

不同磷效率小麦幼苗对铅胁迫的响应机制

孙齐状, 王龙, 马彦芳, 黄绍敏, 刘红恩, 高巍, 李畅, 张雯雯, 赵鹏

引用本文:

孙齐状, 王龙, 马彦芳, 黄绍敏, 刘红恩, 高巍, 李畅, 张雯雯, 赵鹏. 不同磷效率小麦幼苗对铅胁迫的响应机制[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(8): 1647-1659.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-1423>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

微塑料与铅复合污染对水稻幼苗根系生长和氧化应激的影响

刘玲, 洪婷婷, 胡倩男, 谢瑞丽, 周颖, 王玲, 汪承润

农业环境科学学报. 2021, 40(12): 2623-2633 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0523>

纳米硫对铅胁迫下油菜幼苗生长和铅积累的影响

原海燕, 刘清泉, 张永侠, 符佳豪, 王银杰, 孙玉明, 佟海英

农业环境科学学报. 2021, 40(3): 517-524 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0798>

铅胁迫对金丝草AsA-GSH循环及铅积累的影响

韩航, 陈顺钰, 赵雅曼, 侯晓龙, 蔡丽平, 刘爱琴, 周垂帆

农业环境科学学报. 2018, 37(4): 656-664 <https://doi.org/10.11654/jaes.2017-1523>

砷对小麦苗期生长的影响及降低砷毒性的措施

马瑞, 王海芳, 卢静, 吕溥, 李金惠

农业环境科学学报. 2022, 41(8): 1660-1670 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-1472>

磷灰石、石灰对Cd胁迫下黑麦草根形态及Cd吸收影响研究

杜志敏, 向凌云, 杜凯敏, 杨文玲, 王继雯, 雷高, 郭雪白, 郭亮, 周静, 巩涛, 陈国参, 甄静

农业环境科学学报. 2021, 40(1): 92-101 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0376>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

孙齐状, 王龙, 马彦芳, 等. 不同磷效率小麦幼苗对铅胁迫的响应机制[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(8): 1647-1659.

SUN Q Z, WANG L, MA Y F, et al. Lead stress response mechanisms of wheat seedlings with different phosphorus efficiencies[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(8): 1647-1659.

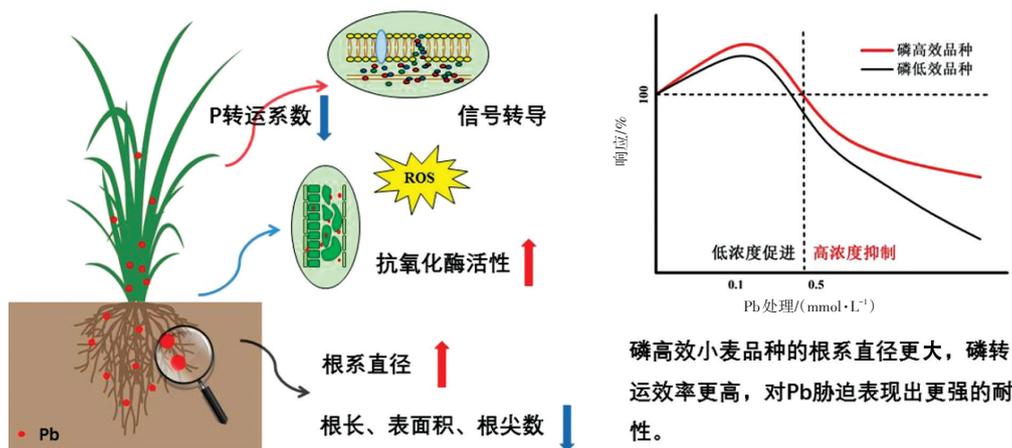


开放科学 OSID

不同磷效率小麦幼苗对铅胁迫的响应机制

孙齐状¹, 王龙^{1*}, 马彦芳³, 黄绍敏², 刘红恩¹, 高巍¹, 李畅¹, 张雯雯¹, 赵鹏^{1*}

(1. 河南农业大学资源与环境学院, 郑州 450000; 2. 河南省农业科学院植物营养与资源环境研究所, 郑州 450002; 3. 安阳市林木引种试验推广中心, 河南 安阳 455000)



摘要:为明确不同磷效率小麦品种对铅(Pb)胁迫的响应机制,以前期筛选的磷转运效率不同的小麦品种为材料,通过营养液培养法,综合分析了不同磷效率小麦品种在不同Pb处理(0、0.05、0.10、0.50、1.00、2.50、5.00 mmol·L⁻¹)下,根系形态、光合色素含量、Pb与磷的吸收和转运,以及抗氧化系统的相互关系。结果表明:<0.10 mmol·L⁻¹ Pb处理显著增加了小麦幼苗的生物量、根长、表面积、根尖数、光合色素以及可溶性蛋白含量($P<0.05$);≥0.50 mmol·L⁻¹ Pb处理显著降低了根长、表面积、根尖数、光合色素和可溶性蛋白含量,增加了根系直径、抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性、MDA含量。小麦地上部和根系的Pb含量均随着Pb浓度的升高而增加,其中,磷低效品种的根系Pb含量是磷高效品种的2.04倍,磷高效品种地上部Pb含量却是磷低效品种的2.48倍。相关性分析表明,根系和地上部Pb含量与根长、表面积、根尖数、根系可溶性蛋白和细胞膜透性均呈极显著负相关($P<0.01$),与根系直径和根系抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性均呈极显著正相关,说明Pb胁迫下不同磷效率小麦通过降低根长、表面积、根尖数等减少了对Pb的吸收和转运,同时通过增加根系直径及抗氧化酶活性来抵御外界Pb的胁迫。另外,磷低效品种根系对Pb吸收量大,但转运量小;而磷高效品种对Pb吸收量少,但转运量大。与磷低效品种相比,磷高效品种根系直径更大,磷转运效率更高,对Pb胁迫表现出更强的耐性。

关键词:磷效率;小麦;Pb;根系直径;抗氧化酶

中图分类号:X173;S512.1

文献标志码:A

文章编号:1672-2043(2022)08-1647-13

doi:10.11654/jaes.2021-1423

收稿日期:2021-11-29 录用日期:2022-04-28

作者简介:孙齐状(1997—),男,河南濮阳人,硕士研究生,从事养分资源高效利用研究。E-mail:1050388573@qq.com

*通信作者:王龙 E-mail:hndwanglong@163.com; 赵鹏 E-mail:zhpddy@163.com

基金项目:国家自然科学基金项目(42007103);河南省科技攻关项目(222102110048);河南省研究生教育改革与质量提升工程项目(HNYJS2020KC17);河南农业大学科技创新基金项目(KJCX2020A18);河南省大学生创新创业训练计划(202110466029)

Project supported: The National Natural Science Foundation of China (42007103); The Key Science and Technology Program of Henan Province, China (222102110048); The Project of Graduate Education Reform and Quality Improvement of Henan Province (HNYJS2020KC17); The Science and Technology Fund of Henan Agricultural University (KJCX2020A18); Innovation and Entrepreneurship Training for University Students (202110466029)

Lead stress response mechanisms of wheat seedlings with different phosphorus efficiencies

SUN Qizhuang¹, WANG Long^{1*}, MA Yanfang³, HUANG Shaomin², LIU Hongen¹, GAO Wei¹, LI Chang¹, ZHANG Wenwen¹, ZHAO Peng^{1*}

(1. College of Resources and Environment, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450000, China; 2. Institute of Plant Nutrient and Environmental Resources, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; 3. Forestry Seed Introduction and Promotion Centre of Anyang, Anyang 455000, China)

Abstract: To clarify the response mechanisms of wheat varieties with different phosphorus efficiencies to lead (Pb) stress, the study comprehensively analyzed root morphology, photosynthetic pigment contents, Pb and P uptake and translocation, and the interrelationship of wheat seedling antioxidant systems with different phosphorus efficiencies under Pb treatment (0, 0.05, 0.10, 0.50, 1.00, 2.50 mmol·L⁻¹, and 5.00 mmol·L⁻¹) using the solution incubation method. The results show that the biomass, root length, root surface area, number of root tips, photosynthetic pigment contents, and soluble protein contents of wheat seedlings with different phosphorus efficiencies significantly increased at low Pb concentrations (<0.10 mmol·L⁻¹). At high Pb concentrations (≥0.50 mmol·L⁻¹), the root length, root surface area, number of root tips, photosynthetic pigment contents, and soluble protein contents dramatically decreased, whereas the root diameter, antioxidant (SOD, POD, and CAT) activity, and MDA content were significantly increased compared to the control. The Pb content in the wheat shoots and roots significantly increased as Pb concentration increased, and the Pb content of roots in the wheat varieties with low phosphorus efficiency levels was 2.04 times higher than that of the highly phosphorus-efficient wheat varieties. In contrast, the shoots in the highly phosphorus-efficient wheat varieties was 2.48 times higher than that of less phosphorus-efficient varieties. Correlation analysis indicates that the Pb content in roots and shoots was significantly negatively correlated ($P<0.01$) with root length, root surface area, number of root tips, root soluble protein, and cell membrane permeability, and was significantly positively correlated ($P<0.01$) with root diameter and antioxidant activity (SOD, POD, and CAT), indicating that wheat reduces the uptake and translocation of Pb by reducing root length, root surface area, and number of root tips, as well as increasing root diameter and antioxidant enzyme activity. In addition, the roots of the less phosphorus-efficient varieties showed high uptake but low translocation of Pb, while highly phosphorus-efficient varieties had low uptake but high translocation rates of Pb. Compared to the less phosphorus-efficient varieties, the roots of the highly phosphorus-efficient varieties were thicker in diameter, had higher Pb transport efficiency, and were more tolerant of Pb stress.

Keywords: phosphorus efficiency; wheat; lead; root diameter; antioxidase

随着我国工业化和城镇化进程的快速发展,大量污染物被排放到土壤中,导致土壤污染日益严重。据《全国土壤污染状况调查公报》显示,我国土壤污染总超标率为16.1%,其中以无机(重金属)污染类型为主^[1]。在众多重金属污染物中,铅(Pb)以其毒性强、污染广等特点,已成为我国土壤主要重金属污染元素之一^[2]。Pb进入人体后,会对人体的大脑、肝脏和肾脏等器官产生不良影响,引起婴幼儿注意力不集中、记忆力减退和体格生长缓慢等病症^[3-4]。因此,Pb污染已对我国农业的绿色发展和居民的生命健康构成了严峻威胁。

研究表明,施用含磷(P)物质是修复和治理土壤Pb污染经济有效的方法,这主要是由于磷酸盐与Pb容易形成沉淀,使Pb的移动性显著降低。该方法具有施工灵活、操作简单等优点,能够实现边生产边修复^[5]。CHEN等^[6]通过10 a的长期定位试验表明,施用磷肥能显著降低小麦籽粒Zn、Cu、Pb、Ni的含量和积累量,却会增加Cd和As超标的风险。赵庆圆等^[7]的研究表明,过磷酸钙可以促进Pb向活性低的残渣态转化。FANG等^[8]的研究表明,磷矿石尾矿、三重过磷

酸钙及其组合都能有效固定Pb,降低土壤Pb的迁移。然而,磷很容易被土壤胶体固定,从而导致磷的利用效率降低^[9]。为解决土壤缺磷问题,筛选和培育磷高效作物品种是目前解决植物需磷和土壤供磷不足这一矛盾的重要途径^[10]。截至目前,已有许多磷高效植物种质资源被相继报道,如水稻^[11]、小麦^[12]、大豆^[13]、花生^[14]和油菜^[15]等。目前有关不同磷效率作物品种的研究主要围绕磷高效利用的形态特征、生理特性和分子机制等展开,而对作物对Pb的吸收、转运特性以及耐受性和解毒机制还缺乏系统研究。

Pb是植物生长的非必需微量元素,当Pb累积量超过一定限度时就会对植物产生毒害作用^[16]。为抵御Pb胁迫,植物已进化出多种保护系统(包括酶促系统和非酶促系统)来清除活性氧自由基(ROS)所带来的氧化损伤^[17],如酶促系统的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等,以及非酶促系统的脯氨酸、抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)、酚类化合物等^[18],这些保护系统在氧化应激条件下对维持植物正常生长发育起重要作用。小麦是我国重要的粮食作物,在保障国家粮食安全和社会

经济发展中具有重要地位^[19],但小麦具有较强的Pb富集特性^[20]。因此,本研究以前期筛选的不同磷效率小麦品种为材料,采用水培试验,对Pb处理下的不同磷效率小麦幼苗Pb吸收和转运特性、根系形态、抗氧化系统进行综合分析,以明确不同磷效率小麦品种对Pb胁迫的响应机制。研究结果对加快推进我国农业绿色可持续发展具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料

所选用的小麦品种由河南省农业科学院植物营养与资源环境研究所提供,其中偃高21(YG21)为磷高效转运的小麦品种,郑品麦8号(ZP8)为普通品种,西农979(XN979)为磷低效转运品种。

1.2 试验设计

挑选圆润饱满的小麦种子,先用5%次氯酸钠溶液消毒15 min,再用去离子水反复冲洗后浸泡12 h。将种子在育苗盘网格上均匀铺开,添加适量去离子水后,在28℃的恒温培养箱中黑暗催芽48 h。发芽后的种子放入人工气候室进行光照培养7 d,每隔12 h更换一次去离子水,以防止发霉腐烂。待幼苗长至二叶一心时,挑选长势一致的健壮幼苗,用海绵固定,将其移栽到含有营养液[4.0 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂·4H₂O、6.0 mmol·L⁻¹ KNO₃、1 mmol·L⁻¹ Na₂HPO₄、2.0 mmol·L⁻¹ MgSO₄·7H₂O、100 μmol·L⁻¹ EDTA-Fe、46.2 μmol·L⁻¹ H₃BO₃、9.1 μmol·L⁻¹ MnCl₂·4H₂O、0.3 μmol·L⁻¹ CuSO₄·5H₂O、0.8 μmol·L⁻¹ ZnSO₄·7H₂O和0.2 μmol·L⁻¹ (NH₄)₂MoO₄·2H₂O]的2 L塑料水培盆(长22 cm×宽14 cm×高7 cm)中进行不同浓度的Pb处理^[21]。3个不同的磷效率小麦品种均设置7个Pb浓度,包括0(CK)、0.05、0.10、0.50、1.00、2.50、5.00 mmol·L⁻¹,Pb以PbCl₂形式添加,其他元素与全营养液相同。用1 mol·L⁻¹ HCl和1 mol·L⁻¹ NaOH调节溶液的pH为6,每个处理重复3次。人工气候室条件如下:空气相对湿度保持在70%,温度25℃,每天光照14 h,光强为400 μmol·m⁻²·s⁻¹。从各处理加入后开始计时,每隔3 d更换一次营养液,培养14 d后收样,进行形态指标和生理指标的测定。

1.3 试验方法

1.3.1 生物量测定

处理14 d后收获部分小麦幼苗,将样品分为两部分。一部分样品将根部浸入交换液(0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂和2 mmol·L⁻¹ 吗啉乙磺酸)中浸泡30 min^[22],然

后用去离子水冲洗3~4次,将根系和地上部进行分离,分别装入信封放入烘箱,在110℃下杀青15 min,75℃下烘干至恒质量,用质量法测定植物的干质量。另一部分样品采用相同的处理方式清洗后,将根系和地上部分分开,保存于-80℃超低温冰箱,用于抗氧化酶活性等生理指标的测定。

1.3.2 磷和Pb含量测定

将烘干至恒质量后的根系和地上部样品分别进行粉碎和混匀,用于磷和Pb含量的测定。

磷含量测定时植物的消解方法参考鲍士旦^[23]的方法。准确称取0.20 g样品放于100 mL消解管中,加浓硫酸2 mL于马弗炉中消解,待消解管冷却后,用去离子水定容至100 mL,过滤后为待测液,采用磷钼蓝比色法测定磷元素的含量。

Pb含量测定时植物的消解方法参照王龙等^[24]的方法。准确称取0.2 g样品放入聚四氟乙烯消解管,加7 mL浓硝酸放置12 h后用石墨消解仪进行消解,具体消解过程如下:在110℃下先加热2.5 h,随后将消解管拿出,冷却至室温后加入2 mL H₂O₂(30%)再继续加热消解1.5 h,最后在190℃下赶酸至管内液体约为1 mL左右,冷却至室温后将消化液转移到容量瓶,定容过滤后用原子吸收光谱仪(PinAAcle 900T,美国)测定Pb含量。以国家标准物质(小麦粉标样,GBW08513)进行质量控制,误差范围在±5%。

1.3.3 生理指标测定

取保存于-80℃超低温冰箱的小麦叶片和根系,按照相应试剂盒(南京建成生物工程研究所生产)的说明进行严格操作,分别测定SOD、POD和CAT的活性及可溶性蛋白、MDA的含量^[25]。按照王学奎^[26]的方法进行细胞膜透性的测定,具体过程如下:分别称取Pb处理14 d后新鲜小麦叶片和根系各0.20 g,将其置于装有20 mL去离子水的加盖PVP小瓶中,在25℃下振荡(200 r·min⁻¹)24 h后测定瓶中液体的电导率(L₁),随后在120℃下高压灭菌30 min,并在25℃下平衡后再次测量其电导率(L₂),将细胞膜相对透性定义为L₁/L₂。叶绿素和类胡萝卜素含量采用乙醇丙酮法测定^[27]。

1.3.4 根系形态

取Pb处理14 d的新鲜小麦幼苗6株,用吸水纸吸干根系表面水分,用EPSON全自动扫描仪对根系样品进行扫描并获取数字化图像,随后用WINRHIZO分析系统(Regent公司,加拿大)解析图像,获得小麦幼苗的根长、表面积、平均直径和根尖数等形态参数^[28]。

1.4 数据分析

Pb转运系数=植株地上部Pb含量($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)/植株根系Pb含量($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)

磷转运系数=植株地上部磷含量($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)/植株根系磷含量($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)

用Excel 2010 进行数据处理,用DPS软件进行双因素方差分析(Two-way ANOVA),并用最小显著差异法(LSD)对每一品种不同处理间的效应进行多重比较,相关性分析采用Pearson相关系数,用Origin 2017制图。图表中数据为平均值 \pm 标准差,同时采用字母标注法表示显著差异($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗地上部干质量及光合色素含量的影响

地上部干质量和光合色素含量能直观反映出小麦幼苗的生长状况。由图1a可知,不同磷效率小麦品种幼苗随Pb浓度的升高逐渐出现萎蔫、卷曲、发黄和株高变矮等现象。随Pb浓度的升高,不同磷效率小麦品种幼苗地上部干质量呈先升高后降低趋势(图1b),在Pb浓度为 $0.05\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到最大值,较CK增幅分别为5.53%(YG21)、11.94%(ZP8)和6.53%(XN979),在高Pb浓度($\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)下地上部干质量显著降低($P<0.05$),YG21的平均降幅最小,为31.3%,XN979的平均降幅最大,为47.2%。品种和Pb处理对地上部干质量的影响均呈极显著水平($P<0.01$),且Pb处理对其影响更大。该结果说明在相同Pb处理下,YG21的干物质积累量更多,对Pb的耐性更强。不同磷效率小麦品种叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素和叶绿体色素的含量与地上部干质量具有相同的变化趋势,即低Pb浓度($<0.10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)对光合色素的合成有促进作用,高Pb浓度($\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)抑制了光合色素的合成。在相同Pb浓度处理下,叶绿素a和类胡萝卜素在品种间差异显著,不同Pb处理下YG21的含量平均值分别是XN979的1.27倍和1.26倍,而叶绿素b和叶绿体色素含量在品种间差异不显著($P>0.05$)。

2.2 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗根系干质量及根系形态特征的影响

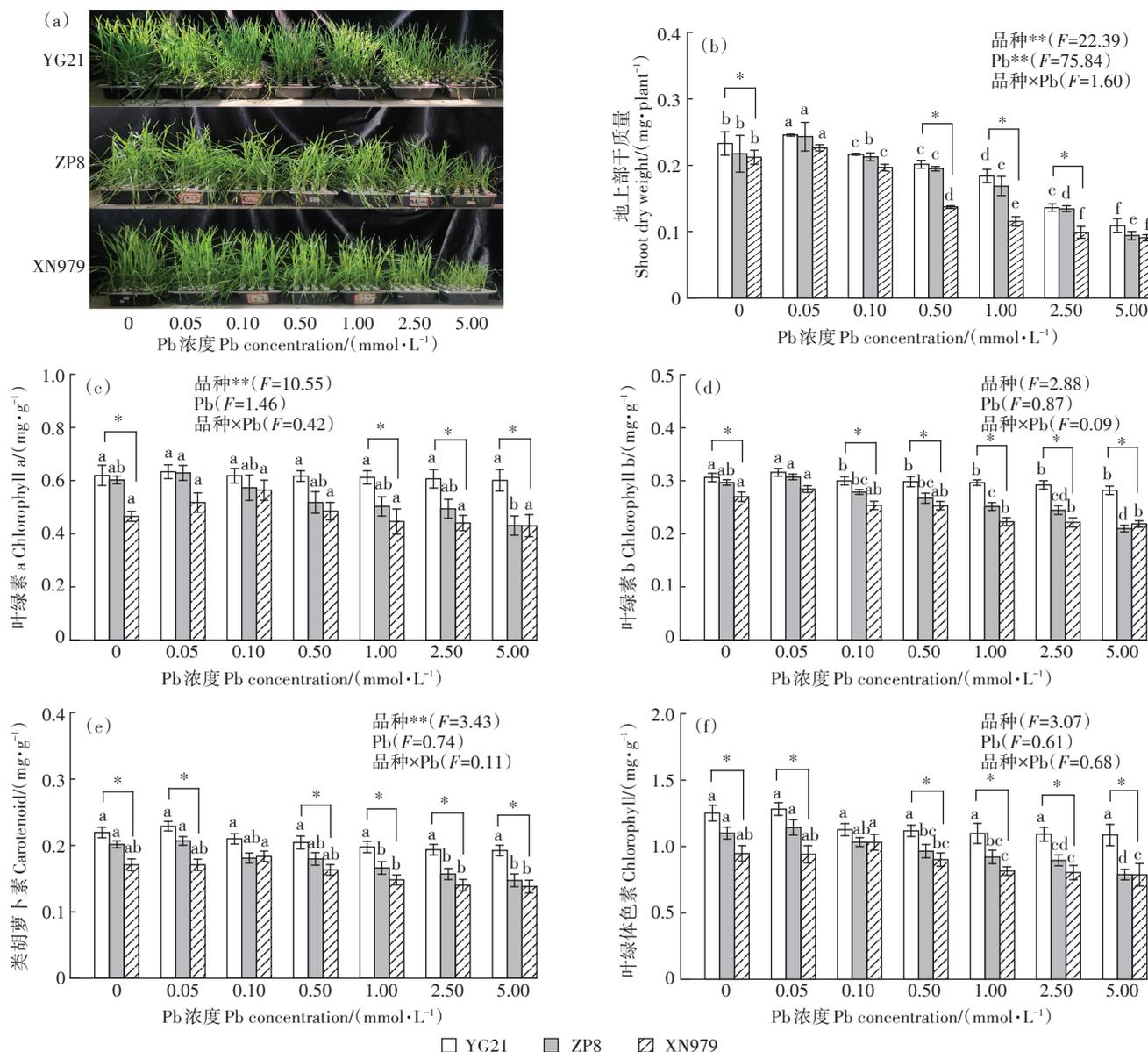
由图2可知,随着Pb浓度的增加,不同磷效率小麦品种幼苗根系干质量、根长、表面积和根尖数均呈先升高后降低趋势,在Pb浓度为 $0.05\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达最大。与CK相比,当Pb浓度 $\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,不同

磷效率小麦品种根系干质量、根长、表面积和根尖数均显著降低($P<0.05$),不同Pb处理下其平均降幅分别为29.43%、49.51%、34.26%和24.56%。双因素方差分析表明,品种和Pb处理对根系干质量、根长、表面积和根尖数均具有显著影响($P<0.05$),且Pb处理的效应较强。比较不同磷效率品种发现,不同Pb处理下YG21的平均根长和表面积最大(分别为 $1\ 072\text{ cm}$ 和 98.2 cm^2),XN979品种的最小(分别为 982 cm 、 80.9 cm^2);而根尖数恰好相反,YG21的最小(1 471),XN979品种的最大(1 856)。与上述指标不同,根系直径随Pb浓度增加而逐渐加大(图2f),尤其在高Pb浓度($\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)时显著增加($P<0.05$),不同Pb处理下YG21的平均增幅为24.3%,显著高于ZP8(22.4%)和XN979(19.4%)。

2.3 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗Pb、磷含量的影响

不同磷效率小麦品种幼苗地上部和根系的Pb、磷含量及其转运系数如图3所示,随着Pb浓度的升高,不同磷效率小麦品种地上部和根系的Pb含量均呈显著增加趋势($P<0.05$),且不同Pb处理下平均根系Pb含量显著高于地上部,分别是地上部的7.7(YG21)、15.2倍(ZP8)和38.8倍(XN979)。双因素方差分析表明,品种和Pb处理及其交互作用均对根系(除交互作用)和地上部Pb含量具有极显著影响($P<0.01$),且Pb处理的效应更大。不同Pb处理下XN979的根系平均Pb含量是YG21的2.04倍,YG21地上部平均Pb含量是XN979的2.48倍。从Pb转运系数可知(图3e),随着Pb浓度的升高,Pb转运系数呈升高-降低-升高趋势,YG21和ZP8的Pb转运系数在Pb浓度 $<0.10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时逐渐升高,而XN979在Pb浓度为 $\leq 0.05\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时逐渐升高,且不同Pb处理下YG21的平均Pb转运系数是XN979的3.58倍。该结果说明XN979对Pb吸收量多(根系含量高),但转运量少(转运系数小),而YG21对Pb吸收量相对较少,但转运量相对较多。

同样地,Pb胁迫也会影响不同磷效率小麦品种对磷的吸收和转运。从图3b可知,随着Pb浓度升高,不同磷效率小麦地上部磷含量均呈先快速降低后逐渐降低趋势,当Pb浓度 $\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时地上部磷含量显著降低($P<0.05$),与CK相比,其平均降幅为38.58%~53.29%。与地上部不同,不同磷效率小麦幼苗根系磷含量随Pb浓度升高呈先升高后降低的趋势(图3d),在Pb浓度为 $0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时有最大值。双因素方差分析表明,品种和Pb处理对根系和地上部



*代表差异显著($P < 0.05$);**代表差异极显著($P < 0.01$)。柱上小写字母表示不同Pb处理间的差异显著($P < 0.05$)。下同

* represents significant differences at $P < 0.05$; ** represents extremely significant differences at $P < 0.01$. Different letters on the bars indicate significant differences among different Pb treatments ($P < 0.05, n=3$). The same below

图1 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗地上部干质量及光合色素含量的影响

Figure 1 Effects of different Pb treatments on shoot dry weight and photosynthetic pigment concentration of wheat seedlings with different phosphorus efficiencies

磷含量均具有极显著影响($P < 0.01$)。不同磷效率小麦磷转运系数随Pb浓度升高均表现为先快速降低后略有升高的趋势(图3f),在品种及Pb处理间均有极显著差异($P < 0.01$)。不同Pb处理下XN979根系平均磷含量显著高于YG21,地上部平均磷含量却显著低于YG21品种,导致其磷平均转运系数(0.49)显著低于YG21(0.93)。该结果说明Pb胁迫($\geq 0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)对小麦幼苗根系磷的吸收和转运均产生抑制作

用,并且YG21对磷吸收量少,转运量大,而XN979对磷吸收量多,转运量少。

2.4 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗根系和地上部MDA含量和细胞膜相对透性的影响

由图4可知,不同磷效率小麦品种幼苗叶片和根系的MDA含量随Pb浓度的升高均呈先降低后升高趋势,在Pb浓度为 $0.10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时含量最低;当Pb浓度 $\geq 0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,根系和叶片的MDA含量显著

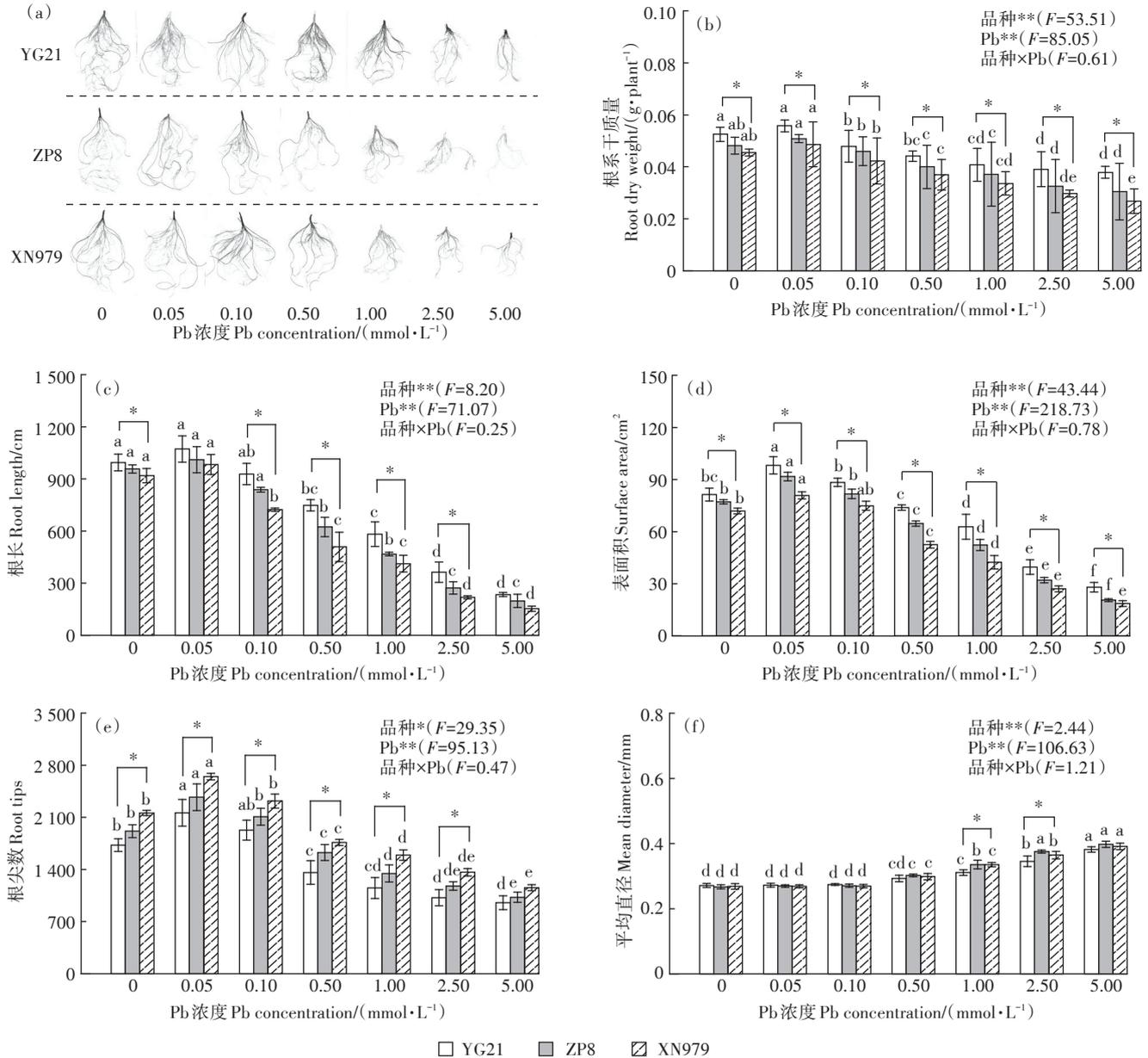


图2 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗根系干质量及根系形态的影响

Figure 2 Effects of different Pb treatments on root dry weight and root morphology of wheat seedlings with different phosphorus efficiencies

高于CK ($P < 0.05$)。不同Pb处理下XN979叶片和根系的平均MDA含量最高,分别为5.42、14.2 $\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$, YG21叶片和根系的平均MDA含量最小,分别为3.32、9.34 $\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1}$ 。双因素方差分析表明,品种和Pb处理均对叶片和根系的MDA含量有极显著影响 ($P < 0.01$),品种的效应更大。

随着Pb浓度升高,细胞膜相对透性呈先升高后降低趋势,在Pb浓度为0.10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,叶片和根系的细胞膜相对透性最大,当Pb浓度 $> 0.10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,由于细胞膜褶皱收缩,电解质、可溶性有机物等内

溶物的浓度升高,细胞膜的透过性逐渐降低^[29]。不同Pb处理下YG21叶片和根系的平均细胞膜相对透性分别是XN979的1.01倍和1.03倍。品种和Pb处理对根系的细胞膜相对透性有显著影响 ($P < 0.05$),对叶片细胞膜相对透性无显著差异。

2.5 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗根系和叶片抗氧化酶活性及可溶性蛋白含量的影响

随着Pb浓度的升高,不同磷效率小麦幼苗地上部和根系的SOD、POD、CAT活性均逐渐升高(图5),且不同Pb处理下根系SOD、POD和CAT平均活性分

特别是地上部的2.84、1.81倍和1.44倍。与CK相比,在低Pb浓度($<0.10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)下,根系和叶片的SOD、POD、CAT活性差异不显著($P>0.05$),在高Pb浓度($\geq 0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)下,其活性与CK相比显著增加($P<0.05$)。不同Pb处理下YG21根系的SOD、POD、CAT平均活性分别是叶片的4.08、2.19倍和1.74倍,XN979根系的SOD、POD、CAT活性分别是叶片的2.21、1.57倍、1.35倍。品种和Pb处理对地上部和根系

的SOD、POD、CAT活性均具有极显著影响($P<0.01$),且品种效应的影响更大。比较不同磷效率品种发现XN979的SOD、POD、CAT活性均最大,YG21的最小,说明XN979对Pb胁迫较为敏感,YG21对Pb胁迫的耐性较强。

随Pb浓度的升高,不同磷效率小麦品种地上部和根系的可溶性蛋白含量均表现为先升高后降低的趋势,当Pb浓度为 $0.10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,其含量最高。不

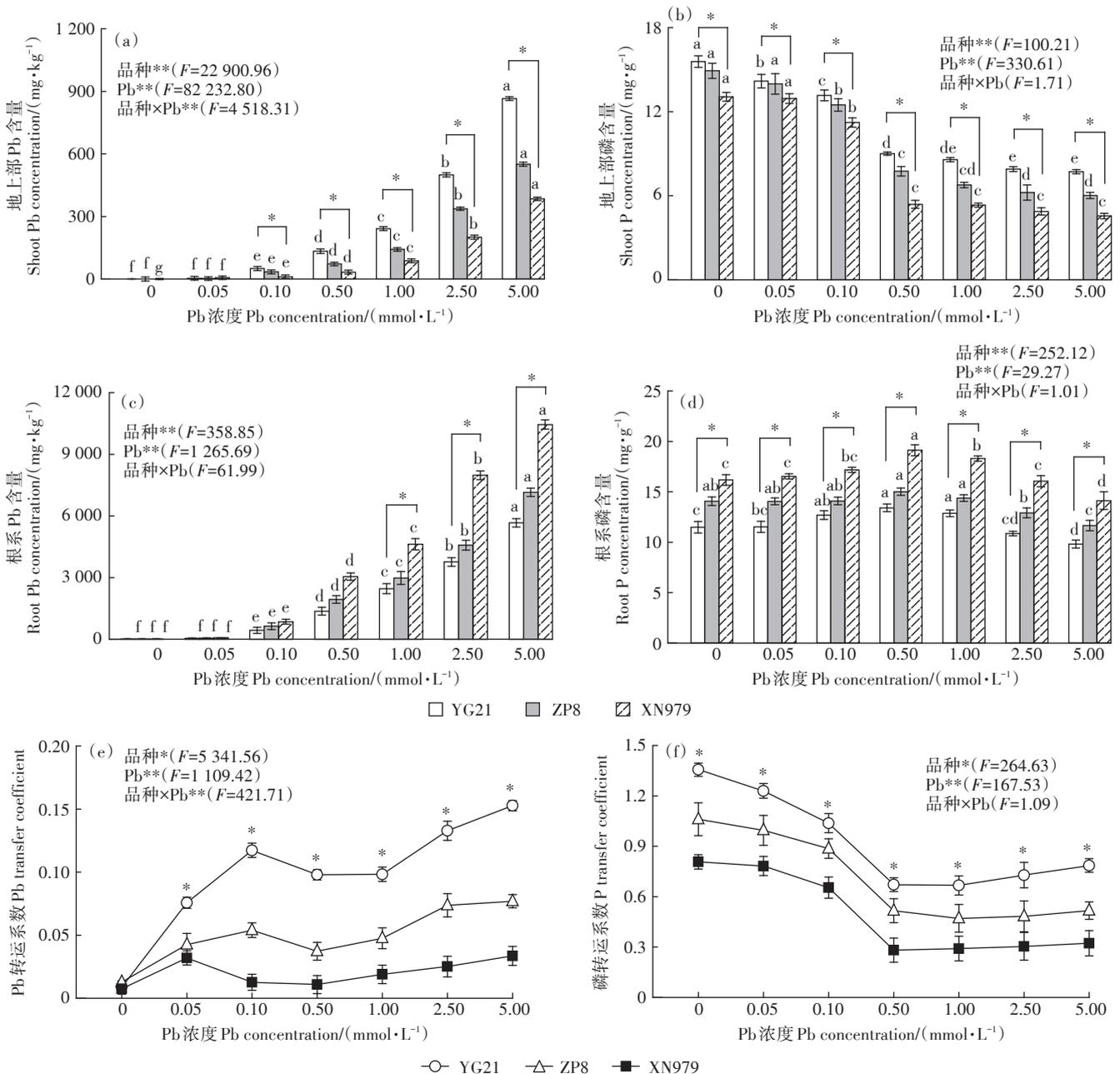


图3 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗Pb和磷含量及其转运系数的影响

Figure 3 Effects of different Pb treatments on the Pb and P content and its transport coefficients of wheat seedlings with different phosphorus efficiencies

同Pb处理下,不同磷效率小麦地上部的可溶性蛋白平均含量是根系的2.07倍,品种和Pb处理对地上部和根系的可溶性蛋白含量均有极显著影响($P<0.01$)。比较不同磷效率品种发现,不同Pb处理下,YG21地上部和根系的平均可溶性蛋白含量分别是XN979的1.23倍和1.10倍。该结果也说明YG21对Pb胁迫具有更强的耐性。

2.6 相关性分析

由上述分析可知,低浓度Pb处理($<0.10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)尚未对小麦产生胁迫甚至有促进作用,只在高Pb浓度($\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)时对小麦产生胁迫作用,因此,在进行相关性分析时,均采用Pb浓度 $\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时的各指标平均值进行分析,结果见图6。从根系各指标的相关性可知,根系Pb含量与地上部Pb含量为显著正相关($r=0.69, P<0.05$),且根系和地上部Pb含量与根系直径均为极显著正相关($r=0.85, 0.94, P<0.01$),与根长、表面积和根尖数均为极显著负相关($P<0.01$),说明Pb胁迫通过增加根系直径,降低根长、表面积、根尖数等,从而显著降低Pb的吸收和转运。地上部磷含量与根长、表面积和根尖数均呈极显

著正相关($r=0.93, 0.88, 0.78, P<0.01$),与根系直径呈极显著负相关($r=-0.75, P<0.01$),说明Pb胁迫对磷素吸收和转运具有显著的抑制作用。根系直径与根系的SOD、POD、CAT活性和MDA含量呈极显著正相关($P<0.01$),与根系可溶性蛋白及细胞膜透性为极显著负相关,说明根系直径增加有助于提高抗氧化酶的活性,同时降低小麦体内的可溶性蛋白含量及细胞膜的相对透性。从图6b可知,地上部的磷含量与叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、可溶性蛋白及细胞膜透性均呈极显著正相关($P<0.01$),却与叶片的SOD、POD、CAT活性和MDA含量呈极显著负相关($P<0.01$),说明Pb胁迫下,地上部磷含量的降低导致细胞可溶性蛋白含量及细胞膜的相对透性降低。根系Pb含量与根系磷含量无相关性($r=-0.17, P>0.05$),却与地上部的磷含量呈极显著负相关($r=-0.84, P<0.01$),说明Pb胁迫并未影响小麦根系对磷的吸收,却对磷转运有显著影响。地上部Pb含量与根系磷含量呈显著负相关($r=-0.66, P<0.05$),与地上部的磷没有相关性($r=-0.56, P>0.05$),说明根系磷含量的增加有助于降低Pb向地上部的转运,且增加磷的转运并不能增加Pb的转运。

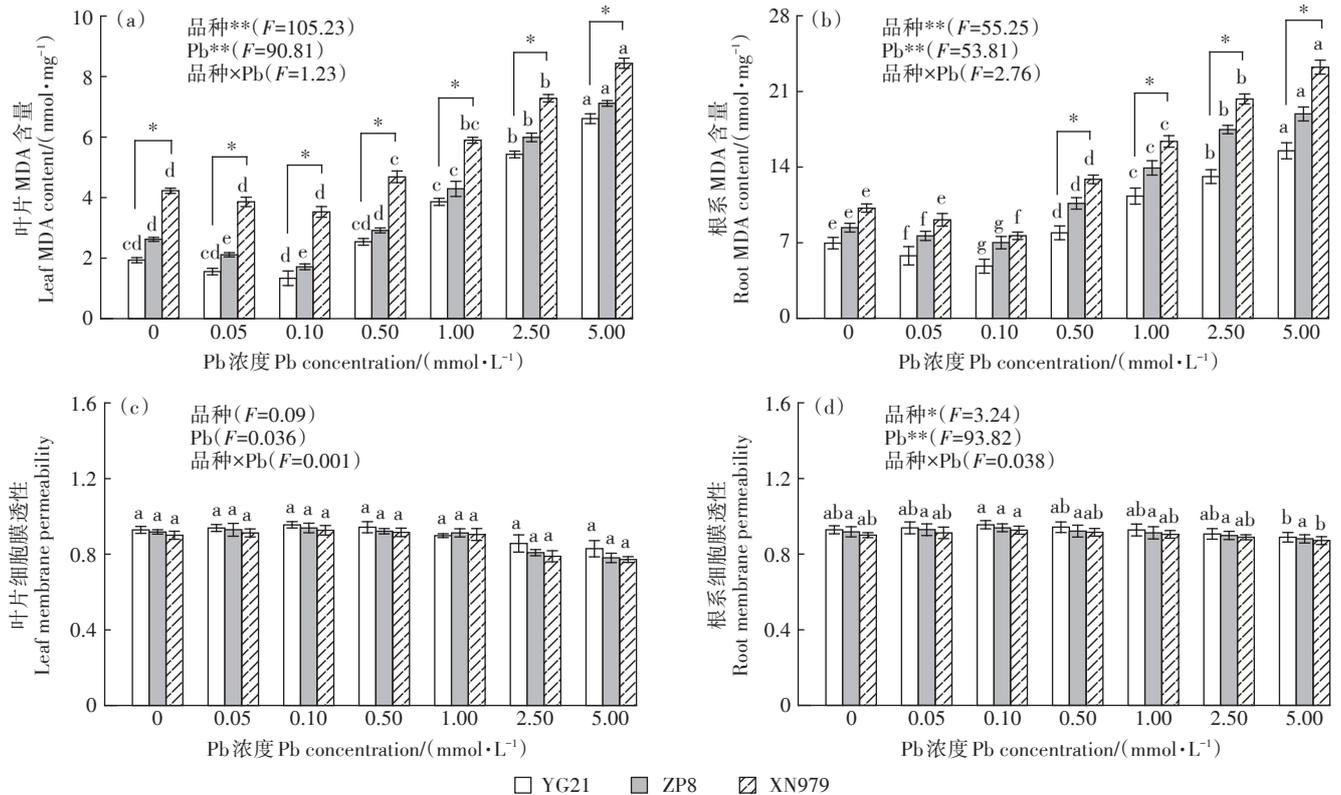


图4 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗根系和地上部MDA含量及细胞膜相对透性的影响

Figure 4 Effects of different Pb treatments on MDA concentration and relative permeability of cell membrane in roots and shoots of wheat seedlings with different phosphorus efficiencies

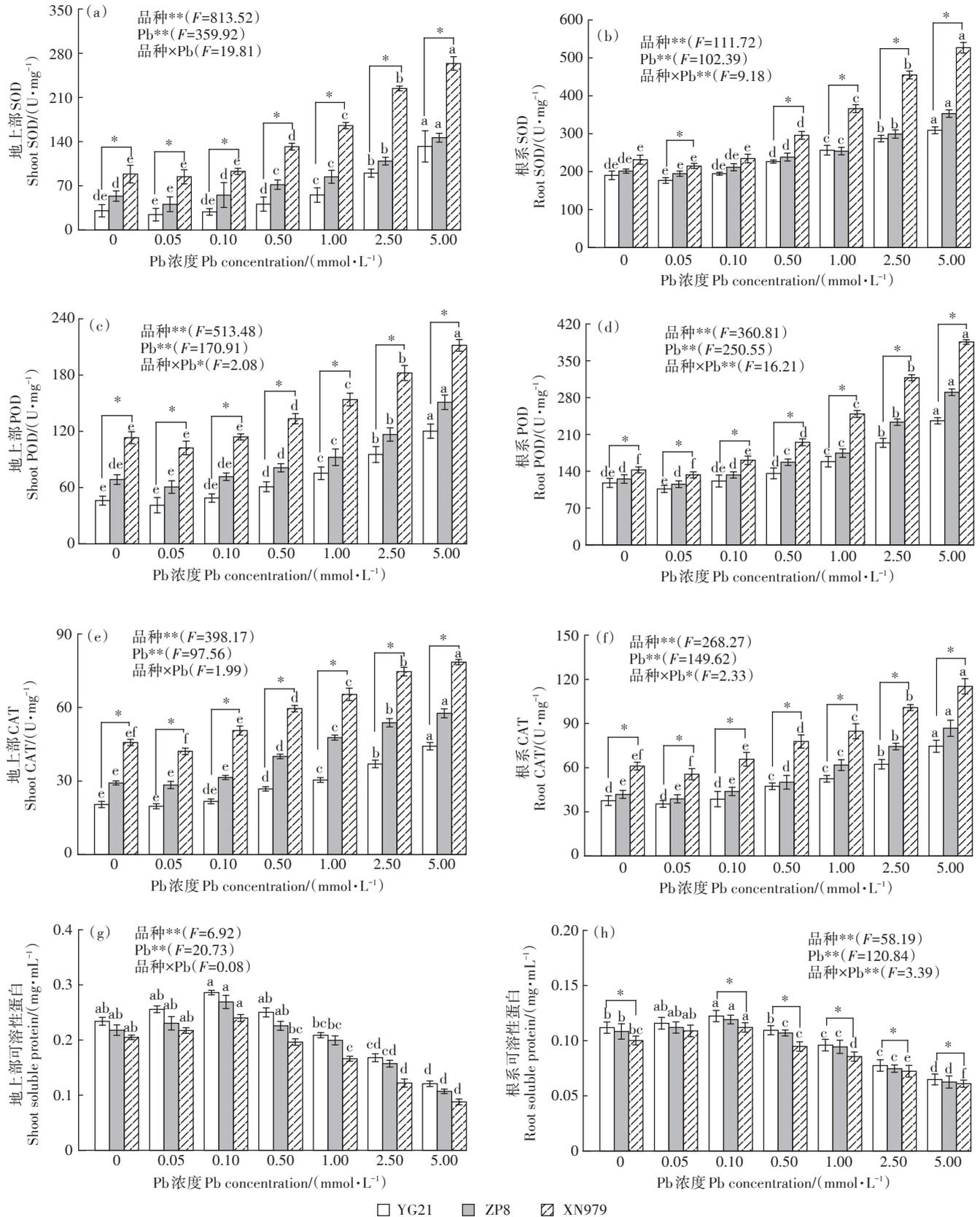


图5 Pb处理对不同磷效率小麦幼苗根系和叶片的SOD、POD和CAT活性及可溶性蛋白含量的影响

Figure 5 Effects of different Pb treatments on SOD、POD、CAT activities and soluble protein contents in roots and shoots of wheat seedlings with different phosphorus efficiencies

内的重金属相对浓度就越低;高Pb浓度($\geq 0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)时,Pb在植物体内大量累积,使不同磷效率小麦的生长受到抑制(植株矮小、根长变短和叶片卷曲发黄等)。这种低促高抑现象与他人对Cd、Cu、Zn等重金属的研究结果相一致^[31-33]。与磷低效转运品种(XN979)相比,磷高效小麦品种(YG21)具有较高的生物量、根长、表面积以及光合色素含量,说明磷高效品种对Pb胁迫具有更强的耐性。

根系是植物吸收养分和水分的主要器官,在响应环境变化方面具有高度可塑性^[34]。研究表明,植物可通过减少根表面积、根尖数量和总根长,降低根表面的活性位点,从而减少对重金属的吸收^[35]。具有较小根表面积和体积的植物的地上部重金属含量更低,且其转运效率也更低^[36]。本研究表明,高Pb浓度($\geq 0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)下,不同磷效率小麦的根系干质量、根长、表面积、根尖数均显著降低(图2),且根系和地上部Pb含量与根长、表面积、根尖数呈极显著负相关(图6),说明Pb胁迫下小麦通过降低根长、减少表面积和根尖数等根系形态的变化降低根系对Pb的吸收和转运,这与前人研究结果一致^[30]。然而,值得注意的是,根系直径却随Pb浓度的增加在逐渐增大(图2f),且根系直径与根长、表面积、根尖数均呈极显著负相关(图6)。植物根系对Pb的吸收主要通过质外体途径^[37],皮层组织是阻挡Pb在根系横向运输的主要组织,其细胞壁可以固定Pb并减少其向木质部和韧皮部的运输^[16]。该结果说明,根系直径的加粗以及根系皮层木质化程度加深可能是植物响应外界胁迫的一种策略,通过加速木质化程度来增强细胞壁对重金属离子的固定,从而降低其进入原生质体的量,减轻重金属的毒害作用。比较不同的磷效率小麦品种发现,磷高效小麦品种(YG21)的根系直径显著高于磷低效品种(XN979),说明YG21对Pb的耐受性更强。

3.2 通过增加抗氧化酶活性抵御Pb胁迫

丙二醛(MDA)含量是表征细胞膜脂质过氧化程度的重要指标^[38]。本研究结果表明,随着Pb浓度的升高,不同磷效率小麦幼苗根系和叶片的MDA含量均呈先降低后升高的趋势,在Pb浓度为 $0.10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,MDA含量最低,当Pb浓度 $\geq 0.50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,根系和叶片的MDA含量显著高于CK($P < 0.05$),说明高Pb浓度下小麦受到了胁迫作用,细胞中发生了严重的细胞膜脂质过氧化。Pb胁迫能够诱导植物产生大量的ROS,其在细胞中积累会破坏细胞膜结构并干扰细胞正常的代谢过程^[39]。研究表明,SOD是清除

ROS的第一道防线,可歧化 $\text{O}_2 \cdot$ 生成 H_2O_2 和 O_2 ;CAT、POD共同作用将 H_2O_2 和过氧化物转化为 H_2O 与 O_2 ,维持植物体内较低浓度的 H_2O_2 ,减轻或解除质膜过氧化作用对细胞膜的损伤^[16,26-28]。可溶性蛋白作为植物细胞内重要的渗透调节物质,通过对外界刺激的识别、信号传递、基因表达和代谢调节等一系列过程激发植物自身的防御机制,清除体内过多的ROS,缓解环境胁迫对植物的毒害作用^[39]。本研究结果表明,随着Pb胁迫浓度的升高,不同磷效率小麦品种根系和地上部的抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性均逐渐升高,而根系和叶片的可溶性蛋白含量均逐渐降低。双因素方差分析结果表明,品种间的效应对抗氧化酶活性的影响起主要作用,而可溶性蛋白含量更易受外界Pb胁迫的影响(图4)。相关性分析表明,根系和地上部Pb含量、MDA含量与抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性以及根系直径均呈极显著正相关($P < 0.01$),与可溶性蛋白含量呈显著负相关($P < 0.05$)。该结果说明,抗氧化酶系统在缓解植物体内Pb毒害中发挥重要作用。比较不同磷效率小麦品种的抗氧化酶活性发现,磷低效小麦品种的抗氧化酶活性较高,对Pb较为敏感,这可能是由于在相同的Pb处理下,磷低效小麦品种的ROS较高,植物必然会产生更多的抗氧化酶以清除过多的ROS。

3.3 通过降低磷素转运抵御Pb胁迫

磷是植物生长发育所必需的三大营养元素之一,在物质循环、能量代谢和抵御逆境胁迫方面发挥着重要作用^[13]。本研究结果表明,地上部的Pb含量与根系磷含量呈显著负相关($r = -0.66, P < 0.05$),地上部磷含量与根系Pb含量呈极显著负相关($r = -0.84, P < 0.01$),说明根系磷含量的增加能够有效降低地上部的Pb含量,同样地,根系Pb含量的增加也能够显著抑制磷向地上部的转运。对Cd的研究表明,施用磷肥能显著降低土壤中Cd的生物有效性;增施钙镁磷肥可以促进水稻根表红褐色“铁斑”的形成,这层“铁斑”能够有效吸附重金属离子,阻碍Cd从根表向根系内部的转运,从而有效降低地上组织(营养器官和籽粒)中的Cd含量^[40-42]。还有研究表明,施用磷酸盐能够增加Cd、Pb在水稻营养器官细胞壁中的比例,从而降低向籽粒的运输^[43]。随着Pb浓度的升高,根系的磷含量呈先升高后降低趋势,但地上部磷含量呈先快速降低后逐渐降低的趋势(图3),造成这种差异的原因可能是Pb与磷形成了磷酸铅沉淀^[42],使磷转运系数呈先快速降低后略有升高的趋势。地上部磷含量

与根系和地上部可溶性蛋白含量均呈极显著正相关($r=0.79$ 和 0.72 , $P<0.01$),说明磷素与细胞中渗透调节物质(如可溶性蛋白等)的合成有关。渗透调节物质可能参与了细胞内的信号转导途径(如信号接受、信号转导、诱导应答等)^[43],并通过激活防御性酶活性或增强防御基因的表达抵御外界Pb胁迫。

比较不同磷效率小麦地上部和根系的Pb和磷含量发现(图3),不同Pb处理下磷低效转运品种(XN979)根系平均Pb含量是磷高效转运品种(YG21)的2.04倍,YG21地上部平均Pb含量是XN979的2.48倍;XN979的根系平均磷含量显著高于YG21,而地上部平均磷含量却显著低于YG21,该结果说明磷低效品种根系对磷和Pb的吸收量大,但转运量小;而磷高效品种对磷和Pb的吸收量少,但转运量大。因此,在Pb污染区种植磷低效转运品种更容易实现籽粒安全生产的目的,但大田结果是否与该结果一致,还需要开展多年、多点的大田试验进行验证。

4 结论

(1)Pb处理对不同磷效率小麦幼苗的根系形态、光合色素含量存在明显的剂量效应,即低Pb浓度($<0.10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)对不同磷效率小麦幼苗的生长具有促进作用,高Pb浓度($\geq 0.50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)下,小麦生长受到胁迫,根系生长和光合作用均受到抑制。

(2)Pb胁迫下,不同磷效率小麦通过降低根长、表面积、根尖数等减少对Pb的吸收和转运,同时通过增加根系直径及抗氧化酶活性来抵御外界Pb胁迫。磷低效品种根系对Pb吸收量大,但转运量小;而磷高效品种对Pb吸收量少,但转运量大。与磷低效品种相比,磷高效品种的根系直径更大,磷转运效率更高,对Pb胁迫表现出更强的耐性。

参考文献:

- [1] 环境保护部,国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报[R]. 北京: 环境保护部,国土资源部, 2014. Ministry of Environmental Protection, Ministry of Land and Resources. Bulletin of national survey on soil pollution[R]. Beijing: Ministry of Environmental Protection, Ministry of Land and Resources, 2014.
- [2] DEGRYSE F, SMOLDERS E, PARKER D R. Partitioning of metals (Cd, Co, Cu, Ni, Pb, Zn) in soils: Concepts, methodologies, prediction and applications: A review[J]. *European Journal of Soil Science*, 2009, 60(4):590-612.
- [3] DARRAH T H, POREDA R J, PRUTSMAN PFEIFFER J J, et al. Evaluating the source and pathway of Pb incorporation in human bone and white-tailed deer through the use of Pb isotopes[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2010, 74(12):A209.
- [4] ALSALEH I, ALROUQI R, ELKHATIB R, et al. Risk assessment of environmental exposure to heavy metals in mothers and their respective infants[J]. *International Journal of Hygiene and Environmental Health*, 2017, 220(8):1252-1278.
- [5] 丁苏苏,李凯华,黄珏琪,等. 含磷材料修复铅、镉污染农田土壤效果及影响因素研究进展[J]. 环境污染与防治, 2020, 42(7):929-936. DING S S, LI K H, HUANG Y Y, et al. Research progress on the effect and influencing factors of remediation of Pb/Cd contaminated farmland soil by phosphorus-containing materials[J]. *Environmental Pollution and Control*, 2020, 42(7):929-936.
- [6] CHEN X X, LIU Y M, ZHAO Q Y, et al. Health risk assessment associated with heavy metal accumulation in wheat after long-term phosphorus fertilizer application[J]. *Environmental pollution*, 2020, 262:114348.
- [7] 赵庆圆,李小明,杨麒,等. 磷酸盐、腐植酸与粉煤灰联合钝化处理模拟铅镉污染土壤[J]. 环境科学, 2018, 39(1):389-398. ZHAO Q Y, LI X M, YANG Q, et al. Passivation of simulated Pb-contaminated soil by applying combined treatment of phosphate, humic acid, and fly ash[J]. *Environmental Science*, 2018, 39(1):389-398.
- [8] FANG Y Y, CAO X D, ZHAO L. Effects of phosphorus amendments and plant growth on the mobility of Pb, Cu, and Zn in a multi-metal-contaminated soil[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2012, 19(5):1659-1667.
- [9] DANIEL T C, SHARPLEY A N, LEMUNYON J L. Agricultural phosphorus and eutrophication: A symposium overview[J]. *Journal of Environmental Quality*, 1998, 27(2):251-257.
- [10] CONG W F, SURIYAGODA L D B, LAMBERS H. Tightening the phosphorus cycle through phosphorus-efficient crop genotypes[J]. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(10):967-975.
- [11] HE Q J, WANG F, WANG Y, et al. Molecular control and genetic improvement of phosphorus use efficiency in rice[J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(12):162.
- [12] BILAL H M, AZIZ T, MAQSOOD M A, et al. Categorization of wheat genotypes for phosphorus efficiency[J]. *PLoS One*, 2018, 13(10):e0205471.
- [13] 敖雪,孔令剑,朱倩,等. 磷素对不同磷效率基因型大豆根系养分吸收特性的影响[J]. 大豆科学, 2015, 34(4):653-660. AO X, KONG L J, ZHU Q, et al. Effect of phosphorus on nutrient absorption characteristics of roots in soybean with different phosphorus efficiencies[J]. *Soybean Science*, 2015, 34(4):653-660.
- [14] 于天一,王春晓,孙学武,等. 不同产量及磷利用效率花生品种磷素及干物质累积、分配特点[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(6):788-794. YU T Y, WANG C X, SUN X W, et al. Accumulation and distribution characteristics of phosphorus and dry matter for various peanut varieties with different yields and phosphorus use efficiency[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2016, 38(6):788-794.
- [15] 张海伟,徐芳森. 不同磷水平下甘蓝型油菜光合特性的基因型差异研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(5):1196-1202. ZHANG H W, XU F S. Genotypic differences in photosynthetic characteristics in *Brassica napus* at different phosphorus levels[J]. *Journal of Plant*

- Nutrition and Fertilizers*, 2010, 16(5):1196-1202.
- [16] 段德超,于明革,施积炎.植物对铅的吸收、转运、累积和解毒机制研究进展[J].应用生态学报,2014,25(1):287-296. DUAN D C, YU M G, SHI J Y. Research advances in uptake, translocation, accumulation and detoxification of Pb in plants[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(1):287-296.
- [17] SWANSON S, GILROY S. ROS in plant development[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 138(4):384-392.
- [18] QI J S, WANG J L, GONG Z Z, et al. Apoplastic ROS signaling in plant immunity[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 38:92-100.
- [19] SHEWRY P R. Wheat[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(6):1537-1553.
- [20] MA C, LIU F Y, XIE P, et al. Mechanism of Pb absorption in wheat grains[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 415:125618.
- [21] QIN S Y, LIU H E, NIE Z J, et al. AsA-GSH cycle and antioxidant enzymes play important roles in Cd tolerance of wheat[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2018, 101(5):684-690.
- [22] 王学华,戴力.作物根系镉滞留作用及其生理生化机制[J].中国农业科学,2016,49(22):4323-4341. WANG X H, DAI L. Immobilization effect and its physiology and biochemical mechanism of the cadmium in crop roots[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(22):4323-4341.
- [23] 鲍士旦.土壤农业化学分析[M].北京:中国农业出版社,2000:22-100. BAO S D. Soil agricultural chemistry analysis[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000:22-100.
- [24] 王龙,高子平,李文华,等.水稻幼苗镉吸收动力学特性的遗传多样性分析[J].植物生理学报,2016,52(1):125-133. WANG L, GAO Z P, LI W H, et al. Genetic diversity of cadmium absorption kinetic characteristics in rice (*Oryza sativa*) seedlings[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(1):125-133.
- [25] 赵利清,彭向永,刘俊祥,等. GSH对铅胁迫下多年生黑麦草幼苗抗氧化系统的调控[J].草地学报,2020,28(6):1527-1534. ZHAO L Q, PENG X Y, LIU J X, et al. Effects of glutathione(GSH) on antioxidant defense system of *Lolium perenne* seedling under lead stress[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(6):1527-1534.
- [26] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术[M].二版.北京:高等教育出版社,2006. WANG X K. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry[M]. 2nd Edition. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [27] 张宪政.植物叶绿素含量测定——丙酮乙醇混合液法[J].辽宁农业科学,1986(3):26-28. ZHANG X Z. Determination of plant chlorophyll content: Acetone ethanol mixture method[J]. *Liaoning Agricultural Sciences*, 1986(3):26-28.
- [28] 王效瑾,高巍,赵鹏,等.小麦幼苗根系形态对镉胁迫的响应[J].农业环境科学学报,2019,38(6):1218-1225. WANG X J, GAO W, ZHAO P, et al. Changes to wheat seedling root morphology in response to cadmium stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(6):1218-1225.
- [29] YIN A G, HUANG B F, XIE J Y, et al. Boron decreases cadmium influx into root cells of *Capsicum annuum* by altering cell wall components and plasmalemma permeability[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(37):52587-52597.
- [30] 张陆云,任艳芳,何俊瑜,等.不同品种小白菜萌发期对铅胁迫的耐性差异及其生理机制[J].植物生理学报,2019,55(10):1467-1480. ZHANG L Y, REN Y F, HE J Y, et al. Tolerance and physiological of different varieties of pakchoi to lead stress at germination stage[J]. *Plant Physiology Journal*, 2019, 55(10):1467-1480.
- [31] ZHANG H H, LI X, XU Z S, et al. Toxic effects of heavy metals Pb and Cd on mulberry (*Morus alba* L.) seedling leaves: Photosynthetic function and reactive oxygen species (ROS) metabolism responses[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 195:110469.
- [32] ERDEM H, TOSUN Y K, OZTURK M. Effect of cadmium-zinc interactions on growth and Cd-Zn concentration in durum and bread wheats [J]. *Fresenius Environmental Bulletin*, 2012, 21(5):1046-1051.
- [33] ZHOU Z, ZHANG B, LIU H, et al. Zinc effects on cadmium toxicity in two wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) differing in grain cadmium accumulation[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 183:109562.
- [34] LYNCH J P, STROCK C F, SCHNEIDER H M, et al. Root anatomy and soil resource capture[J]. *Plant and Soil*, 2021, 466(1):21-63.
- [35] LUX A, MARTINKA M, VACULIK M, et al. Root responses to cadmium in the rhizosphere: A review[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(1):21-37.
- [36] WEI S H, LI Y M, ZHAN J, et al. Tolerant mechanisms of *Rorippa globosa* (Turcz.) Thell. hyperaccumulating Cd explored from root morphology[J]. *Bioresource Technology*, 2012, 118:455-459.
- [37] PUNAMIYA P, DATTA R, SARKAR D, et al. Symbiotic role of *Glomus mosseae* in phytoextraction of lead in vetiver grass [*Chrysopogon zizanioides* (L.)][J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 177(1/2/3):465-474.
- [38] KHAN M, SAMRANA S, ZHANG Y, et al. Reduced glutathione protects subcellular compartments from Pb-induced ROS injury in leaves and roots of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:412.
- [39] KUMAR A, PRASAD M N V. Plant-lead interactions: Transport, toxicity, tolerance, and detoxification mechanisms[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 166:401-418.
- [40] POURRUT B, SHAHID M, DUMAT C, et al. Lead uptake, toxicity, and detoxification in plants[M]//WHITACRE D M, Reviews of environmental contamination and toxicology. New York: Springer, 2011: 113-136.
- [41] SENEVIRATNE M, RAJAKARUNA N, RIZWAN M, et al. Heavy metal-induced oxidative stress on seed germination and seedling development: A critical review[J]. *Environmental Geochemistry and Health*, 2019, 41(4):1813-1831.
- [42] ZHAO Y L, ZHANG C B, WANG C R, et al. Increasing phosphate inhibits cadmium uptake in plants and promotes synthesis of amino acids in grains of rice[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 257:113496.
- [43] CHENG H, WANG M Y, WONG M H, et al. Does radial oxygen loss and iron plaque formation on roots alter Cd and Pb uptake and distribution in rice plant tissues?[J]. *Plant and Soil*, 2014, 375(1):137-148.

(责任编辑:宋潇)