

林育锋, 曹开文, 尹光彩, 潘丹丹, 苏鹏基, 钟松雄. 土壤-水稻系统锌同位素分馏特征与迁移转运机制[J]. 土壤学报, 2026,

LIN Yufeng, CAO Kaiwen, YIN Guangcai, PAN Dandan, SU Pengji, ZHONG Songxion. Mechanisms of Zn Migration and Translocation in a Soil-Rice System Revealed by Isotope Fractionation[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

土壤-水稻系统锌同位素分馏特征与迁移转运机制*

林育锋^{1,2}, 曹开文², 尹光彩¹, 潘丹丹³, 苏鹏基², 钟松雄^{2†}

(1. 广东工业大学环境科学与工程学院, 广州 510006; 2. 广东省科学院生态环境与土壤研究所, 广州 510650; 3. 华南师范大学环境研究院/广东省化学品污染与环境安全重点实验室/环境理论化学教育部重点实验室, 广州 510006)

摘要: 为阐明水分管理制约土壤-水稻系统拔节期锌(Zn)迁移转运过程与机制, 本研究采用盆栽试验, 结合 Zn 稳定同位素与基因表达, 系统揭示淹水与落干条件下土壤-水稻系统中 Zn 的同位素分馏行为及其迁移转运机理。结果表明, 在不同水分管理下土壤中 Zn 同位素分馏模式相似: HCl ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{HCl-土壤}} = 0.35\text{‰} \sim 0.45\text{‰}$)与 CaCl_2 提取态 Zn ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{CaCl}_2\text{-土壤}} = 0.42\text{‰} \sim 0.48\text{‰}$)及根表铁膜($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{铁膜-土壤}} = 0.03\text{‰} \sim 0.38\text{‰}$)均相较于土壤富集较重的 Zn 同位素, 孔隙水则富集轻 Zn 同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{孔隙水-土壤}} = -0.095\text{‰} \pm 0.035\text{‰}$)。植株吸收 Zn 的同位素分馏受水分管理影响显著, 其中淹水与落干处理下 $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{水稻植株-孔隙水}}$ 分别为 $0.16\text{‰} \pm 0.09\text{‰}$ 和 $0.06\text{‰} \pm 0.08\text{‰}$; 然而, Zn 由根部向地上部转运 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{地上部-根}} = 0.32\text{‰} \sim 0.36\text{‰}$) 以及茎部向叶片转运 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{叶-茎}} = -0.11\text{‰} \sim -0.09\text{‰}$) 所产生的同位素分馏则未受水分管理的影响。淹水处理不仅显著诱导了水稻根部 Zn 吸收基因 *OsZIP5* 与 *OsZIP9* 的表达, 而且促进了脱氧麦根酸(DMA)合成及外排相关基因 *OsNAS3*、*OsNAAT1* 与 *OsTOM2* 的表达。淹水处理下, 根部负责根部液泡隔离的基因 *OsHMA3* 表达上调, 而参与 Zn 由根部向地上部转运的基因 *OsHMA2* 表达则下调。同时, 参与根部-地上部转运的 *OsZIP3*、*OsZIP4*、*OsZIP7a*、*OsZIP8* 及负责合成烟酰胺的 *OsNAS3* 基因表达均显著升高。这表明, 淹水处理一方面增强了根系对 Zn(II)-DMA 螯合物的吸收以及通过专属蛋白对较重的 Zn^{2+} 的吸收; 另一方面, 尽管淹水处理有利于 Zn 在根部液泡的隔离, 但也促进了 Zn^{2+} 经专属蛋白由根部向地上部的转运。因此, 本研究深化了水分管理模式下水稻 Zn 吸收转运机制的认知。

关键词: 锌; 水稻 (*Oryza sativa* L.); 基因表达; 锌同位素分馏; 迁移转运

中图分类号: S153

文献标志码: A

Mechanisms of Zn Migration and Translocation in a Soil-Rice System Revealed by Isotope Fractionation

LIN Yufeng^{1,2}, CAO Kaiwen², YIN Guangcai¹, PAN Dandan³, SU Pengji², ZHONG Songxiong^{2†}

* 国家自然科学基金项目(42577035, 42207052)、广东省科学院青年人才专项(2022GDASZH-2022020402-3)和广东省科学院发展专项资金项目(2024GDASZH-2024010102)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42577035, 42207052), the Young Talent Project of GDAS (No. 2022GDASZH-2022020402-3), and the GDAS' Project of Science and Technology Development (No. 2024GDASZH-2024010102)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: sxzhong@soil.gd.cn

作者简介: 林育锋(1999—), 男, 广东佛山人, 硕士研究生, 主要研究方向为基于同位素技术下的金属迁移转运机制。E-mail: 874138787@qq.com

收稿日期: 2026-01-12; 收到修改稿日期: 2026-06-03; 网络首发日期(www.cnki.net): 2026- - -

(1. School of Environmental Science and Engineering, Guangdong University of Technology, Guangzhou 510006, China; 2. Institute of Eco-Environmental and Soil Science, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. SCNU Environmental Research Institute, Guangdong Provincial Key Laboratory of Chemical Pollution and Environmental Safety & MOE Key Laboratory of Theoretical Chemistry of Environment, South China Normal University, Guangzhou 510006, China)

Abstract: 【Objective】 Fluctuation in water levels has a significant influence on the bioavailability of zinc (Zn) and its ecotoxicological impact. However, the effects of water regimes on Zn isotope fractionation and gene expression, and the subsequent role of water management modulation on Zn uptake and transport in rice remain timidly explored. Thus, this study aimed to elucidate the mechanisms controlling Zn mobilization and translocation in a soil-rice system at the jointing stage under two contrasting water management regimes (flooding and drainage).

【Method】 A controlled pot experiment was conducted to investigate Zn isotope fractionation in soil pools, pore water, and rice organs. Zn stable isotopes were measured across bulk soil, HCl- and CaCl₂-extractable fractions, iron plaques on root surfaces, and pore water. Rice plants were sampled for roots, stems, leaves, and shoots, and gene expression analyses of key Zn transporters were performed using quantitative real-time PCR. The genes included *OsZIP3*, *OsZIP4*, *OsZIP5*, *OsZIP7a*, *OsZIP8*, *OsZIP9*, *OsHMA2*, *OsHMA3*, *OsNAS3*, *OsNAAT1*, *OsTOM2*, and *OsYSL15*. Isotope fractionation values ($\Delta^{66}\text{Zn}$) were calculated between different soil and plant pools, and water management effects were assessed. 【Result】 Zn isotope fractionation in soil exhibited similar patterns under both water regimes. Relative to bulk soil, HCl-extractable and CaCl₂-extractable Zn and root-surface iron plaques were enriched in heavier Zn isotopes, whereas pore water was enriched in lighter Zn isotopes. The mean fractionation values were $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{HCl-soil}} = 0.40\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$, $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{CaCl}_2\text{-soil}} = 0.45\text{‰} \pm 0.03\text{‰}$, and $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{pore water-soil}} = -0.095\text{‰} \pm 0.035\text{‰}$. Zn uptake by rice plants displayed water-regime-dependent isotope fractionation. Specifically, under flooding, $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{rice-pore water}} = 0.16\text{‰} \pm 0.09\text{‰}$, whereas under drainage, $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{rice-pore water}} = 0.06\text{‰} \pm 0.08\text{‰}$. In contrast, Zn translocation from roots to shoots ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{shoot-root}} = 0.32\text{‰}$ to 0.36‰) and from stems to leaves ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{leaf-stem}} = -0.11\text{‰}$ to -0.09‰) was largely unaffected by water regime, suggesting that translocation fractionation is less sensitive to water management. At the molecular level, flooding significantly upregulated root expression of *OsZIP5* and *OsZIP9*, responsible for Zn uptake, and *OsNAAT1*, *OsTOM2*, and *OsYSL15*, which mediate the synthesis and secretion of deoxymugineic acid (DMA) and uptake of Zn-DMA complexes. Flooding also increased *OsHMA3* expression in roots, facilitating vacuolar sequestration of Zn, while concurrently suppressing *OsHMA2* expression, which mediates root-to-shoot transport of Zn²⁺. Meanwhile, the expression of root-to-shoot transporters *OsZIP3*, *OsZIP4*, *OsZIP7a*, and *OsZIP8*, as well as *OsNAS3* involved in nicotianamine synthesis, was modulated to maintain Zn homeostasis and promote xylem loading. These coordinated gene expression patterns indicate that flooding enhances root absorption of Zn(II)-DMA and heavier Zn²⁺ through specific ZIP transporters and facilitates the translocation of both Zn(II)-nicotianamine (NA) complexes and Zn²⁺ to shoots via *OsYSL15* and other dedicated transporters. 【Conclusion】 The integration of Zn stable isotope fractionation with gene expression data reveals that water management strongly influences Zn uptake and transport mechanisms in rice. The results revealed that flooding promotes the preferential uptake of heavier Zn isotopes via DMA chelation and ZIP-mediated pathways, enhances vacuolar Zn sequestration, and coordinates efficient root-to-shoot translocation. However, drainage reduces isotopic fractionation during uptake but maintains root-to-shoot transport. This study provides mechanistic insights into the water-regime-dependent regulation of Zn absorption and translocation, highlighting the role of specific transporters and chelators in controlling Zn isotope fractionation and its movement through the soil-rice system. Thus, these findings offer a foundational understanding for optimizing Zn nutrition in rice under different water management strategies and can inform agronomic interventions aimed at improving micronutrient use efficiency.

Key words: Zn; Rice; Gene expression; Zinc isotope fractionation; Migration and translocation

锌 (Zn) 是植物生长的必需微量营养元素, 既是多种关键酶的活性组分与激活因子, 也是核蛋白等生物大分子的构成部分, 对蛋白质合成具有直接调控作用^[1]。Zn 供应不足会显著抑制植物生长、削弱抗逆性并减少叶绿素合成^[2]。稻米作为主食, 其 Zn 含量不足是导致“隐性饥饿”的关键诱因之一^[3]。在水稻全生育周期中, 拔节期作为生育进程中由营养生长转向生殖生长转换的关键阶段, 亦是其对 Zn 需求的峰值期^[4]。拔节期 Zn 的吸收与转运效率直接制约穗粒发育等关键生理过程, 并最终影响水稻的产量、品质及抗倒伏能力等核心农艺性状^[5-6]。深入理解土壤-水稻系统 Zn 迁移转运过程, 是实现稻米 Zn 高效富集的关键前提。鉴于此, 解析其内在作用机制, 对于提升稻米 Zn 营养品质具有关键的理论支撑与现实意义。

水分管理是调控土壤 Zn 有效性的关键农艺措施。淹水导致土壤处于厌氧还原状态, 其 pH 升高与氧化还原电位降低, 促使 Zn^{2+} 与黏土矿物、铁锰氧化物及有机质等组分发生吸附或沉淀反应, 从而降低有效态 Zn 含量。相反, 落干增强了土壤通气性, 使其氧化还原电位升高、pH 降低, 削弱了 Zn 的固定作用, 进而提高其有效态含量^[7-9]。这是水分管理调控 Zn 有效性的主要机理, 有助于缓解水稻 Zn 缺乏问题。同时, 水分管理亦调控着水稻 Zn 吸收转运相关基因表达, 进而改变根系对土壤 Zn 的吸收过程。水稻获取 Zn 的途径主要包括直接吸收游离 Zn^{2+} 以及吸收 Zn(II)-植物铁载体络合物。Zn 在根内经由共质体途径及蒸腾流驱动的木质部运输向地上部转移^[10], 该过程由锌铁转运蛋白 (ZRT-IRT) 及重金属 ATP 酶两类关键转运体介导: ZRT-IRT 负责吸收 (如 *OsZIP5* 和 *OsZIP9*) 以及根部-地上部转运 (包括 *OsZIP3*、*OsZIP4*、*OsZIP7a* 和 *OsZIP8*), 而重金属 ATP 酶则主导根部对 Zn 的隔离 (*OsHMA3*) 与向地上部的长距离运输 (*OsHMA2*)^[11-12]。缺 Zn 条件下, *OsZIP5* 与 *OsZIP9* 表达上调, 促进了 Zn^{2+} 向胞内转运^[13-14]; *OsZIP4* 等基因上调可促进 Zn 向韧皮部及分生组织的再分配, 以缓解 Zn 缺乏胁迫^[12]。研究为解析 Zn 转运的分子机制奠定了基础, 但尚不足以连贯揭示从土壤化学过程到植物体内分配的系统行为。

Zn 稳定同位素方法已成为揭示水稻 Zn 吸收与转运机制的有力工具^[12, 15-16]。水培条件下, 根部富集较重 Zn 同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{根-营养液}}=0.04\text{‰}\sim 0.09\text{‰}$), 表明根系 Zn 主要由吸附过程控制, 且可能是由于根细胞壁羧基、羟基等官能团优先络合重 Zn 同位素^[16]。亦有研究指出, 与土壤溶液相比, 水稻植株更易富集重 Zn 同位素, 这是由于铁载体对 Zn 的络合与吸收^[15-17]。Zn 由根部向地上部转运时, 较轻的同位素则更易跨膜迁移, 导致茎部组织富集轻同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{地上部-根部}}=-0.26\text{‰}\sim -0.13\text{‰}$)^[16]。这可能因为较重的 Zn 同位素与根细胞壁的羧基及羟基共价键发生更强的络合作用, 从而被优先固定在细胞外。ZRT-IRT 类蛋白优先转运重 Zn 同位素, 而 *OsHMA2* 则转运轻 Zn 同位素^[9, 18]。上述研究为揭示水分管理调控下土壤-水稻系统中 Zn 迁移与转运机制奠定了研究基础。

据此, 本研究基于盆栽试验, 结合 Zn 含量、稳定同位素分馏与基因表达分析, 旨在阐明淹水与落干处理下, 拔节期水稻 Zn 的迁移转运机制及其关键迁移途径, 以期为水稻 Zn 营养的调控机制提供新理论依据, 并为稻米 Zn 强化实践提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 土壤采样与盆栽实验

供试稻田土壤采自广东省韶关市曲江区稻田耕作层 (0~20 cm), 土壤属于酸性红壤, 其基本理化性质参数为: pH6.15, 土壤有机碳 $26.1\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 阳离子交换量 $8.27\text{ cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$, 总锌含量 $168.20\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。土样经自然风干处理, 研磨并过 5 mm 筛网后保存待用。

供试水稻品种为黄华占, 育苗培育 14 d 后将移栽至盆栽 (装有 10 kg 土壤), 且通过两种典型水分管理模式, 即淹水 (维持土表 5 cm 水层) 和落干 (保持土壤含水率 75%, 灌溉

用水为超纯水,电阻率不小于 $18.2 \text{ M}\Omega\cdot\text{cm}$ 处理,整个生长期维持水分状况稳定^[9]。每个处理组分别设 3 个重复,并按随机区组方式摆放于温室内。于水稻拔节期(移栽后 50 d)使用 Rhizon 孔隙水采样器(Rhizosphere Research Products, CSS, 荷兰)在土表下 10 cm 深处采集土壤孔隙水,并同步采集对应点位的土壤样品及各水分处理下的水稻植株。水稻茎叶 55°C 烘箱中干燥 48 h,称重,并用陶瓷剪刀剪碎后经研磨仪粉碎。

1.2 样品前处理与含量分析

将经 $0.22 \mu\text{m}$ 聚醚砜滤膜过滤的孔隙水,置于烧杯内于石墨加热板上蒸发浓缩至干燥。采用 $0.1 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ CaCl}_2$ 溶液和 $0.1 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ HCl}$ 分别提取以获取土壤中交换态 Zn 与酸性可提取态 Zn。拔节期根表铁膜采用以下提取方法:使用 $0.5 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ HCl}$ 溶液对根部样品超声提取两次(每次 30 min),随后用 $0.1 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ HCl}$ 按相同方式再提取两次,合并浓缩提取液^[19]。称取适量土壤或水稻组织样品,加入氢氟酸与硝酸 3:1 (v/v) 的混合酸液,在 150°C 条件下于 Milestone 微波消解系统(型号 ETHOS UP, 意大利)反应 8 h^[20],再转移至烧杯于 150°C 加热以去除残留氟化物。上述样品均用王水 130°C 消解至清澈,蒸干后用反王水 130°C 消解以彻底分解有机物质。蒸干后再用 1 mL 浓度为 $6 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ HCl}$ 定容。所得消解液分成两份:一份用于测定 Zn 的浓度,另一份用于后续 Zn 的纯化处理。上述实验处理均在千级洁净室内执行。

样品中的 Zn 含量测定使用 NexION 300X 型电感耦合等离子体质谱仪(PerkinElmer, 美国)。实验所用的酸均经过亚沸蒸馏纯化处理,以确保空白样品中 Zn 的背景处于最低水平。所有酸液的稀释过程均采用超纯水,该超纯水来自 Millipore 净化(电阻率不小于 $18.2 \text{ M}\Omega\cdot\text{cm}$)。

1.3 Zn 同位素分析

经消解后的样品采用阴离子交换树脂 AG-MP-1M (Biod-Rad, 100 目~200 目, 美国)进行纯化,具体方法参照 Lv 等^[21]的研究。将化学纯化后的样品蒸干并转换成硝酸介质后待同位素分析。Zn 同位素的样品纯化步骤在千级洁净室内的十级超净工作台上完成。

Zn 同位素比值测试在高灵敏度 X 型镍锥的多接收电感耦合等离子体质谱仪(Thermo Fisher Neptune Plus)上进行。为保障信号强度(^{64}Zn 信号 $>3 \text{ V}/200 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)并校正仪器质量分馏,实验采用高灵敏度配置并结合标准-样品交叉法(SSB)进行测量。每个样品分析包括 3 个分析段,每段采集 30 组数据。将样品、地质标准物质(NIST SRM 2710)及 Zn 同位素标准(IRMM 3702)统一配制为约 $200 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Zn 溶液(溶于 2%硝酸中),并进行至少两次重复测定以确保数据重现性(2 倍标准偏差, 2SD)在 0.07‰ 以内。测得标准物质 BHVO-2 和 AGV-2 的 $\delta^{66}\text{Zn}$ 值分别为 $0.08\text{‰}\pm 0.03\text{‰}$ 和 $0.05\text{‰}\pm 0.04\text{‰}$,与其他实验室已发表数据一致($\delta^{66}\text{Zn}_{\text{BHVO-2}}=0.03\text{‰}\pm 0.04\text{‰}$, $\delta^{66}\text{Zn}_{\text{AGV-2}}=0.00\text{‰}\pm 0.05\text{‰}$)^[22-23]。其中,酸消解与纯化步骤引入的污染水平可忽略不计(约 10 ng),远低于样品中 Zn 含量(5 μg)。

样品的 Zn 同位素组成采用 $\delta^{66}\text{Zn}$ 表示,并以 IRMM-3702 作为标准参考物质,计算公式如下:

$$\delta^{66}\text{Zn} = \left[\frac{(^{66}\text{Zn}/^{64}\text{Zn})_{\text{样品}}}{(^{66}\text{Zn}/^{64}\text{Zn})_{\text{IRMM 3702}}} - 1 \right] \times 1000\text{‰} \quad (1)$$

1.4 RNA 提取与分析

采集拔节期水稻根、茎和叶,取 50~100 mg 水稻样品,在液氮中冷冻后研磨成粉末,用 TRIzol 试剂提取水稻样品的 RNA。取 2 μg 总 RNA,用的反转录试剂盒(Takara, 日本京都)合成 cDNA。以 cDNA 为模板,利用 SYBR Premix Ex TaqTM II (Takara, 日本京都)和目标基因特异性引物进行实时荧光定量聚合酶链反应(见表 1)。每个处理组的每个基因至少包括 3 个生物学重复。同时,以水稻 OsActin1 作为内标基因,以淹水处理为对照组,采用 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 的方法计算落干处理目标基因的相对表达水平。

表 1 目标基因特异性引物

Table 1 Target gene-specific primer

功能基因 Functional gene	正向引物 Forward primer (5'-3')	反向引物 Reverse primer (5'-3')
<i>OsHMA2</i>	CATAGTGAAGCTGCCTGAGAC	GATCAAACGCATAGCAGCATCG
<i>OsHMA3</i>	TCCATCCAACCAAACCCGGAA	TGCCAATGTCCTTCTGTTCCCA
<i>OsNAS3</i>	CGATGACTGCTTCCATCGCTTG	GGCATGCATTCATGCATGACTGC
<i>OsNAAT1</i>	TAAGAGGATAATTGATTTGCTTAC	CTGATCATTCCAATCCTAGTACAAT
<i>OsYSL15</i>	ACTGGTACCCTGCAACATAC	GCAATGATGCTTAGCAAGAAG
<i>OsTOM2</i>	CACCATGGCTGAGCCGCCGCGAC	CTATT TGTATTGTTG AGGAA
<i>OsZIP3</i>	AAAAAGCAGGCTTCTCATCATCTTATTCCTTCTAC	AGAAAGCTGGGTCTGTGGTGTTAGCACAGTCGC
<i>OsZIP4</i>	GCGAAAGCAACAGTGATCATGGCGACTTTC	GCAGCTCTTGGTTGCTCTGAAGATCTCATG
<i>OsZIP5</i>	CTGGAGCTGGGAGTGGTGGT	ATGTCGACGAGCGCCATGTA
<i>OsZIP7a</i>	CAGGTTCTACGAGGGGCAATCA	CAAGTATCTGCGACACCACGAC
<i>OsZIP8</i>	CTCCAGCTCGGCATCAACCT	TAGGCAGGTGACCCCTCGAT
<i>OsZIP9</i>	CATCAGTTCTTCGAAGGGATAGG	TGTGGTTAGCGAGAAGAAGATG

1.5 数据统计分析

采用 SPSS 22.0 软件进行单因素方差分析 (ANOVA)，随后对 Zn 含量进行 Tukey 检验，以 $P < 0.05$ 为显著性水平。而针对 Zn 相关基因相对表达量差异的显著性 (以 * 标注) 用 Duncan 检验法进行多重比较，显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结 果

2.1 土壤-水稻系统中 Zn 的含量

土壤 HCl 提取态与 CaCl_2 提取态 Zn 分别占土壤总锌的 6.99%~7.44% 与 0.15%~0.22% (表 2)。相较于淹水处理，落干处理使 HCl 提取态和 CaCl_2 提取态 Zn 分别提高了 6.50% 和 50.0%。孔隙水 Zn 浓度在淹水与落干处理下分别为 $0.13 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $0.19 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ，落干处理使其提高了 46.15%。相反，落干处理下根表铁膜 Zn 含量 ($4.64 \sim 6.42 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 较淹水处理 ($8.15 \sim 8.93 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 显著降低。

水稻植株各组织 Zn 含量表现为根 ($39.43 \sim 44.95 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) > 茎 ($37.10 \sim 42.64 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) > 叶 ($24.62 \sim 27.23 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)。落干处理下各组织 Zn 含量均相对高于淹水处理，这与 HCl、 CaCl_2 提取态及孔隙水 Zn 含量的变化趋势一致，表明落干处理通过提高土壤 Zn 的有效性，进而促进了水稻植株对 Zn 的积累。

表 2 落干与淹水处理下土壤各储库与水稻各组织 Zn 的含量

Table 2 The content of Zn in each soil reservoir and tissue of rice under drainage and flooding treatment

土壤和水稻储库 Soil and rice reservoir		Zn 含量 Zn content/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	
		落干	淹水
		Drainage condition	Flooding condition
土壤 Soil	盐酸提取态 HCl extract	15.89 ± 0.23	14.92 ± 0.58
	氯化钙提取态 CaCl_2 extract	0.48 ± 0.03	0.32 ± 0.00
	孔隙水 Porewater/($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	0.19 ± 0.01	0.13 ± 0.01
	铁膜 Iron plaque	5.53 ± 0.89	8.54 ± 0.39
水稻 Rice	根 Root	44.95 ± 3.44	39.43 ± 1.21
	茎 Stem	42.64 ± 2.58	37.10 ± 3.18

叶 Leaf	27.23 ± 1.56	24.62 ± 2.11
地上部 Shoot	32.81 ± 3.01	29.14 ± 3.82

2.2 Zn 同位素特征

土壤各储库中 Zn 同位素组成 ($\delta^{66}\text{Zn}$) 存在显著分异, 由高到低依次为 CaCl_2 提取态 ($0.24\text{‰}\sim 0.30\text{‰}$)、 HCl 提取态 ($0.22\text{‰}\sim 0.23\text{‰}$)、土壤 ($-0.18\text{‰}\pm 0.05\text{‰}$) (图 1), 表明 Zn 由稳定态向有效态转化时伴随显著的重同位素富集。相反, 孔隙水的同位素组成 ($-0.31\text{‰}\sim -0.24\text{‰}$) 则轻于土壤。根表铁膜的 Zn 同位素组成变化范围为 $0.08\text{‰}\sim 0.20\text{‰}$, 其值介于 CaCl_2 提取态 Zn 与整体土壤 Zn 同位素组成之间。此外, 落干处理下 CaCl_2 提取态、孔隙水与根表铁膜的 Zn 同位素均略高于淹水处理。

水稻各组织的 Zn 同位素组成 ($\delta^{66}\text{Zn}$) 存在显著差异, 表现为茎 ($-0.10\text{‰}\sim -0.05\text{‰}$) > 叶 ($-0.19\text{‰}\sim -0.16\text{‰}$) > 根 ($-0.51\text{‰}\sim -0.44\text{‰}$)。同时, 经计算得出整体植株在落干与淹水处理下 $\delta^{66}\text{Zn}$ 整体植株 分别为 $-0.15\text{‰}\pm 0.07\text{‰}$ 和 $-0.19\text{‰}\pm 0.07\text{‰}$ 。淹水处理下水稻各组织的 $\delta^{66}\text{Zn}$ 值均高于落干处理, 这与土壤 CaCl_2 提取态与孔隙水的结果相反。

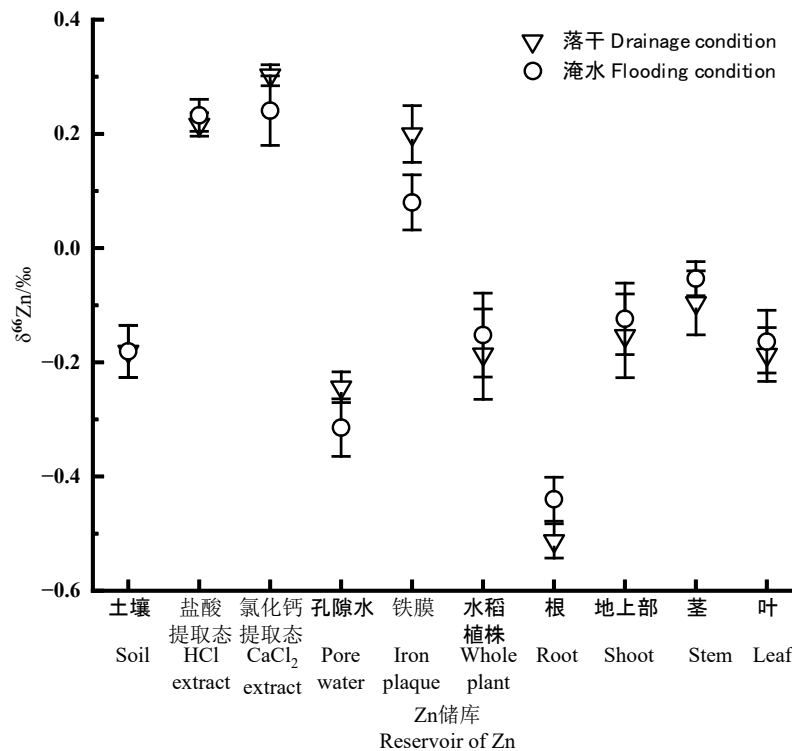


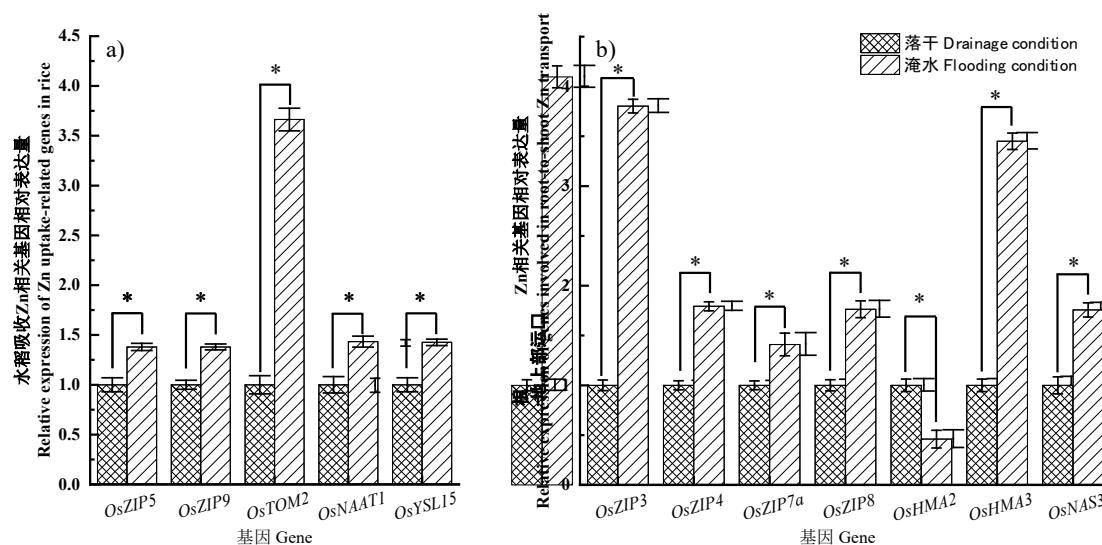
图 1 落干与淹水处理下土-水稻系统土壤各储库与水稻各组织的 $\delta^{66}\text{Zn}$ 值

Fig. 1 The $\delta^{66}\text{Zn}$ values of each soil reservoir and each tissue of rice in the soil-rice system under drainage and flooding treatment

2.3 基因表达特征

与落干处理相比, 淹水处理显著上调了水稻根部中 ZIP 家族基因, 包括参与吸收相关的基因 *OsZIP5*、*OsZIP9*^[13-14], 以及 *OsTOM2* (将根部脱氧麦根(DMA)外排的蛋白)^[1]、*OsNAAT1* (参与 DMA 合成)^[24-25]和 *OsYSL15* (参与 DMA-Zn 吸收进入根部和茎部的运转)^[25]的表达水平 (图 2)。

此外, 在落干处理下 *OsHMA3* (将 Zn 转运至液泡)^[26]的基因表达水平下调, 而 *OsHMA2* (Zn 在木质部装载)^[20]的表达则提高。这表明落干处理有利于 Zn 从根部向地上部转运。然而, 淹水处理下根部负责将 Zn 从木质部向韧皮部装载的 *OsZIP3*^[27]、*OsZIP4*^[28]、*OsZIP7a*^[29]及 *OsZIP8*^[12]等基因相对落干处理上调。同时淹水处理也促进了 *OsNAS3* (负责合成烟酰胺(NA))^[3]基因的表达。



注：采用独立样本 t 检验分析显著性差异，*表示存在显著差异 ($P < 0.05$)。Note: *, The significant differences determined with the independent-samples t-test are indicated by * ($P < 0.05$).

图 2 落干与淹水处理下水稻各组织的基因相对表达量

Fig. 2 The relative expression levels of genes in various tissues of rice under drainage and flooding treatment

3 讨论

3.1 土壤-根表界面的 Zn 同位素分馏

HCl 提取态与土壤之间的 Zn 同位素分馏值 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{HCl-土壤}}$) 为 $0.40\text{‰} \sim 0.41\text{‰}$ ，高于文献报道的分馏值 ($0.23\text{‰} \pm 0.04\text{‰}$) [30]。其中，落干与淹水处理下 Zn 同位素分馏值相似，分别为 $0.40\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$ 和 $0.41\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$ 。0.1 mol·L⁻¹ HCl 提取剂可直接溶解土壤中部分难溶性矿物，释放其中结合的 Zn，从而活化土壤中多种潜在有效 Zn 库（如交换态、有机络合态和铁锰氧化物结合态）[21, 31]。其中六配位吸附点位对溶液中 Zn²⁺ 的吸附通常富集较轻的 Zn 同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{固体-溶液}} = -0.29\text{‰} \sim -0.20\text{‰}$)；而四配位化合物则优先富集较重的 Zn 同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{固体-溶液}} = 0.45\text{‰} \sim 0.73\text{‰}$)，比如有机络合态、铁锰氧化物结合态（如进入晶格替代 Fe³⁺），以及稳定的次生矿物相（如锌基层状双氢氧化物材料、三八面体黏土矿物）[32]。而铁锰氧化物结合态中存在四配位与六配位点可能共同存在，其配位形式受载体介质、表面覆盖度及土壤 pH 等多种因素的调控[33]。此外，有研究表明铁锰氧化物结合态 Zn 相对土壤的分馏值范围为 $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{铁锰氧化物结合态-土壤}} = 0.45\text{‰} \sim 1.02\text{‰}$ [32]。因此，本研究 $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{HCl-土壤}}$ 高于文献值，可能源于 HCl 提取过程中，优先释放了富集重 Zn 的铁锰氧化物结合态 Zn，且可能以四配位存在的 Zn 为主。

CaCl₂ 提取态相比于土壤富集更重的 Zn 同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{CaCl}_2\text{-土壤}} = 0.42\text{‰} \sim 0.48\text{‰}$)，其中落干与淹水处理下分别为 $0.48\text{‰} \pm 0.08\text{‰}$ 和 $0.42\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$ 。CaCl₂ 提取主要通过阳离子交换获取土壤中易被植物吸收的有效 Zn 组分[18]。Cl⁻ 优先络合液相中轻 Zn 同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{固相-溶液}} = -1.08\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$) [34]。本研究中， $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{CaCl}_2\text{-土壤}}$ 为 $0.42\text{‰} \sim 0.48\text{‰}$ ，说明 CaCl₂ 提取过程中阳离子竞争效应可能比络合效应更强。 $\delta^{66}\text{Zn}_{\text{HCl}}$ 与 $\delta^{66}\text{Zn}_{\text{CaCl}_2}$ 较为接近，但土壤中 CaCl₂ 提取态 Zn 含量 ($0.32 \sim 0.48 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 仅为 HCl 提取态 Zn 含量 ($14.92 \sim 15.89 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 的 2.14%~3.02%。这一结果表明，土壤 CaCl₂ 提取态 Zn 可能主要来源于 HCl 提取态（如铁锰氧化物结合态 Zn）中活性较高的部分的解吸和转化。

孔隙水与土壤之间的 Zn 同位素分馏 $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{孔隙水-土壤}}$ 为 $-0.13\text{‰} \sim -0.06\text{‰}$ 。Arnold 等^[10]指出, 孔隙水中的 Zn 主要来源于土壤解吸或溶解, 轻同位素形成的化学键断裂速度在动力学控制过程中更快, 因而更易从土壤中释放, 最终导致轻同位素在孔隙水中富集。然而, 相比于淹水处理 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{孔隙水-土壤}} = -0.13\text{‰} \pm 0.02\text{‰}$), 落干处理下孔隙水与土壤之间的 Zn 同位素分馏略有降低 ($-0.06\text{‰} \pm 0.04\text{‰}$)。这与储库效应一致, 其中落干处理下孔隙水中 Zn 的浓度增加导致其同位素组成更接近于整体土壤的 Zn 同位素组成^[23, 35]。

根表铁膜优先吸附孔隙水中的重 Zn 同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{铁膜-孔隙水}} = 0.39\text{‰} \sim 0.44\text{‰}$), 略大于针铁矿吸附产生的分馏 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{针铁矿-液相}} = 0.28\text{‰} \pm 0.01\text{‰}$)。pH 通过改变溶液中 Zn 的化学形态和吸附时的配位环境, 从而控制同位素分馏的方向: 酸性条件下, Zn 主要以八面体配位的水合离子 $[\text{Zn}(\text{H}_2\text{O})_6]^{2+}$ 形式固定于铁膜上, 从而相比于孔隙水富集轻同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{铁膜-孔隙水}} = -0.3\text{‰} \sim -0.1\text{‰}$); 碱性条件下, Zn 会在根表铁膜上形成羟基络合物或碳酸盐络合物, 导致铁膜富集重同位素 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{铁膜-孔隙水}} = 0.29\text{‰}$)^[17]。本研究中落干与淹水土壤 pH 分别处于弱酸性和中性, 支持了根表铁膜相比于孔隙水富集重 Zn 同位素的结果。根表铁膜可以作为水稻吸收 Zn 过程中可能兼具 Zn 汇与潜在 Zn 源的作用。在落干条件下, 根表铁膜的 Zn 同位素组成 ($\delta^{66}\text{Zn} = 0.2\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$) 与 HCl 提取态 Zn ($\delta^{66}\text{Zn} = 0.21\text{‰} \pm 0.02\text{‰}$) 呈高度一致, 说明该条件下铁膜中的 Zn 可能来源于 HCl 提取态 Zn。同时, 尽管落干处理土壤 HCl 提取态 Zn 含量高于淹水处理, 根表铁膜 Zn 含量却相较淹水处理降低。这一现象与先前研究中所报道的“孔隙水 Zn 浓度升高通常会增强根表铁膜 Zn 积累”存在差异^[16]。造成这一现象的原因是: 淹水条件使铁膜中 Zn 的含量显著提高, 与淹水条件致使 pH 从弱酸性至中性状态相符。这意味着淹水条件下, 土壤 HCl 提取态 Zn 不断释放至孔隙水并吸附于根表铁膜, 导致更多的 Zn 累积于根表铁膜。该过程主要由动力学分馏驱动, 导致铁膜优先富集轻 Zn 同位素。相应地, 根表铁膜可能充当水稻 Zn 吸收的源。然而, 淹水与落干处理下孔隙水至根表铁膜的同位素相似, 分别为 $0.44\text{‰} \pm 0.06\text{‰}$ 和 $0.39\text{‰} \pm 0.07\text{‰}$, 这进一步说明土壤-根表铁膜界面的 Zn 转化是受平衡分馏控制, 且几乎不受 pH 影响。因此, 两种条件下根表铁膜是孔隙水中的 Zn 扩散到根表面后的 Zn 储库, 并扮演汇的角色。

3.2 水稻吸收过程 Zn 同位素分馏

淹水与落干处理下孔隙水至水稻植株的 Zn 同位素分馏值 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{水稻植株-孔隙水}}$) 分别为 $0.16\text{‰} \pm 0.09\text{‰}$ 与 $0.06\text{‰} \pm 0.08\text{‰}$ 。该分馏值与 Arnold 等^[10]报道的在缺 Zn 条件下土壤溶液与水稻植株的分馏尺度 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{水稻植株-孔隙水}} = 0.10\text{‰} \sim 0.45\text{‰}$) 相似, 但低于 Zhong 等^[9]的报道的成熟期水稻吸收 Zn 产生的分馏结果 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{水稻植株-孔隙水}} = 0.37\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$)。目前研究表明, 水稻吸收 Zn 主要依赖三条途径: 一是 Zn(II)-DMA 络合物 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{AMD-Zn}^{2+}} = 0.30\text{‰} \pm 0.07\text{‰}$) 的吸收^[10, 17, 35], 二是水稻通过 ZIP 家族蛋白的专属吸收^[9, 22], 三是游离 Zn^{2+} 通过离子通道进入根部^[10]。同时, 有研究指出, Zn 强化过程会诱导产生相反方向的 Zn 同位素分馏 ($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{水稻植株-孔隙水}} = -0.49\text{‰} \sim -0.40\text{‰}$)^[9]。表明水稻吸收 Zn 的分馏机制相似, 且受孔隙水 Zn 含量的影响^[9]。当孔隙水中 Zn 含量低时, 水稻优先利用高亲和力的途径或吸收 Zn(II)-DMA 络合物吸收 Zn, 并倾向于富集较重的 Zn 同位素; 而在 Zn 含量较高条件下, 则以离子通道途径为主, 导致轻 Zn 同位素在植株中富集^[10, 16, 35]。

淹水处理下水稻根部 *OsZIP5*、*OsZIP9* 基因表达较落干处理上调。这可能与淹水处理导致孔隙水中有效 Zn 浓度较低 (淹水: $0.13 \pm 0.01 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$; 落干: $0.19 \pm 0.01 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) 有关^[9]。*OsZIP5* 和 *OsZIP9* 主要参与根系对 Zn 的吸收, 且低 Zn 条件下二者在根部的表达量显著上调^[14]。因此, 淹水条件下水稻根部可通过 ZIP 家族蛋白增强对 Zn 的吸收, 以补偿有效 Zn 供应的不足。同时, 相较于落干处理, 淹水处理下 *OsNAAT1* 与 *OsTOM2* 表达水平更高。这意味着淹水处理有利于根部细胞合成与分泌 DMA, 并促进 Zn(II)-DMA 络合物生成, 随后跨膜运转进入根系^[9-10, 36]。说明了淹水处理不仅增强了根系对 Zn^{2+} 的特异性吸收, 也促进了

对 Zn-DMA 吸收过程。同时, Zn 的专属吸收与 Zn(II)-DMA 络合吸收均优先络合重 Zn 的同位素,这也解释了淹水处理下根部 Zn 吸收产生的 Zn 同位素分馏尺度更大($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{水稻植株-孔隙水}}=0.16\text{‰}\pm 0.09\text{‰}$)。本研究得到的同位素分馏结果表明,水分管理改变了水稻吸收 Zn 过程中的分馏程度;且淹水处理增强了水稻根部对 Zn(II)-DMA 络合物以及 ZIP 家族转运蛋白对 Zn 的吸收。

3.3 根-地上部分转运过程 Zn 同位素分馏

地上部相对根部呈现重 Zn 同位素富集($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{地上部-根}}=0.32\text{‰}\sim 0.36\text{‰}$)特性,这与 Zhong 等^[9]报道的淹水缺 Zn 处理下 $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{地上部-根}}$ 为 $0.28\text{‰}\pm 0.03\text{‰}$ 的研究结果相似,但与 Weiss 等^[16]报道的 Zn 充足条件下的分馏方向($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{地上部-根}}=-0.13\text{‰}\sim -0.26\text{‰}$)相反。相似地, Zn 强化作用下可导致 Zn 在根部-地上部转运过程产生更大的同位素分馏尺度($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{地上部-根}}=-0.36\text{‰}\sim -0.27\text{‰}$)。出现这种现象是因为土壤 Zn 有效性可以改变根部-地上部的 Zn 转运机制^[9]。本研究中地上部的 Zn 同位素较根部重,说明 Zn 的转运过程并非由离子泵等途径主导,主要由转运蛋白控制,如高亲和力 ZIP 专属蛋白。其中, $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{地上部-根}}$ 几乎不受水分管理影响(淹水处理: $0.32\text{‰}\pm 0.07\text{‰}$; 落干处理: $0.36\text{‰}\pm 0.08\text{‰}$), 这表明水分管理不影响根部至地上部的 Zn 转运过程。

在落干处理下,根部 *OsHMA3* 基因表达相对淹水处理下调,而 *OsHMA2* 的表达则提高(图 2)。这表明落干处理有利于 Zn 从根部向地上部转运。与此相应,淹水处理下根部 *OsHMA3* 具有较高的表达水平,促进根部细胞质 Zn 更多地转运至液泡储存;然而,淹水处理下根部 *OsZIP3*、*OsZIP4*、*OsZIP5*、*OsZIP7a*、*OsZIP8* 等 ZIP 基因家族相对落干处理上调。说明了淹水处理有利于 Zn 从根部转运至地上部。类似地,缺 Zn 供应条件下或根部 *OsHMA3* 基因高度表达均可诱导 ZIP 家族基因表达上调^[30]。即 Zn 缺乏或根部 Zn 大量累积,均可诱导根部 ZIP 基因更高表达以提高根部至地上部的转运。这支持了淹水处理地上部的 Zn 含量仅略低于落干处理的结果(表 2)。因此,淹水处理下 Zn 则更多依赖于 ZIP 专属蛋白转运至地上部,解释了地上部相较于根部富集重 Zn 同位素。

淹水处理促进了水稻根部 *OsNAS3* 基因的表达,从而有利于 NA 的合成,并进一步推动 Zn(II)-NA 络合物的形成。与此同时, *OsNAAT1* 的表达也显著上调,表明 NA 可继续向酸 DMA 转化,增强其对 Zn 的配位能力,最终形成 Zn(II)-DMA 螯合物^[26]。相应地, *OsYSL15* 表达上调,通过影响 DMA 代谢,间接增强 Zn 的运输^[17]。Zn(II)-NA 与 Zn(II)-DMA 在 YSL 家族基因控制下共同参与水稻体内的长距离运输^[37]。由于 NA 与 DMA 均倾向于络合重 Zn 同位素,使得地上部相对根部富集较重的 Zn 同位素^[9, 17, 37]。Zn 在根-地上部的迁移过程中,配体化合物 NA 与 DMA 对于 Zn 的转运起重要作用^[16-18]。

叶片相对于茎部富集轻 Zn 同位素($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{叶-茎}}=-0.11\text{‰}\sim -0.09\text{‰}$),其分馏尺度低于非洲楝($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{叶-茎}}=-0.41\text{‰}$)、非洲芒果($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{叶-茎}}=-0.37\text{‰}$)、酒椰($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{叶-茎}}=-0.30\text{‰}$)^[38],以及 Caldelas 等^[39]报道中芦苇($\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{下部叶-上部茎}}=-0.2\text{‰}\pm 0.1\text{‰}$)的结果。该迁移过程可能受动力学分馏控制的,轻 Zn 同位素在蒸腾作用驱动下优先转运至叶片。Moynier 等^[40]研究的竹子中 $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{叶 20cm-茎}}=-0.19\text{‰}$, $\Delta^{66}\text{Zn}_{\text{叶 80cm-茎}}=-0.55\text{‰}$,进一步说明 Zn 从茎到叶的转运机制主要以游离的 Zn^{2+} 形式在植物体内长距离运输,而非配体螯合物的复合形式,且转运距离越长,轻同位素富集越显著。

4 结 论

水分管理对土壤 Zn 转化的影响有限:落干处理略微提高了土壤各提取态及孔隙水 Zn 含量,但几乎不改变 Zn 储库间同位素分异。淹水处理提高了孔隙水 Zn 向水稻植株迁移过

程中的同位素分馏尺度,同时上调了水稻根部 *ZIP* 专属家族基因、*OsNAAT1*、*OsTOM2* 和 *OsYSL15* 基因的表达。尽管 Zn 由根部向地上部转运过程的分馏程度几乎不受水分管理影响,但淹水处理促进了 Zn^{2+} 经专属蛋白由根部向地上部的转运。因此,淹水处理下增强了根系对 Zn^{2+} 通过专属蛋白的吸收和 DMA-Zn 螯合物吸收,以及根部向地上部的高亲和力转运过程。本研究通过 Zn 吸收转运相关基因的表达及 Zn 同位素分馏揭示了水分管理下水稻拔节期 Zn 吸收转运过程与机制,可为优化水分管理、提高水稻 Zn 营养提供基于关键生理过程的调控依据。

参考文献 (References)

- [1] Palmer C M, Guerinot M L. Facing the challenges of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants[J]. *Nature Chemical Biology*, 2009, 5: 333-340.
- [2] Kawachi M, Kobae Y, Mori H, et al. A mutant strain *Arabidopsis thaliana* that lacks vacuolar membrane zinc transporter MTP1 revealed the latent tolerance to excessive zinc[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(6): 1156-1170.
- [3] Bashir K, Ishimaru Y, Nishizawa N K. Molecular mechanisms of zinc uptake and translocation in rice[J]. *Plant and Soil*, 2012, 361(1): 189-201.
- [4] Wu J S, Xie G H, Su B L, et al. Study on uptake mineral elements of rice following wheat[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Pekinensis*, 1994(3): 269-275. [吴金绥, 谢光辉, 苏宝林, 等. 麦茬稻对矿质元素吸收规律的研究[J]. *北京农业大学学报*, 1994(3): 269-275.]
- [5] Wan J L, Wang R M, Meng J, et al. Genotypic difference in rice yield and zinc partitioning in rice grain response to different Zn^{2+} activities[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2010, 16(3): 605-611. [万吉丽, 王人民, 孟杰, 等. 锌离子活度对水稻产量及子粒锌含量的影响及基因型差异[J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(3): 605-611.]
- [6] Wang S J, Fang R T, Yuan X J, et al. Foliar spraying of ZnO nanoparticles enhanced the yield, quality, and zinc enrichment of rice grains[J]. *Foods*, 2023, 12(19): 3677.
- [7] Gao X P, Hoffland E, Stomph T, et al. Improving zinc bioavailability in transition from flooded to aerobic rice. A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(2): 465-478.
- [8] Khaokaew S, Landrot G, Chaney R L, et al. Speciation and release kinetics of zinc in contaminated paddy soils[J]. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(7): 3957-3963.
- [9] Zhong S X, Li X M, Fang L P, et al. Multifunctional roles of zinc in cadmium transport in soil-rice systems: Novel insights from stable isotope fractionation and gene expression[J]. *Environmental Science & Technology*, 2024, 58(28): 12467-12476.
- [10] Arnold T, Kirk G J D, Wissuwa M, et al. Evidence for the mechanisms of zinc uptake by rice using isotope fractionation[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(3): 370-381.
- [11] Cai H M, Huang S, Che J, et al. The tonoplast-localized transporter OsHMA3 plays an important role in maintaining Zn homeostasis in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(10): 2717-2725.
- [12] Yang X, Huang J, Jiang Y, et al. Cloning and functional identification of two members of the ZIP (Zrt, Irt-like protein) gene family in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Molecular Biology Reports*, 2009, 36(2): 281-287.
- [13] Zhi S, Li C, Chen J G, et al. Zinc-iron transporter genes OsZIP5 and OsZIP9 are involved in the uptake and transport of Zn^{2+} and Cd^{2+} in rice[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(1): 137-148. [职帅, 李畅, 陈景光, 等. 锌铁转运蛋白基因 OsZIP5 和 OsZIP9 参与水稻 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 的吸收和转运[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(1): 137-148.]
- [14] 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.
- [15] Mu S, Yamaji N, Sasaki A, et al. A transporter for delivering zinc to the developing tiller bud and panicle in rice[J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(3): 786-799.
- [16] Weiss D J, Mason T F D, Zhao F J, et al. Isotopic discrimination of zinc in higher plants[J]. *New Phytologist*, 2005, 165(3): 703-710.

- [17] Weiss D, Northover G, Hanif M, et al. Isotope fractionation of zinc in the paddy rice soil-water environment and the role of 2'-deoxymugineic acid (DMA) as zincophore under Zn limiting conditions[J]. Chemical Geology, 2021, 577: 120271.
- [18] 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.
- [19] Zhou J W, Moore R E T, Rehkämper M, et al. Zinc supply affects cadmium uptake and translocation in the hyperaccumulator *Sedum plumbizincicola* as evidenced by isotope fractionation[J]. Environmental Science & Technology, 2023, 57(14): 5891-5902.
- [20] Zhong S X, Fang L P, Li X M, et al. Roles of chloride and sulfate ions in controlling cadmium transport in a soil-rice system as evidenced by the Cd isotope fingerprint[J]. Environmental Science & Technology, 2023, 57(46): 17920-17929.
- [21] Lv Y, Liu S A, Zhu J M, Li S. Copper and zinc isotope fractionation during deposition and weathering of highly metalliferous black shales in central China[J]. Chemical Geology, 2016, 445: 24-35.
- [22] Chen S, Liu Y C, Hu J Y, et al. Zinc isotopic compositions of NIST SRM 683 and whole-rock reference materials[J]. Geostandards and Geoanalytical Research, 2016, 40(3): 417-432.
- [23] Wang Z Z, Liu S A, Liu J, et al. Zinc isotope fractionation during mantle melting and constraints on the Zn isotope composition of Earth's upper mantle[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2017, 198: 151-167.
- [24] Inoue H, Takahashi M, Kobayashi T, et al. Identification and localisation of the rice nicotianamine aminotransferase gene OsNAAT1 expression suggests the site of phytosiderophore synthesis in rice[J]. Plant Molecular Biology, 2008, 66(1): 193-203.
- [25] Sperotto R A, Boff T, Duarte G L, et al. Identification of putative target genes to manipulate Fe and Zn concentrations in rice grains[J]. Journal of Plant Physiology, 2010, 167(17): 1500-1506.
- [26] Sasaki A, Yamaji N, Ma J F. Overexpression of OsHMA3 enhances Cd tolerance and expression of Zn transporter genes in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(20): 6013-6021.
- [27] Sasaki A, Yamaji N, Ma J F. Transporters involved in mineral nutrient uptake in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(12): 3645-3653.
- [28] Ishimaru Y, Suzuki M, Kobayashi T, et al. OsZIP4, a novel zinc-regulated zinc transporter in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(422): 3207-3214.
- [29] Tan L T, Zhu Y X, Fan T, et al. OsZIP7 functions in xylem loading in roots and inter-vascular transfer in nodes to deliver Zn/Cd to grain in rice[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2019, 512(1): 112-118.
- [30] Arnold T, Markovic T, Kirk G J D, et al. Iron and zinc isotope fractionation during uptake and translocation in rice (*Oryza sativa*) grown in oxic and anoxic soils[J]. Comptes Rendus Géoscience, 2015, 347(7/8): 397-404.
- [31] Houben D, Sonnet P, Tricot G, et al. Impact of root-induced mobilization of zinc on stable Zn isotope variation in the soil-plant system[J]. Environmental Science & Technology, 2014, 48(14): 7866-7873.
- [32] Wang Z, Wen Y B, Gou W X, et al. Zn isotope signatures in soil Fe-Mn nodules with karst high geochemical background[J]. Science of the Total Environment, 2023, 882: 163365.
- [33] He H T, Gu Y F, Xing L C, et al. Equilibrium isotope fractionation effect between Zn-containing minerals and aqueous solution in contaminated soils[J]. Geological Journal of China Universities, 2024, 30(3): 297-311. [何洪涛, 谷一帆, 邢乐才, 等. 污染土壤中含锌矿物-溶液之间的同位素平衡分馏效应[J]. 高校地质学报, 2024, 30(3): 297-311.]
- [34] Fujii T, Moynier F, Telouk P, et al. Experimental and theoretical investigation of isotope fractionation of zinc between aqua, chloro, and macrocyclic complexes[J]. The Journal of Physical Chemistry A, 2010, 114(7): 2543-2552.
- [35] Zhong S X, Li X M, Pan D D, et al. The biogeochemical mechanism of uptake and transport of iron in rice: A review[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(5): 1339-1349. [钟松雄, 李晓敏, 潘丹丹, 等. 水稻吸收转运铁的生物地球化学机制研究进展[J]. 土壤学报, 2023, 60(5): 1339-1349.]
- [36] Zhong S X, He H F, Chen Z L, et al. Advancement in study on biochemical behavior of arsenic in flooded paddy soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 2018, 55(1): 1-17. [钟松雄, 何宏飞, 陈志良, 等. 水淹条件下水稻土中砷的生物化学行为研究进展[J]. 土壤学报, 2018, 55(1): 1-17.]
- [37] Muvunyi B P, Lu X, Zhan J H, et al. Identification of potential zinc deficiency responsive genes and regulatory pathways in

rice by weighted gene co-expression network analysis[J]. Rice Science, 2022, 29(6): 545-558.

[38] Viers J, Oliva P, Nonell A, et al. Evidence of Zn isotopic fractionation in a soil-plant system of a pristine tropical watershed (Nsimi, Cameroon)[J]. Chemical Geology, 2007, 239(1/2): 124-137.

[39] Caldelas C, Dong S F, Araus J L, et al. Zinc isotopic fractionation in *Phragmites australis* in response to toxic levels of zinc[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(6): 2169-2178.

[40] Moynier F, Pichat S, Pons M L, et al. Isotopic fractionation and transport mechanisms of Zn in plants[J]. Chemical Geology, 2009, 267(3/4): 125-130.

(责任编辑: 卢 萍)