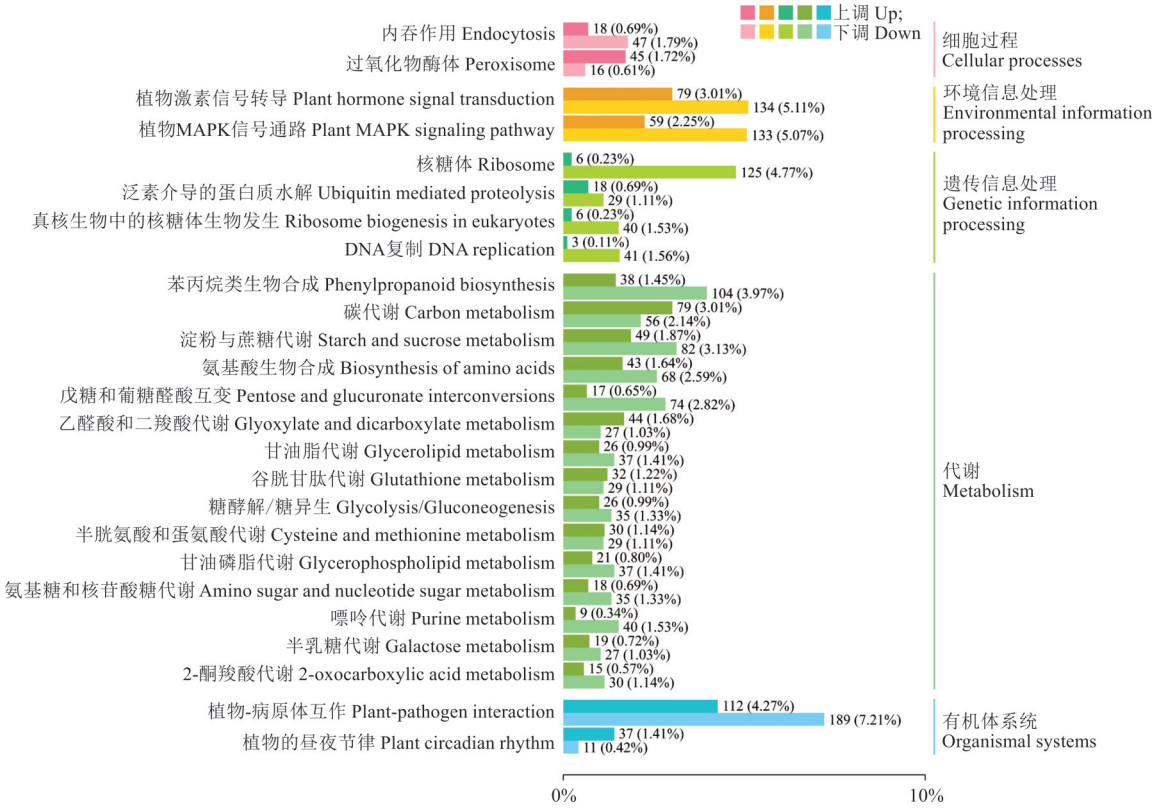
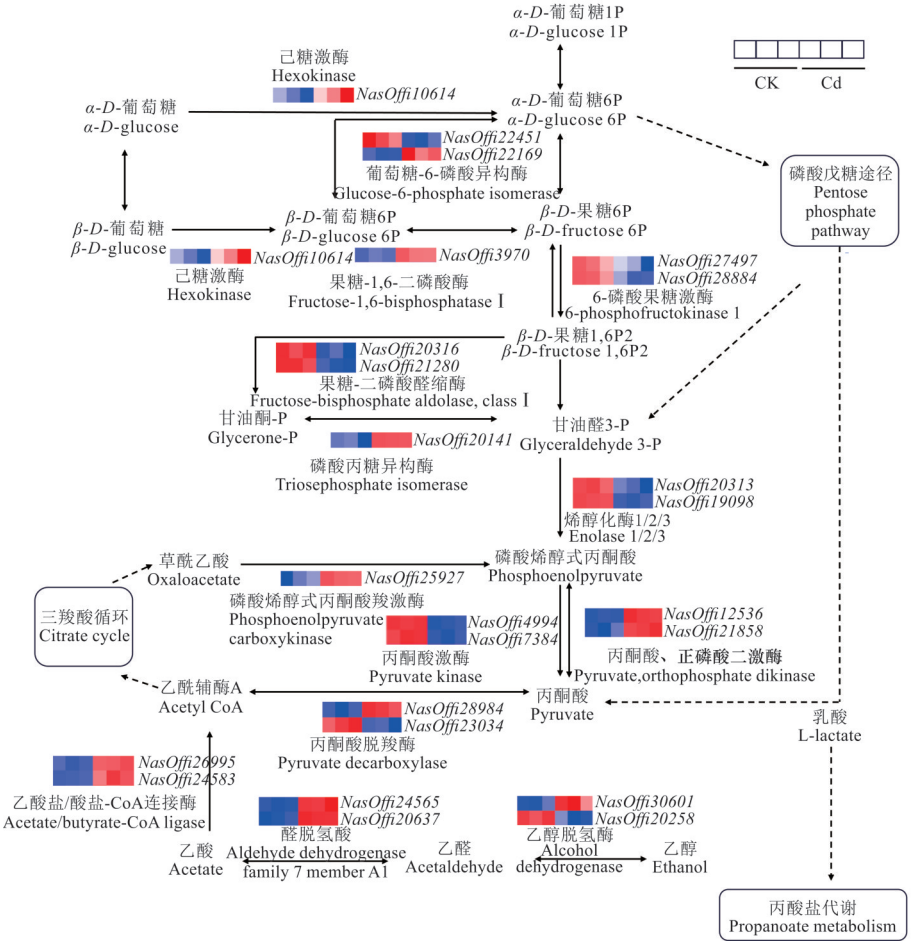


图 5 Cd 胁迫豆瓣菜差异表达基因 KEGG 分类图

Fig. 5 KEGG classification map of the differentially expressed genes of watercress under Cd stress

由图 5 可以看出，在环境信息处理分类下，植物激素信号转导和植物 MAPK 信号通路分别有 5.11% 和 5.07% 的基因下调表达；更多的 DEGs 显著富集于代谢途径，其中苯丙烷类生物合成、淀粉与蔗糖代谢等途径中下调基因比例较高，而碳代谢中上调基因比例较高，占比为 3.01%；在有机体系统类别中，植物-病原体互作路径的基因显著下调占比 7.21%，反映了 Cd 胁迫对植物病原体入侵时防御机制的影响。

2.4.3　糖酵解途径相关基因的表达分析　为进一步研究 Cd 胁迫对豆瓣菜糖酵解分子机制的影响，对 DEGs 在 KEGG Pathway 数据库中进行注释分析，获得糖酵解/糖异生途径的 DEGs。本研究分析了糖酵解途径中的关键酶和代谢中间产物的变化情况。结果（图 6）显示，Cd 胁迫下糖酵解过程中的多种酶基因，如己糖激酶基因（*NasOffi10614*）、葡萄糖-6-磷酸异构酶基因（*NasOffi22169*）等表达上调，促进初始葡萄糖代谢；6-磷酸果糖激酶基因（*NasOffi27497*、*NasOffi28884*）、果糖-二磷酸醛缩酶基因（*NasOffi20316*、*NasOffi21280*）、烯醇化酶基因（*NasOffi20313*、*NasOffi19098*）、丙酮酸激酶基因（*NasOffi4994*、*NasOffi7384*）等表达下调，抑制了糖酵解中的后期步骤。磷酸烯醇式丙酮酸激酶基因（*NasOffi25927*）表达上调，促使磷酸烯醇式丙酮酸生成增加，同时伴随草酰乙酸含量减少。此外，乙醇发酵途径中的基因 *NasOffi24565*、*NasOffi30601* 表达上调，减轻了细胞毒性和氧化应激。



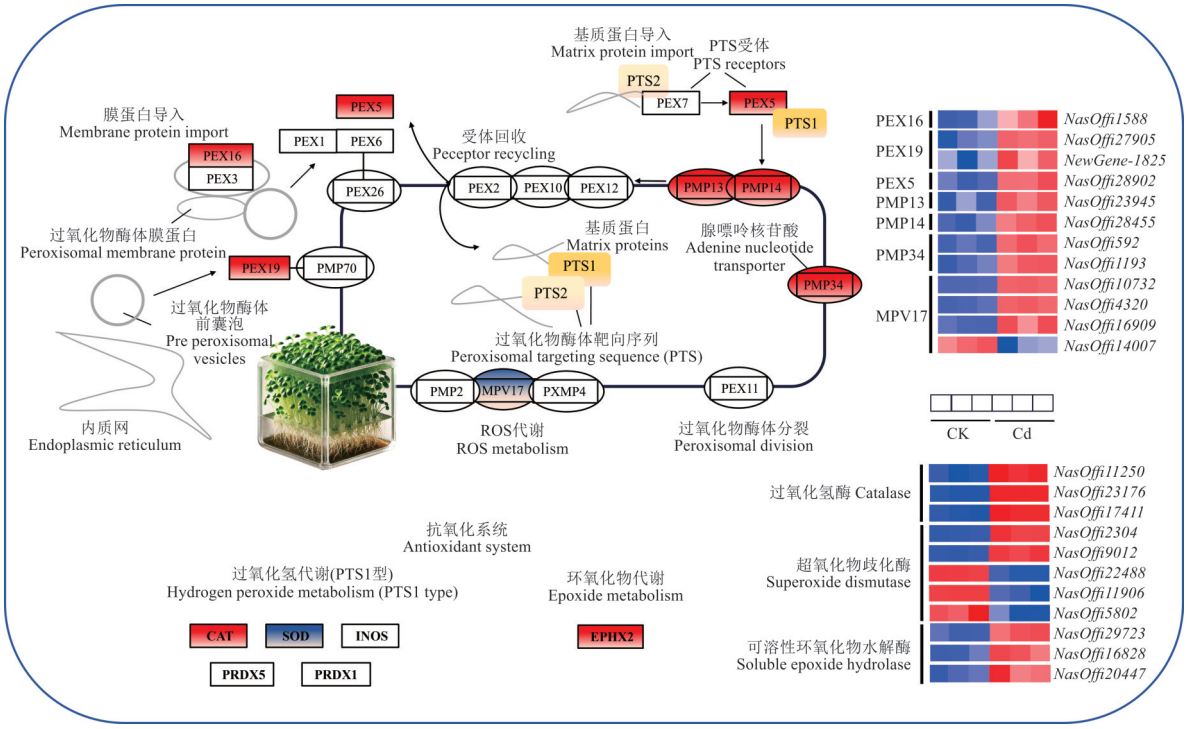
实线代表关键酶和代谢产物的变化情况，虚线表示代谢物相关的反应途径；热图表示不同处理间差异表达基因的 FPKM 值，颜色越红数值越高，颜色越蓝数值越低；从左到右样本依次为 CK、Cd 胁迫。

Solid line represents the changes in key enzymes and metabolites, and the dotted line represents the metabolite-related reaction pathways. The heat map represents the FPKM value of the differential genes between different treatments; the higher the red color, the lower the blue color. From left to right, the samples are CK and Cd stress, respectively.

图 6　Cd 胁迫豆瓣菜糖酵解/糖异生合成途径相关差异表达基因分析

Fig. 6　Analysis of the differentially expressed genes related to the glycolysis / gluconeogenesis synthesis pathway of watercress under Cd stress

2.4.4 过氧化物酶体相关基因的表达分析 为了解 Cd 胁迫下豆瓣菜中过氧化物酶体的功能和响应机制,对 DEGs 在 KEGG Pathway 数据库中进行注释分析,获得过氧化物酶体途径的 DEGs(图 7)。过氧化物酶体膜蛋白的进入由 PEX19、PEX3 和 PEX16 介导。具体来说,与 PEX16 和 PEX19 相关的基因(*NasOffi1588*、*NasOffi27905*、*NewGene-1825*)表达上调,促进了膜蛋白的转运。基质蛋白的导入依赖于 PEX5 与 PEX7 及 PMP14 与 PEX5 结合,识别携带 PTS1 的基质蛋白,同时 PMP14 帮助锚定 PMP13,两者共同形成导入孔道,确保基质蛋白顺利进入过氧化物酶体。其中 PEX5(*NasOffi28902*)、PMP13(*NasOffi23945*)、PMP14(*NasOffi28455*)相关基因的上调表达进一步验证了这一过程。在过氧化物酶体氧化还原平衡中,MPV17 和 PXMP4 等蛋白发挥重要作用,其中 MPV17 相关基因(*NasOffi10732*、*NasOffi4320*、*NasOffi16909*、*NasOffi-14007*)的表达变化调节了过氧化物酶体中的 ROS 水平。



热图表示不同处理间差异表达基因的 FPKM 值,颜色越红数值越高,颜色越蓝数值越低;从左到右样本依次为 CK、Cd 胁迫。

The heat map represents the FPKM value of the differential genes between different treatments; the higher the red color, the lower the blue color. From left to right, the samples are CK and Cd stress, respectively.

图 7 Cd 胁迫豆瓣菜过氧化物酶体相关差异表达基因分析

Fig. 7 Analysis of the differentially expressed genes related to peroxisome of watercress under Cd stress

另外,过氧化物酶体的抗氧化系统在植物应对 Cd 胁迫时起关键作用。其中 CAT 相关基因(*NasOffi11250*、*NasOffi23176*、*NasOffi17411*)表达上调;SOD 相关基因(*NasOffi2304*、*NasOffi9012*、*NasOffi22488*、*NasOffi5802*)的表达也发生了变化,EPHX2 相关基因(*NasOffi29723*、*NasOffi16828*、*NasOffi20447*)表达上调,进一步验证了这种抗氧化反应。

2.4.5 RT-qPCR 验证 从豆瓣菜幼苗中筛选出 14 个在 Cd 胁迫下与糖酵解/糖异生及过氧化物酶体合成相关的 DEGs,为验证这些基因的实际表达变化,采用 RT-qPCR 技术对这 14 个基因(*NasOffi-10614*、*NasOffi20316*、*NasOffi21280*、*NasOffi20313*、*NasOffi4994*、*NasOffi7384*、*NasOffi28984*、*NasOffi-23945*、*NasOffi28902*、*NasOffi16909*、*NasOffi11250*、*NasOffi2304*、*NasOffi5802*、*NasOffi16828*)进行验证。结果(图 8)显示,相关基因的相对表达量变化趋势与转录组测序结果一致,证明了转录组数据的准确性和可靠性。

2.5 Cd 胁迫下豆瓣菜差异代谢物分析

为了揭示豆瓣菜受 Cd 胁迫后代谢物的变化,从每处理组豆瓣菜样本中提取代谢物,并通过液相色谱(LC-QTOF)进行分析,通过 VIP 值和倍数变化筛选差异代谢物(DEMs),然后通过 KEGG 富集分

析，研究了DEMs与代谢通路之间的关系。结果（图9）显示，在Cd胁迫水培处理下，豆瓣菜植株的DEMs显著富集于淀粉与蔗糖代谢、糖酵解/糖异生两条途径中。在豆瓣菜受到Cd胁迫后，与CK相比，淀粉与蔗糖代谢途径中代谢物异麦芽糖、尿苷二磷酸葡萄糖和麦芽糖6′-磷酸盐的相对含量分别下降36.29%，46.05%和70.31%；同时，与糖酵解/糖异生相关的生物合成代谢物相对含量也发生显著变化，具体表现为水杨苷、草酰乙酸和S-乳酸相对含量比CK分别下降56%，38%和66%。

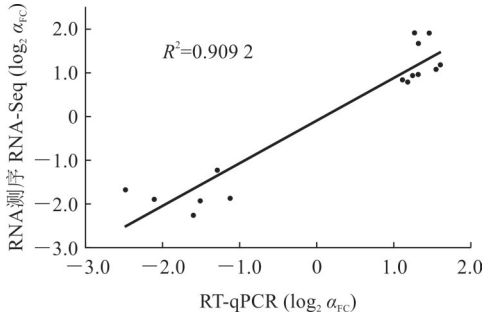


图 8　Cd胁迫豆瓣菜差异表达基因的RT-qPCR验证

Fig. 8　RT-qPCR analysis of the differentially expressed genes of watercress under Cd stress

3　讨　论

3.1　Cd胁迫对豆瓣菜生长及光合作用的抑制效应

重金属胁迫是植物在污染环境中经常受到的非生物胁迫之一。当植物暴露于高浓度重金属环境时，生理活动和代谢过程受到抑制，细胞结构受损，最终导致植物生长停滞或死亡[25]。本研究发现，随着Cd质量浓度的增加，豆瓣菜幼苗出现毒害症状，生物量减少，尤其是叶片黄化。这表明Cd胁迫处理对豆瓣菜生长具有强烈的抑制作用，该结果与CHEN等[26]的研究结果类似。光合作用是植物生长发育的核心过程，对重金属胁迫尤其敏感[27]。KABIR等[28]研究发现，Cd^{2+}胁迫抑制盐藻光合作用。本研究也观察到Cd胁迫导致豆瓣菜叶绿素含量减少、光系统损伤以及最大光化学效率下降，这些均为Cd毒性对植物的典型表现[29]。这些结果表明，豆瓣菜在0.8 mg/L $CdCl_2$处理下难以维持正常的光合作用功能。

3.2　Cd胁迫下豆瓣菜植株主要营养元素吸收与含量的变化

本研究中，在Cd胁迫下豆瓣菜Cd含量显著增加。CELIK等[30]研究也表明，土壤中存在的Cd导致植物根部和茎部Cd浓度上升。尽管Cd并非豆瓣菜生长所需的营养元素，其仍能通过根系迅速吸收并在植物体内积累，从而干扰植物体内的营养平衡。与此类似，BARUT[31]研究发现，Cd胁迫使菠菜N、K、Ca、Mg、Na和Cd含量上升。本研究中，尽管Cd胁迫下豆瓣菜体内Fe、Mn、K、Ca含量比CK有所上升，但植株干物质产量显著下降，且根系功能受损。这表明Cd积累可能破坏根系离子稳态，干扰营养元素代谢，从而进一步影响豆瓣菜的生长与发育。Ca^{2+}不仅能维持细胞壁和细胞膜的稳定性，还作为第二信使参与信号转导，调控植物的生长和环境适应性[32]。本研究发现，Cd胁迫显著提高了豆瓣菜Ca含量，推测这是豆瓣菜为应对Cd胁迫而主动积累更多Ca^{2+}以减少重金属毒害的适应性机制。此外，S元素参与含硫氨基酸、蛋白质、半胱氨酸和谷胱甘肽的合成，对缓解植物体内的毒害至关重要[33]。本研究中，Cd胁迫显著降低了豆瓣菜S含量，削弱其抗氧化和解毒能力，从而加剧了Cd^{2+}对豆瓣菜的毒害作用。

3.3　Cd胁迫下豆瓣菜信号通路的抑制及防御机制调控

已有研究报道，Cd胁迫可激活MAPK信号通路，调节植物的ROS稳态和耐受性[34]。本研究中，KEGG分析共鉴定133个下调DEGs与植物的MAPK信号通路相关，推测该信号通路的活性可能因此受到抑制，同时削弱了对ROS稳态的调控和胁迫响应能力，从而降低了豆瓣菜对Cd胁迫的耐受力。同时，本研究还发现Cd胁迫导致豆瓣菜根部细胞器损伤。有研究发现植物在吸收和积累Cd后会引起细胞损伤，严重破坏胞内线粒体、细胞核和叶绿体等细胞器的结构，最终阻碍植物的正常生长[35-36]。植物为应对Cd毒性在细胞水平上发展出多种防御策略，如调节细胞状态，增厚细胞壁以及通过液泡区隔化来抵御Cd的有害影响[37-38]。根部细胞壁是阻止Cd进入根细胞并减少其在细胞质中积累的主要屏障[39]。依据本试验中TEM观察结果推测，豆瓣菜通过增加细胞壁厚度来减轻Cd的毒性。苯丙素在植物应激反应中发挥关键作用，通过参与木质素的合成来增强细胞壁的韧性，从而提升植物对重金属的防御能力[40]。Cd胁迫导致苯丙烷类生物合成途径中下调的DEGs比例较高，推测其可能抑制了苯丙素的合成，从而减少木质素等聚合物的积累，削弱了细胞壁的韧性与防御能力。尽管细胞壁可能通过增厚来部分补偿强度损失，但这一

机制难以完全抵御Cd的毒性,最终导致豆瓣菜的抗Cd能力依然下降。

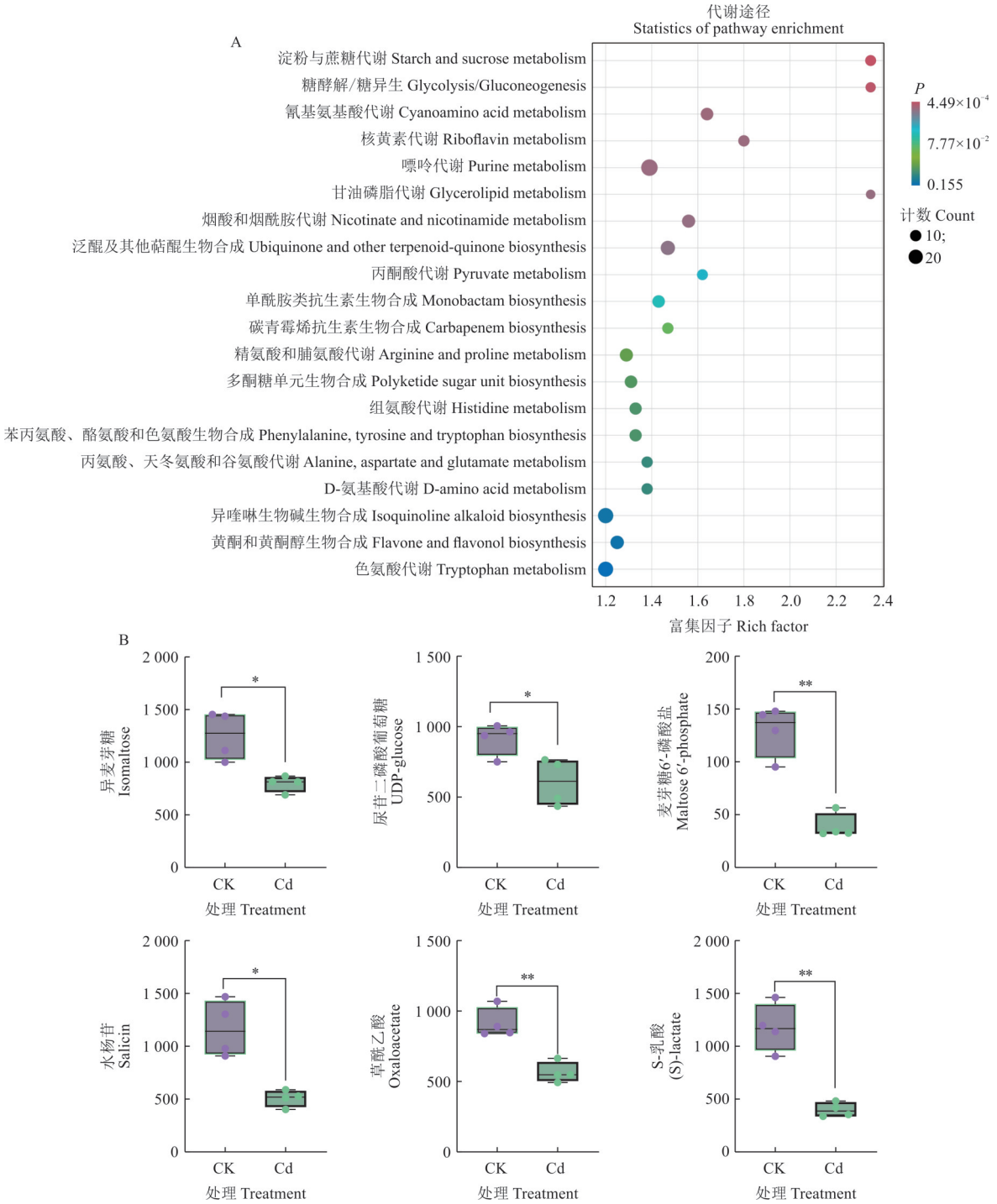


图9 Cd胁迫对豆瓣菜幼苗代谢物累积的影响

Fig. 9 Effects of Cd^{2+} stress on metabolite accumulation in watercress seedlings

3.4 Cd胁迫下碳代谢途径的调节与能量平衡机制

糖酵解是碳水化合物代谢的基础途径,也是植物呼吸作用的关键过程[41],在非生物胁迫条件下,其对碳水化合物代谢的调节具有重要作用[42]。本研究对豆瓣菜代谢组的分析发现,Cd胁迫植株中与糖酵解/糖异生以及淀粉和蔗糖代谢相关代谢物的相对含量均有所下降,如异麦芽糖、S-乳酸和草酰乙酸等。草酰乙酸作为TCA循环的重要中间产物,在TCA循环中起关键作用[43]。这些结果表明,Cd胁迫影响了豆瓣菜细胞的能量代谢,推测Cd胁迫可能通过抑制糖酵解和TCA循环中的关键代谢物来干扰豆瓣菜的能量供应。

Cd胁迫会引起豌豆碳水化合物代谢、糖酵解和戊糖磷酸途径相关酶的变化[44]。本研究通过转录组分析揭示了Cd胁迫下豆瓣菜糖酵解途径中相关酶基因的表达变化,其中己糖激酶和葡萄糖-6-磷酸异构酶基因上调,推测豆瓣菜通过增强糖酵解起始步骤的活性应对Cd胁迫,以满足能量需求;然而,丙酮酸激酶、烯醇化酶和果糖-二磷酸醛缩酶基因下调,又暗示糖酵解整体受到抑制,可能导致中间代谢物积累,限制丙酮酸和ATP的生成;同时,磷酸烯醇式丙酮酸激酶基因表达上调,降低了草酰乙酸含量。另外,乙醇发酵途径相关基因的表达变化表明,豆瓣菜可能通过激活乙醇发酵调节 NAD^+/NADH比率,维持糖酵解持续进行,减少乙醛的积累,从而降低Cd引起的细胞损害和氧化应激。

3.5　Cd胁迫下豆瓣菜抗氧化系统的调节机制

MDA作为膜脂质过氧化的标志物,反映了植物氧化损伤的程度[45]。本研究中Cd胁迫豆瓣菜的POD和SOD活性显著下降,而MDA含量显著增加,说明Cd胁迫不仅对豆瓣菜植株造成了明显的氧化损伤,还抑制了抗氧化酶活性。代谢组分析结果显示,Cd胁迫豆瓣菜糖酵解/糖异生相关代谢物水杨苷相对含量下降。水杨苷是水杨酸的天然前体,通过植物体内代谢转化为水杨酸,而水杨酸在调节植物应对环境胁迫,尤其是缓解重金属毒害方面具有重要作用[46]。PEX16、PEX19、PMP70、PMPV17、PXMP4和PEX11等参与过氧化物酶体合成中蛋白质的运输、循环和分裂过程,并在抗氧化酶的形成与维持中发挥关键作用[47]。本研究中,KEGG通路分析表明,Cd胁迫豆瓣菜中PEX16和PEX19等基因的表达显著上调,表明在此环境下其对豆瓣菜具有积极的调控作用。此外,豆瓣菜中抗氧化酶相关基因,如CAT、SOD和EPHX2的相关基因上调表达,进一步证明了其在应对Cd胁迫中发挥重要功能。可见,Cd胁迫可能通过抑制抗氧化酶活性及减少水杨苷含量削弱了豆瓣菜的抗氧化能力,但通过上调过氧化物酶体合成相关基因的表达也部分缓解了Cd带来的损伤。

4　结　论

Cd胁迫显著阻碍了豆瓣菜的正常生长和光合作用,破坏了根部细胞结构。Cd胁迫还抑制MAPK信号通路和苯丙烷生物合成途径,削弱了豆瓣菜的抗氧化和细胞壁防御能力,抗氧化相关基因的上调也对氧化应激提供了适应性调节。同时Cd胁迫扰乱了豆瓣菜碳水化合物代谢,抑制了糖酵解和TCA循环,进而削弱了能量供应和代谢平衡,但豆瓣菜通过上调乙醇发酵途径相关基因表达,以增加能量来源。另外,Cd胁迫豆瓣菜中异麦芽糖、尿苷二磷酸葡萄糖、麦芽糖6′-磷酸盐、水杨苷、草酰乙酸等碳水化合物代谢通路中的关键代谢产物含量均下降,也佐证了Cd胁迫对豆瓣菜碳代谢的影响。

[参考文献]

[1] SAHU C, BASTI S. Trace metal pollution in the environment: a review[J]. International Journal of Environmental Science and Technology, 2021, 18(1): 211-224.

[2] RIZWAN M, ALI S, ADREES M, et al. A critical review on effects, tolerance mechanisms and management of cadmium in vegetables[J]. Chemosphere, 2017, 182: 90-105.

[3] HUSSAIN B, ASHRAF M N, SHAFEEQ-UR-RAHMAN, et al. Cadmium stress in paddy fields: effects of soil conditions and remediation strategies[J]. Science of the Total Environment, 2021, 754: 142188.

[4] HU J L, WU F Y, WU S C, et al. Phytoavailability and phytovariety codetermine the bioaccumulation risk of heavy metal from soils, focusing on Cd-contaminated vegetable farms around the Pearl River Delta, China[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2013, 91: 18-24.

[5] BENÁKOVÁ M, AHMADI H, DUČAIOVÁ Z, et al. Effects of Cd and Zn on physiological and anatomical properties of hydroponically grown *Brassica napus* plants[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2017, 24(25): 20705-20716.

[6] HASANUZZAMAN M, NAHAR K, HOSSAIN M, et al. Coordinated actions of glyoxalase and antioxidant defense systems in conferring abiotic stress tolerance in plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(1): 200.

[7] CHEN F, WANG F, WU F B, et al. Modulation of exogenous glutathione in antioxidant defense system against Cd stress in the two barley genotypes differing in Cd tolerance[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(8): 663-672.

[8] BAGHAYERI M, AMIRI A, MALEKI B, et al. A simple approach for simultaneous detection of cadmium (Ⅱ) and lead (Ⅱ) based on glutathione coated magnetic nanoparticles as a highly selective electrochemical probe[J]. Sensors and Actuators B: Chemical, 2018, 273: 1442-1450.

[9] WEI W, PENG H, XIE Y H, et al. The role of silicon in cadmium alleviation by rice root cell wall retention and vacuole compartmentalization under different durations of Cd exposure[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2021, 226: 112810.

[10] TANG F C, LAO K Q, SURANI M A. Development and applications of single-cell transcriptome analysis[J]. Nature Methods, 2011, 8(S4): S6-S11.

[11] DOSSA K, MMADI M A, ZHOU R, et al. Depicting the core transcriptome modulating multiple abiotic stresses responses in sesame (*Sesamum indicum* L.)[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(16): 3930.

[12] ZHANG Y T, ALI U, ZHANG G F, et al. Transcriptome analysis reveals genes commonly responding to multiple abiotic stresses in rapeseed[J]. Molecular Breeding, 2019, 39(10): 158.

[13] KANG W H, SIM Y M, KOO N, et al. Transcriptome profiling of abiotic responses to heat, cold, salt, and osmotic stress of *Capsicum annuum* L[J]. Scientific Data, 2020, 7: 17.

[14] MILNER M J, MITANI-UENO N, YAMAJI N, et al. Root and shoot transcriptome analysis of two ecotypes of *Noccaea caerulescens* uncovers the role of *NcNramp1* in Cd hyperaccumulation[J]. The Plant Journal, 2014, 78(3): 398-410.

[15] XIAO Y T, DU Z J, QI X B, et al. RNA-sequencing analysis reveals transcriptional changes in the roots of low-cadmium-accumulating winter wheat under cadmium stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2019, 41(1): 13.

[16] FENG Z, DING C Q, LI W H, et al. Applications of metabolomics in the research of soybean plant under abiotic stress[J]. Food Chemistry, 2020, 310: 125914.

[17] NEPHALI L, PIATER L A, DUBERY I A, et al. Biostimulants for plant growth and mitigation of abiotic stresses: a metabolomics perspective[J]. Metabolites, 2020, 10(12): 505.

[18] KUMAR M, KUMAR PATEL M, KUMAR N, et al. Metabolomics and molecular approaches reveal drought stress tolerance in plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(17): 9108.

[19] MEI X Q, LI S S, LI Q S, et al. Sodium chloride salinity reduces Cd uptake by edible amaranth (*Amaranthus* mangostanus L.) *via* competition for Ca channels[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2014, 105: 59-64.

[20] MWAMBA T M, ISLAM F, ALI B, et al. Comparative metabolomic responses of low- and high-cadmium accumulating genotypes reveal the cadmium adaptive mechanism in *Brassica napus*[J]. Chemosphere, 2020, 250: 126308.

[21] WANG J C, CHEN X F, CHU S H, et al. Comparative cytology combined with transcriptomic and metabolomic analyses of *Solanum nigrum* L. in response to Cd toxicity[J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 423: 127168.

[22] KIM D, PAGGI J M, PARK C, et al. Graph-based genome alignment and genotyping with HISAT2 and HISAT-genotype[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(8): 907-915.

[23] AO D, XIA P P, JIANG S, et al. Comparative transcriptome analysis of *TLR8* signaling cells revealed the porcine *TLR8* specific differentially expressed genes[J]. Developmental & Comparative Immunology, 2019, 98: 129-136.

[24] BARBER R F, RAMDAS A. The*p*-filter: multilayer false discovery rate control for grouped hypotheses[J]. Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology, 2017, 79(4): 1247-1268.

[25] DUBEY S, SHRI M, GUPTA A, et al. Toxicity and detoxification of heavy metals during plant growth and metabolism[J]. Environmental Chemistry Letters, 2018, 16(4): 1169-1192.

[26] CHEN H C, ZHANG S L, WU K J, et al. The effects of exogenous organic acids on the growth, photosynthesis and cellular ultrastructure of *Salix variegata* Franch. Under Cd stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 187: 109790.

[27] GOUSSI R, MANAA A, DERBALI W, et al. Combined effects of NaCl and Cd^{2+} stress on the photosynthetic apparatus of *Thellungiella* salsuginea[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics, 2018, 1859(12): 1274-1287.

[28] KABIR A H, HOSSAIN M M, KHATUN M A, et al. Role of silicon counteracting cadmium toxicity in alfalfa (*Medicago sativa* L.)[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1117.

[29] PARMAR P, KUMARI N, SHARMA V. Structural and functional alterations in photosynthetic apparatus of plants under cadmium stress[J]. Botanical Studies, 2013, 54(1): 45.

[30] CELIK H, KUNENE S S. Consequences of Cd and chicken manure on growth and on some nutrient contents of spinach plants (*Spinacia oleracea* L.)[J]. Applied Ecology and Environmental Research, 2021, 19(4): 3003-3017.

[31] BARUT H. Cadmium-induced changes in growth and micronutrient composition of two pepper cultivars[J]. Applied Ecology and Environmental Research, 2019, 17(2): 2249-2256.

[32] 刘佳. 钙离子对植物生长发育的研究概况[J]. 现代盐化工, 2021, 48(5): 137-138.
LIU J. Research survey of calcium ions on plant growth and development[J]. Modern Salt and Chemical Industry, 2021, 48(5): 137-138.

[33] SPADARO D, YUN B W, SPOEL S H, et al. The redox switch: dynamic regulation of protein function by cysteine modifications[J]. Physiologia Plantarum, 2010, 138(4): 360-371.

[34] YEH C M, CHIEN P S, HUANG H J. Distinct signalling pathways for induction of MAP kinase activities by cadmium and copper in rice roots[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 58(3): 659-671.

[35] HE S Y, YANG X E, HE Z L, et al. Morphological and physiological responses of plants to cadmium toxicity: a review[J]. Pedosphere, 2017, 27(3): 421-438.

[36] STERCKEMAN T, THOMINE S. Mechanisms of cadmium accumulation in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2020, 39(4): 322-359.

[37] LI H, LUO N, LI Y W, et al. Cadmium in rice: transport mechanisms, influencing factors, and minimizing measures[J]. Environmental Pollution, 2017, 224: 622-630.

[38] EL RASAFI T, OUKARROUM A. Cadmium stress in plants: a critical review of the effects, mechanisms, and tolerance strategies[J]. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, 2022, 52(5): 675-726.

[39] YADAV V, ARIF N, KOVÁČ J, et al. Structural modifications of plant organs and tissues by metals and metalloids in the environment: a review[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 159: 100-112.

(下转第120页)