

植物离子组学研究进展

沙之敏¹, 赵 峥², 卢琳芳¹, 史超超¹, 曹 阳¹, 袁 婧¹, 曹林奎^{1*}

(1 上海交通大学农业与生物学院, 上海 200240; 2 上海市农业科学院生态环境保护研究所, 上海 201403)

摘要:【目的】植物离子组学是研究植物体内无机元素组成的一门综合学科。通过现代高通量的元素分析手段(如 ICP-MS), 结合生物信息学、功能基因组学、数理统计学等手段研究植物吸收、养分元素积累和重金属污染物的机理及遗传学与分子生物学机制, 是植物营养与环境生物学研究领域的新方向。因此, 了解植物离子组学的研究方法及其应用方向对于拓展人们对植物和生态系统中元素循环机制的认识, 调控植物元素循环等方面具有重大的意义。【主要进展】本文就近年来关于离子组学领域的研究成果, 首先介绍了离子组和离子组学的概念; 然后总结了离子组学的发展历程和目前从事相关研究的机构及其各自研究方向; 并对离子组数据的转化和分析方法进行阐述; 最后重点综述了离子组学的应用, 包括从生态学角度探索生态系统中元素间的多重平衡; 植物离子组与环境驱动因子、食品安全和超积累植物筛选间的关系; 植物离子组结合基因组学对矿质元素吸收转运机制的探索。【展望】1) 从植物营养和食品安全角度出发, 对粮食作物、经济作物和果树等进行离子组学研究; 2) 从系统生物学或元素的生物地球化学循环角度对元素在土壤-微生物-植物、生产者-消费者-分解者等系统中的流动循环进行研究; 3) 从学科交叉的角度来研究离子组学与基因组学、蛋白组学及代谢组学的相互关系。

关键词: 植物离子组学; 离子组; 应用

Research progress on ionomics of plants

SHA Zhi-min¹, ZHAO Zheng², LU Lin-fang¹, SHI Chao-chao¹, CAO Yang¹, YUAN Jing¹, CAO Lin-kui^{1*}

(1 School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China;

2 Eco-environmental Protection Institute of Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403, China)

Abstract: 【Objectives】Plant ionomics is defined as a discipline for studying inorganic components in plants. It is a new research field in plant nutrition and environmental biology based on the approach development of high-throughput analytical technology, such as ICP-MS, its combination with bioinformatics, functional genomics, and mathematical statistics which study the mechanisms of uptake and accumulation of mineral elements and heavy metals. Hence, summarizing the methods and applications of ionomic study is important to understand the element cycling in plant and ecosystem. 【Main advances】In this paper, the latest results and trends of the ionomic research were reviewed. Firstly, the concepts of ionome and ionomics were introduced, and then the history, the related research institutions and their main research fields were summarized. Thirdly, ionomic data transformation and analysis methods were discussed, and the applications of ionomic study were reviewed. At last, the paper especially focused on the elemental balances in ecosystem, relationships among the plant ionome and environmental factors, food safety and screening of hyperaccumulator, and mechanism of elemental uptake and transfer in plant from ionomic and genomic aspects. 【Prospects】The further research is proposed as follows: 1) The ionome of cereal crop, cash crop and fruit tree from the aspects of plant nutrition and food safety. 2) Elemental flow and cycling in the system such as soil-microorganism-plant, producer-consumer-decomposer from the aspects of system biology and biogeochemical cycle. 3) Interactions between genome, proteome,

收稿日期: 2017-02-13 接受日期: 2017-04-10

基金项目: 国家重点研发计划课题(2016YFD0801106); 国家自然科学基金青年基金项目(31601825); 国家自然科学基金重点项目(71333010)资助。

作者简介: 沙之敏(1984—), 女, 河北张家口人, 博士, 助理研究员, 主要从事植物营养学与农业面源污染控制研究。

E-mail: zhiminsha@sjtu.edu.cn. * 通信作者 E-mail: clk@sjtu.edu.cn

metabolism, and ionome from interdisciplinary view.

Key words: plant ionomics; ionome; application

1 离子组与植物离子组学

离子组指有机体内包括所有的矿质元素和痕量元素在内的离子的总和, 代表了从细胞水平到整个有机体系的无机成分, 也被称为植物化学元素的指纹。研究植物离子组的科学, 被称为离子组学, 是一套完整的研究思路、方法和技术^[1]。生物体在不同生长环境、不同生理刺激, 不同的发育阶段, 不同的部位和自身各种不同的遗传变异因素影响下, 体内的元素组成会呈现不一样的变化, 从而提供生物在固定的生理状态下的特异信息。植物离子组学主要通过利用现代高通量的元素分析手段 (如 ICP-MS、ICP-OES、X-射线荧光分析、中子活化分析), 同时并且定量地分析植物体内多种元素, 进一步结合生物信息学、功能基因组学和统计学手段来研究植物对矿质元素的吸收、转运、沉淀的机理及分子生物学机制, 也能够通过生物体自身化学元素成分变化来反映生物体与外界环境的互作机制^[2]。因此, 离子组学不但能够为复杂的功能基因组学提供一个强大的分析工具, 也能拓展人们对动植物生理甚至整个生态系统的认识。

2 植物离子组学研究的发展概况

生命和地球由化学元素组成, 其中矿质元素广泛地参与生物各项重要的生命活动, 并且行使着重要的生理功能^[3-4]。对于植物而言, 除大部分的碳和氧来自于空气之外, 其它的无机元素主要来源于土壤。植物需要吸收必需的矿质元素来维持生命活动, 而当一些非必需元素和有害元素存在于土壤中时, 也会被植物根系所吸收, 在经过植物自身复杂的代谢活动和动物富集作用之后, 最终进入食物链的高级生物体内。人类对于植物营养元素的科学认识源于 1840 年德国化学家李比希提出的“矿质营养学说”, 在此时期, 氮、磷和钾三大营养元素为研究者所关注; 19 世纪后期, 德国科学家 Sachs 和 Knop 将镁、钙和铁三种元素纳入了植物营养液培养技术中; 20 世纪进入了人类对植物必需营养元素认识的快速发展时期, Arnon 和 Stout 在 1939 年提出了高等植物必需营养元素的标准, 微量元素硫、硼、锰、铜和锌等为人们广泛的认识, 同一时期 Hoagland 发明的植物生长营养液至今仍被研究者沿

用; 2001 年, Outten 等^[5]首次提出金属组 (metallome) 的概念, 生物细胞内所有金属元素被统称为金属组; 同时, 代谢组学和电感耦合等离子体技术 (ICP) 蓬勃发展, 至 2003 年, Lahner 等^[1]和 Szpunar 等^[6]结合代谢组学的研究思路和高通量元素定量定性分析的技术手段, 拓展了金属组的概念, 包括金属、非金属和类金属在内的离子组 (ionome) 的概念正式进入研究者的视线。植物离子组学属于植物营养学的范畴, 涉及生物地球化学循环领域, 在其产生之后, 以其低耗高效的独特优势, 成为连接植物营养学与代谢组学、蛋白组学、基因组学以及生态学、环境学等其它学科的坚实桥梁, 也为其它各学科提供了新的研究思路。

目前, 世界上至少有 6 个著名的实验室在进行深入的离子组学研究, 研究对象也由最初的模式生物拟南芥和酵母拓展到水稻、玉米、大豆、老鼠和人类细胞^[7-10]。Eide 等^[11]利用离子组学手段通过对酵母基因组缺失突变株的元素分析, 分离到 200 多个表型突变株, 为研究离子平衡调控网络相关的未知基因提供了有力的数据支持。中国科学院上海生命科学院营养科学研究所利用 ICP-MS 检测技术, 结合生物信息学的手段分析了上千名正常人及患者的血浆离子谱网络调控规律, 首次提出了“疾病离子组学”的新概念^[12]。对于植物离子组学研究而言, 迄今为止, 普渡大学拥有着世界上最大的离子组研究项目和平台, 研究人员通过对人工诱变的拟南芥进行离子谱的对比研究, 筛选离子组发生变化的突变体, 进而进行相关未知基因的鉴定和相关离子转运蛋白的研究^[13-15]。日本北海道大学植物营养研究室集中于豆科植物的离子组学研究和重金属超积累植物品种的筛选^[16-17]。此外, 北京大学生态学实验室和英国 James Hutton 研究机构也分别从生态和环境因素的角度对植物离子组学进行了研究^[18-19]。近年来, 科研工作者利用离子组学为工具研究地球上复杂多样的生物, 从分子、组织、器官、个体、种群到完整生态系统; 从生长箱、温室、大田、区域到全球生态系统^[20-21]。伴随着离子组学研究方法和技术不断进步发展, 及研究者对离子组学与各个研究领域之间紧密联系的不断认识, 离子组学必然成为今后生命科学的一个主导方向。

3 离子组学数据分析

对于植株、土壤中离子组高通量、高精度的测试技术和方法已日趋成熟,如电感耦合等离子体法、X-射线荧光法、中子活化法等,都被广泛地应用于离子组样品测试领域^[9]。继样品分析测试后最为关键的步骤是对大量高维的离子组数据进行统计分析,进而挖掘数据中潜在的更为有价值的生物信息,最终解释离子组分析结果并为进一步的机理研究提供方向。

由于离子组学原始数据具有高噪声、高维度、高变异、相关和冗余等特点,需要采用合理的数据处理和统计分析方法来揭示其复杂的关系并寻找数据内在的规律。首先,原始数据往往具有不同的量纲和量纲单位,为了消除指标间的量纲影响,使数据指标之间更具有可比性,需要对数据进行初步转化处理。一般利用归一化、标准化、尺度化、数据转换等方法来对数据进行初步的处理,可以避免离子组学数据中各种来源的变异。其中,前三者较为简单,主要用于消除样品个体、测试浓度间的差异;数据转换是对数据进行非线性变换,将一些偏态分布的数据转换为对称分布的数据并消除异方差性的影响。由于植物生长和发育依靠土壤营养元素的平衡供给和植物自身代谢的内稳态机制,某一个元素的变化通常会影响到其他元素、甚至一组元素的变化。因此离子组数据的初步处理通常会考虑使用两元素比值或者化学计量来表示元素间的相互作用,如单比率 N/P 和混合比率如 $K/[Ca+Mg]$ 等。在此基础上,统计学家们利用 $\log$ -比率转换来进行数据的重新整合,进一步避免数据冗余^[22],再通过 clr (中心对数比转换)、 alr (加和对数比转换) 和 ilr (等角对数比转换) 等方法进行数据的去冗降噪^[23]。在所有数据转化方法中,目前 ilr 法被认为最适用于描述离子组学数据, ilr 转换后的数据对称特征更明显,更接近于正态分布,此方法适用的基础是对植物体中元素间相互关系的熟知^[24]。 ilr 法将植物体中所有的元素看做整体“1”,并利用植物体内元素平衡关系建立一个连续的二元分区 (SBP , sequential binary partition),平衡点两端的元素相互影响,每种元素在与其它元素的平衡中均占有一定的权重,进而将数据转化为 ilr 的坐标,数据转化后每个值都代表这个元素和所有其他元素间的关系,因此更为科学合理地代表了离子组学数据的涵义^[25-27]。

离子组学数据进行转化处理后,根据需求可以

利用统计分析方法对数据进行进一步的解析。目前很多成熟的统计分析软件如 Matlab、Minitab、SPSS、SAS、R 等都提供了用于多变量分析的工具包和算法,可以直接用于离子组学数据的分析^[28-29]。常规的数学统计方法如描述性分析、 t 检验和方差分析能够得到单一元素的变化趋势或不同处理间元素显著性差异结果。针对关于 t 检验的两两分析或简单的方差分析, P 值能够检验不同处理间元素含量的差异显著性,而针对大量多变的组学数据,采用更加严苛的 q 值更为合理,可以控制错误发生率^[30]。对于离子组学数据的多变量分析,主要有无监督方法和监督方法两类。无监督方法不需要首先确定样品的归属类型,直接采用原始信息对样本进行归类,筛选与原始信息相关的标记物,在没有任何介入和任何假设的前提下分析出离子组之间的内在区别并分类。包括聚类分析 (hierarchical clustering analysis, HCA)、主成分分析 (principal component analysis, PCA) 等^[31]。PCA 将原始离子组多维数据标准化并用互相垂直的主成分来表示数据内部结构,然后通过降维消除信息中的重叠部分进而提取出主成分,得到离子组的分类信息和以变量特征作为生物标记的分类依据,以反映数据内部的系统变化趋势和离子组与分类模型之间的协方差和相关性。尽管无监督方法在直接分析离子组数据中具有直观明了的优势,但主成分选取时容易漏掉一些相关性比较小的有用变量,进而导致所建立的模型可靠程度下降,而监督方法则有效地避免了这种错误。监督方法首先在样本和数据基础上建立多参数模型,同时利用数据信息优化模型并进行归类、识别和预测,进而使数据达到最大程度的分析和挖掘,如偏最小二乘法 (partial least squares, PLS)、判别分析 (discriminant analysis, DA)、限制性最大似然估计 (residual maximum likelihood analysis, RELM)^[17-19]。PLS 在离子组分析中被广泛地使用,它通过采用对自变量和应变量双重分解建立多自变量的回归模型,同时提取因子并按照相关性从大到小排列,进而得到各自变量对应变量的贡献程度,其降维效果比 PCA 能够更高效地提取组间变异信息。无监督与监督方法的结合,如偏最小二乘-判别分析 (partial least squares-discriminant analysis, PLS-DA)、正交-偏最小二乘判别分析 (OPLS-DA) 等,在降维的同时结合了回归模型,并利用一定的判别阈值对回归结果进行判别分析,对组学数据的分析更具优势^[32]。

4 植物离子组学应用

4.1 离子组学与生态学

植物的生长要遵循物质守恒和电荷守恒的基本化学规律, 无机元素以离子形式被吸收, 植物必须保持体内离子的电中性, 并且同时与各个生态因素相互作用来维持生命过程中化学物质的平衡。生态化学计量学研究有机体内所需的、并能影响生态系统生产力、营养循环以及食物网动态的各种元素(主要是碳、氮、磷)之间的多重平衡, 因此生态(生物)化学计量学也属于离子组学的范畴。生态化学计量学研究中有两个重要的假说: 其一是内稳态假说(homeostasis hypothesis), 指出有机体具有保持化学元素组成相对稳定的一种能力^[33]; 其二是生长速率假说(growth rate hypothesis), 认为生长速率高的生物, 对 RNA 和 DNA 需求也高, RNA 和 DNA 含量的变化会相应地引起磷和氮含量的变化^[34]。自 Reiners^[35]提出生态化学计量学思想以来, 国内外学者对此开展了大量的研究, 并且在区域尺度生态化学计量学格局、生态系统生态化学计量学、不同演替阶段生态化学计量学、植物器官间生态化学计量学等很多方向取得了研究成果。Reich 等和 Han 等分别对世界 1280 种和中国 753 种陆地植物氮和磷的化学计量特征与地理格局关系进行分析, 发现植物叶片氮、磷含量随着纬度的增加而增加, 氮磷比却出现相反的变化趋势后, 区域尺度植物生态化学计量学便被研究者广泛地关注^[36-39]。阎凯等对滇池流域富磷区 75 种常见植物叶片的养分化学计量特征进行研究, 发现氮素是影响滇池流域植物生长和群落恢复的主要限制元素^[40]。周道玮等对松嫩草地 80 种草本植物叶片氮磷化学计量特征进行研究后也发现, 适当增加草地群落中豆科植物的比例, 有助于提高松嫩草地产量和质量^[41]。伴随着生态化学计量学和元素分析测试方法的不断发展, 一些重金属元素也被纳入了生态化学计量学的研究领域^[42]。Watanabe 从植物进化和分类的角度报道了 670 种植物叶片中 42 种元素的含量特征, 并指出不同的科属决定了植物叶片元素 25% 的变化, 而气温、降雨和土壤性质等占据其他 75%^[17]。Han 等在国际上首次定量、系统地分析了 1900 种陆地植物 11 种化学元素的计量特征, 并分别从地理因素、气候因素、植被类型和土壤含量等角度阐述了各生态因素对植物元素分布特征的贡献, 并提出了植物“限制元素稳定性假说”(stability of limiting elements hypothesis): 由于生理和

养分平衡的制约, 限制元素在植物体内的含量具有相对稳定性, 其对环境变化的响应也较为稳定^[19]。离子组学与生态学的结合, 开辟了植物营养生态学一个新的研究方向。目前为止, 关于植物生态化学计量学的研究主要集中在植物叶片性状与元素含量方面, 而叶片的结果并不能代表其它植物器官和整个植物体化学计量学方面的变化, 伴随着试验数据的不断积累、离子组学的不断发展, 植物其它器官元素组成及其在空间尺度上的变异格局和由离子组学解释的植物生态学机理也需要进一步探讨和研究^[42-43]。

4.2 离子组学与环境因素及环境修复

植物离子组作为植物化学元素的指纹, 首先能够定量、精准地反映某种环境刺激下植物体产生的无机化学响应; 另一方面, 植物的离子组学特征也能够反映植物所处生长环境中土壤矿质元素含量、气象、地理等综合特征^[44-45]。因此, 环境因素作为植物元素含量变异的主要驱动因素, 植物离子组作为环境评估和预测的一种新的手段, 也为离子组学研究提供了一个新的切入点^[7, 46]。Quadir 等研究发现, 气候变化, 如温度升高, 能够影响植物体元素的含量, 不同的根际温度能够改变百脉根地上部 21 种元素的吸收、分配和互作, 在 25℃(对照为 20℃) 时, 除 Ni 之外, P、K、Mg、Ca、Fe、Cu、Zn、Mn、Mo、B、Sr、Cd、Al、Ba、Cr、As、Na、Co 和 Cs 在地上部都有显著的积累, 该研究结果对全球温室效应逐渐严重的情况下植株体内元素响应和变化有非常重要的指示作用^[47]。而在干旱情况下, *Erica multiflora* 茎中 As 和 Cd 的浓度升高, 茎中 Ni 和叶片中 Cu 的浓度却显著降低^[43]。农业生产中, 不同水稻种植模式对水稻离子组也会产生显著的影响, 有机蛙稻种植模式水稻籽粒中 Cd 的大量增加及 Cd 与其他非必需元素间的协同运输关系也成为有机水稻生产中不可忽视的问题^[48]。陈芳等通过长期肥料定位研究发现, 施用磷肥会增加土壤中 As、Cd、Hg 和 Pb 的含量, 且重金属间来源和行为具有一定的相似性, Shi 等研究表明, 长期施用氮肥能够增加小麦籽粒中 Zn、Cu 和 Fe 的含量^[49-50]。Christou 等研究发现农田中生活污水灌溉并未改变植物中重金属含量; 而污泥施用会显著增加小麦植株中各种重金属含量^[51-52]。除非生物因素外, 生物因素对环境及其植物体内元素变化的贡献也不可忽视。陆地上 80% 的植物在自然状态下都能够形成菌根, 内生菌根通过根表面的菌丝与根际圈内的营养元素和重金属接触从而对这

些元素产生吸收、屏蔽、螯合等作用^[53]。Cooper 等最早研究了内生菌根吸收、积累和运输 Zn 的过程^[54]；Mulln 等研究发现 99% 的 Ag^+ 被结合在黑曲霉 (*Aspergillus niger*) 的细胞外表面上^[55]；而也有研究表明内生、外生菌根真菌也可以分泌一些物质将一些重金属元素螯合在菌根中，以减少元素向植物地上部的转移，如 Cs、Cd、Cu 和 Zn 等^[56-60]。除此之外，研究者也从土壤-微生物-植物互作的角度出发，通过研究不同前茬菌根作物和有机肥施用对土壤可溶性元素的改变进而调控植物离子组的角度为豆类食品安全提供了新的思路^[8, 61-62]。

另外，依靠离子组学手段对超积累植物的筛选并应用于环境修复领域，也是离子组学与环境学交叉领域的研究热点之一。不同生境不同生态型的一些植物对某种或几种元素会表现出超积累的现象，利用植物新陈代谢活动来固定和提取环境中的污染物质，能够对环境进行彻底的治理^[63]。传统富集植物筛选大部分是建立在对土壤、气候、工业生产状况等资料调查的基础上，目前已经寻找到的重金属积累植物已有几百种，如 Ni 超积累植物布氏香芥 (*Alyssum bertolonii*)、Zn/Cd 超积累植物天蓝遏蓝菜属 (*Thlaspi caerulescens*)、As 超积累植物蜈蚣草 (*Pteris vittata* L.)、Mn 超积累植物商陆 (*Phytolacca acinosa* Roxb.)、Pb 超积累植物芦苇 (*Phragmites australis*) 等^[64-72]。离子组学出现后，通过人为方法诱导出重金属元素、有害元素高积累的变异植物品种，并结合高通量元素分析手段进行识别，再经过功能基因序列鉴定和转基因技术构造修复植物，能够大大加快超积累植物筛选和环境重金属修复的进程。Chen 等^[1]、Lahner 等^[15]和 Chu 等^[73]对人工诱变的百脉根、拟南芥和苋菜进行离子组筛选，均得到重金属和有害元素富集或低积累的植物品种，并分别用于进一步的重金属解毒机制研究、污染土壤修复和重金属排斥机制研究^[74-77]。

4.3 植物矿质营养离子组学与基因组学

在基因组学飞速发展的 21 世纪，越来越多的植物和动物基因组测序工程已经完成，这就为研究基因功能提供了丰富的数据库资料。功能基因组学研究基因的遗传变异，离子组学可用于高效快速、定性定量并且大规模的调查各种矿质元素的含量变化，因此研究与控制元素吸收、转运和积累相关的一系列基因，成为离子组学应用的另外一个重要方向^[78]。

矿质元素被植物根部吸收、在植物体内运输和

转运都严格地受到基因控制。离子组学产生之前，研究者们寻找植物元素转运蛋白基因的过程发展缓慢，主要集中于 K 和 Ca 两种元素^[79]。离子组学产生后，人们发现只要能够找到或者创造出大量的变异群体，就有可能筛选到任何发生离子变化的突变体，从而通过植物离子组表型变异来快速鉴定出与离子平衡相关的基因或者基因网络。拟南芥和百脉根等模式植物以其生长周期短、种子产量大、基因组测序已经基本完成和基因组相对较小的优势，成为功能基因组学 (离子组学) 研究的首选植物材料。通过收集不同环境条件下的自然变异品种，或者利用人工诱变的手段来构建大量的突变个体，模式植物突变体材料库就可以建立起来^[13]。目前，人工诱变的手段主要有甲磺酸乙酯 (EMS)、X-射线、快中子 (FN)、T-DNA 插入突变、转座子插入突变等手段^[80]。突变体材料库的创建，为研究植物营养元素吸收及其再分配的分子调控网络，分离调控重金属吸收、运输和积累等各环节的关键基因，并阐明其作用机理提供了丰富的植物材料^[81]。Lahner 等利用离子组学方法，分析了包括野生型在内的大约 13000 个拟南芥植物样品 18 种元素并且分离到 51 个具有显著表型的突变体^[1]。之后，Gong 等利用基于基因芯片的基因定位分离技术，成功地从一个钠离子过量积累的突变体 *FN1148* 中分离到相关的突变基因 *AtHKT1*^[1, 82]。

数量性状位点 (QTL) 被广泛应用于寻找控制养分性状的遗传变异基因。研究者利用天然纯合体重组近交系 (RIL) 的染色体和基因图谱，在拟南芥、水稻、玉米等植物中定位了大量与养分性状相关的 QTL。一旦离子组学 QTL 被确定，人们就可以利用基因组学手段从 QTL 区间内找到与离子吸收运输相关的候选基因。Du 等通过对生长在两个城市的杂交水稻品种的籽粒矿质元素组成的测定，在陵水县种植的水稻中发现了 24 个 QTLs，在杭州市发现了 9 个，只有两个指示 Mg 的 QTLs 在两种环境下都被发现，证明了籽粒中元素积累的 QTLs 与环境变化密切相关^[83]。Sankaran 等通过对豆科模式植物 *Medicago truncatula* 的重组近交系 Jemalong-6 x DZA 315.16 的大量品种籽粒离子组的研究，结合复合区间定位法 (CIM)，对籽粒的矿质元素组成识别了 46 种 QTLs，对研究的每一种矿质元素都找到了至少一个位点^[84]。另外，研究者通过对分别生长在营养液和土壤的三种拟南芥的不同器官离子组的研究以及 QTLs 的定位，发现了不同生长媒介和不同器官下 QTLs 的显著差异。只有三个共同 QTLs 被发现，其

中一个对应 ERECTA 位点, 这个位点的变化会显著影响植物的生长形态^[10]。这些初步结果已经展现了离子组学的重要科研价值以及如何利用功能基因组学和离子组学结合来深入研究植物体内元素内稳态和发现基因的新功能。

5 展望

目前为止, 就研究对象而言, 由于受到植物基因组背景和鉴定技术的限制, 离子组学所开展的绝大部分研究都集中于基因组比较小且生长于可控环境的模式植物, 如拟南芥、百脉根和一些典型超富集植物, 而对于自然土壤条件下粮食作物和经济作物如小麦、玉米、果树等的研究相对较少。随着越来越多的植物的基因组测序的完成, 人们对粮食作物和经济作物基因组学了解不断深入, 基因组学与离子组学的有效结合, 将更有利于人们研究促进植物养分吸收和利用、限制有害元素吸收和转移的关键基因的克隆和功能分析。因此, 从植物营养和食品安全角度出发, 对大面积种植的粮食作物、经济作物等进行离子组学研究将具有更为广阔的探索空间, 其研究结果也能为基于食品安全的科学养管理提供理论依据。

就植物体器官而言, 大部分研究都集中于植物的叶片离子组学特征, 而对植物其它器官及器官间的分配转运规律研究较少, 对植物整个生命过程中元素在系统中循环的研究更为匮乏。生物体内的元素组成与含量与其生理过程息息相关。元素在土壤中的解离吸附, 从土壤到植物根部的移动, 从根部到茎的运输、利用、再分配及其最终在籽粒中的积累, 整个植物生命周期包括在环境因素影响下植物离子组的变化, 至今仍未有整体而详细的报道。因此, 从系统生物学或元素的生物地球化学循环角度出发, 对元素在土壤-微生物-植物、生产者-消费者-分解者等系统中的流动循环也是一个新的研究方向。

另外, 目前国际上已经建立了丰富的组学数据库, 能够提供基因组、代谢组、转录组、蛋白组等大量的生物信息资源。而大部分离子组学研究仍然集中于少量元素、单个蛋白等方式, 无法满足后基因组时代的要求, 如何从已有的大数据中进一步提取挖掘适当的关键生物信息, 并将各个组学数据库中的信息资源进行整合, 从整体的角度来研究离子组学与基因组学、蛋白组学及代谢组学的相互关系, 进而从学科交叉的角度发展和完善现在的生物研究, 仍然是一项非常艰巨的任务。

参考文献:

- [1] Lahner B, Gong J, Mahmoudian M, *et al.* Genomic scale profiling of nutrient and trace elements in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Nature Biotechnology*, 2003, 21(10): 1215–1221.
- [2] Willey N. Ion-brew: clarifying the influences on plant ionomes[J]. *New Phytologist*, 2012, 196: 1–3.
- [3] 李长生. 生物地球化学: 科学基础与模型方法[M]. 北京: 清华大学出版社, 2016.
Li C S. Biogeochemistry-scientific fundamentals and modeling approach[M]. Beijing: Tsinghua University Press, 2016.
- [4] 丁广大, 刘佳, 石磊, 等. 植物离子组学: 植物营养研究的新方向[J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(2): 479–484.
Ding G D, Liu J, Shi L, *et al.* Plant ionomics: A new feild in plant nutrition[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2010, 16(2): 479–484.
- [5] Outten C E, O'Halloran T V. Femtomolar sensitivity of metalloregulatory proteins controlling zinc homeostasis[J]. *Science*, 2001, 292(5526): 2488–2492.
- [6] Szpunar J. Metallomics: a new frontier in analytical chemistry[J]. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2004, 378(1): 54–56.
- [7] Chen Z, Watanabe T, Shinano T, *et al.* Element interconnections in *Lotus japonicus*: A systematic study of the effects of element additions on different natural variants[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2009, 55(1): 91–101.
- [8] Sha Z, Oka N, Watanabe T, *et al.* Ionome of soybean seed affected by previous cropping with mycorrhizal plant and manure application[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2012, 60(38): 9543–9552.
- [9] Baxter I. Ionomics: the functional genomics of elements[J]. *Briefings in Functional Genomics*, 2010, 9(2): 149–156.
- [10] Ghandilyan A, Ilk N, Hanhart C, *et al.* A strong effect of growth medium and organ type on the identification of QTLs for phytate and mineral concentrations in three *Arabidopsis thaliana* RIL populations[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(5): 1409–1425.
- [11] Eide D J, Clark S, Nair T M, *et al.* Characterization of the yeast ionome: a genome-wide analysis of nutrient mineral and trace element homeostasis in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. *Genome Biology*, 2005, 6(9): R77.
- [12] Sun L, Yu Y, Huang T, *et al.* Associations between ionic profile and metabolic abnormalities in human population[J]. *PLoS One*, 2012, 7(6): e38845.
- [13] Buescher E, Achberger T, Amusan I, *et al.* Natural genetic variation in selected populations of *Arabidopsis thaliana* is associated with ionic difference[J]. *PLoS One*, 2012, 5(6): e11081.
- [14] Chao D Y, Gable K, Chen M, *et al.* Sphingolipids in the root play an important role in regulating the leaf ionome in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(3): 1061–1081.
- [15] Baxter I R, Vitek O, Lahner B, *et al.* The leaf ionome as a multivariable system to detect a plant's physiological status[J]. *Proceedings of National Academy of Science of USA*, 2008, 105(33): 12081–12086.
- [16] Chen Z, Watanabe T, Shinano T, *et al.* Rapid characterization of plant mutants with an altered ion-profile: a case study using *Lotus japonicus*[J]. *New Phytologist*, 2009, 181(4): 795–801.
- [17] Watanabe T, Broadley M R, Jansen S, *et al.* Evolutionary control of leaf element composition in plants[J]. *New Phytologist*, 2007, 174(3):

- 516–523.
- [18] White P J, Broadley M R, Thompson J A, *et al.* Testing the distinctness of shoot ionomes of angiosperm families using the Rothamsted Park Grass Continuous Hay Experiment[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 101–109.
 - [19] Han W X, Fang J Y, Reich P B, *et al.* Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 788–796.
 - [20] Watanabe T, Urayama M, Shinano T, *et al.* Application of ionomics to plant and soil in fields under long-term fertilizer trials[J]. *Springer Plus*, 2015, 4: 781.
 - [21] Nordløkken M, Berg T, Flaten T P, *et al.* Essential and non-essential elements in natural vegetation in southern Norway: Contribution from different sources[J]. *Science of the Total Environment*, 2015, 502: 391–399.
 - [22] Egozcue J J, Pawłowsky-Glahn V, Mateu-figureas G. Isometric log-ratio transformations for compositional data analysis[J]. *Mathematical Geosciences*, 2003, 35: 279–300.
 - [23] Egozcue J J, Pawłowsky-Glahn V. Simplicial geometry for compositional data in compositional data analysis: Theory and application[M]. London: Geological Society of London, 2006, 145–160.
 - [24] Baxter I. Should we treat the ionome as a combination of individual elements, or should we be deriving novel combined traits?[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 66(8): 2127–2131.
 - [25] Bacon-Shone J. A short history of compositional data analysis: Theory and applications[M]. New York: John Wiley and Sons, 2011: 3–11.
 - [26] Parent S, Parent L, Egozcue J. The plant ionome revisited by the nutrient balance concept[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4(39): 1–10.
 - [27] Parent S, Parent L E, Rozane D E, *et al.* Plant ionome diagnosis using sound balances: a case study with mango(*Mangifera Indica*)[J]. *Frontiers in Plant Science* 2013, 4: 449.
 - [28] Vondráčková S, Hejerman M, Száková J, *et al.* Soil chemical properties affect the concentration of elements (N, P, K, Ca, Mg, As, Cd, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, and Zn) and their distribution between organs of *Rumex obtusifolius*[J]. *Plant and Soil*, 2014, 379: 231–245.
 - [29] Pii Y, Cesco S, Mimmo T. Shoot ionome to predict the synergism and antagonism between nutrients as affected by substrate and physiological status[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 94: 48–56.
 - [30] Noble W S. How does multiple testing correction work?[J]. *Naure Biotechnology*, 2009, 27: 1135–1137.
 - [31] Shibuya T, Watanabe T, Ikeda H, *et al.* Ionomic analysis of horticultural plants reveals tissue-specific element accumulation[J]. *The Horticulture Journal*, 2015, 84(4): 305–313.
 - [32] Fester T, Fetzter I, Härtig C. A core set of metabolite sink/source ratios indicative for plant organ productivity in *Lotus japonicus*[J]. *Planta*, 2013, 237: 145–160.
 - [33] Sterner R W, George N B. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes[J]. *Ecological Society of America*, 2000, 81(1): 127–140.
 - [34] Hessen D O, Jensen T C, Kyle M, *et al.* RNA responses to N and P-limitation; reciprocal regulation of stoichiometry and growth rate in *Brachionus*[J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(5): 956–962.
 - [35] Reiners W A. Complementary models for ecosystems[J]. *The American Naturalist*, 1986, 127(1): 59–73.
 - [36] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of National Academy of Science of USA*, 2004, 101(30): 11001–11006.
 - [37] Han W, Fang J, Guo D, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377–385.
 - [38] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 等. 中国东部南北样带森林系统102个优势种叶片碳氮磷计量学统计特征[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 581–586.
 - Ren S J, Yu G R, Jiang C M, *et al.* Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of East China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(3): 581–586.
 - [39] Qian Y, Gallagher F J, Feng H, *et al.* A geochemical study of toxic metal translocation in an urban brownfield wetland[J]. *Environmental Pollution*, 2012, 166: 23–30.
 - [40] Yan K, Fu D G, He F, *et al.* Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed, southwestern China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(4): 353–361.
 - [41] 周道玮, 李强, 王平, 等. 松嫩草地80种草本植物叶片氮磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(3): 222–230.
 - Zhou D W, Li Q, Wang P, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in 80 herbaceous plant species of Songnen grassland in Northeast China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(3): 222–230.
 - [42] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives[J]. *Biogeochemistry*, 2011, 111(1–3): 1–39.
 - [43] De Frenne P, Graae B J, Rodríguez-Sánchez F, *et al.* Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature[J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101(3): 784–795.
 - [44] Kabata-Pendias A. Soil-plant transfer of trace elements-an environmental issue[J]. *Geoderma*, 2004, 122(2–4): 143–149.
 - [45] Li G, Nunes L, Wang Y, *et al.* Profiling the ionome of rice and its use in discriminating geographical origins at the regional scale, China[J]. *Journal of Environmental Science*, 2013, 25(1): 144–154.
 - [46] Kim K R, Owens G, Naidu R. Effect of root-induced chemical changes on dynamics and plant uptake of heavy metals in rhizosphere soils[J]. *Pedosphere*, 2010, 20(4): 494–504.
 - [47] Quadir Q F, Watanabe T, Chen Z, *et al.* Ionomic response of lotus japonicus to different root-zone temperatures[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2011, 57(2): 221–232.
 - [48] 沙之敏, 袁婧, 赵峥, 等. 水稻种植模式对水稻籽粒离子组的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2016, 24(3): 581–586.
 - Sha Z M, Yuan J, Zhao Z, *et al.* Ionome of rice seed response to rice cultivation patterns[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2016, 24(3): 581–586.
 - [49] 陈芳, 董元华, 安琼, 等. 长期肥料定位试验条件下土壤中重金属的含量变化[J]. *土壤*, 2005, 37(3): 308–311.
 - Chen F, Dong Y H, An Q, *et al.* Variation of soil heavy metal contents in a long-term fertilization experiment[J]. *Soils*, 2005, 37(3): 308–311.
 - [50] Shi R L, Zhang Y Q, Chen X P, *et al.* Influence of long term nitrogen fertilization on micronutrient density in grain of winter wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Journal of Cereal Science*, 2010, 51: 165–170.

- [51] Christou A, Maratheftis G, Eliadou E, *et al.* Impact assessment of the reuse of two discrete treated wastewaters for the irrigation of tomato crop on the soil geochemical properties, fruit safety and crop productivity[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2014, 192: 105–114.
- [52] Sutapa B, Bhattacharyya A K. Heavy metal accumulation in wheat plant grown in soil amended with industrial sludge[J]. *Chemosphere*, 2008, 70: 1264–1272.
- [53] Ezawa T, Smith E L, Smith F A. P metabolism and transport in AM fungi[J]. *Plant and Soil*, 2002, 244: 221–230.
- [54] Cooper K M, Tinker P B. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas[J]. *New Phytologist*, 1981, 88: 327–339.
- [55] Mulligan C N, Yong R N, Gibbs B F. Remediation technologies for metal-contaminated soils and groundwater: an evaluation[J]. *Engineering Geology*, 2001, 60(1/4): 193–207.
- [56] Joner E J, Briones R, Leyval C. Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium[J]. *Plant and Soil*, 2000, 226(2): 227–234.
- [57] Gyuricza V, Declerck S, Dupre de Boulois H. Arbuscular mycorrhizal fungi decrease radiocesium accumulation in *Medicago truncatula*[J]. *Journal of Environment Radioactivity*, 2010, 101(8): 591–596.
- [58] Azcón R, del Carmen Perálvarez M, Roldán A, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi, *Bacillus cereus*, and *Candida parapsilosis* from a multicontaminated soil alleviate metal toxicity in plants[J]. *Microbial Ecology*, 2010, 59(4): 668–677.
- [59] Gohre V, Paszkowski U. Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation[J]. *Planta*, 2006, 223(6): 1115–1122.
- [60] Cacagnaro T R, Jackson L E, Six J, *et al.* Arbuscular mycorrhizas, microbial communities, nutrient availability and soil aggregates in organic tomato production[J]. *Plant and Soil*, 2006, 282: 209–225.
- [61] Chu Q, Watanabe T, Shinano T, *et al.* The dynamic state of the ionome in roots, nodules, and shoots of soybean under different nitrogen status and at different growth stages[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2016, 179: 488–498.
- [62] Chu Q, Sha Z, Watanabe T, *et al.* Differential responses of soybean and sorghum growth, nitrogen uptake, and microbial metabolism in the rhizosphere to cattle manure application: A rhizobox study[J]. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 2016, 179: 488–498.
- [63] Carlos G, Itziar A. Phytoextraction: a cost-effective plant-based technology for the removal of metals from the environment[J]. *Bioresource Technology*, 2001, 77: 229–236.
- [64] Brown S L, Chaney R L, Angle J S, *et al.* Phytoremediation potential of *Thlaspi caerulescens* and Bladder Compion for zinc and cadmium contaminated soil[J]. *Journal of Environment Quality*, 1994, 23: 1151–1157.
- [65] Lombi E, Zhao F J, McGrath S P, *et al.* Physiological evidence for a high-affinity cadmium transporter highly expressed in a *Thlaspi caerulescens* ecotype[J]. *New Phytologist*, 2000, 149: 53–60.
- [66] Robinson B H, Chiarucci A, Brooks R R, *et al.* The nickel hyperaccumulator plant *Alyssum bertolonii* as a potential agent for phytoremediation and phytomining of nickel[J]. *Journal of Geochemical Exploration*, 1997, 59: 75–86.
- [67] Prasad M N V. Phytoremediation of metal-polluted ecosystems: Hype for commercialization[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2003, 50(5): 686–700.
- [68] Ma L Q, Komar K M. A fern that hyperaccumulates arsenic[J]. *Nature*, 2001, 409: 579.
- [69] 陈同斌, 韦朝阳, 黄泽春等. 砷超富集植物蜈蚣草及其对砷的富集特征[J]. *科学通报*, 2002, 47(3): 207–210.
- Chen T B, Wei C Y, Huang Z C, *et al.* Characteristics of arsenic detoxification in arsenic-hyperaccumulator *Pteris vittata* L.[J]. *Jouranal of Science*, 2002, 47(3): 207–210.
- [70] 薛生国, 陈英旭, 林琦, 等. 中国首次发现的锰超积累植物—商陆[J]. *生态学报*, 2003, 23(3): 935–937.
- Xue S G, Chen Y X, Lin Q, *et al.* *Phytolacca acinosa* Roxb. (Phytolaccaceae): A new manganese hyper accumulator plant from Southern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 935–937.
- [71] Gonneau C, Genevois N, Frérot H, *et al.* Variation of trace metal accumulation, major nutrient uptake and growth parameters and their correlations in 22 populations of *Nocca caerulescens*[J]. *Plant and Soil*, 2014, 384(1–2): 271–287.
- [72] Bonanno G. Trace element accumulation and distribution in the organs of *Phragmites australis* (common reed) and biomonitoring applications[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2011, 74(4): 1057–1064.
- [73] Chu Q, Watanabe T, Sha Z. Interactions between Cs, Sr and other nutrients and trace element accumulation in *Amaranthus* shoot in response to variety effect[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2015, 63: 2355–2363.
- [74] Waters B M. Moving magnesium in plant cells[J]. *New Phytologist*, 2011, 190: 510–513.
- [75] Zhao F J, McGrath S P. Biofortification and phytoremediation[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(3): 373–380.
- [76] Chao D Y, Silva A, Baxter I, *et al.* Genome-wide association studies identify heavy metal ATPase3 as the primary determinant of natural variation in leaf cadmium in *Arabidopsis thaliana*[J]. *PLoS Genetics*, 2012, 8(9): e1002923.
- [77] Baxter I, Hosmani P S, Rus A, *et al.* Root suberin forms an extracellular barrier that affects water relations and mineral nutrition in *Arabidopsis*[J]. *PLoS Genet*, 2009, 5(5): e1000492.
- [78] Gadd G M. Microbial influence on metal mobility and application for bioremediation[J]. *Geoderma*, 2004, 122(2/4): 109–119.
- [79] Christine F T, Guerinot M L. Molecular biology of cation transport in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1998, 49: 669–696.
- [80] Salt D E, Baxter I, Lahner B. Ionomics and the study of the plant ionome[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 709–733.
- [81] Baxter I, Ouzzani M, Orcun S, *et al.* Purdue ionomics information management system. An integrated functional genomics platform[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(2): 600–611.
- [82] Gong J M, Waner D A, Horie T, *et al.* Microarray-based rapid cloning of an ion accumulation deletion mutant in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Proceedings of National Academy of Science of USA*, 2004, 101(43): 15404–15409.
- [83] Du J, Zeng D, Wang B, *et al.* Environmental effects on mineral accumulation in rice grains and identification of ecological specific QTLs[J]. *Environmental Geochemistry and Health*, 2013, 35(2): 161–170.
- [84] Sankaran R, Huguet T, Grusak M. Identification of QTL affecting seed mineral concentrations and content in the model legume *Medicago truncatula*[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119(2): 241–253.