

大豆镉抗性及籽粒积累的根系基础研究

王 朋, 邓小娟, 黄益安, 方小龙, 张 杰, 杨存义

(华南农业大学 农学院/广东省植物分子育种重点实验室/国家大豆改良中心广东分中心, 广东 广州 510640)

摘要:土壤镉(Cd)污染一方面会严重影响大豆的生长发育,另一方面通过土壤-根系积累在大豆籽粒中危及人体健康。选育高抗、低积累大豆品种是应对土壤镉污染的有效途径,了解大豆镉吸收、转运和分配的机制是开展大豆重金属高抗、低积累分子育种的前提。大豆根系是首先接触土壤的器官,也是镉吸收、转运和分配等重要生理活动发生的部位,因此是研究大豆镉抗性和积累的关注点。本文总结了大豆根系的形态、根系吸收、组织分配、固定去毒和木质部转运等方面在镉抗性和积累中所发挥的作用,通过比较不同大豆基因型根系在镉吸收、阻断、解毒和转运等方面的差异揭示了大豆镉抗性和积累机制的策略,为通过根系育种改良大豆抗污染及镉低积累的能力奠定基础。

关键词:大豆;镉;根系;生理机制

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

DOI:10.11861/j.issn.1000-9841.2014.06.0928

Roles of Soybean Roots in Tolerance to Cd and Seed Accumulation

WANG Peng, DENG Xiao-juan, HUANG Yian, FANG Xiao-long, ZHANG Jie, YANG Cun-yi

(College of Agriculture, South China Agricultural University/Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Molecular Breeding/Sub-center of National Soybean Improvement Center, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Soybeans cultivation in the field contaminated with cadmium(Cd) faces two challenges: the first is the excessive soil cadmium will seriously impact soybean growth and development; the second is that Cd accumulation in seeds will threaten the health of human being through the soil-root system. It is one of sustainable strategies to cultivate the tolerant and low accumulating soybean varieties in the field contaminated with Cd. Understanding the mechanism of uptake, translocation and contribution can help to improve the tolerance and accumulation. Soybean root is one of study focus because it is the organ interacted primarily with soil and play key roles in these processing, such as uptake, translocation and contribution. This article summarized the important roles of roots in cadmium absorption, cadmium detoxification, xylem transport, and also discussed the strategies which uncovered the mechanism of tolerance and low accumulation to cadmium by the comparison differences of roots in absorption, blocking, detoxification and transport between genotypes with contrast cadmium tolerance and accumulation. It may lay a foundation to improve the cadmium tolerance and low accumulation in soybean by root breeding.

Key words: Soybean; Cd; Root; Physiological mechanism

我国土壤重金属污染日益严重,尤以镉污染最为明显^[1]。镉不但危害作物的生长发育,还积累在作物的食用部分危害人类的健康。我国土地资源短缺,不可能大规模弃耕中、轻污染农田,但在中、轻污染农田从事粮食生产又面临食品安全的问题。大豆是农作物中容易吸收积累重金属的作物之一,调查表明我国南方地区生产的大豆重金属普遍超标^[2-4],通过育种手段选育抗污染低积累的优良大豆品种,在轻、中度污染的土地上生产符合要求的安全食品是一种最有效的解决办法^[5-6],而了解大豆镉吸收、转运和分配的机制是开展大豆重金属高抗、低积累分子育种的前提。大豆根系是首先接触土壤的器官,也是镉吸收、转运和分配等重要生理活动发生的场所,因此成为大豆镉抗性和积累的重要研究内容。

1 根系在大豆镉抗性和籽粒镉积累的作用

大豆的镉抗性存在基因型差异^[2,7-8]。1978年, Boggess等^[9]通过污染土盆栽法以生物量减少、可见症状和茎叶镉浓度为指标评价了30多个美国主要大豆品种,发现品种抗性差异明显。黄运湘等^[10]对湖南和江西的10个品种进行了苗期镉抗性筛选,发现不同品种间差异显著。赵云云等^[7-8]利用盆栽试验对华南地区主要大豆品种及育种材料进行了评价,发现桂夏豆2号、巴西3号、华春1号、桂春8号是抗性品种,华夏3号、桂M32、巴西15、桂早1号、埂青82、华春6号、华春3号、华春5号、赣豆5号和泉豆7号是中等抗性品种,而巴西10号、福豆234、华夏4号、华春2号、本地2号和中黄24是敏感

收稿日期:2014-03-25

基金项目:国家自然科学基金(31271745);国家“十二五”科技支撑计划(2011BAD35B06);国家高技术研究发展计划“863计划”(2012AA101106)。

第一作者简介:王朋(1988-),男,硕士,主要从事大豆分子育种研究。E-mail:wp.102300@163.com。

通讯作者:杨存义(1966-),男,博士,副教授,主要从事植物营养性状的遗传学与改良研究。E-mail:yyc@scau.edu.cn。

品种。

研究表明大豆籽粒镉积累也存在基因型差异^[2,7-8]。Arao 等^[11]通过污染田种植、不同浓度隔土培试验和营养液培养试验对 15 个日本大豆品种的基因型间存在显著差异。赵云云等^[8]通过土培试验发现华夏 3 号、桂 M32、桂春 8 号籽粒积累量较低,而中黄 24、巴西 10 号和华春 2 号籽粒镉积累较高,是低积累品种的 2~3 倍。大豆籽粒镉积累是受主效基因控制、受环境影响较小的性状^[12]。

大豆镉抗性与籽粒镉积累是不同的性状,评价指标存在差异。通过相关分析发现籽粒镉浓度与转运系数、单位根吸收量均呈极显著性正相关,且大豆镉抗性和籽粒镉积累相关性不显著,表明大豆镉抗性与籽粒积累的遗传及生理基础存在差异^[7-8]。尽管机制有所不同,但目前的研究结果表明根系吸收和木质部向地上转运能力是决定大豆品种间镉抗性及其籽粒镉积累的两个重要生理过程^[2,7-8,13-15]。研究证明大豆对镉的吸收差异主要由根系特性决定^[16],而嫁接试验证明地上部积累差异是由根系吸收能力和根系转运能力决定,籽粒低积累品种将吸收的镉大部分保留在根系中^[15-16]。

2 影响根系镉吸收的关键因子

土壤中镉最先聚集在根系细胞壁上,然后部分镉通过共质体途径和质外体途径进入细胞^[17-18]。非共质体途径主要是结合在细胞壁上或通过细胞间隙由外向内移动到达木质部,该吸收途径随环境镉浓度增加对植物镉吸收的贡献越大^[19]。共质体途径吸收镉主要是细胞膜上的金属转运蛋白(如 Nramp 家族、ZIP 家族和 YSL 家族等)和 Ca 通道将镉吸收进细胞,再通过胞间连丝由根系外层细胞向内层细胞移动。共质体途径受代谢影响,与多种阳离子(Cu、Fe、Zn、Mn 等)存在竞争^[19]。根系的吸收能力是大豆品种间镉抗性及其籽粒镉积累差异的基础^[2,8,15-16],与根际环境、根系形态及解剖结构、细胞壁和细胞膜密切相关。根系通过形态和结构的变化影响根系吸收。研究表明,在一定浓度镉胁迫下大豆的相对根长、根表面积和根体积都受到不同程度的影响,敏感大豆品种的根系在低浓度下就受到伤害,而抗性大豆品种在高浓度下生长才受到抑制(待发表结果)。通过切片实验证明,镉胁迫下不同大豆基因型根细胞结构受损害程度不同,这种差异主要集中在根基与根尖(待发表结果)。

细胞壁是抵御重金属进入根系细胞的第一道物理性屏障,根系外周层细胞壁通透能力和该层最重要木栓质通透性影响着根系的吸收,通过皮层、

内皮层和其他胞外障碍的加速成熟减弱质外体的镉向木质部的转运^[20-21]。细胞壁以基因型特异和发育阶段特异方式在镉吸收和向茎叶转运中发挥重要作用^[17,22]。细胞壁的性质既决定了根系的解剖特性及根系的生长,同时也阻止了镉在细胞中的积累。近年来,在拟南芥^[23]、水稻^[24]等植物中都发现根系细胞壁组成的变化与镉扩散有密切关系,纤维素含量减少、果胶的甲基化或者乙酰化、木质素、软木质和胼胝质的积累,这些变化都帮助抑制根际镉扩散的作用,不同基因型大豆根系的木质化程度不同^[21]。此外,镉胁迫促进参与木质素合成蛋白的形成,木质部木质化的增加阻碍了镉离子从根部到地上部的转运^[25]。

植物细胞壁各组分的合成与修饰与 POD、漆酶、PAL、过氧化氢等酶其活性的高低密切相关^[17]。镉胁迫下大豆根系中的木质素含量、POD、漆酶、过氧化氢含量和 PAL 酶活性都有所升高^[20]。漆酶催化酚类化合物与芳香胺的氧化,其参与了木质素的催化解聚和聚合木质素的作用^[26],在大豆抗镉胁迫时起到了很好的防御作用^[20-21]。大豆抗性品种中漆酶基因的表达比敏感品种低,而漆酶酶活和木质素含量相一致(待发表结果)。虽然木质素能够增强植物对重金属的抗性,但过高的木质素含量同样会明显抑制植物的生长,大豆体内必然有机制调节体内激素和木质素合成之间的平衡。

3 大豆根系的解毒机制

3.1 镉亚细胞分布及化学形态

大豆根系中镉的亚细胞分布和化学形态显著影响镉的分配。在镉胁迫初期镉以可交换性和复杂物(不可交换性)形态主要存在细胞间隙的细胞壁上,其中不可交换性镉随外界镉浓度增加占总吸收量的 20%~45%,交换性镉因浓度而变占 1.4%~32%。随后镉进入细胞中,占根系吸收的 55%~70%^[19]。

镉一旦进入细胞中,与细胞内小分子物质(有机酸、植物螯合物和植物金属肽)形成螯合态镉^[27],其中谷胱甘肽(GSH)及其衍生的植物螯合肽(PCs)和金属硫蛋白(MT)与镉形成无毒复合物存在于细胞质和液泡内,既可避免镉对细胞活性分子的破坏^[28],又影响镉的长距离运输^[29]。大豆根系镉胁迫下 GSH 和 PC 均有增加,但和抗性相关性不大^[30]。通过对镉高和低积累大豆品种比较发现在镉胁迫下会提高谷氨酰胺合成酶(GS)的表达,以致更多谷胱甘肽的形成^[31]。镉螯合途径相关的蛋白(GSβ1)和氨基酸(甘氨酸、丝氨酸、谷氨酸)在镉

低积累品种中具有较高的活性^[25]。金属硫蛋白(MT)既可与镉成主要存在于细胞质中的复合物,又可清除活性氧^[32]。大豆在镉胁迫下金属硫蛋白基因 *GmMT1*、*GmMT2* 和 *GmMT3* 均在根细胞中表达^[33]。代谢组学数据表明镉积累品种重金属解毒相关的氨基酸含量变化最大,涉及镉解毒过程多个次级代谢产物相关的甲硫氨酸含量的大幅度下降^[25]。

细胞质内与谷胱甘肽结合的镉被转运进液泡储藏,可解除镉对细胞的毒害。液泡是高等植物根部区室化镉的主要场所,镉敏感植株的液泡中镉浓度高于抗镉植株^[34]。但关于大豆液泡的作用及对镉运输的影响尚鲜有研究。

3.2 根系抗氧化胁迫的机制

镉引起产生包括超氧自由基($O_2\cdot^-$)、过氧化氢(H_2O_2)和羟基($OH\cdot$)等活性氧化,使脂质氧化、细胞膜受损、蛋白氧化和 DNA 损伤^[35-36]。镉胁迫下大豆早期主要产生过氧化氢(H_2O_2)引起脂质过氧化和羰基基团的增加,后期主要产生超氧自由基($O_2\cdot^-$)^[37]。大豆通过镉胁迫能够迅速产生氧化应激,提高对抗坏血酸-谷胱甘肽循环所需的 NADPH^[38]。

植物细胞可产生一系列抗御氧胁迫的酶,包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)、脱氢抗坏血酸还原酶,(DHAR)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、愈创木酚过氧化物酶(GOPX)、谷胱甘肽-S-转移酶(GST)以及一些非酶活性物质(谷胱甘肽;抗坏血酸;类胡萝卜素)^[35]。镉胁迫下,大豆根中的 GR、 H_2O_2 酶活性显著增加^[39]。蛋白组学研究也证明 APX、POD 和 CAT 在镉胁迫下的清除功能^[40]。

3.3 大豆根系镉响应的信号系统

植物根系外周细胞接触到土壤镉时,首先通过细胞壁上感应结构产生信号,然后将信号传递到内层细胞和地上部分组织,随后产生一系列响应。ROS、NO 和 Ca 在植物根系镉感应中有重要作用,诱导产生的 ROS 可能是细胞水平的信号,进一步激活 MAP 激酶,从而实现转录水平上的调控。大豆根系在镉胁迫下 NO 生成和 MAPK 级联反应的基因都受到诱导^[41]。

不同植物激素和生长调控因子也参与了植物对镉胁迫的响应。大豆根系在镉胁迫下乙烯代谢相关的基因都受到诱导^[41]。镉胁迫改变激素分布从而降低分生组织分裂能力,抑制根系生长^[30]。大豆根系异戊基转移酶基因(*IPT*)基因受镉胁迫

调控^[42]。

miRNA 是转录后调控因子,在多种植物上发现参与镉胁迫响应^[43-44]。在大豆根系中发现多个 miRNA 受镉胁迫调控,其中 *gma-miR390a-5p* 和 *miR1535b* 在抗性不同的品种间存在显著差异^[42]。

4 大豆根系向地上分配镉的能力

大豆根系吸收的镉超过 80% 留在根系中,只有 2%~18% 镉被转运到地上部^[45-46]。同时发现籽粒中积累的部分镉是由根系直接运输上来的^[47]。植物根系细胞中的镉只有装载到木质部才能输送到地上部组织,进入茎导管中的镉随液流输送到茎叶中。利用遗传分析发现大豆籽粒镉浓度受 1 个主效基因控制,该基因定位于第 9 染色体上 SattK147~157 处,并用分子标记在多个大豆品种中进行了验证^[13-14]。发现该区间的 1 个 P1B-ATPase 家族基因 *GmHAM3* 在高积累品种和低积累品种间存在 1 个碱基的差异,导致低积累品种的该基因丧失功能^[13,48]。与根系木质部装载能力相关的重金属转运蛋白主要是 HMA 家族,大豆 HMA 家族中共有 20 个成员,除对 *GmHMA3* 作用有研究外,由序列相似性和组织表达特性推测 *GmHMA14* 和 *GmHMA18* 可能也在根系向木质部装载过程中起作用(待发表结果)。然而利用华夏 3 号(中抗低积累品种)与中黄 24(敏感高积累品种)衍生的 $F_6:7$ 重组自交系群体验证该位点时,发现第 9 连锁群上 Cd1 位点不能完全解释籽粒镉浓度的变异(待发表结果)。

5 展望

大豆根系吸收和木质部向地上转运能力是决定品种间镉抗性及籽粒镉积累的两个主要生理过程^[2,7-8,13-14]。目前对大豆根系镉吸收和根系向上转运已经做了一些研究,但大多是利用 1 个基因型开展研究,只回答了大豆根系对镉胁迫下的响应。但育种家们更希望了解不同基因型大豆根系吸收和木质部向地上部转运能力差异的生理和分子机理,进一步揭示大豆镉抗性及籽粒镉积累的机理,以便开展分子设计育种。近年开展了镉抗性及籽粒镉积累差异明显的基因型间比较,主要通过基因定位^[13-14]、表达谱^[42]、蛋白组和代谢组^[25]等开展,积累了大量数据。对这些数据深入解析需要大豆不同基因型在根系镉吸收途径、根系解剖结构、细胞壁结构、根系各组织的镉分布和化学形态、根系装载镉等方面差异的数据支撑,然而大豆根系相关生理数据较少。因此需借助常规分析方法与先进图

像分析技术对镉抗性及籽粒镉积累差异明显的基因型间的根系镉吸收、根系解剖结构、镉空间(亚细胞)存在及化学形态、细胞壁组分变化与镉固定、体内解毒和木质部装载等方面做系统比较,结合已有的高通量基因组、转录组及蛋白组数据,揭示大豆根系在镉抗性和籽粒积累的机理,为分子育种提供靶点。

参考文献

- [1] 曾希柏,徐建明,黄巧云,等. 中国农田重金属问题的若干思考[J]. 土壤学报,2013,50(1):186-194. (Zeng X B, Xu J M, Huang Q Y, et al. Some deliberations on the issues of heavy metals in farmlands of China [J]. Journal of Soil, 2013, 50(1):186-194.)
- [2] Zhao Y, Fang X, Mu Y, et al. Metal pollution(Cd, Pb, Zn and As) in agricultural soils and soybean, *Glycine max*, in Southern China [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2014, 92(4):427-432.
- [3] Zhuang P, Li Z A, Zou B, et al. Heavy metal contamination in soil and soybean near the Dabaoshan Mine, South China [J]. Pedosphere, 2013, 23(3):298-304.
- [4] Zhou H, Zeng M, Zhou X, et al. Assessment of heavy metal contamination and bioaccumulation in soybean plants from mining and smelting areas of southern Hunan province, China [J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 2013, 32(12):2719-2727.
- [5] Grant C A, Clarke J M, Duguid S, et al. Selection and breeding of plant cultivars to minimize cadmium accumulation [J]. Science of Total Environment, 2008, 390(2-3):301-310.
- [6] 赵云云,郭秀兰,钟彩霞,等. 大豆抗镉污染低积累育种的研究进展[J]. 分子植物育种,2011(9):1692-1699. (Zhao Y Y, Guo X L, Zhong C X, et al. Advance in breeding of Cd-tolerant and low-accumulating soybean cultivars [J]. Molecular Plant Breeding, 2011(9):1692-1699.)
- [7] 赵云云,钟彩霞,方小龙,等. 华南地区 11 个春播大豆品种耐镉性的差异[J]. 华南农业大学学报,2014,35(3):111-113. (Zhao Y Y, Zhong C X, Fang X L, et al. Genotypic differences of cadmium tolerance among spring-sowing soybean varieties in South China [J]. Journal of South China Agricultural University, 2014, 35(3):111-113.)
- [8] 赵云云,钟彩霞,方小龙,等. 华南地区夏播大豆品种镉耐性和籽粒镉积累的差异[J]. 大豆科学, 2013, 34(3):336-340. (Zhao Y Y, Zhong C X, Fang X L, et al. Genotypic differences in tolerance and accumulation to Cd among summer-sowing soybean varieties in South China [J]. Soybean Science, 2013, 34(3):336-340.)
- [9] Boggess S F, Willavize S, Koeppel D E. Differential response of soybean varieties to soil cadmium [J]. Agronomy Journal, 1978, 70(5):756-760.
- [10] 黄运湘,廖柏寒,王志坤,等. 不同大豆品种镉毒害效应及耐镉差异性[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版),2008,34(5):519-524. (Huang Y X, Liao B H, Wang Z K, et al. Cadmium toxicity and differences in tolerance to cadmium of various soybean varieties [J]. Journal of Hunan Agricultural University, 2008, 34(5):519-524.)
- [11] Arao T, Ae N, Sugiyama M, et al. Genotypic differences in cadmium uptake and distribution in soybeans [J]. Japan Agricultural Research Quarterly, 2003, 251(2):247-253.
- [12] Arao T I S. Genotypic differences in cadmium concentration and distribution of soybeans and rice [J]. Japan Agricultural Research Quarterly, 2006, 40:21-30.
- [13] Benitez E R, Hajika M, Yamada T, et al. A major QTL controlling seed cadmium accumulation in soybean [J]. Crop Science, 2010, 50(5):1728-1734.
- [14] Jegadeesan S, Yu K, Poysa V, et al. Mapping and validation of simple sequence repeat markers linked to a major gene controlling seed cadmium accumulation in soybean [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121(2):283-294.
- [15] Ishikawa S, Ae N, Sugiyama M, et al. Genotypic variation in shoot cadmium concentration in rice and soybean in soils with different levels of cadmium contamination [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2005, 51(1):101-108.
- [16] Sugiyama M, Ae N, Arao T. Role of roots in differences in seed cadmium concentration among soybean cultivars-proof by grafting experiment [J]. Plant and Soil, 2007, 295(1-2):1-11.
- [17] Krzeslowska M. The cell wall in plant cell response to trace metals: polysaccharide remodeling and its role in defense strategy [J]. Acta Physiologica Plantarum, 2011, 33(1):35-51.
- [18] Yang J L, Zhu X F, Peng Y X, et al. Cell wall hemicellulose contributes significantly to aluminum adsorption and root growth in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2011, 155(4):1885-1892.
- [19] Cataldo D A, Garland T R, Wildung R E. Cadmium uptake kinetics in intact soybean plants [J]. Plant Physiology, 1983, 73(3):844-848.
- [20] Yang Y, Cheng L, Liu Z. Rapid effect of cadmium on lignin biosynthesis in soybean roots [J]. Plant Science, 2007, 172(3):632-639.
- [21] Finger-Teixeira A, Ferrarese M de L, Soares A R, et al. Cadmium-induced lignification restricts soybean root growth [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2010, 73(8):1959-1964.
- [22] Liu J, Ma J, He C, et al. Inhibition of cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells by a wall-bound form of silicon [J]. New Phytologist, 2013, 200(3):691-699.
- [23] Zhu X F, Wang Z W, Dong F, et al. Exogenous auxin alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis thaliana* by stimulating synthesis of hemicellulose I and increasing the cadmium fixation capacity of root cell walls [J]. Journal of Hazard Materials, 2013, 263(2):398-403.
- [24] Song Y F, Cui J, Zhang H X, et al. Proteomic analysis of copper stress responses in the roots of two rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in Cu tolerance [J]. Plant and Soil, 2013, 366(1-2):647-658.
- [25] Ahsan N, Nakamura T, Komatsu S. Differential responses of microsomal proteins and metabolites in two contrasting cadmium (Cd)-accumulating soybean cultivars under Cd stress [J]. Amino Acids, 2012, 42(1):317-327.
- [26] Zhao Q, Nakashima J, Chen F, et al. Laccase is necessary and non-redundant with peroxidase for lignin polymerization during vascular development in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2013, 25(10):3976-3987.
- [27] Lux A, Martinka M, Vaculik M, et al. Root responses to cadmium in the rhizosphere: A review [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(1):21-37.
- [28] Li T, Di Z, Islam E, et al. Rhizosphere characteristics of zinc hyperaccumulator *Sedum alfredii* involved in zinc accumulation [J].

- Journal of Hazardous Materials, 2011, 185(2-3):818-823.
- [29] Peng J, Gong J. Vacuolar sequestration capacity and long-distance metal transport in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5:1-5.
- [30] Pirsellova B, Kuna R, Libantova J, et al. Biochemical and physiological comparison of heavy metal-triggered defense responses in the monocot maize and dicot soybean roots[J]. *Molecular Biology Reports*, 2011, 38(5):3437-3446.
- [31] Hossain Z, Nouri M Z, Komatsu S. Plant cell organelle proteomics in response to abiotic stress[J]. *Journal of Proteome Research*, 2012, 11(1):37-48.
- [32] Leszczyszyn O I, Imam H T, Blindauer C A. Diversity and distribution of plant metallothioneins: A review of structure, properties and functions[J]. *Metallomics*, 2013, 5(9):1146-1169.
- [33] Pagani M A, Tomas M, Carrillo J, et al. The response of the different soybean metallothionein isoforms to cadmium intoxication[J]. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 2012, 117:306-315.
- [34] Peng J S, Gong J M. Vacuolar sequestration capacity and long-distance metal transport in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5:19.
- [35] Gill S S, Tuteja N. Cadmium stress tolerance in crop plants: Probing the role of sulfur[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, 6(2):215-222.
- [36] Pawlak-Sprada S, Arasimowicz-Jelonek M, Podgorska M, et al. Activation of phenylpropanoid pathway in legume plants exposed to heavy metals. Part I. Effects of cadmium and lead on phenylalanine ammonia-lyase gene expression, enzyme activity and lignin content[J]. *Acta Biochimica Polonica*, 2011, 58(2):211-216.
- [37] Pérez Chaca M V, Rodríguez Serrano M, Molina A S, et al. Cadmium induces two waves of reactive oxygen species in *Glycine max* (L.) roots [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(7):1672-1687.
- [38] Balestrasse K B, Yannarelli G G, Noriega G O, et al. Heme oxygenase and catalase gene expression in nodules and roots of soybean plants subjected to cadmium stress[J]. *BioMetals*, 2008, 21(4):433-441.
- [39] Ferreira R R, Fornazier R F, Vitoria A P, et al. Changes in antioxidant enzyme activities in soybean under cadmium stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2002, 25(2):327-342.
- [40] Hossain Z, Makino T, Komatsu S. Proteomic study of beta-aminobutyric acid-mediated cadmium stress alleviation in soybean [J]. *Journal of Proteomics*, 2012, 75(13):4151-4164.
- [41] Chmielowska-Bak J, Lefevre I, Lutts S, et al. Short term signaling responses in roots of young soybean seedlings exposed to cadmium stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(18):1585-1594.
- [42] Fang X, Zhao Y, Ma Q, et al. Identification and comparative analysis of cadmium tolerance-associated miRNAs and their targets in two soybean genotypes[J]. *PLoS One*, 2013, 8(12):1-13.
- [43] 杨存义, 黄兰兰, 赵默然, 等. miRNA 在植物适应土壤胁迫中的作用[J]. *中国农业科技导报*, 2010, 12(1):16-22. (Yang C Y, Huang L L, Zhao M R, et al. Application and prospect of RNA interference in cotton roles of plant miRNA in adaptive responses to soil stresses[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2010, 12(1):16-22.)
- [44] Gupta O P, Sharma P, Gupta R K, et al. MicroRNA mediated regulation of metal toxicity in plants: Present status and future perspectives[J]. *Plant Molecular Biology*, 2014, 84(1-2):1-18.
- [45] Kevresan S, Kirsek S, Kandrak J, et al. Dynamics of cadmium distribution in the intercellular space and inside cells in soybean roots, stems and leaves [J]. *Biologia Plantarum*, 2003, 46(1):85-88.
- [46] Cataldo D A, Garland T R, Wildung R E. Cadmium distribution and chemical fate in soybean plants[J]. *Plant Physiology*, 1981, 68(4):835-839.
- [47] Ohya T, Iikura H, Tanoi K, et al. ¹⁰⁹Cd uptake and translocation in a soybean plant under different pH conditions[J]. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 2005, 264(2):303-306.
- [48] Wang Y, Yu K F, Poysa V, et al. A single point mutation in *GmHMA3* affects Cadmium(Cd) translocation and accumulation in soybean seeds[J]. *Molecular Plant*, 2012, 5(5):1154-1156.

全国中文核心期刊 全国优秀农业期刊

欢迎订阅《中国种业》

《中国种业》是由农业部主管,中国农业科学院作物科学研究所和中国种子协会共同主办的全国性、专业性、技术性种业科技期刊。

刊物目标定位:以行业导刊的面目出现,并做到权威性、真实性和及时性。覆盖行业范围:大田作物、蔬菜、花卉、林木、果树、草坪、牧草、特种种植、种子机械等,信息量大,技术实用。

读者对象:各级种子管理、经营企业的领导和技术人员,各级农业科研、推广部门人员,大中专农业院校师生,农村专业户和广大农业生产经营者。

月刊,大16开,每期8.00元,全年96.00元。国内统一刊号:CN 11-4413/S,国际标准刊号:ISSN 1671-895X,全国各地邮局均可订阅,亦可直接汇款至编辑部订阅,挂号需每期另加3.00元。

邮发代号:82-132

地址:(100081)北京市中关村南大街12号中国种业编辑部

电话:010-82105796(编辑部) 010-82105795(广告发行部)

传真:010-82105796 网址:www.chinaseedqks.cn

E-mail:chinaseedqks@sina.com