



研究综述

A Review

大豆抗镉污染低积累育种的研究进展

赵云云[✉], 郭秀兰[✉], 钟彩霞[✉], 马启彬[✉], 年海[✉], 杨存义[✉]

华南农业大学农学院, 广州, 510642

✉ 通讯作者: ycy@scau.edu.cn ✉ 作者

分子植物育种, 2011年, 第9卷, 第96篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0096

收稿日期: 2011年06月21日

接受日期: 2011年07月25日

发表日期: 2011年08月12日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

赵云云等, 2011, 大豆抗镉污染低积累育种的研究进展, 分子植物育种(online) Vol.9 No.96 pp.1692-1699 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0096)

引用格式(英文):

Zhao et al., 2011, Advance in breeding of Cd-tolerant and low-accumulating soybean cultivars, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.9 No.96 pp. 1692-1699 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0096)

摘要 土壤受重金属污染在我国南方地区日趋严重, 我国人多地少的国情又不得不利用一些轻度污染的土地, 但这些地块生产的作物存在重金属超标的问题。保证在轻度污染的土地上生产出安全的食物, 是农业生产必须面对的挑战, 选育抗污染低积累的作物品种是解决这一问题的最佳策略。本文从大豆重金属镉抗性和积累的基因型差异、生理生化机制、遗传机制和分子机制等方面对国内外研究结果做了总结分析, 提出利用分子育种技术加快大豆抗污染低积累品种的选育, 满足生产实践的需要。

关键词 大豆; 镉; 抗性; 积累; 育种

Advance in Breeding of Cd-tolerant and Low-accumulating Soybean Cultivars

Zhao Yunyun[✉], Guo Xiulan[✉], Zhong Caixia[✉], Ma Qibin[✉], Nian Hai[✉], Yang Cunyi[✉]

College of Agronomy, South China Agricultural University, Guangzhou, 510642, P.R., China

✉ Corresponding author, ycy@scau.edu.cn; ✉ Authors

Abstract As the area of soil contaminated by heavy metals in the South China is significantly increasing, there are some fields contaminated slightly by heavy metals used to produce the foods because of fewer field for every person in China. So the food produced on the contaminated fields has potential risk for human health. It is one of challenges to ensure the food safety in this environment. Therefore, plant breeding has been investigated as means to reduce the heavy metals in the food. This review summarized that the difference of the tolerance and seed accumulation among diverse genotypes, and the physiological, biochemical, genetic and molecular mechanism of Cd tolerance and seed accumulation. The aim is to carry out the strategy for molecular breeding of the Cd tolerant and low accumulating soybean varieties.

Keywords Soybean; Cadmium; Tolerance; Accumulation; Breeding

研究背景

大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)是植物性蛋白和油脂的主要来源, 也是重要的食粮和精饲料。但近年我国大豆生产只能满足本国需求的三分之一, 三分之二要依赖进口, 这一现状长期存在将严重威胁中国粮食安全和民生保障。为尽快改变这一现状, 积极发展我国南方大豆成为其中一个重要的措施。南方有着丰富的光热资源, 也有 1.4×10^7 hm²潜在的大豆种植面积, 发展南方大豆生产很有前途。

南方大豆的生产也面临着一些挑战, 其中之一

就是土壤重金属污染(Zhuang et al., 2009; 周航等, 2011; Polle and Schützendübel, 2003)。土壤中的重金属镉被大豆吸收后进入籽粒中, 人类食用这些籽粒后造成肝、肾和骨组织损害, 表现为疲劳、嗅觉失灵和血红蛋白降低, 中毒严重者患骨痛病(Buchet et al., 1990)。因此污染土壤上生产的粮食是食品安全的基本问题, 极大地影响广大民众的健康。

大豆是极易积累重金属的作物之一。日本农林水产省在大范围对主要农产品调查发现约有六分之一的大豆产品镉含量超过国际标准0.2 mg/kg, 远

高于其他大田作物(MAFFJ, 2002, http://www.maff.go.jp/www/press/cont/20021202press_4.pdf)。美国对六大主要农作物调查, 发现大豆镉积累浓度远高于其它作物(Wolnik et al., 1983), 且高于同样土壤上所生产的其它作物(Bingham et al., 1975; MacLean, 1976)。有报告分析了中国东北大豆镉积累情况, 发现大豆镉含量平均达55.7 mg/kg, 最高达73.5 mg/kg, 远高于谷类9.2 mg/kg (Zhang et al., 1998)。华南地区大豆籽粒中镉积累也普遍超过国际标准0.2 mg/kg (本研究室未发表的数据)。更让人震惊的是, 生长在符合卫生要求的土壤中, 一些大豆品种积累的镉都会超过国际标准(Shute and Macfie, 2006)。

我国人多地少的国情决定了必须利用轻度、中度污染土地来生产粮食。但在重金属污染的土地上种植作物, 对作物提出了两个独特的要求: 一方面要求作物能在重金属污染的土壤中正常生长, 即作物具有抗重金属的能力; 另一方面要求作物的可食部分重金属含量满足食品安全的要求, 即作物要有低积累重金属的特性。因此选育抗污染低积累重金属的农作物品种是农业可持续发展的需要, 也是食品安全的最重要保证措施(Grant et al., 2008)。现代生物技术的发展为选育抗污染低积累重金属的农作物品种提供了可能。本文在收集整理目前关于大豆重金属镉抗性和积累特性资料的基础上, 从基因型差异、生理生化机制、遗传机制和分子机制等方面做了总结, 并提出大豆抗镉和低积累分子育种的可能途径。

1大豆镉抗性和积累镉的基因型差异

大豆镉抗性和籽粒Cd积累存在显著基因型差异。大豆Cd抗性和籽粒积累的研究从上世纪七十年代开始, Petterson (1977)报道了大豆根系对Cd的吸收和根系向茎叶的分配在品种间存在巨大差异。Boggess等(1978)通过污染土盆栽法用生物量减少、可见症状和茎叶Cd浓度为指标评价了30多个美国主要大豆品种, 发现Dunfield、Harosoy、Arksoy、Dare、Flambeau和Scioto属于Cd敏感品种, 而Clark、Mandarin、Mukden、Jackson和Lee属于Cd抗性品种。通过污染田种植、不同供镉土培试验和营养液培养实验评价了15个日本品种的镉积累, 发现品种间存在显著差异, 其中品种En-b0-1-2在各种条件下种子镉积累最低, 品种Harosoy最高(Arao et al., 2003)。

中国开展此项研究不多, 黄运湘等(2008)对湖南和江西的10个品种进行了苗期镉抗性的筛选, 发现不同品种间差异显著, 其中湘春豆13、沔1101和湖南农家种抗性较强。Shi and Cai (2009)证实大豆具有抗镉能力, 但比花生、油菜弱。华南农业大学大豆育种实验室多年以来开展了南方野生大豆和南方栽培大豆的镉抗性筛选, 利用营养液和盆栽, 以植株生长量、根系生长抑制程度和器官Cd含量为指标对100多个来自广东、广西、湖南等地的野生大豆和100多份来自华南的育种材料进行了评价, 发现野生大豆和栽培大豆在镉抗性和籽粒镉积累均存在显著的遗传差异(未发表资料)。大豆种质中存在的Cd抗性和籽粒Cd积累的差异, 为通过遗传育种手段选育抗污染低积累大豆新品种提供了基础。

2大豆镉抗性和积累的生理生化机制

大豆对镉的吸收差异主要由根系特性决定(Sugiyama et al., 2007), 也受土壤镉浓度和其生物有效性影响(Ohya et al., 2008)。嫁接实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(Ishikawa et al., 2005; Sugiyama et al., 2007)。大豆等植物主要依靠细胞膜上的金属转运蛋白和Ca通道将镉吸收进细胞(Perfus-Barbeoch et al., 2002; Roth et al., 2006; Papoyan et al., 2007), 也通过质外体或/和共质体途径到达木质部(Salt et al., 1995)。基因重金属类P1B-ATPase在根部镉向茎部木质部扮演重要角色, 进入茎导管中的镉随液流输送到茎叶中(Ueno et al., 2010a; Ueno et al., 2010b; Miyadate et al., 2011)。现有的结果认为根部镉向地上部转运是植物叶子和籽粒中积累镉高低的限制性步骤(Siemianowski et al., 2011)。利用Williams82对大豆Cd吸收、分配和体内化学特征做了系统分析, 发现吸收的Cd大部分留在根系, 只有2% Cd被转运到叶子, 叶子中8%的转移到种子中; 木质部中是以两种阳离子复合物和无机镉存在; 根系和叶子中积累的镉能很快在不溶态、可溶态和有机态间达到平衡, 50%以上的镉是以分子量大于10 000的形式存在, 少于8%的是分子量小于500的组分; 种子中Cd主要存在于子叶中, 大豆蛋白和大豆乳清中分别含32%和50% (Cataldo et al., 1981)。

大豆根系首先接触并吸收土壤中镉, 而且根系

中保留部分镉, 使根系成为首当其冲的受害者, 因此根系是研究者最为关注的器官(Lux et al., 2011)。根系受到较高浓度镉胁迫时在根系形态、生理生化和共生体等方面发生变化, 根系形态方面由于分生组织分裂能力降低使得根系生长受到抑制(Pirsellova et al., 2010), 根系细胞壁和细胞膜受损加快细胞死亡(Pirsellova et al., 2010)细胞木质化加速根系细胞老化(Yang et al., 2007; Finger-Teixeira et al., 2010); 根系中多胺和脯氨酸增加、氮代谢降低(Balestrasse et al., 2005), 活性氧增加使脂质氧化、细胞膜受损(Pawlak et al., 2009); 根系木质素合成加速(Yang et al., 2007; Finger-Teixeira et al., 2010); 大豆根瘤形成及固氮活性受到抑制(Chen et al., 2003; Balestrasse et al., 2004)。因此在筛选抗镉种质时根系生长受抑制的程度和根尖细胞活力是重要的指标。

镉通过木质部进入大豆的茎和叶子中, 茎叶也会表现受害症状, 首先叶柄和叶舌结合处变为红色、红棕色或紫色, 逐渐扩展到叶脉, 叶子卷曲, 失绿直至枯死(Bogges et al., 1978)。光合作用降低, 营养和水分吸收减低, 生理代谢受到抑制, 导致生物量明显减少(Marchiol et al., 1996)。因此在筛选抗性种质时地上部生物量是重要指标之一。

基于目前的研究结果, 认为植物的镉抗性和积累差异是由三方面决定: 第一吸收方面的差异, 主要是由根系的大小形态、根系分泌物(Liu et al., 2007)、根系细胞壁和细胞间隙的有机物(Sanit à Toppi and Gabbrielli, 1999; Siripornadulsil et al., 2002)、金属蛋白和植物螯合物(Siripornadulsil et al., 2002)、根细胞膜转运系统活性(Lux et al., 2011)等决定; 第二根系向地上部转运方面的差异, 主要是由根系细胞结合Cd的能力、液泡储存能力、木质部的上载和卸载能力等决定; 第三叶子向籽粒(果实)分配方面的差异, 主要是由韧皮部运输能力等决定(Harris and Taylor, 2004; Ishikawa et al., 2005; Arao and Ishikawa, 2006)。大豆(Ishikawa et al., 2005; Sugiyama et al., 2007)和水稻(Uraguchi et al., 2009)籽粒低积累品种与高积累品种在地上部转运Cd的能力和从茎秆和叶子向籽粒分配存在显著差异(Arao and Ae, 2003; Ishikawa et al., 2005; Arao and Ishikawa, 2006; Liu et al., 2007)。

3大豆抗重金属和积累差异的遗传基础

大豆镉积累是受主效基因控制的性状, 受环境影响较小(Arao and Ishikawa, 2006), 因此利用遗传育种手段可有效降低籽粒镉积累。尽管人们发现幼嫩叶子中Cd浓度和成熟籽粒中Cd浓度有极好的相关性, 可利用幼叶作选择(Arao and Ishikawa, 2006; Sugiyama et al., 2007), 但做选择时仍需要利用化学分析法检测镉含量, 使得选育抗污染低积累优良品种仍是一项费时昂贵的工作。因此寻找一种可在早期世代高效选择的方法是高效改良此性状的关键, 而分子标记辅助选择技术正好满足这一需要。

利用分子标记技术在全基因组范围对抗污染低积累相关位点进行定位是开展分子标记辅助选择的前提。大豆籽粒镉积累的基因定位研究已有报道, 但大豆的抗镉相关QTL定位尚未见报道。加拿大和日本科学家分别利用3个不同来源的重组自交系群体在不同地点进行多年多点实验, 都发现大豆籽粒镉浓度是受一个主效基因控制, 该基因位于k连锁群, 开发了多个紧密连锁的分子标记, 并用分子标记在多个大豆品种中做了验证(Benitez et al., 2010; Jegadeesan et al., 2010)。其中一个完全连锁的标记SattK152位于质膜H-ATPase基因内(Jegadeesan et al., 2010), 目前已证明水稻中的基因OsHMA3控制籽粒镉浓度和抗性(Ueno et al., 2010a; Ueno et al., 2010b; Miyadate et al., 2011), 由此推测大豆籽粒镉积累也是受类似基因控制。

4大豆重金属镉抗性和积累的分子机制

作物在长期进化过程中形成了复杂的重金属抗性和积累的机制, 对这些机制的充分认识才能有效地开展作物抗重金属、低积累的分子育种, 目前对大豆抗污染低积累的机制了解很少。日益完善的高通量基因组、转录组、蛋白组和代谢组研究技术为揭示作物抗污染和低积累积累的分子机理研究提供了支持平台。利用高通量的转录组技术分别分析了拟南芥(Kovalchuk et al., 2005)、豌豆(Romero-Puertas et al., 2007)、大麦(Tamas et al., 2008)、水茄(Yamaguchi et al., 2010)等植物Cd胁迫条件下转录组的变化, 表达发生变化的基因主要涉及抗氧化剂响应、硫代谢和一些信号途径; 也发现在Cd胁迫时受调控的一些转录因子, ERF (Weber et al., 2006)、OBF5 (Suzuki et al., 2001)、WRKY53 (Wei et al.,

2008)、MYB4 (van de Mortel et al., 2008)、MYB48和MYB124 (Weber et al., 2006)。这些结果表明转录水平的调控是Cd胁迫响应的分子机制之一。

小分子RNA是近年发现的具有调控功能的小分子基因, 在植物发育和适应环境胁迫过程中扮演重要作用(杨存义等, 2005; 杨存义等, 2010)。在油菜(Huang et al., 2010)和水稻(Huang et al., 2009; Ding et al., 2011)发现一些小分子对Cd响应, 一部分小分子参与的调控途径已有所了解, 但大豆参与Cd胁迫响应的小分子尚无研究。根据目前对植物抗重金属机制的研究结果推测, 小分子介导的转录后调控是植物Cd胁迫响应和抗性的重要分子机制。

利用蛋白组学手段分别对拟南芥(Semane et al., 2010)、印度芥菜(Alvarez et al., 2009)、水稻(Lee et al., 2010)、小麦(Wang et al., 2011)和大豆(Sobkowiak and Deckert, 2006; Ahsan et al., 2010)等植物的Cd胁迫响应蛋白做了分析, 发现植物中受Cd胁迫上调或下调的蛋白分为四大类: 第一类为涉及抗氧化反应的蛋白; 第二类为分子伴侣与植物螯合剂; 第三类是涉及信号传递和次级代谢的蛋白; 第四类为涉及二氧化碳同化和光合作用的蛋白; 第五类为病原菌响应蛋白(Ahsan et al., 2010)。利用比较蛋白组学技术发现Cd积累不同的两个品种Enrei和Harosoy中分别有13个和11个蛋白对镉响应, 其中谷氨酰胺合成酶(GS1)、脂质氧化酶、蛋白酶体亚基和3型膜蛋白cp-wap3在两个品种中都上调但程度不同, 而过氧化物酶在低积累品种中上调、高积累品种中下调(Ahsan et al., 2010)。同时结合重金属的植物螯合物PC、金属硫基组氨酸三甲盐MT、金属离子转运体和一些代谢相关酶也对Cd胁迫响应(DalCorso et al., 2008)。

代谢组学分析了Cd积累不同的两个品种Enrei和Harosoy供32个代谢物对镉响应, 其中18个代谢物的丰度对Cd明显响应, 重金属解毒相关的氨基酸含量变化最大, ATP合成相关的代谢物在两品种中有5倍上调, 和涉及Cd解毒过程多个次级代谢产物相关的甲硫氨酸在两个品种中有两倍以上降低, 和谷氨酰胺合成相关的氨基酸在低积累品种Enrei增加、在高积累品种中减少, 脯氨酸表现则相反(Ahsan et al., 2010)。

综上所述, 对大豆的抗污染和低积累分子机制了解不多。因此很有必要开展大豆抗镉污染低积累

的分子机理研究, 为大豆抗污染低积累分子育种奠定基础。

5展望

大豆是重要的粮油作物, 也是能源植物之一, 我国需求和实际生产能力差距巨大, 急需拓宽南方大豆生产。南方产区虽有较大的潜力, 但也面临土壤污染的挑战, 因此认为开展大豆抗污染低积累育种是南方大豆产区可持续发展的要求, 也是保障食品安全的根本途径。

大量的研究数据表明大豆种质在Cd抗性和籽粒Cd积累方面存在着显著差异(Boggess et al., 1978; Arao et al., 2003; Ishikawa et al., 2005; Arao and Ishikawa, 2006), 发现籽粒Cd积累是受主效基因控制(Benitez et al., 2010)。这些都表明选育抗污染低积累大豆新品种是可行的。选育抗污染低积累大豆新品种的过程中要不断地对大量大豆育种材料进行Cd抗性和籽粒Cd浓度的评价, 需要耗费大量的人力和物力, 而且必须在高代材料才可评价选择, 使得抗污染低积累大豆品种的选育效率极低, 因此迫切需要采用新技术降低成本提高育种效率。

大豆基因组测序完成(Schmutz et al., 2010)、高密度遗传图谱构建(Hyten et al., 2010)和基因组解析(Tran and Mochida, 2010)为从基因型进行遗传操作提供了可能性, 使得以分子标记育种、转基因育种和品种分子设计育种为核心的分子育种成为大豆育种的发展方向(邱丽娟等, 2007)。分子标记技术的快速发展使得利用各种分子标记可解析复杂性状的遗传基础, 然后利用紧密连锁的分子标记在育种群体中直接对基因型进行选择, 因此分子标记辅助育种将基因组知识直接应用于传统育种实践中(Tester and Langridge, 2010)。目前已对大豆籽粒Cd积累的QTL做了定位, 并开发了适合育种的分子标记(Benitez et al., 2010; Jegadeesan et al., 2010), 为利用大豆低积累分子标记辅助育种奠定了坚实的基础, 本实验已利用这些标记开展了大豆籽粒重金属低积累育种。

转基因育种是另一项育种新技术, 可通过修饰靶基因来改变性状(Tester and Langridge, 2010)。了解作物抗Cd低积累的分子机制是前提, 目前关于大豆抗Cd低积累的分子机制了解不多, 可借助其他作物的知识(DalCorso et al., 2008; Villiers et al., 2011)来推测一些重要基因, 例如金属硫蛋白和植物螯合

剂等在植物抗重金属过程中扮演重要角色, 而P1b类ATP酶在拟南芥(Morel et al., 2009)和水稻(Miyadate et al., 2011; Ueno et al., 2010a; Ueno et al., 2010b)籽粒积累过程中起关键作用。这些结果为转基因育种和分子设计育种提供了遗传操作的关键靶基因, 可通过在根系中过量表达金属硫蛋白和植物螯合剂提高植物抗性, 可通过RNAi和人工小分子技术降低籽粒重金属积累。因此整合基因组知识的分子育种方法与常规育种相结合是选育抗污染低积累大豆品种的有效途径。

作者贡献

赵云云、郭秀兰和钟彩霞是本研究综述相关文献查阅和论文写作执行人; 赵云云、郭秀兰和钟彩霞完成文献查阅整理、论文初稿的写作; 年海和马启彬参与论文的审阅; 杨存义是项目的构思者及负责人, 指导论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由国家“863”高技术研究发展计划项目(2007AA10Z143)和农业公益性行业项目(C10032)资助。感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。


参考文献

- Ahsan N., Nakamura T., and Komatsu S., 2010, Differential responses of microsomal proteins and metabolites in two contrasting cadmium (Cd)-accumulating soybean cultivars under Cd stress, *Amino Acids*, 2010 Nov 24. doi: 10.1007/s00726-010-0809-7
- Alvarez S., Berla B.M., Sheffield J., Cahoon R.E., Jez J.M., and Hicks L.M., 2009, Comprehensive analysis of the Brassica juncea root proteome in response to cadmium exposure by complementary proteomic approaches, *Proteomics*, 9(9): 2419-2431
- Arao T., and Ae N., 2003, Genotypic variations in cadmium levels of rice grain, *Soil Sci. Plant Nutr.*, 49: 473-479
- Arao T., and Ishikawa S., 2006, Genotypic differences in cadmium concentration and distribution of soybeans and rice, *JARQ*, 40(1): 21-30
- Arao T., Ae N., Sugiyama M., and Takahashi M., 2003, Genotypic differences in cadmium uptake and distribution in soybeans, *Plant Soil*, 251: 247-253
- Balestrasse K.B., Gallego S.M., and Tomaro M.L., 2004, Cadmium-induced senescence in nodules of soybean (*Glycine max* L.) plants, *Plant and Soil*, 262(1-2):373-381
- Balestrasse K.B., Gallego S.M., Benavides M.P., and Tomaro M.L., 2005, Polyamines and proline are affected by cadmium stress in nodules and roots of soybean plants, *Plant and Soil*, 270(1): 343-353
- Benitez E.R., Hajika M., Yamada T., Takahashi K., Oki N., Yamada N., Nakamura T., and Kanamaru K., 2010, A major QTL controlling seed cadmium accumulation in soybean, *Crop Science*, 50(5): 1728-1734
- Bingham F.T., Page A.L., and Mahler R.J., 1975, Growth and cadmium accumulation of plants grown on a soil treated with a cadmium-enriched sewage sludge, *Environ. Qua.*, 14: 207-211
- Boggett S.F., Willavize S., and Koeppe D.E., 1978, Differential response of soybean varieties to soil cadmium, *Agronomy Journal*, 70(5): 756-760
- Buchet J.P., Lauwerys R., Roels H., Bernard A., Bruaux P., Claeys F., Ducoffre G., de Plaen P., Staessen J., Amery A., and Et A., 1990, Renal effects of cadmium body burden of the general population, *Lancet*, 336(8717): 699-702
- Cataldo D.A., Garland T.R., and Wildung R.E., 1981, Cadmium distribution and chemical fate in soybean plants, *Plant Physiol*, 68(4): 835-839
- Chen Y.X., He Y.F., Yang Y., Yu Y.L., Zheng S.J., Tian G.M., Luo Y.M., and Wong M.H., 2003, Effect of cadmium on nodulation and N₂-fixation of soybean in contaminated soils, *Chemosphere*, 50(6): 781-787
- Dalcorso G., Farinati S., Maistri S., and Furini A., 2008, How plants cope with cadmium: staking all on metabolism and gene expression, *J. Integr. Plant Biol.*, 50(10): 1268-1280
- Ding Y., Chen Z., and Zhu C., 2011, Microarray-based analysis of cadmium-responsive microRNAs in rice (*Oryza sativa*), *J. Exp. Bot.*, 62(9):1-11
- Finger-Teixeira A., Ferrarese M.L., Soares A.R., Da S.D., and Ferrarese-Filho O., 2010, Cadmium-induced lignification restricts soybean root growth, *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 73(8): 1959-1964
- Grant C.A., Clarke J.M., Duguid S., and Chaney R.L., 2008, Selection and breeding of plant cultivars to minimize cadmium accumulation, *Sci. Total Environ.*, 390(2-3): 301-310
- Harris N.S., and Taylor G.J., 2004, Cadmium uptake and translocation in seedlings of near isogenic lines of durum wheat that differ in grain cadmium accumulation, *BMC Plant Biol.*, 4: 4
- Huang S.Q., Xiang A.L., Che L.L., Chen S., Li H., Song J.B., and Yang Z.M., 2010, A set of miRNAs from Brassica napus in response to sulphate deficiency and cadmium

- stress, *Plant Biotechnol. J.*, 8(8): 887-899
- Huang S.Q., Peng J., Qiu C.X., and Yang Z.M., 2009, Heavy metal-regulated new microRNAs from rice, *J. Inorg. Biochem.*, 103(2): 282-7
- Huang Y.X., Liao B.H., Wang Z.K., and Bao H.T., 2008, Cadmium toxicity and differences in tolerance to cadmium of various soybean varieties, *Hunana Nongye Daxue Xuebao (Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences))*, 34(5): 519-524 (黄运湘, 廖柏寒, 王志坤, 包海田, 2008, 不同大豆品种镉毒害效应及耐镉差异性, *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 34(5): 519-524)
- Hyten D.L., Choi I., Song Q., Specht J.E., Jr. Carter T.E., Shoemaker R. C., Hwang E., Matukumalli L.K., and Cregan P.B., 2010, A high density integrated genetic linkage map of soybean and the development of a 1 536 universal soy linkage panel for quantitative trait locus mapping, *Crop Science*, 50: 960-968
- Ishikawa S., Ae N., Sugiyama M., Murakami M., and Arai T., 2005, Genotypic variation in shoot cadmium concentration in rice and soybean in soils with different levels of cadmium contamination, *Soil Sci. Plant Nutr.*, 51: 101-108
- Jegadeesan S., Yu K., Poysa V., Gawalko E., Morrison M.J., Shi C., and Cober E., 2010, Mapping and validation of simple sequence repeat markers linked to a major gene controlling seed cadmium accumulation in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), *Theor. Appl. Genet.*, 121(2): 283-294
- Kovalchuk I., Titov V., Hohn B., and Kovalchuk O., 2005, Transcriptome profiling reveals similarities and differences in plant responses to cadmium and lead, *Mutat. Res.*, 570(2): 149-161
- Lee K., Bae D.W., Kim S.H., Han H.J., Liu X., Park H.C., Lim C.O., Lee S.Y., and Chung W.S., 2010, Comparative proteomic analysis of the short-term responses of rice roots and leaves to cadmium, *J. Plant Physiol.*, 167(3): 161-168
- Liu J., Qian M., Cai G., Yang J., and Zhu Q., 2007, Uptake and translocation of Cd in different rice cultivars and the relation with Cd accumulation in rice grain, *J Hazard Mater*, 143(1-2): 443-447
- Liu J., Qian M., Cai G., Zhu Q., and Wong M.H., 2007, Variations between rice cultivars in root secretion of organic acids and the relationship with plant cadmium uptake, *Environ Geochem Health*, 29 (3): 189-195
- Lux A., Martinka M., Vaculik M., and White P.J., 2011, Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review, *J. Exp. Bot.*, 62 (1): 21-37
- MacLean A.J., 1976, Cadmium in different plant species and its availability in soils as influenced by organic matter and additions of lime, P, Cd and Zn, *Canadian Journal of Soil Science*, 56: 129-138
- Marchiol L., Leita L., Martin M., Peressotti A., and Zerbi G., 1996, Physiological Responses of Two Soybean Cultivars to Cadmium, *J. Environ. Qual.*, 25: 562-566
- Miyadate H., Adachi S., Hiraizumi A., Tezuka K., Nakazawa N., Kawamoto T., Katou K., Kodama I., Sakurai K., Takahashi H., Satoh-Nagasawa N., Watanabe A., Fujimura T. and Akagi H., 2011, OsHMA3, a P1B-type of ATPase affects root-to-shoot cadmium translocation in rice by mediating efflux into vacuoles, *New Phytol.*, 189(1): 190-199
- Morel M., Crouzet J., Gravot A., Auroy P., Leonhardt N., Vavasseur A., and Richaud P., 2009, AtHMA3, a P1B-ATPase allowing Cd/Zn/Co/Pb vacuolar storage in Arabidopsis, *Plant Physiol.*, 149(2): 894-904
- Ohya T., Tanoi K., Iikura H., Rai H., and Nakanishi T.M., 2008, Effect of rhizosphere pH condition on cadmium movement in a soybean plant, *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 275: 247-251
- Papoyan A., Pineros M., and Kochian L.V., 2007, Plant Cd²⁺ and Zn²⁺ status effects on root and shoot heavy metal accumulation in *Thlaspi caerulescens*, *New Phytol.*, 175(1): 51-58
- Pawlak S., Firych A., Rymer K., and Deckert J., 2009, Cu, Zn-superoxide dismutase is differently regulated by cadmium and lead in roots of soybean seedlings, *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(4):741-747
- Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasseur A., and Forestier C., 2002, Heavy metal toxicity: cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status, *Plant J.*, 32(4): 539-548
- Pettersson O., 1977, Differences in cadmium uptake between plant species and cultivars, *Swed. J. Agric. Res.*, 7: 21-24
- Pirselova B., Kuna R., Libantova J., Moravcikova J., and Matusikova I., 2010, Biochemical and physiological comparison of heavy metal-triggered defense responses in the monocot maize and dicot soybean roots, *Mol. Biol. Rep.*, 38(5):3437-3446
- Polle A., and Schützendübel A., 2003, Heavy metal signalling in plants: linking cellular and organismic responses, *Plant Responses to Abiotic Stress*, 4: 187-215
- Qiu L.J., Wang C.L., Zhou G.A., Chen S.Y., and Chang R.Z., 2007, Soybean molecular breeding, *Zhongguo Nongye*

- Kexue (*Scientia Agricultura Sinica*), 40(11): 2418-2436
(邱丽娟, 王昌陵, 周国安, 陈受宜, 常汝镇, 2007, 大豆分子育种研究进展, *中国农业科学*, 40(11): 2418-2436)
- Romero-Puertas M.C., Corpas F.J., Rodriguez-Serrano M., Gomez M., Del R.L., and Sandalio L.M., 2007, Differential expression and regulation of antioxidative enzymes by cadmium in pea plants, *J. Plant Physiol.*, 164(10): 1346-1357
- Roth U., von Roepenack-Lahaye E., and Clemens S., 2006, Proteome changes in *Arabidopsis thaliana* roots upon exposure to Cd²⁺, *J. Exp. Bot.*, 57(15): 4003-4013
- Salt D.E., Prince R.C., Pickering I.J., and Raskin I., 1995, Mechanisms of Cadmium Mobility and Accumulation in Indian Mustard, *Plant Physiol.*, 109(4): 1427-1433
- Sanità D., Toppi L., and Gabbriellini R., 1999, Response to cadmium in higher plants, *Environmental and Experimental Botany*, 41(2): 105-130
- Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J., Ma J., Mitros T., Nelson W., Hyten D.L., Song Q., Thelen J.J., Cheng J., Xu D., Hellsten U., May G.D., Yu Y., Sakurai T., Umezawa T., Bhattacharyya M.K., Sandhu D., Valliyodan B., Lindquist E., Peto M., Grant D., Shu S., Goodstein D., Barry K., Futrell-Griggs M., Abernathy B., Du J., Tian Z., Zhu L., Gill N., Joshi T., Libault M., Sethuraman A., Zhang X.C., Shinozaki K., Nguyen H.T., Wing R.A., Cregan P., Specht J., Grimwood J., Rokhsar D., Stacey G., Shoemaker R.C., and Jackson S.A., 2010, Genome sequence of the palaeopolyploid soybean, *Nature*, 463(7278): 178-183
- Semane B., Dupae J., Cuypers A., Noben J.P., Tuomainen M., Tervahauta A., Karenlampi S., Van Belleghem F., Smeets K., and Vangronsveld J., 2010, Leaf proteome responses of *Arabidopsis thaliana* exposed to mild cadmium stress, *J. Plant Physiol.*, 167(4): 247-254
- Shi G., and Cai Q., 2009, Cadmium tolerance and accumulation in eight potential energy crops, *Biotechnol Adv.*, 27(5): 555-561
- Shute T., and Macfie S.M., 2006, Cadmium and zinc accumulation in soybean: A threat to food safety? *Sci. Total Environ.*, 371(1-3): 63-73
- Siemianowski O., Mills R.F., Williams L., and Antosiewicz D.M., 2011, Expression of the P1B-type ATPase AtHMA4 in tobacco modifies Zn and Cd root to shoot partitioning and metal tolerance, *Plant Biotechnology Journal*, 9(1): 64-74
- Siripornadulsil S., Traina S., Verma D.P., and Sayre R.T., 2002, Molecular mechanisms of proline-mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae, *Plant Cell*, 14: 2837-2847
- Sobkowiak R., and Deckert J., 2006, Proteins induced by cadmium in soybean cells, *J. Plant Physiol.*, 163 (11): 1203-1206
- Sugiyama M., Ae N., and Arai T., 2007, Accumulation of large amounts of Cd in the root may limit the accumulation of Cd in edible above-ground portions of the plant, *Plant Soil*, 295: 1-11
- Suzuki N., Koizumi N., and H.S., 2001, Screening of cadmium responsive genes in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Cell Environ.*, 24: 1177-1188
- Tamas L., Dudikova J., Durcekova K., Haluskova L., Huttova J., Mistrik I., and Olle M., 2008, Alterations of the gene expression, lipid peroxidation, proline and thiol content along the barley root exposed to cadmium, *J. Plant Physiol.*, 165(11): 1193-203
- Tester M., and Langridge P., 2010, Breeding technologies to increase crop production in a Changing world, *Science*, 327(5967): 818-822
- Tran L.S., and Mochida K., 2010, Functional genomics of soybean for improvement of productivity in adverse conditions, *Funct. Integr. Genomics*, 10(4): 447-462
- Ueno D., Koyama E., Yamaji N., and Ma J.F., 2010a, Physiological, genetic, and molecular characterization of a high-Cd-accumulating rice cultivar, *Jarjan*, *J. Exp. Bot.*, 62(9):1-8
- Ueno D., Yamaji N., Kono I., Huang C.F., Ando T., Yano M. and Ma J.F., 2010b, Gene limiting cadmium accumulation in rice, *PNAS USA*, 107(38): 16500-16505
- Uraguchi S., Mori S., Kuramata M., Kawasaki A., Arai T., and Ishikawa S., 2009, Root-to-shoot Cd translocation via the xylem is the major process determining shoot and grain cadmium accumulation in rice, *J. Exp. Bot.*, 60(9): 2677-2688
- van de Mortel J.E., Schat H., Moerland P.D., Ver L.V.T.E., van der Ent S., Blankestijn H., Ghandilyan A., Tsiatsiani S., and Aarts M.G., 2008, Expression differences for genes involved in lignin, glutathione and sulphate metabolism in response to cadmium in *Arabidopsis thaliana* and the related Zn/Cd-hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*, *Plant Cell Environ.*, 31(3): 301-324
- Villiers F., Ducruix C., Hugouvieux V., Jarno N., Ezan E., Garin J., Junot C., and Bourguignon J., 2011, Investigating the plant response to cadmium exposure by proteomic and metabolomic approaches, *Proteomics*, 11(9): 1650-1663
- Wang Y., Qian Y.R., Hu H., Xu Y., and Zhang H.J., 2011,

- Comparative proteomic analysis of Cd-responsive proteins in wheat roots, *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(2): 349-357
- Weber M., Tramczynska A., and Clemens S., 2006, Comparative transcriptome analysis of toxic metal responses in *Arabidopsis thaliana* and the Cd(2+)-hypertolerant facultative metallophyte *Arabidopsis halleri*, *Plant Cell Environ.*, 29(5): 950-963
- Wei W., Zhang Y., Han L., Guan Z. and Chai T., 2008, A novel WRKY transcriptional factor from *Thlaspi caerulescens* negatively regulates the osmotic stress tolerance of transgenic tobacco, *Plant Cell Rep.*, 27(4): 795-803
- Wolnik K.A., Fricke F.L., Capar S.G., Braude G.L., Meyer M.W., Satzger R.D., and Bonnin E., 1983, Elements in major raw agricultural crops in the United States I Cadmium and lead in lettuce, peanuts, potatoes, soybeans, sweet corn, and wheat, *J. Agric. Food. Chem.*, 31(6): 1240-1244
- Yamaguchi H., Fukuoka H., Arai T., Ohya A., Nunome T., Miyatake K., and Negoro S., 2010, Gene expression analysis in cadmium-stressed roots of a low cadmium-accumulating solanaceous plant, *Solanum torvum*, *J. Exp. Bot.*, 61(2): 423-437
- Yang C.Y., Huang L.L., Zhao M.R., and Nian H., 2010, Roles of plant miRNAs in adaptive responses to soil stresses, *Zhongguo Nongye Keji Daobao (Journal of Agricultural Science and Technology)*, 12(1):16-22 (杨存义, 黄兰兰, 赵默然, 年海, 2010, miRNA在植物适应土壤胁迫中的作用, *中国农业科技导报*, 12(1): 16-22)
- Yang C.Y., Shen H., Liu L., and Yan X.L., 2005, Roles of miRNA in Plant Development and Adaptabilities, *Xibei Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica)*, 25(12): 2553-2561 (杨存义, 沈宏, 刘灵, 严小龙, 2005, miRNA在植物发育与环境适应性中的作用, *西北植物学报*, 25(12): 2553-2561)
- Yang Y., Cheng L., and Liu Z., 2007, Rapid effect of cadmium on lignin biosynthesis in soybean roots, *Plant Science*, 172(3): 632-639
- Zhang Z.W., Watanabe T., Shimbo S., Higashikawa K., and Ikeda M., 1998, Lead and cadmium contents in cereals and pulses in north-eastern China, *Sci. Total Environ.*, 220(2-3): 137-145
- Zhou H., Zeng M., Liu J., and Liao B.H., 2011, Investigation and Evaluation of Pb Cd Zn Contamination in Soybean Planting Soils of 4 Typical Mine Zones in Hunan Province, *China, Nongye Huanjing Kexue Xuebao (Journal of Agro-Environment Science)*, 30(3): 476-481 (周航, 曾敏, 刘俊, 廖柏寒, 2011, 湖南4个典型工矿区大豆种植土壤Pb、Cd、Zn污染调查与评价, *农业环境科学学报*, 30(3): 476-481)
- Zhuang P., McBride M.B., Xia H., Li N., and Li Z., 2009, Health risk from heavy metals via consumption of food crops in the vicinity of Dabaoshan mine, South China, *Sci. Total Environ.*, 407(5): 1551-1561

 5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>