

硅、硫对水稻砷吸收、积累的影响研究进展

张 静^{1,2}, 常青晓^{1,2}, 杜彦修^{1,2}, 李俊周^{1,2}, 赵全志^{1,2}

(1. 河南农业大学 水稻工程技术研究中心, 河南省粮食作物生理生态与遗传改良国家重点实验室培育基地, 河南 郑州 450002; 2. 农业部黄淮海作物生理生态与耕作重点实验室, 河南 郑州 450002)

摘要: 综述了近年来硅、硫对水稻砷吸收、积累及其相关生理、分子机制影响的研究进展, 重点阐述了硅和水稻吸收砷以及硫和水稻砷转运积累之间的关联, 并对今后研究的主要方向进行了展望。

关键词: 水稻; 硅; 硫; 砷吸收; 砷积累

中图分类号: S511 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2012)01-0001-05

Progress in Influence of Silicon and Sulfur on Arsenic Uptake and Accumulation in Rice

ZHANG Jing^{1,2}, CHANG Qing-xiao^{1,2}, DU Yan-xiu^{1,2}, LI Jun-zhou^{1,2}, ZHAO Quan-zhi^{1,2}

(1. Key Laboratory of Physiology, Ecology and Genetic Improvement of Food Crops in Henan Province, Rice Engineering Research Center of Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;
2. Key Laboratory of Huanghuaihai Crop Physiological Ecology and Farming System, Ministry of Agriculture, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: The paper summarized the research progresses in physiological and molecular mechanisms of the influence of silicon and sulfur on arsenic uptake and accumulation in rice, especially focused on the relationship between silicon and arsenic uptake, and sulfur and arsenic accumulation. The main research directions and future perspectives were also discussed.

Key words: rice; silicon; sulfur; arsenic uptake; arsenic accumulation

砷(Arsenic, As)是致癌物质之一。在农业生产过程中, 杀虫剂、除草剂、粗制磷肥等某些含砷物质的广泛应用, 有色金属、贵金属和各种含砷矿床的加速开采与冶炼均是造成土壤砷污染的重要因素。调查表明, 湖北省已有超过 8 000 hm² 水稻田受到了不同程度的砷污染^[1], 湖南、广西两省受到砷污染的土壤至少有 1 000 km²^[2]。人类摄取的砷主要来源于饮用水和食物。由于植物对砷的富集作用, 使其砷含量高于水或土壤中的砷污染水平, 特别是在以水稻为主食的南亚和中国, 水稻籽粒中积累的砷显著高于水稻土和灌溉水的砷含量, 这将给人类健康带来很大风险^[3]。与其他禾本科植物相比, 水稻籽粒和稻草中则更易积累高浓度的砷^[4]。因此, 如何控制水稻吸收、积累砷是减少大米砷污染、关乎农

产品安全的一个重要问题。为此, 综述了近年来有关硅、硫对水稻砷吸收、积累相关的研究结果, 报道如下。

1 水稻吸收砷的生理机制及其危害

环境砷污染不仅使植物生长受阻, 同时也降低了作物的产量和食用安全性。在湖南砷污染矿区, 水稻籽粒中的砷含量高达 500~7 500 ng/g^[5]。对在中国市场上出售的大米进行的砷含量调查发现, 广西市场上的大米砷含量平均值为 155 ng/g, 最高的竟达 586 ng/g^[6], 超过我国食品安全标准规定的大米中无机砷含量(150 ng/g, GB2715-2005)。

对植物体内砷形态的研究发现, 陆地生长的植物体中存在有机砷[单甲基砷(MMA)和二甲基砷

收稿日期: 2011-07-27

基金项目: 国家自然科学基金(41103062)

作者简介: 张 静(1980-), 女, 河南安阳人, 讲师, 博士, 主要从事作物生理生态方面的研究。E-mail: zhjing98@126.com

(DMA)]及无机砷[砷酸盐(As(V))和亚砷酸盐(As(III))]等形态^[7]。在厌氧水稻土壤中,砷主要以三价亚砷酸盐形式存在,但由于水稻根系的泌氧作用以及湿润灌溉技术的推广应用,使得水稻根系的根际土壤存在着相当数量的五价砷酸盐^[8]。 As(V) 因其与磷的化学相似性,可利用磷的转运系统进入植物根系^[9]; As(III) 则主要是利用水通道蛋白进入水稻根系^[10]。而在相同的处理中,水稻对 As(III) 的吸收量明显高于 As(V) ^[11]。同时,进入水稻根系细胞的 As(V) 在还原体系如谷胱甘肽(glutathion, GSH)和抗坏血酸的催化下,大部分被砷酸盐还原酶很快还原成 As(III) ,经木质部转运至地上部的砷也主要是 As(III) ^[11]。因此,砷胁迫下的水稻根系和地上部植株中 As(III) 占总砷的比例最高^[12]。 As(III) 可与细胞内含巯基类化合物(—SH)的酶和蛋白结合,使其功能受到抑制,甚至导致细胞死亡^[13],又由于砷可利用食物链传递的特性, As(III) 也将对人体造成类似毒害^[14]。

2 硅、硫影响水稻吸收、积累砷的生理生化机制

2.1 硅影响水稻砷吸收的生理生化机制

硅是地壳中含量第二的元素,早在 1926 年, Sommer 就提出硅是水稻生长的必需元素^[15]。增施硅肥不仅能提高作物产量,而且能显著提高作物在各种胁迫条件下的抗逆能力,包括抗病虫害、抗倒伏、抗高温、抗低温、抗紫外线、抗早衰、减轻重金属毒害和盐胁迫等^[16-21]。水稻素有“喜硅”作物之称,其地上部积累的硅甚至超过氮、磷、钾等大量元素^[21-23]。在含砷的生长介质中加入硅可显著提高水稻的生物量,降低砷胁迫引起的膜脂过氧化程度,通过改善抗氧化酶系统清除部分活性氧^[24]。施硅可使高砷土壤中水稻幼苗地上部砷含量降低 42%~58%,根系砷含量降低 70%~82%^[25];水稻籽粒的砷含量也明显下降^[24]。因此,生长介质中硅的加入可抑制水稻对砷的吸收和转运^[24-28]。在 pH 值 <8 的还原条件下, As(III) 主要是以亚砷酸(As(OH)_3)形态存在,是直径为 4.11Å 的不带电荷的四面体,与硅酸的形态(直径为 4.38Å)相似,这暗示着砷和硅的吸收运转可能有共同的蛋白参与^[29]。

2.2 硫影响水稻砷转运、积累的生理生化机制

硫是作物生长必需的营养元素之一。土壤是作物所需硫素的重要来源,稻田土壤硫素状况既与成土母质有关,也受大气沉降的影响,还与耕作、施肥、灌溉等农业技术措施密切相关^[30]。作物吸收的硫

不仅用于合成蛋白和含硫氨基酸、维生素、葡萄糖苷等,硫素还参与植物中的氧化还原反应。由于受大气硫沉降不断降低、作物产量持续增加、硫肥投入不足等因素的影响,农田土壤硫素不足的问题逐渐凸显^[31]。前人研究表明,在低 pH 值或高 pH 值的湖泊中,硫化物可分别作为砷酸盐的非生物还原反应或微生物调节的砷酸盐还原反应的电子供体^[32];在碱性条件下,硫氧化菌可将亚砷酸盐氧化为砷酸盐^[33]。水稻根系的泌氧作用使得根际土壤中低价态的 S 可通过生物化学反应在微生物、 Fe(OH)_3 和 MnO_2 的作用下被氧化为 SO_4^{2-} ,释放 FeS 、 FeS_2 中的 Fe 离子^[34-35],为水稻根表形成阻挡砷进入根系细胞的铁膜提供 Fe 离子^[36]。Hu 等^[37]的研究也证明,施硫提高了水稻根表铁膜的形成量;此外,土壤中的无机砷也可与硫结合形成砷黄铁矿(FeAsS)、雄黄(As_4S_4)、雌黄(As_2S_3)^[14]。

生长介质中硫素营养状况也直接影响水稻幼苗根系中砷的积累和向上转运^[38]。对砷超积累植物一蜈蚣草的研究也证明,介质中硫和 GSH 的供应量与植株砷积累关系密切^[39]。含硫的 GSH 是生物体内一种重要的抗氧化剂,为抗氧化酶系统、砷酸盐还原、有机砷代谢过程等酶促反应提供电子;同时,植物根系中的 As(III) 对巯基类化合物如 GSH 和以 GSH 为前体的植物螯合肽(phytochelatins, PCs)具有很高的亲和性^[40]。在非砷超积累植物 *B. juncea* 和拟南芥中, Pickering 等^[41]和 Dhankher 等^[42]利用 XAS 检测到根系和地上部中 96%~100%的砷是与巯基多肽结合的;向日葵和 *Thunbergia alata* 中分别有约 40%和 55%~64%的砷与巯基多肽结合形成了络合物。施硫可使水稻幼苗地上部的总砷含量降低^[37];硫素缺乏引起水稻根系中 As(III) 离子向地上部的转运增加,其主要原因在于根系非蛋白巯基($\text{PCs}+\text{GSH}$)含量减少^[38]。随着籽粒的发育,水稻籽粒中约 50%的有机砷是砷与含硫的巯基多肽形成的化合物^[43]。

3 硅、硫影响水稻吸收、积累砷的分子生物学机制

3.1 硅影响水稻砷吸收的分子生物学机制

水稻根系对硅吸收的转运体主要存在于侧根和根尖^[29]。Dai 等^[44]利用水稻 Zhenshan97B 和 Miyang46 的重组自交系进行的研究发现,不同部位硅含量的数量性状位点分布在 1、2、6、8、7、9、12 号染色体上,共检测到 14 个位点。Ma 等^[23]利用分子遗传学的数量性状位点定位手段,从水稻的第 2 号染

色体上找到了一个参与硅主动吸收的转运基因 (*Lsi1*), *Lsi1* 基因所编码的是一个类似于水通道蛋白的膜蛋白,其功能是使硅通过凯氏带进入水稻根系中柱^[45],进而由蒸腾流向上运输;地上部位于木质部薄壁细胞中 *Lsi6* 所编码的转运蛋白,则通过主动运输形式将木质部中的单硅酸进一步向叶片组织中转运^[46]。Ma 等^[10]进一步的研究还发现,水通道蛋白的 NIP 亚族中硅转运蛋白参与了水稻对 As(Ⅲ)的吸收;并发现转入了 *Lsi1* 的爪蟾卵母细胞和酵母增加了对砷的吸收,水稻硅转运突变体 OsNIP2;1(*Lsi1* 编码的硅转入蛋白)则显著降低了对 As(Ⅲ)的吸收,同时,缺乏硅转出基因 *Lsi2* 的突变体水稻植株也对亚砷酸盐运入木质部产生影响,降低了地上部砷的积累。这表明水稻根系硅转运系统同时也可以转运部分 As(Ⅲ),通过施用硅可以降低水稻对 As(Ⅲ)的吸收,并减少砷的积累。

3.2 硫影响水稻砷积累的分子生物学机制

硫素缺乏致使砷酸盐还原体系中电子供体还原型谷胱甘肽的含量降低,从而影响砷酸盐还原酶如 OsACR2s 的催化还原功能^[38-39]。同时,硫代谢过程中非蛋白巯基类合成酶的基因表达量与水稻砷胁迫及积累也联系密切^[47]。Norton 等^[48]利用基因芯片技术发现,砷胁迫条件下水稻根系吸收硫酸根的转运子和植株中硫代谢过程中的一些基因表达量上调。无论在 As(Ⅲ)或 As(V)胁迫条件下,硫酸转运子基因家族的一个基因(Os03g09970)表达量上调超过 10 倍;在 As(V)胁迫下,2 个与 GSH 相关的转运子基因(Os03g54000 和 Os04g13210)表达量也明显上调^[49]。因此,外源添加含硫的还原型谷胱甘肽和半胱氨酸可提高水稻幼苗对 As(Ⅲ)或 As(V)的耐性,缓解由其产生的氧化胁迫,从而改善幼苗生长状况^[49-50]。砷污染水稻的分子遗传学研究也发现,硫酸根同化的质体 ATP 硫酸化酶基因可能是控制水稻砷积累的基因之一^[51]。Ding 等^[52]从转录水平发现,水稻中 miR397a 靶向一个硫代谢基因 *GSTU6*,其也可能与砷解毒及氧化胁迫缓解有关。

在动物及植物中重金属解毒方面,金属硫蛋白被认为有明显作用^[53]。水稻在无机砷胁迫下也发现编码金属球蛋白的 6 个基因(Os12g38300、Os12g38290、Os12g38051、Os12g38064 和 Os12g38290、Os12g38051)表达量上调^[47],但在水稻砷转运积累方面的功能尚不明确。

4 结论与展望

环境中的砷污染会通过食物链威胁植物、动物

及人类的健康,特别是食用砷污染的粮食作物,可导致人类皮肤癌变。因此,各国政府十分重视修复污染土壤,但因化学及植物修复周期长、花费大,对于一些低浓度砷污染土壤的地区来说,采用经济、有效的手段来减少作物对砷的吸收积累及向籽粒中的转运,是当前缓解砷污染的新途径之一。

从植物营养方面来看,硅不仅是植物生长的有益元素,也对水稻耐非生物及生物胁迫能力有增强作用。前人研究已证明,硅可以提高水稻抗生物胁迫或非生物胁迫能力,尤其硅与 As(Ⅲ)的竞争吸收引人瞩目,硅也可调控水稻对 MMA 和 DMA 的吸收^[14,54],并从分子角度验证了硅素施用对水稻吸收砷的影响。与硅直接抑制砷吸收不同,硫对水稻吸收、积累砷的影响作用主要来自其代谢物参与到细胞中砷的转化及积累过程。因此,硅素、硫素的施用将直接或间接地影响水稻对砷的吸收、积累。从研究现状来看,笔者认为以下几个方面有待进一步深入研究:(1)硅素施用在田间条件下对水稻籽粒砷积累的影响过程与机制,包括具体配套的农艺措施;(2)硫素影响水稻砷转运积累过程中关键基因的确定及其功能分析;(3)硫素对水稻籽粒发育过程砷转运积累的影响程度。

参考文献:

- [1] 廖晓勇,陈同斌,肖细元,等. 污染水稻田中土壤含砷量的空间变异特征[J]. 地理研究,2003,22(4):635-643.
- [2] 白建峰,林先贵,尹睿,等. 砷污染土壤的生物修复研究进展[J]. 土壤,2007,39(5):692-700.
- [3] Zhu Y G, Williams P N, Meharg A A. Exposure to inorganic arsenic from rice: a global health issue[J]. Environmental Pollution, 2008, 114: 169-171.
- [4] Williams P N, Villada A, Deacon C, et al. Greatly enhanced arsenic shoot assimilation in rice leads to elevated grain levels compared to wheat & barley[J]. Environmental Science and Technology, 2007, 41: 6854-6859.
- [5] Liao X Y, Chen T B, Xie H, et al. Soil as contamination and its risk assessment in areas near the industrial districts of Chenzhou City, Southern China[J]. Environment International, 2005, 31: 791-798.
- [6] Zhu Y G, Sun G X, Lei M, et al. High percentage inorganic arsenic content of mining impacted and non-impacted Chinese rice [J]. Environmental Science and Technology, 2008, 42(13): 5008-5013.
- [7] Koch I, Wang L, Ollson C A, et al. The predominance of inorganic arsenic species in plants from Yellowknife, Northwest Territories, Canada[J]. Environ-

- mental Science and Technology, 2000, 34: 22-26.
- [8] Chen X P, Zhu Y G, Hong M N, *et al.* Effects of different forms of nitrogen fertilizers on arsenic uptake by rice plants[J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 2008, 27: 881-887.
- [9] Zhao F J, Ma J F, Meharg A A, *et al.* Arsenic uptake and metabolism in plants[J]. New Phytologist, 2009, 181: 777-794.
- [10] Ma J F, Yamaji N, Mitani N, *et al.* Transporters of arsenite in rice and their role in arsenic accumulation in rice grain[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2008, 105(29): 9931-9935.
- [11] Xu X Y, McGrath S P, Zhao F J. Rapid reduction of arsenate in the medium mediated by plant roots[J]. New Phytologist, 2007, 176: 590-599.
- [12] Wang L H, Duan G L, Williams P N, *et al.* Influences of phosphorus starvation on OsACR2. 1 expression and arsenic metabolism in rice seedlings[J]. Plant and Soil, 2008, 313: 129-139.
- [13] Ullrich-Eberius C I, Sanz A, Novacky A J. Evaluation of arsenate- and vanadate associated changes of electrical membrane potential and phosphate transport in *Lemna gibba* G1[J]. Journal of Experimental Botany, 1989, 40: 119-128.
- [14] Zhao F J, McGrath S P, Meharg A A. Arsenic as a food chain contamination; mechanisms of plant uptake and metabolism and mitigation strategies[J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 1-5.
- [15] Sommer A L. Studies concerning the essential nature of aluminum and silicon for plant growth[M]. California: University of California (Berkeley) Publications in Agricultural Sciences, 1926, 5: 57-81.
- [16] 张国良, 戴其根, 张洪程. 施硅增强水稻对纹枯病的抗性[J]. 植物生理与分子生物学报, 2006, 32(5): 600-606.
- [17] Liang Y C, Sun W C, Zhu Y G, *et al.* Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants; a review[J]. Environmental Pollution, 2007, 147: 422-428.
- [18] 侯彦林, 郭伟, 朱永官. 非生物胁迫下硅素营养对植物的作用及其机理[J]. 土壤通报, 2005, 36(3): 426-429.
- [19] 李文彬, 王贺, 张福锁. 高温胁迫条件下硅对水稻花药开裂及授粉量的影响[J]. 作物学报, 2005, 35(1): 134-136.
- [20] 黄秋蝉, 韦友欢, 黎晓峰. 硅对镉胁迫下水稻幼苗生长及其生理特性的影响[J]. 湖北农业科学, 2007, 46(3): 354-357.
- [21] 张国良, 戴其根, 周青, 等. 硅肥对水稻群体质量及产量影响研究[J]. 中国农学通报, 2004, 20(3): 114-117.
- [22] 陈平平. 硅在水稻生活中的作用[J]. 生物学通报, 1998, 33(8): 5-7.
- [23] Ma J F, Mitani N, Nagao S, *et al.* Characterization of the silicon uptake system and molecular mapping of the silicon transporter gene in rice[J]. Plant Physiology, 2004, 136: 3284-3289.
- [24] 石孟春. 硅对水稻砷吸收与毒害的影响效应研究[D]. 南宁: 广西大学, 2008.
- [25] 郭伟, 朱永官, 梁永超, 等. 土壤施硅对水稻吸收砷的影响[J]. 环境科学, 2006, 27(7): 1393-1397.
- [27] Guo W, Hou Y L, Wang S G, *et al.* Effect of silicate on the growth and arsenate uptake by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings in solution culture[J]. Plant and Soil, 2005, 272: 173-181.
- [28] Guo W, Zhu Y G, Liu W J, *et al.* Is the effect of silicon on rice uptake of arsenate (AsV) related to internal silicon concentrations, iron plaque and phosphate nutrition[J]. Environmental Pollution, 2007, 148: 251-257.
- [29] Ma J F, Tamai K, Ichii M, *et al.* Role of root hairs and lateral roots in silicon uptake by rice[J]. Plant Physiology, 2001, 127: 1773-1780.
- [30] 黄运湘, 张杨珠, 刘鹏, 等. 稻作制与有机肥及地下水位对水稻土硫素状况的影响——全硫和有效硫含量[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2003, 27(3): 205-208.
- [31] Hu Z Y, Zhao F J, McGrath S P. Sulphur fractionation in calcareous soils and bioavailability to plants[J]. Plant and Soil, 2005, 268: 103-109.
- [32] Hollibaugh J T, Budinoff C, Hollibaugh R A, *et al.* Sulfide oxidation coupled to arsenate reduction by diverse microbial community in a soda lake[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2006, 72(3): 2043-2049.
- [33] Fisher J C, Wallschlager D, Planer-Friedrich B, *et al.* A new role for sulfur in arsenic cycling[J]. Environmental Science and Technology, 2008, 42: 81-85.
- [34] 胡正义, 夏旭, 吴丛杨慧, 等. 硫在稻根微域中化学行为及其对水稻吸收重金属的影响机理[J]. 土壤, 2009, 41(1): 27-31.
- [35] 高明霞, 胡正义, 王国栋. 水稻根表胶膜浸提及其元素测定方法比较研究[J]. 环境化学, 2007, 26(3): 331-334.
- [36] Liu W J, Zhu Y G, Smith F A, *et al.* Do phosphorous nutrition and iron plaque alter arsenate (As) uptake by rice seedlings in hydroponic culture[J]. New Phytologist, 2004, 162: 481-488.

- [37] Hu Z Y, Zhu Y G, Li M, *et al.* Sulfur(S)-induced enhancement of iron plaque formation in the rhizosphere reduces arsenic accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings [J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147:387-393.
- [38] Zhang J, Zhao Q Z, Duan G L, *et al.* Influence of sulphur on arsenic accumulation and metabolism in rice seedlings[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 72(1):34-40.
- [39] Wei S H, Ma L Q, Saha U, *et al.* Sulfate and glutathione enhanced arsenic accumulation by arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. [J]. *Environmental Pollution*, 2010, 158:1530-1535.
- [40] Liu W J, Wood B A, Raab A, *et al.* Complexation of arsenite with phytochelatins reduces arsenite efflux and translocation from roots to shoots in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152:2211-2221.
- [41] Pickering I J, Prince R C, George M J, *et al.* Reduction and coordination of arsenic in Indian mustard [J]. *Plant Physiology*, 2000, 122:1171-1177.
- [42] Dhankher O P, Li Y J, Rosen B P, *et al.* Engineering tolerance and hyperaccumulation of arsenic in plants by combining arsenate reductase and gamma-glutamyl-cysteine synthetase expression[J]. *Nature Biotechnology*, 2002, 20:1140-1145.
- [43] Lombi E, Scheckel K G, Pallon J, *et al.* Speciation and distribution of arsenic and location of nutrients in rice grain[J]. *New Phytologist*, 2009, 184:193-201.
- [44] Dai W M, Zhang K Q, Duan B W, *et al.* Genetic dissection of silicon content in different organs of rice [J]. *Crop Science*, 2005, 45(4):1345-1352.
- [45] Ma J F, Yamaji N, Tamai K, *et al.* Genotypic difference in silicon uptake and expression of silicon transporter genes in rice[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145:919-924.
- [46] Yamaji N, Mitatni N, Ma J F. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots[J]. *The Plant Cell*, 2008, 20:1381-1389.
- [47] Rai A, Tripathi P, Dwivedi S, *et al.* Arsenic tolerance in rice(*Oryza sativa*) have a predominant role in transcriptional regulation of a set of genes including sulphur assimilation pathway and antioxidant system [J]. *Chemosphere*, 2011, 82(7):986-995.
- [48] Norton G J, Lou-Hing D E, Meharg A A, *et al.* Rice-arsenite interactions in hydroponics: whole genome transcriptional analysis [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(8):2267-2276.
- [49] Tuli R, Chakrabarty D, Trivedi P K, *et al.* Recent advances in arsenic accumulation and metabolism in rice [J]. *Molecular Breeding*, 2010, 26(2):307-323.
- [50] Manju S, Smita K, Chakrabarty D, *et al.* Effect of arsenic on growth, oxidative stress and antioxidant system in rice seedlings[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2009, 72(4):1102-1110.
- [51] Zhang J, Zhu Y G, Zeng D L, *et al.* Mapping quantitative trait loci associated with arsenic accumulation in rice(*Oryza sativa* L.) [J]. *New Phytologist*, 2008, 177:350-355.
- [52] Ding Y F, Zhu C. The role of microRNAs in copper and cadmium homeostasis [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2009, 366(1):6-10.
- [53] Hall J L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxication and tolerance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53:1-11.
- [54] Li R Y, Ago Y, Liu W J, *et al.* The rice aquaporin *Lsi1* mediates uptake of methylated arsenic species [J]. *Plant Physiology*, 2009, 150:2071-2080.