DOI：10.11766/trxb202502260089 **CSTR：32215.14.trxb202502260089**

黄赳，胡蝶，高永强，陈昌招，姜萌萌，王浩宇，钟崇巍，郑璐，沈仁芳，朱晓芳. 镉污染土壤的可持续利用：基于植物镉积累机制的安全利用策略[J]. 土壤学报，2026，63（6）：1769–1780.

HUANG Jiu，HU Die，GAO Yongqiang，CHEN Changzhao，JIANG Mengmeng，WANG Haoyu，ZHONG Chongwei，ZHENG Lu，SHEN Renfang，ZHU Xiaofang. Sustainable Utilization of Cadmium-Contaminated Soil：Safe Utilization Strategies Based on Mechanisms of Plant Cadmium Accumulation[J]. Acta Pedologica Sinica，2026，63（6）：1769–1780.

镉污染土壤的可持续利用：基于植物镉积累机制的安全利用策略*

黄 赳[1]，胡 蝶[1, 2]，高永强[1, 2]，陈昌招[1, 2]，姜萌萌[1]，王浩宇[2]，钟崇巍[1, 2]，郑 璐[2]，沈仁芳[2]，朱晓芳[2†]

（1. 中国矿业大学环境与测绘学院，江苏徐州 221116；2. 土壤与农业可持续发展全国重点实验室（中国科学院南京土壤研究所），南京 211135）

摘 要：重金属镉污染对农业生产和人类健康构成严重威胁。本文探讨了土壤镉的化学行为及其生物有效性的影响因素，阐明了镉对植物的毒害作用；重点综述了参与植物对镉的吸收、转运、解毒过程的金属转运蛋白（包括 NRAMP、HMA、ZIP、ABC、YSL 等转运蛋白家族）以及在抵御镉胁迫中发挥重要作用的调节性转录因子家族（WRKY、MYB、bHLH、NAC 等）。这些基因功能机制的解析可以为靶向调控作物镉积累提供理论依据。此外，基于上述理论基础，提出了基于分子设计的污染土壤可持续利用的新策略。本文旨在为降低农产品中镉含量、确保食品安全并推动可持续农业发展提供科学依据。

关键词：植物；镉；土壤化学行为；转运蛋白；转录因子

中图分类号：X53 **文献标志码：**A

Sustainable Utilization of Cadmium-Contaminated Soil: Safe Utilization Strategies Based on Mechanisms of Plant Cadmium Accumulation

HUANG Jiu[1], HU Die[1, 2], GAO Yongqiang[1, 2], CHEN Changzhao[1, 2], JIANG Mengmeng[1], WANG Haoyu[2], ZHONG Chongwei[1, 2], ZHENG Lu[2], SHEN Renfang[2], ZHU Xiaofang[2†]

(1. *School of Environment and Spatial Informatics*, *China University of Mining and Technology*, *Xuzhou*, *Jiangsu* 221116, *China*; 2. *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture*, *Institute of Soil Science*, *Chinese Academy of Sciences*, *Nanjing* 211135, *China*)

Abstract: Cadmium contamination poses a significant threat to agricultural production and human health due to its persistence, toxicity, and potential to accumulate in crops and the food chain. However, there is a need for a comprehensive review that

* 国家重点研发计划项目（2023YFC3804203）和国家自然科学基金重大国际合作项目（42020104004）资助 Supported by the National Key R&D Program of China（No. 2023YFC3804203）and the National Natural Science Foundation of China（No. 42020104004）

† 通讯作者 Corresponding author，E-mail：xiaofangzhu@issas.ac.cn

作者简介：黄 赳（1981—），男，湖南长沙人，教授，博士生导师，主要研究方向为土壤污染控制与风险管控、土地复垦与生态恢复。E-mail：jhuang@cumt.edu.cn

收稿日期：2025–02–26；收到修改稿日期：2025–06–08；网络首发日期（www.cnki.net）：2025–07–08

provides scientific guidelines for understanding Cd soil-solution chemistry, decreasing Cd levels in the food chain, and bridging the gap between laboratory research and field applications. This study conducted an in-depth literature analysis of both laboratory and field research to provide a comprehensive analysis of the soil chemistry of cadmium, which is crucial for understanding its bioavailability and mobility. The chemical behavior of Cd in soil is influenced by various factors, such as soil pH, organic matter content, and redox conditions. These factors determine the speciation of Cd, which in turn affects its uptake by plants and its potential to enter the food chain. The phytotoxic effects of Cd are manifold, impacting plant growth, physiological functions, and metabolic processes. Cd can suppress plant growth by inhibiting root and shoot development, reducing chlorophyll content, and disrupting photosynthesis. It also induces oxidative stress by increasing the production of reactive oxygen species (ROS), which can damage cellular components such as lipids, proteins, and DNA. The review also sheds light on the molecular mechanisms underlying plant responses to Cd stress. Two major molecular systems are highlighted: metal transporter families and regulatory transcription factor families. Metal transporters, including NRAMP, HMA, ZIP, ABC, and YSL, play essential roles in Cd uptake from the soil, translocation from roots to shoots, and detoxification within plant cells. These transporters facilitate the movement of Cd through cellular membranes and into subcellular compartments, such as vacuoles, where it can be sequestered to reduce its toxicity. On the other hand, transcription factors like WRKY, MYB, bHLH, and NAC regulate the expression of genes involved in Cd tolerance and detoxification. They activate defense mechanisms that help plants mitigate Cd-induced oxidative damage and maintain cellular homeostasis. Based on the understanding of these molecular mechanisms, the review proposes innovative strategies for the sustainable utilization of Cd-contaminated soils. These strategies integrate molecular design approaches, such as engineering transporters to limit Cd uptake and enhance its sequestration, with phytoremediation techniques that utilize metal-tolerant plant species. By providing scientific guidelines for reducing Cd levels in agricultural products and enhancing food safety protocols, this study bridges the gap between laboratory research and field applications. It offers valuable insights for developing environmentally sustainable agricultural practices in regions affected by Cd pollution, thereby contributing to global food security and environmental protection. The proposed approaches not only aim to decrease Cd accumulation in crops but also seek to improve the overall health and productivity of plants grown in contaminated soils, ensuring safer food supplies for the growing global population. Furthermore, the review emphasizes the importance of these strategies in mitigating the adverse effects of Cd contamination on soil fertility and ecosystem health. By reducing Cd levels in soil and crops, these strategies can help maintain soil fertility, protect biodiversity, and promote the overall health of ecosystems. The integration of different approaches can lead to the development of more resilient agricultural systems that can withstand the challenges posed by Cd contamination and other environmental stresses. This comprehensive review thus provides a foundation for future research and practical applications aimed at addressing the complex issue of Cd pollution in agricultural environments.

Key words: Plant; Cadmium; Soil chemical behavior; Transporter protein; Transcription factor

镉（Cadmium，Cd）作为植物的一种非必需元素，同时也是一种对植物具有显著毒害作用的重金属元素。植物吸收土壤中的镉会对其正常的生长发育产生不良影响[1]。近年来，随着工业与矿产业的快速发展、城市化进程的加速以及农药与化肥的大量施用，环境污染问题加剧，许多地区农产品中存在镉含量超标[2]。食物中的镉通过食物链被人体吸收，对人体健康造成严重危害[3]。镉的主要毒性作用发生在肾脏，长期累积可能导致肾功能衰竭。此外，镉还可能对骨骼造成损害，并增加患一些癌症的风险[4]。因此，降低作物中镉含量、培育镉低积累的新品种从而降低农产品中镉含量已成为育种家们重点关注的研究领域。

镉不是植物生长发育必需的元素，因此在植物体内不存在专门用于转运镉元素的蛋白质通道。通常情况下，镉通过铁、锌、钙等二价阳离子转运体进入到植物细胞内[5]。植物进化出多种策略来应对外界的镉胁迫，包括建立细胞壁屏障、抑制镉进入根细胞及其从根系向茎的转移、将镉离到液泡中，并形成螯合剂-Cd 复合物来进行解毒等[6]。同时，这些镉胁迫响应过程受到众多调控因子的精密调节，包括转录因子、表观遗传修饰和翻译后修饰[7]。挖

掘植物中参与镉吸收转运的关键转运蛋白及转录因子，阐明涉及镉吸收转运过程的分子调控网络，将有助于更深入地理解作物镉积累机制，为创制镉低积累材料提供靶点基因。本文从镉的土壤化学行为入手，综述镉对植物生长发育的影响、植物镉吸收转运相关的基因及分子调控机制、以及作物镉低积累相关育种材料的创造等，为食品安全稳产和可持续农业发展提供思路。

1　镉的土壤化学行为

1.1　镉的形态分布与生物有效性

镉在环境中不能降解，只能发生转化和迁移等。重金属在土壤中的迁移、转化及其表现出的生物有效性与其形态分布有着密切的关系（图 1）。镉在土壤中主要以可交换态、碳酸盐结合态、铁锰氧化物结合态、有机质结合态、残渣态这五种形态存在，且其生物有效性和迁移能力依次递减[8]。可交换态镉吸附于土壤胶体表面，对环境变化敏感，易被植物根系吸收或随水迁移，是镉毒性的主要来源[9]。碳酸盐结合态、铁锰氧化物结合态和有机质结合态三者又被称为生物潜在可利用态。其中，碳酸盐结合态镉与 $CaCO_3$ 等碳酸盐矿物结合，在酸性条件下（pH<6）易释放出 Cd^{2+}。铁锰氧化物结合态镉被氧化铁、氧化锰胶体包裹，在还原条件下（如淹水）可能被释放。有机质结合态镉与腐殖酸等大分子有机物络合，但小分子有机酸（如柠檬酸）可破坏络合物，增加镉的迁移性。残渣态镉的化学性质极其稳定，镉固定在硅酸盐矿物晶格中，几乎不参与迁移与生物吸收[10]。

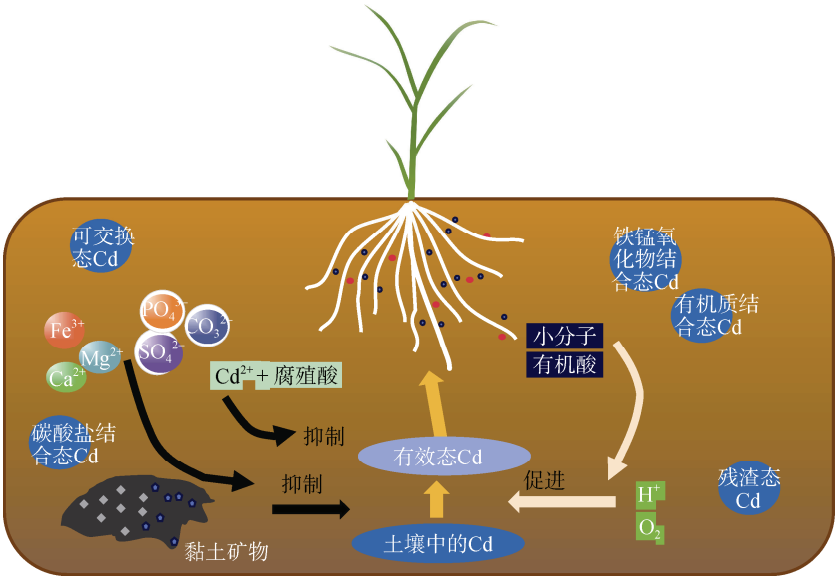


图 1　土壤中镉的化学行为模式图

Fig. 1　Schematic diagram of cadmium chemical behavior in soil

1.2　镉形态转化的影响因素

1.2.1　土壤 pH　　土壤 pH 会显著影响镉在土壤中的溶解度和形态分布。当土壤 pH 降低时，H^+竞争吸附位点，促使镉从固定态转化为可交换态，酸性土壤中镉的溶解度和生物有效性则较高。反之，在碱性条件下，Cd^{2+}易与 OH^-结合生成 $Cd(OH)_2$ 沉淀，从而降低镉活性[11]。

1.2.2　有机质与根系分泌物　　土壤有机质可通过络合作用与镉结合，如腐殖酸通过羧基（-COOH）和酚羟基（-OH）络合镉，降低其迁移性[12]。根系分泌物，如苹果酸、草酸等小分子有机酸，可酸化根际土壤，进而加快根际土中硅酸盐、碳酸盐、硫化物、氧化物态镉的溶解，促进镉活化。

1.2.3　氧化还原电位　　氧化还原电位是土壤中电子活度的指标，其变化直接影响镉的溶解度及其迁移性[13]。在氧化环境条件下，镉以游离态 Cd^{2+}存在，溶解度高，易被植物根系吸收或随水淋失。而在厌氧还原环境中，硫酸盐还原菌会利用硫酸盐作为电子受体，通过代谢作用产生还原性硫，后者与游离态镉结合形成稳定的硫化镉沉淀，从而降低镉在土

壤中的生物有效性。

1.2.4 竞争离子与矿物组成 一些二价及三价阳离子（如 Ca^{2+}、Mg^{2+}、Fe^{3+}和 Al^{3+}）可通过竞争吸附占据土壤胶体表面的阳离子交换位点，从而抑制 Cd^{2+}在固相界面的吸附固定，从而降低镉的生物有效性。一些阴离子（如 PO_4^{3-}、SO_4^{2-}和 CO_3^{2-}）则会与镉形成难溶性化合物，降低其迁移性[14]。此外，土壤中的矿物组成对镉的吸附和解吸也有影响。例如，黏土矿物（如蒙脱石、伊利石和高岭石）具有较高的吸附能力，可以吸附镉，降低其生物有效性。

1.3 农田土壤中镉的迁移转化

在农田生态系统中，镉的迁移转化涉及多个界面过程，主要包括水-植物、水-土壤及土壤-植物生态系统。其中，土壤-植物系统的迁移最为显著，直接影响镉通过食物链进入人体的风险。外源镉进入土壤后，迅速被土壤胶体通过静电吸附、表面络合等机制吸附固定，吸附率可达 80%以上[15]。土壤中的黏土矿物、有机质、铁锰氧化物等组分是主要的吸附载体，对镉的吸附固定起着主要作用。一般而言，土壤对镉的吸附能力越强，镉的迁移活性就越弱。然而，部分吸附态镉并非完全稳定，其形态会随土壤理化性质动态变化而变化。例如，在酸性土壤（pH<6）中，碳酸盐结合态镉溶解，释放出可交换态 Cd^{2+}，溶出率随 pH 降低显著增加。此外，未被固定的镉还可能通过地表径流污染水体，或沿土壤剖面向下迁移威胁地下水安全，而土壤溶液中 Cd^{2+}浓度的升高则直接增加植物吸收风险。

镉的土壤化学行为直接决定了植物可吸收的镉库大小，进而影响植物对镉的吸收效率与转运模式。在酸性土壤中，可交换态 Cd^{2+}比例升高，其通过竞争性离子通道被植物根系高效吸收；而在碱性条件下，镉易形成 $Cd(OH)_2$等难溶性沉淀，显著降低其迁移风险。

2 镉胁迫对植物的毒害作用

在镉胁迫下，植物的光合效率受到影响。初始阶段，镉胁迫可短暂地提升叶片光合作用效率、胞间 CO_2浓度、气孔导度和蒸腾效率，然而随着处理时间延长，叶片光合作用和超氧化物歧化酶活性均被抑制[16]。此外，镉胁迫还抑制了根系和叶片的生长，还降低了叶片的叶绿素含量、蒸腾速率、光合速率和净光合作用，进而改变了根系与叶片的营养状况[17]。例如，对于小麦幼苗来说，在 50 μmol·L^{-1} Cd^{2+}处理后，一周内相对生长率下降了 50%，CO_2相对同化率下降了 30%[18]。镉胁迫显著抑制了光合作用相关基因的表达，例如 *psbB* 和 *psbC*[19]。

镉胁迫会显著降低植物的养分利用效率，抑制其生长发育，从而降低其生物量。据报道，镉胁迫会降低植物对磷、钾、钙和镁等必需元素的吸收转运能力，并通过降低硝酸盐还原酶活性影响硝酸盐在地上部分的吸收与转运[20]。同时，镉胁迫也可以通过诱导脂质过氧化反应来影响质膜通透性[21]。镉胁迫条件下，植物细胞内丙二醛和过氧化氢含量升高，同时还会增加活性氧生成，打断细胞氧化还原状态，损伤生物大分子，破坏细胞壁并裂解 DNA 链。

镉胁迫会显著降低植物的抗氧化能力[22]。镉胁迫会抑制过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）、抗坏血酸过氧化物酶、铜锌超氧化物歧化酶、铁超氧化物歧化酶和锰超氧化物歧化酶等多种抗氧化酶基因的表达，从而导致植物中抗氧化酶 GSH-Px、POD、SOD 和 CAT 的活性下降[23]。镉胁迫会破坏植物体内的氧化还原平衡，并引发氧化应激反应以及活性氧积累，从而阻碍植物生长并最终导致其死亡[24]。

镉胁迫通过诱导氧化损伤、抑制光合作用及扰乱必需元素（如 Fe/Zn）稳态等途径，对植物生长发育构成多重威胁。为应对这些毒害效应，植物进化出由锌铁转运蛋白（ZRT / IRT like protein，ZIP）、天然抗性巨噬细胞蛋白（Natural resistance-associated macrophage protein，NRAMP）、HMA 蛋白（Heavy metal ATPase，HMA）、黄条纹样蛋白（Yellow stripe-like protein，YSL）、ATP 结合盒转运蛋白（ATP-binding cassette transporter，ABC）等转运蛋白和转录因子形成的多层次的协同防御体系：一方面限制镉进入细胞或将其区隔至液泡，另一方面激活抗氧化系统修复损伤。

3 植物镉吸收与解毒的分子机制

植物中镉的吸收和转运涉及三个主要过程：首

先，镉通过外胚层和共胚层途径进入根管。然后，在蒸腾作用或根系压力的作用下，经由木质部进行装载、运输和卸载，并转移到植株的地上部分，如茎、叶组织[25]。最后，在植物成熟期，镉会通过韧皮部重新转运到籽粒或果实中[26]。这些过程受到复杂的分子调控，涉及多种转运蛋白和转录因子的协同作用（图 2）。随着基因组学和功能基因组学的发展，研究人员已克隆并分析了多个参与镉吸收和转运的基因及其分子调控机制[27]。目前已在多个植物中克隆了参与这一过程的相关基因，包括 NRAMP、HMA 和 ZIP 家族基因成员。这些基因在植物对镉的吸收和转运中起到重要作用。阐明植物吸收和转运镉的分子调控机制对于选育镉低积累品种以提高作物产量至关重要[28]。

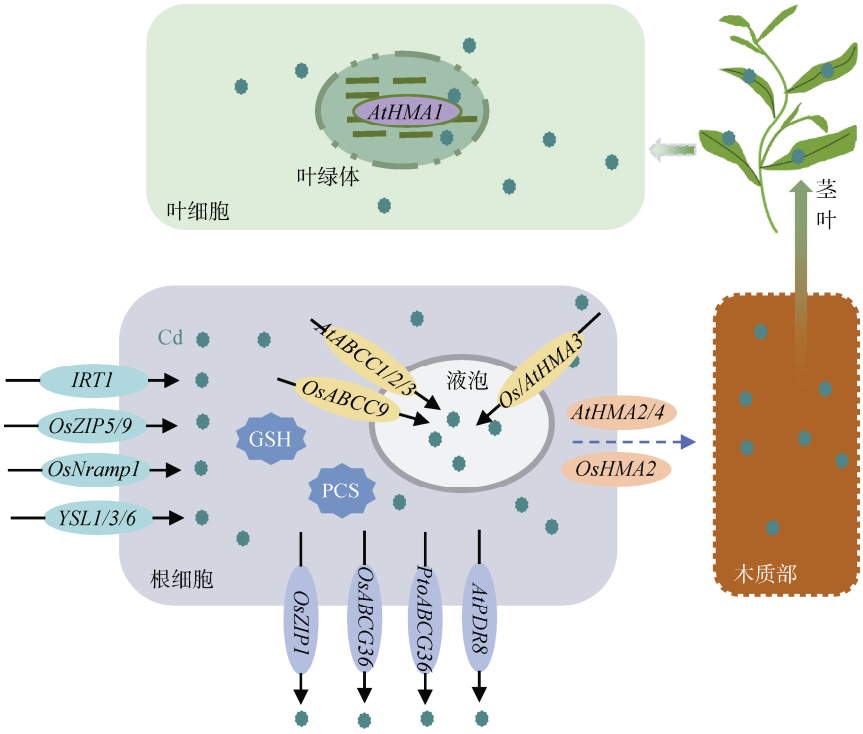


图 2　植物镉吸收与转运机制模式

Fig. 2　Schematic diagram of cadmium uptake and transport mechanisms in plants

3.1　根系吸收：竞争性转运体的双刃剑效应

植物根系对镉的吸收主要依赖于非选择性二价阳离子转运蛋白，其中 ZIP 和 NRAMP 等家族蛋白是关键参与者，然而这些转运体在吸收镉的同时，也对植物体内必需元素（Fe/Zn）的稳态造成干扰[29]。

锌铁转运蛋白广泛存在于细菌、真菌、动物和植物中。ZIP 家族蛋白具有典型的跨膜结构域和保守的金属结合域，有助于金属离子的跨膜转运。例如，IRT1 作为 ZIP 家族的重要成员，定位于细胞膜上，不仅能够转运铁，还能将锰、锌以及镉等元素进行跨膜转移[30]。研究表明，在镉胁迫下，镉会与锌和铁竞争转运体上的结合位点，导致锌和铁的转运减少[31]。在拟南芥、水稻和大麦等不同植物中过表达 *IRT1* 均显示出镉敏感且高积累该重金属（镉）的表型特征。这表明 IRT1 蛋白在镉吸收过程中发挥着重要作用，但其非选择性的转运特性，使得植物在吸收镉的同时，破坏了自身铁、锌等必需元素的平衡。ZIP 蛋白在细胞膜上有多种功能，其中一些蛋白可以吸收金属离子，另一些蛋白则可以排出金属离子。例如，*OsZIP1* 基因编码的蛋白质位于细胞膜和内质网中，是一种金属排出转运体（金属解毒），可以防止水稻中锌、铜和镉的过度积累。在镉胁迫下，*oszip1* 突变体和 RNA 干扰株系在根系积累了更多的镉，且对镉敏感。*OsZIP5* 和 *OsZIP9* 基因编码的蛋白质定位于细胞膜上，具有离子通道的活性。它们可以协同调节锌和镉的吸收和运输。敲除 *OsZIP5*、*OsZIP9* 或 *OsZIP5*/*OsZIP9* 基因可显著降低植株镉含量，但会导致锌吸收效率下降，表明其功

能冗余性与营养失衡风险。与 *oszip9* 突变体相比，*oszip5* 突变体的锌/镉含量较低，生长受阻程度较小，为低镉作物育种提供了分子靶点选择[32]。

天然抗性巨噬细胞蛋白家族同样在植物对镉的吸收及转运过程中扮演关键角色[33]。植物中NRAMP基因家族在调节多种二价金属离子的获取、运输和稳态中起着至关重要的作用，主要参与铁、锌、锰、镁和镉等金属离子的吸收和转运[34]。以水稻为例，*OsNRAMP1* 主要在根和叶中表达，其编码的蛋白质位于细胞质膜上，具备转运 Mn^{2+}和 Cd^{2+}的功能[35]。过表达 *OsNRAMP1* 会显著增加水稻叶片中镉的含量，而敲除该基因则减少水稻中镉的积累。此外，在镉高积累品种中，根系中 *OsNRAMP1* 的表达水平高于镉低积累品种[36]。在其他植物（如白菜[37]、银杨[38]、烟草[39]等）中，与 OsNRAMP1 蛋白具有同源性的转运蛋白也表现出类似的功能，参与镉的吸收和转运过程。但这些 NRAMP 蛋白在转运镉时，同样会干扰植物对锰等必需元素的正常摄取和分配，影响植物的生长发育。通过基因编辑技术调控 NRAMP 家族基因的表达，可以有效降低作物中镉的积累。在水稻中，*OsNRAMP5* 的功能缺陷降低了根系对 Cd^{2+}的吸收，减少了 Cd^{2+}在茎和籽粒中的积累，使得籽粒镉含量降低 60%～98%，且不影响产量，提高了水稻对镉的耐受性。过表达 *OsNRAMP5* 导致根系中镉积累增加，但同时木质部中镉含量减少，最终使得籽粒中镉积累减少[40]。鉴于其重要作用，*OsNRAMP5* 逐渐成为了低镉水稻育种的重要靶点。

ZIP 和 NRAMP 家族转运蛋白通过非选择性吸收机制介导植物根系镉的摄取，但其底物宽泛性导致镉与 Fe/Zn/Mn 等必需元素的吸收竞争。这种“吸收-干扰”的双刃剑效应凸显了基因编辑精准调控的必要性：通过靶向修饰转运蛋白的金属结合域，或利用组织特异性启动子限制镉吸收范围，可在维持必需元素稳态的前提下实现作物低镉积累。

3.2 木质部转运：地上部镉负荷的关键调控节点

镉从根系向地上部的转运主要通过木质部进行，这一过程受到 HMA、YSL 等蛋白的调控，它们是控制地上部镉负荷的关键节点。

HMA 家族蛋白是一类能够利用 ATP 水解产生的能量驱动离子进行跨膜运输的转运蛋白，在细胞膜或细胞器膜上常见，负责将金属离子从细胞质泵入液泡或排出细胞外，在镉向木质部装载和液泡区隔化中发挥重要作用[41]。在拟南芥、水稻和大麦中，HMA 家族分别由 8、9 和 10 个成员组成，已有报道表明，*HMA1-HMA4* 与镉转运相关[42]。*AtHMA1* 基因编码的蛋白质位于叶绿体中，对镉损伤的解毒起到协助作用。*AtHMA2* 和 *AtHMA4* 基因编码的蛋白质定位于质膜，在拟南芥中负责镉从根部向茎部的转运。研究发现，敲除这两个基因后，镉在拟南芥根茎间的转移几乎不存在[43]。同样，在水稻中，*OsHMA2* 基因编码的蛋白质定位于细胞膜，在根维管束中高度表达，参与了锌和镉在木质部的转运以及这些金属从根到茎的转运。抑制 *OsHMA2* 表达可降低叶片中镉和锌含量。镉胁迫下，过表达 *OsHMA2* 降低了水稻叶片和籽粒中镉含量，但对其他元素含量无影响，这说明植物内离子趋于平衡，OsHMA2 蛋白参与了镉向木质部加载过程并受到严格调控[44]。

黄条纹样蛋白家族是一类寡肽转运蛋白，在植物铁离子和其他金属离子转运中起到关键作用[45]。调控 *YSL* 基因的表达可以优化植物对重金属离子的吸收和分配，降低镉的毒性。例如，蔗糖芒草的 *MsYSL1* 基因、龙藤的 *SnYSL3* 基因和紫花苜蓿的 *MsYSL6* 基因编码的蛋白质均位于细胞质膜上，并由镉胁迫诱导表达。它们具有对 Fe（II）-NA、Zn-NA、Mn-NA 和/或 Cd-NA 的转运活性。在水稻中，*CF1* 基因和 *OsYSL2* 基因存在等位变异，在内部缺乏镉转运活性。然而，在水稻中过表达 *CF1* 可以通过抑制 *OsNRAMP5* 基因在根部的表达来限制水稻对镉的吸收[2]。

镉在地上部积累会抑制光合作用相关基因（如 *psbB* 和 *psbC*）的表达，导致叶片光合作用效率下降。同时，过多的镉积累在籽粒中，会通过食物链进入人体，威胁人类健康。因此，调控镉向地上部的转运，能够有效减轻镉对植物光合作用的抑制，降低籽粒中的镉含量，保障植物的正常生长和农产品的安全。

3.3 液泡区隔化：胞内解毒的核心策略

液泡区隔化是植物细胞内解毒的核心策略，ABC、HMA3 等液泡膜蛋白在其中发挥着关键的镉隔离功能。

AtHMA3 在根尖和维管束中表达较高，编码的蛋白参与液泡中镉的储存，并具有解毒作用[46]。*athma3* 突变体对镉敏感，过表达 *AtHMA3* 可通过增加镉在液泡中的储存能力来增强植物对镉的耐受性。尽管 *OsHMA2* 编码的转运蛋白介导的木质部转运可能增加地上部镉负荷，但液泡膜定位的 *OsHMA3* 蛋白可通过区隔化作用限制胞质镉浓度，从而减轻其对代谢酶的毒性干扰。失去 *OsHMA3* 功能会加速从根部向地上部分转运 Cd^{2+}的速率，并增加籽粒中镉含量。而过表达 *OsHMA3* 会促进水稻各组织部位 Cd 向液泡转运，从而降低水稻籽粒中的 Cd 含量[47]。进一步研究揭示了 *OsHMA3* 启动子序列在籼稻与粳稻亚种间存在差异，并导致该基因表达上的不同。与粳稻相比，籼稻品种中 *OsHMA3* 基因的表达水平降低，从而促使更多镉从根系向地上部分及籽粒转运，并导致其在籼稻籽粒中积累较高[48]。此外，在其他植物，如超积累植物伴矿景天中，过表达 *SpHMA3* 可以提高液泡储存镉的能力并增强镉耐受性[49]。

ATP 结合盒转运蛋白，即 ABC 转运蛋白家族，是一个不可或缺的蛋白家族，参与重金属离子、次生代谢物、植物激素等多种分子的转运[50]。根据其大小和结构域，ABC 转运蛋白家族可分为 12 个亚家族，包括 MDR、MRP、PDR、AOH、PMP、WBC、ATH、ATM、TAP、RLI、GCN 和 SMC[51]。一些 ABC 转运蛋白通过将 Cd-螯合物转运到液泡或排出细胞外，增强植物对镉的耐受性。其中，MRP（ABCC）和 PDR（ABCG）的研究较为深入。例如，*AtABCC1*、*AtABCC2*、*AtABCC3* 基因以及水稻中的 *OsABCC9* 基因编码的蛋白质等定位于液泡膜上。*atabcc1* 突变体、*atabcc3* 突变体以及 *atabcc1/atabcc2* 双突变体对镉表现出敏感性[52]。通过镉浓度分析发现，在野生型细胞中，镉主要集中在空泡中，而在 *atabcc1* 突变体，*atabcc3* 突变体以及 *atabcc1/atabcc2* 双突变体中主要集中在细胞质中。由此可以推测，*AtABCC1*、*AtABCC2* 和 *AtABCC3* 基因编码的蛋白质能够将镉以植物螯合肽（PCs）-Cd 复合体的形式从细胞质转运到液泡进行储存，并增强植物对镉的耐受性。水稻中 *OsABCC9* 敲除后产生镉敏感表型，在酵母菌中表达该基因可提高酵母对镉的耐受性和含量，推测其通过调控镉在液泡膜内的储存影响植物对镉的耐受性[53]。*OsABCG36* 基因的表达是由镉诱导的，在敲除该基因后，水稻根系和镉敏感表型中积累了更多镉，但茎中的含量不受影响。因此，该基因可能是通过从水稻根细胞输出镉或镉共轭物来增强对镉的耐受性[54]。中国白杨的 PtoABCG36 蛋白与其显示出相似的功能和亚细胞定位特征，在酵母中过表达 *PtoABCG36* 增强了对镉的外排能力，进而导致镉积累减少并提高了镉耐受性[55]。此外，在根毛和表皮细胞中高表达且定位于细胞膜上的 AtPDR8 蛋白也具有外排镉的能力[56]。在拟南芥中过表达 *AtPDR8* 可以提高根系对镉的外排能力、减少镉吸收，并提高其对镉的耐受性。

液泡区隔化通过 ABC 和 HMA3 等转运蛋白介导的镉隔离机制，显著降低胞质游离 Cd^{2+}浓度，从而抑制镉诱导的活性氧爆发。这种“隔离–缓冲”双效策略不仅减轻了镉对膜脂、蛋白质及 DNA 的氧化损伤，还通过维持胞内离子稳态（如 Zn^{2+}/Cd^{2+}平衡）保障了抗氧化酶系统的正常功能，为植物应对镉胁迫提供了关键的细胞水平防御机制。

3.4　转录调控网络：整合胁迫信号与解毒响应

WRKY、MYB、NAC 和 bHLH 等转录因子参与了镉耐受相关基因的表达，并正向或负向调控植物对镉的耐受性[57]。这些转录因子通过调控下游基因的表达，对解毒基因（*GSH*、*PCS*）和抗氧化系统进行精准调控。

WRKY 转录因子是植物中最大且具有植物特异性的转录因子家族之一[58]。在拟南芥中，过表达和敲除 *AtWRKY13* 分别增加了植株对镉的耐受性和敏感性。AtWRKY13 通过与 *PDR8* 启动的直接结合，激活镉排出蛋白 PDR8 的表达，减少细胞内 Cd 积累，正调控拟南芥的 Cd 耐性[59]。AtWRKY12 具有转录抑制作用，在拟南芥中过表达和敲除 *AtWRKY12* 可以降低或增加其镉含量，它通过直接结合 *GSH2*、*PCS1* 和 *PCS2* 启动子上 W-box 区域来抑制谷胱甘肽合酶基因和植物螯合素基因的表达，负向调控植物对镉离子的耐受性[60]。而谷胱甘肽依赖性植物螯合素通路在镉解毒中起关键作用。在大豆中，通过 RNA-seq 鉴定了 29 个与镉相关的 WRKY 转录因子。其中，GmWRKY142 能够结合 *ATCDT1*、*GmCDT1-1* 和 *GmCDT1-2* 启动子上的 W-box 位点，并促进其表达，从而正向调控大豆对镉耐受性的提高[61]。过表达 *GmWRKY172* 可以减少镉从根部向茎部的转运，并降低植物体内镉含量。此外，在镉胁迫下，过表

达 *GmWRKY172* 的植株中丙二醛含量降低，黄酮类和木质素含量增加，并且过氧化物酶活性升高。推测 *GmWRKY172* 可能通过影响类黄酮生物合成、细胞壁合成以及过氧化物酶活性来调节大豆对镉的耐受性[62]。在小麦中，通过 BSMV-VIGS 技术抑制 *TaWRKY74* 基因表达可以提高小麦对镉的耐受性；抑制 *TaWRKY74* 基因表达后，*TaNramp1*、*TaNramp5*、*TaHMA2*、*TaHMA3*、*TaLCT1* 和 *TaIRT1* 等与镉吸收或转运相关基因的表达水平降低。因此，*TaWRKY74* 基因表达的转录因子可能通过调控这些基因来增强小麦对镉的耐受性[63]。

MYB 蛋白家族成员众多，广泛存在于植物中，功能多样。MYB 作为一种转录因子，也参与调控植物对镉的耐受性。研究表明，AtMYB4 可以与植物螯合物合成相关基因 *PCS1* 和 *MT1C* 的启动子直接结合，促进其基因表达，进而促进 PCS 和金属硫蛋白的合成来提高拟南芥对镉的耐受性[64]。除了直接调控镉螯合代谢相关基因外，MYB 转录因子还可通过介导脱落酸信号转导通路参与植物的镉耐受性[65]。研究表明，AtMYB49 通过直接结合 *bHLH38* 和 *bHLH101* 的启动子，正调控其表达，从而激活铁转运蛋白 TRANSPORTER1 的表达，促进镉积累。镉诱导 ABA，上调 *ABI5* 的表达，其蛋白产物与 AtMYB49 相互作用，抑制其与下游基因启动子的结合，从而减少镉的积累[66]。此外，在水稻中，Cd 胁迫显著诱导 *OsMYB45* 基因的表达，其基因突变会抑制 *OsCATA* 和 *OsCATC* 表达，降低 CAT 活性，导致叶片中 H_2O_2 含量上升。由此推测，OsMYB45 转录因子可能通过调控这两个基因的表达影响 CAT 活性，进而调控水稻对 Cd 的耐受性[67]。

除 WRKY 和 MYB 转录因子外，其他类型的转录因子包括 NAC 和 bHLH 也参与调控植物镉耐受。AtNAC102 可以促进细胞壁相关激酶样蛋白 *WAKL11* 基因的表达，调节细胞壁果胶的降解，减少果胶与镉的结合，从而提高植物对镉的耐受性[68]。AtANAC004 通过增强细胞壁镉固定、增加液泡镉储存、抑制镉从地下向地上部分转运等方式减少拟南芥中镉的积累，从而提高镉抗性[69]。在大豆中，bHLH 家族蛋白 GmORG3 可以提高铁转运效率，降低镉转运效率，从而提高大豆对镉的耐受性[70]。AtbHLH104、AtbHLH38 和 AtbHLH39 可以促进镉储存相关基因 *IREG2*、*MTP3*、*HMA3* 和 *NAS4* 的表达，从而提高植物对镉的耐受性[71]。

在镉胁迫下，植物体内抗氧化酶活性受到抑制，而转录因子通过调控解毒基因的表达，促进 GSH、PCS 等物质的合成，这些物质能够与镉离子结合，降低镉的毒性。同时，转录因子还激活抗氧化系统相关基因的表达，增强抗氧化酶的活性，修复镉胁迫导致的氧化损伤，维持植物细胞内的氧化还原平衡，使植物能够更好地应对镉胁迫。

4 总结与展望

本文系统总结了植物中镉吸收、转运及解毒的关键分子机制，揭示了转运蛋白（如 ZIP、NRAMP、HMA、YSL、ABC）与转录因子（如 WRKY、MYB、bHLH、NAC）在调控镉积累中的核心作用。基于上述研究结果，国内外的研究者做了大量尝试。最新研究进展表明：1）基因编辑技术的应用：通过 CRISPR-Cas9 敲除水稻中的 *OsNRAMP5* 基因，可显著降低籽粒镉含量，同时不影响产量。在土壤镉浓度分别为 0.7 $mg·kg^{-1}$ 和 8.6 $mg·kg^{-1}$ 的大田种植试验中，Tang 等[72]发现突变体的籽粒镉含量较野生型分别降低了 97.8%～98.3%和 60.1%～62.1%，分别降至低于 0.05 $mg·kg^{-1}$ 和 0.12 $mg·kg^{-1}$（干重），远低于中国国家标准 GB 2762-2022 规定的 0.2 $mg·kg^{-1}$ 限量。该技术展现出巨大的应用潜力。2）关键转运蛋白的过程应用：过表达液泡镉隔离基因 *OsHMA3* 的粳稻品种，籽粒镉积累量仅为籼稻的 43%左右，为低镉品种选育提供了直接靶点，有望大幅降低稻米中的镉含量，保障食品安全[48]。3）超积累植物的修复应用：镉/锌超积累植物伴矿景天通过过表达液泡镉转运蛋白基因 *SpHMA3* 显著增强镉的区隔化能力。在 10 $\mu mol·L^{-1}$ 镉处理下，其茎部镉积累量可达约 1 000 $mg·kg^{-1}$（干重），成熟叶积累量达 800 $mg·kg^{-1}$（干重），较野生型提升约 30%～50%，适用于中轻度污染土壤的植物修复，为污染土壤的生态修复提供了有力手段[49]。上述策略通过调控转运蛋白基因的表达，减少了植物对镉的吸收和向地上部的转运，降低了镉对光合作用的抑制，减少了籽粒中的镉积累；同时，转录因子调控的解毒基因和抗氧化系统增强了植物对镉的解毒能力和抗氧化能力，缓解了镉胁迫导致的氧化损伤和营养失衡。

基于植物镉积累机制的深入解析与现有技术的

突破，未来研究需聚焦以下方向以推动镉污染治理技术的转化应用：1）基因编辑技术的田间适配性与生态安全评估。当前 CRISPR 技术多局限于实验室环境，需在复杂田间环境条件下验证 *OsHMA3* 或 *OsNRAMP5* 编辑品种的稳定性。同时，需监测长期种植中基因漂移风险及对土壤微生物组的影响，确保基因编辑技术在实际农业生产中的安全性和可靠性。2）多基因聚合育种策略。一方面要结合 QTL 定位与基因编辑技术，将低镉基因（如 *OsHMA3*、*CAL1*）与高锌/硒基因聚合，培育“低镉-高营养”作物。另一方面，以水稻为例，敲除 *OsNRAMP5* 基因可降低根系对 Cd^{2+}的吸收，减少 Cd^{2+}在茎和籽粒中的积累，提高水稻对镉的耐受性；而过表达 *OsHMA3* 基因能够增强液泡储存镉的能力，减少镉向地上部和籽粒的转运。将这两种基因编辑技术结合，有望培育出低镉积累且高产的水稻品种。3）生态安全与标准化评估。需依据《土壤环境质量 农用地土壤污染风险管控标准（GB 15618-2018）》和《污染地块风险管控技术导则》，量化超积累植物修复后土壤镉残留量低于 0.3 $mg·kg^{-1}$，并评估修复植物后续处置的二次污染风险。

通过分子机制解析与技术创新，未来有望实现“从土壤到餐桌”的全链条镉风险管控，为全球粮食安全与可持续农业提供可靠解决方案，保障人类健康和生态环境的良性发展。

参考文献（References）

[1] Genchi G, Sinicropi M S, Lauria G, et al. The effects of cadmium toxicity[J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2020, 17(11): 3782.

[2] Li Y L, Rahman S U, Qiu Z X, et al. Toxic effects of cadmium on the physiological and biochemical attributes of plants, and phytoremediation strategies: A review[J]. Environmental Pollution, 2023, 325: 121433.

[3] Franzaring J, Fangmeier A, Schlosser S, et al. Cadmium concentrations in German soybeans are elevated in conurbations and in regions dominated by mining and the metal industry[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2019, 99(7): 3711—3715.

[4] Zhang H Y. Research on the current situation of soil cadmium pollution and the application of prevention and control technology[J]. Low Carbon World, 2023, 13(1): 42—44. [张海英. 土壤镉污染现状及防治技术的应用研究[J]. 低碳世界, 2023, 13(1): 42—44.]

[5] He J L, Li H, Luo J, et al. A transcriptomic network underlies microstructural and physiological responses to cadmium in *Populus* × *canescens*[J]. Plant Physiology, 2013, 162(1): 424—439.

[6] El Rasafi T, Oukarroum A, Haddioui A, et al. 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.

[7] Li H, Liu X S, Sun D, et al. A long non-coding RNA associated with H3K7me3 methylation negatively regulates OsZIP16 transcription under cadmium stress[J]. Gene, 2024, 901: 148173.

[8] Bai Y M, Li Y L, Zhou W H, et al. Speciation characteristics and ecological risk assessment of heavy metal elements in soils of typical industrial city[J]. Rock and Mineral Analysis, 2022, 41(4): 632—641. [白宇明, 李永利, 周文辉, 等. 典型工业城市土壤重金属元素形态特征及生态风险评估[J]. 岩矿测试, 2022, 41(4): 632—641.]

[9] Guo Z, Wang Y K. Research advances on the distribution, migration and transformation of cadmium in the environment[J]. Advances in Environmental Protection, 2019(3): 365—370. [郭振, 汪怡珂. 镉在环境中的分布、迁移及转化研究进展[J]. 环境保护前沿, 2019(3): 365—370.]

[10] Fang X, Li C, Zhang M, et al. Immobilization of Cd(II)-contaminated soil using different organic matters intercalated rectorite[J]. Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects, 2024, 700: 134752.

[11] Yao B M, Wang S Q, Xie S T, et al. Optimal soil Eh, pH for simultaneous decrease of bioavailable Cd, As in co-contaminated paddy soil under water management strategies[J]. Science of the Total Environment, 2022, 806: 151342.

[12] Halim M A, Majumder R K, Zaman M N. Paddy soil heavy metal contamination and uptake in rice plants from the adjacent area of Barapukuria coal mine, northwest Bangladesh[J]. Arabian Journal of Geosciences, 2015, 8(6): 3391—3401.

[13] Honma T, Ohba H, Kaneko-Kadokura A, et al. Optimal soil Eh, pH, and water management for simultaneously minimizing arsenic and cadmium concentrations in rice grains[J]. Environmental Science & Technology, 2016, 50(8): 4178—4185.

[14] Wang F T, Bao K, Huang C S, et al. Adsorption and pH values determine the distribution of cadmium in terrestrial and marine soils in the Nansha area, Pearl River Delta[J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2022, 19(2): 793.

[15] Yue C, Huang S Y, Tu C B, et al. Research progress on

phytoremediation of soil contaminated by heavy metal cadmium[J]. Modern Agricultural Science and Technology，2024（17）：129—135. [岳聪，黄顺寅，屠春宝，等. 植物修复重金属镉污染土壤研究进展[J]. 现代农业科技，2024（17）：129—135.]

[16] Liu H J，Zhang C X，Wang J M，et al. Influence and interaction of iron and cadmium on photosynthesis and antioxidative enzymes in two rice cultivars[J]. Chemosphere，2017，171：240—247.

[17] Shi G R，Liu C F，Cai Q S，et al. Cadmium accumulation and tolerance of two safflower cultivars in relation to photosynthesis and antioxidantive enzymes[J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology，2010，85（3）：256—263.

[18] Paunov M，Koleva L，Vassilev A，et al. Effects of different metals on photosynthesis：Cadmium and zinc affect chlorophyll fluorescence in durum wheat[J]. International Journal of Molecular Sciences，2018，19（3）：787.

[19] Li H Y，Liu X F，Wassie M，et al. Selenium supplementation alleviates cadmium-induced damages in tall fescue through modulating antioxidant system，photosynthesis efficiency，and gene expression[J]. Environmental Science and Pollution Research，2020，27（9）：9490—9502.

[20] Wang M，Chen Z Q，Chen D，et al. Combined cadmium and fluorine inhibit lettuce growth through reducing root elongation，photosynthesis，and nutrient absorption[J]. Environmental Science and Pollution Research，2022，29（60）：91255—91267.

[21] Zhang J，Yang S Y，Huang Y J，et al. The tolerance and accumulation of *Miscanthus sacchariflorus*（maxim.）Benth.，an energy plant species，to cadmium[J]. International Journal of Phytoremediation，2015，17（6）：538—545.

[22] Zhou Y Y，Yao L X，Huang X Y，et al. Transcriptomics and metabolomics association analysis revealed the responses of *Gynostemma pentaphyllum* to cadmium[J]. Frontiers in Plant Science，2023，14：1265971.

[23] Wu X L，Chen Q，Chen L L，et al. A WRKY transcription factor，*PyWRKY75*，enhanced cadmium accumulation and tolerance in poplar[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety，2022，239：113630.

[24] Seifikalhor M，Aliniaeifard S，Bernard F，et al. γ-Aminobutyric acid confers cadmium tolerance in maize plants by concerted regulation of polyamine metabolism and antioxidant defense systems[J]. Scientific Reports，2020，10：3356.

[25] Al-Khayri J M，Banadka A，Rashmi R，et al. Cadmium toxicity in medicinal plants：An overview of the tolerance strategies，biotechnological and omics approaches to alleviate metal stress[J]. Frontiers in Plant Science，2023，13：1047410.

[26] Hu J H，Chen G L，Xu K，et al. Cadmium in cereal crops：Uptake and transport mechanisms and minimizing strategies[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2022，70（20）：5961—5974.

[27] Fan P H，Wu L W，Wang Q，et al. Physiological and molecular mechanisms of medicinal plants in response to cadmium stress：Current status and future perspective[J]. Journal of Hazardous Materials，2023，450：131008.

[28] Clemens S. Safer food through plant science：Reducing toxic element accumulation in crops[J]. Journal of Experimental Botany，2019，70（20）：5537—5557.

[29] Chi Y W，Ma X Z，Wu J Q，et al. Plant growth promoting endophyte promotes cadmium accumulation in *Solanum nigrum* L. by regulating plant homeostasis[J]. Journal of Hazardous Materials，2023，457：131866.

[30] Korshunova Y O，Eide D，Gregg Clark W，et al. The IRT1 protein from *Arabidopsis thaliana* is a metal transporter with a broad substrate range[J]. Plant Molecular Biology，1999，40（1）：37—44.

[31] Guerinot M L. The ZIP family of metal transporters[J]. Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes，2000，1465（1/2）：190—198.

[32] Tan L T，Qu M M，Zhu Y X，et al. ZINC TRANSPORTER5 and ZINC TRANSPORTER9 function synergistically in zinc/cadmium uptake[J]. Plant Physiology，2020，183（3）：1235—1249.

[33] Kanwal F，Riaz A，Ali S，et al. NRAMPs and manganese：Magic keys to reduce cadmium toxicity and accumulation in plants[J]. Science of the Total Environment，2024，921：171005.

[34] Bozzi A T，Gaudet R. Molecular mechanism of Nramp-family transition metal transport[J]. Journal of Molecular Biology，2021，433（16）：166991.

[35] Chang J D，Huang S，Yamaji N，et al. OsNRAMP1 transporter contributes to cadmium and manganese uptake in rice[J]. Plant，Cell & Environment，2020，43（10）：2476—2491.

[36] Syu C H，Nieh T I，Hsieh M T，et al. Uncovering the genetic of cadmium accumulation in the rice 3K panel[J]. Plants，2022，11（21）：2813.

[37] Yue X M，Song J X，Fang B，et al. BcNRAMP1 promotes the absorption of cadmium and manganese in *Arabidopsis*[J]. Chemosphere，2021，283：131113.

[38] Yu W J，Deng S R，Chen X，et al. PcNRAMP1 enhances cadmium uptake and accumulation in *Populus* × *canescens*[J]. International Journal of Molecular Sciences，2022，23（14）：7593.

[39] Liu W H，Huo C S，He L S，et al. The NtNRAMP1 transporter is involved in cadmium and iron transport in tobacco（*Nicotiana tabacum*）[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2022，173：59—67.

[40] Yu E, Wang W G, Yamaji N, et al. Duplication of a manganese/cadmium transporter gene reduces cadmium accumulation in rice grain[J]. Nature Food, 2022, 3(8): 597—607.

[41] Takahashi R, Ishimaru Y, Shimo H, et al. The OsHMA2 transporter is involved in root-to-shoot translocation of Zn and Cd in rice[J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(11): 1948—1957.

[42] Williams L E, Mills R F. P1B-ATPases – an ancient family of transition metal pumps with diverse functions in plants[J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(10): 491—502.

[43] Wong C K E, Cobbett C S. HMA P-type ATPases are the major mechanism for root-to-shoot Cd translocation in *Arabidopsis thaliana*[J]. New Phytologist, 2009, 181(1): 71—78.

[44] Chang J D, Huang S, Wiseno I, et al. Dissecting the promotional effect of zinc on cadmium translocation from roots to shoots in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2023, 74(21): 6790—6803.

[45] Chowdhury R, Nallusamy S, Shanmugam V, et al. Genome-wide understanding of evolutionary and functional relationships of rice Yellow Stripe-Like(YSL) transporter family in comparison with other plant species[J]. Biologia, 2022, 77(1): 39—53.

[46] Morel M, Crouzet J, Gravot A, et al. AtHMA3, a P1B-ATPase allowing Cd/Zn/Co/Pb vacuolar storage in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2009, 149(2): 894—904.

[47] Shao J F, Xia J X, Yamaji N, et al. Effective reduction of cadmium accumulation in rice grain by expressing *OsHMA3* under the control of the *OsHMA2* promoter[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(10): 2743—2752.

[48] Liu C L, Gao Z Y, Shang L G, et al. Natural variation in the promoter of *OsHMA3* contributes to differential grain cadmium accumulation between Indica and Japonica rice[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(3): 314—329.

[49] Liu H, Zhao H X, Wu L H, et al. Heavy metal ATPase 3 (HMA3) confers cadmium hypertolerance on the cadmium/zinc hyperaccumulator *Sedum plumbizincicola*[J]. New Phytologist, 2017, 215(2): 687—698.

[50] Do T H T, Martinoia E, Lee Y, et al. 2021 update on ATP-binding cassette(ABC)transporters: How they meet the needs of plants[J]. Plant Physiology, 2021, 187(4): 1876—1892.

[51] Locher K P. Mechanistic diversity in ATP-binding cassette (ABC) transporters[J]. Nature Structural & Molecular Biology, 2016, 23(6): 487—493.

[52] Park J, Song W Y, Ko D, et al. The phytochelatin transporters AtABCC1 and AtABCC2 mediate tolerance to cadmium and mercury[J]. Plant Journal, 2012, 69(2): 278—288.

[53] Yang G Z, Fu S, Huang J J, et al. The tonoplast-localized transporter OsABCC9 is involved in cadmium tolerance and accumulation in rice[J]. Plant Science, 2021, 307: 110894.

[54] Fu S, Lu Y S, Zhang X, et al. The ABC transporter ABCG36 is required for cadmium tolerance in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(20): 5909—5918.

[55] Wang H H, Liu Y Y, Peng Z H, et al. Ectopic expression of poplar ABC transporter PtoABCG36 confers Cd tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(13): 3293.

[56] Kim D Y, Bovet L, Maeshima M, et al. The ABC transporter AtPDR8 is a cadmium extrusion pump conferring heavy metal resistance[J]. Plant Journal, 2007, 50(2): 207—218.

[57] Shahzad R, Jamil S, Ahmad S, et al. Harnessing the potential of plant transcription factors in developing climate resilient crops to improve global food security: Current and future perspectives[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2021, 28(4): 2323—2341.

[58] Jiang J J, Ma S H, Ye N H, et al. WRKY transcription factors in plant responses to stresses[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2017, 59(2): 86—101.

[59] Sheng Y B, Yan X X, Huang Y, et al. The WRKY transcription factor, WRKY13, activates *PDR8* expression to positively regulate cadmium tolerance in *Arabidopsis*[J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(3): 891—903.

[60] Han Y Y, Fan T T, Zhu X Y, et al. WRKY12 represses *GSH1* expression to negatively regulate cadmium tolerance in *Arabidopsis*[J]. Plant Molecular Biology, 2019, 99(1): 149—159.

[61] Cai Z D, Xian P Q, Wang H, et al. Transcription factor GmWRKY142 confers cadmium resistance by up-regulating the cadmium tolerance 1-like genes[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 724.

[62] Xian P Q, Yang Y, Xiong C W, et al. Overexpression of *GmWRKY172* enhances cadmium tolerance in plants and reduces cadmium accumulation in soybean seeds[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1133892.

[63] Li G Z, Zheng Y X, Liu H T, et al. WRKY74 regulates cadmium tolerance through glutathione-dependent pathway in wheat[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2022, 29(45): 68191—68201.

[64] Agarwal P, Mitra M, Banerjee S, et al. MYB4 transcription factor, a member of R2R3-subfamily of MYB domain protein, regulates cadmium tolerance via enhanced protection against oxidative damage and

increases expression of *PCS1* and *MT1C* in *Arabidopsis*[J]. Plant Science，2020，297：110501.

[65] Li H J，Ming L L，Zhang W S. Research progress on the regulatory mechanism of cadmium absorption，transport and tolerance in plants[J]. Asian Journal of Ecotoxicology，2022，17（2）：86—95. [李慧君，明荔莉，张文生. 植物对镉吸收，转运及耐性调控机制研究进展[J]. 生态毒理学报，2022，17（2）：86—95.]

[66] Zhang P，Wang R L，Yang X P，et al. The R2R3-MYB transcription factor AtMYB49 modulates salt tolerance in *Arabidopsis* by modulating the cuticle formation and antioxidant defence[J]. Plant，Cell & Environment，2020，43（8）：1925—1943.

[67] Hu S B，Yu Y，Chen Q H，et al. *OsMYB45* plays an important role in rice resistance to cadmium stress[J]. Plant Science，2017，264：1—8.

[68] Han G H，Huang R N，Hong L H，et al. The transcription factor NAC102 confers cadmium tolerance by regulating *WAKL11* expression and cell wall pectin metabolism in *Arabidopsis*[J]. Journal of Integrative Plant Biology，2023，65（10）：2262—2278.

[69] Meng Y T，Zhang X L，Wu Q，et al. Transcription factor ANAC004 enhances Cd tolerance in *Arabidopsis thaliana* by regulating cell wall fixation，translocation and vacuolar detoxification of Cd，ABA accumulation and antioxidant capacity[J]. Journal of Hazardous Materials，2022，436：129121.

[70] Xu Z L，Liu X Q，He X L，et al. The soybean basic helix-loop-helix transcription factor ORG3-like enhances cadmium tolerance via increased iron and reduced cadmium uptake and transport from roots to shoots[J]. Frontiers in Plant Science，2017，8：1098.

[71] Yao X N，Cai Y R，Yu D Q，et al. bHLH104 confers tolerance to cadmium stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Integrative Plant Biology，2018，60（8）：691—702.

[72] Tang L，Dong J Y，Qu M M，et al. Knockout of *OsNRAMP5* enhances rice tolerance to cadmium toxicity in response to varying external cadmium concentrations via distinct mechanisms[J]. Science of the Total Environment，2022，832：155006.

（责任编辑：卢 萍）