



综述 Reviews

锶的植物生物学效应研究进展

岳冬雪^{1, #}, 邱念伟^{1, #}, 张卫荣¹, 杜孟盈¹, 房晓翠¹, 周峰^{2, *}¹曲阜师范大学生命科学学院, 山东曲阜273165²南京晓庄学院食品科学学院, 南京211171

#并列第一作者

*通信作者(zfibcas@163.com)

摘要: 锶(Sr)广泛存在于土壤、淡水及海水中。虽然锶不是植物生长发育所必需的元素, 但由于锶、钙同属IIA族, 二者原子大小和理化性质相近, 导致锶很容易被植物所吸收。锶对植物的影响取决于锶处理浓度、处理时间、植物种类、植物年龄和植物器官等方面。本文系统总结了锶的吸收与分布、锶对植物生长的影响、锶的毒性效应及毒性机制, 并对植物在锶污染修复的应用进行了概述, 为有关锶的植物生物学研究提供参考。

关键词: 稳态锶; 吸收; 分布; 生物学效应; 植物修复

Research progress on plant biological effects of strontium

YUE Dongxue^{1, #}, QIU Nianwei^{1, #}, ZHANG Weirong¹, DU Mengying¹, FANG Xiaocui¹, ZHOU Feng^{2, *}¹School of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu, Shandong 273165, China²School of Food Science, Nanjing Xiaozhuang University, Nanjing 211171, China

#Co-first authors

*Corresponding author (zfibcas@163.com)

Abstract: Strontium (Sr) widely exists in soil, fresh water and seawater. Although strontium is not an essential element for plant growth and development, it is easily absorbed by plants, because strontium and calcium belong to IIA group elements, having similar atomic size and physical and chemical properties. The effect of strontium on plants depends on the concentration of strontium, treatment time, plant species, plant age and plant organs. In this paper, the absorption and distribution of strontium, the influence of strontium on plant growth, the toxic effect and toxic mechanism of strontium were systematically summarized. The application of plants in remediation of strontium pollution was also summarized. The above contents can provide valuable reference for the research of plant biology of strontium.

Key words: stable strontium; absorption; distribution; biological effect; phytoremediation

锶在地壳中平均含量为340 mg·kg⁻¹, 丰富度在所有元素中排第15位, 非常接近钡(Coudert 2015)。锶在自然界中有4种稳定同位素: ⁸⁴Sr、⁸⁶Sr、⁸⁷Sr和⁸⁸Sr; 其中⁸⁸Sr是最常见的稳态锶, 含量达82.58%。

收稿 2021-07-29 修定 2021-10-14
资助 江苏省高等学校自然科学研究重大项目(19KJA310009)、
山东省农业良种工程项目(2019LZGC020)和山东省自然科学基金(ZR2020MC144)。

自然界还含有3种微量的放射性同位素锶: ^{85}Sr (半衰期64.84 d)、 ^{89}Sr (半衰期50.52 d)和 ^{90}Sr (半衰期29.1年), 这些放射性锶主要是1945年核武器试验以来, 人为核爆炸或人类核能利用中产生的(Burger和Lichtscheidl 2019)。锶的化学性质活泼, 在自然界中很难以金属单质形式存在, 主要以微溶或不溶性锶盐的形式存在于天青石(SrSO_4)和菱锶矿(SrCO_3)等天然锶矿中(Gupta等2018a)。可溶性锶主要以二价锶离子(Sr^{2+})形式存在, 陆地天然水体中的可溶性锶浓度较低(约 $0.3\sim 1.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), 海水中的可溶性锶浓度较高(约 $8.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), 是海水五大阳离子之一(Watts和Howe 2010; Höllriegl和München 2011)。锶作为广布于自然界中的重要元素, 其在人体及动物学中研究较多, 在植物中的生物学效应近十余年才开始受到关注。

锶是人体及动物必需的14种微量元素之一, 具有预防龋齿、刺激骨生成、治疗骨质疏松、预防心血管疾病及动脉粥样硬化等生理作用(位秀丽等2020)。每人每天的膳食锶的建议摄入量为 $2.0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。大多数食品中的锶含量很低, 肉类、马铃薯、水果和奶制品中锶含量低于 $1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 根茎类蔬菜、海鲜和谷类中锶含量稍高, 约为 $1\sim 4\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (Höllriegl和München 2011)。目前人们主要通过含锶矿泉水(秦俊法和潘伟清2001)或含锶药物雷奈酸锶补充锶元素(Kołodziejska等2021)。添加微量锶肥是增加食物的锶营养含量有效途径之一, 但锶肥的开发利用研究尚属空白。锶的植物生物学效应研究早期主要集中在放射性锶对植物的危害及放射性锶污染的植物修复方面。由于放射性锶和稳态锶的化学性质及生化行为相似, 为了实验操作安全, 相关研究绝大部分是用稳态锶进行模拟(Burger和Lichtscheidl 2019)。随着稳态锶在日常生活中的广泛应用, 锶矿的开采和锶化工企业所致稳态锶污染时有发生, 我国重庆铜梁县和大足县曾多次发生严重锶污染事件。所以近年来, 稳态锶的生物学效应和污染又成为了新的研究热点。高浓度锶条件下, 植物生长受到显著抑制(Li等2006; Wang等2015; Zhang等2020), 叶绿素含量下降(Moyen和Roblin 2010; Chen等2012; Kalangan等2016), 光合功能减弱(周璐璐等2013; 朱靖等2015;

Burger等2019)。不过与其他重金属污染不同, 在极高的锶浓度下(约1%), 植物才会中毒死亡(Zheng等2016)。低浓度锶对植物生长影响较小, 甚至具有促进植物生长的作用(Sowa等2014; 姚凯等2019a; Zhang等2020)。本文系统总结了前人在稳态锶的植物生物学效应方面取得的研究成果, 为锶肥的开发利用及锶污染的植物修复研究提供参考。

1 植物对锶的吸收

1.1 植物细胞对锶的吸收

锶与钙在元素周期表中同属于IIA族元素, 二者的离子半径相差较小(分别为 2.00 和 1.80 Å ; $1\text{ Å}=100\text{ pm}$), 具有相似的化学性质。在实验条件下, 酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)细胞不能区分 Ca^{2+} 和 Sr^{2+} (Heuck等2010), 小麦(*Triticum aestivum*)根部质膜上的钙离子通道对 Ca^{2+} 和 Sr^{2+} 也具有相似的透性, Sr^{2+} 主要通过钙离子通道进入植物细胞(Piñeros和Tester 1995; White和Broadley 2003)。相同的钙锶浓度下, 玉米(*Zea mays*)对锶的吸收甚至高于钙(Moyen和Roblin 2010)。Kanter等(2010)对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)幼苗进行了数量性状基因座分析(quantitative trait locus, QTL), 认为 Sr^{2+} 主要是通过非选择性钙离子通道进入细胞, 其他阳离子转运蛋白也可能参与了 Sr^{2+} 的转运。

1.2 植物体对锶的吸收

与其他矿质离子的吸收类似, 植物根系对 Sr^{2+} 的吸收可能有两条平行的途径: 一是共质体途径, 该途径主要依赖膜转运蛋白将 Sr^{2+} 存贮到根细胞的液泡内, 或转运至木质部并运送到地上部; 二是质外体运输途径, 此途径主要存在于未发育成熟的根部(赖金龙等2015)。Moyen和Roblin (2010)研究了玉米根部吸收 Sr^{2+} 的规律, 他们将玉米根暴露于不同浓度的氯化锶(SrCl_2)溶液中($0\sim 100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)培养 15 min , 发现当介质中 Sr^{2+} 浓度为 $0.04\sim 1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $1\sim 25\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, Sr^{2+} 吸收呈现出两段饱和动力学曲线; 而在 Sr^{2+} 浓度为 $25\sim 100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 根的 Sr^{2+} 吸收量与外界氯化锶浓度成正比; 当介质中 Sr^{2+} 浓度低于 $0.04\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, Sr^{2+} 主要被根系的细胞壁所吸附, 并可被 CaCl_2 洗脱。上述结果表明, 相

对低浓度($0.04\sim 25\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)下, Sr^{2+} 的吸收可能涉及两个吸收系统, 如载体或泵; Sr^{2+} 浓度高达 $25\sim 100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时未发现饱和现象, 表明此时 Sr^{2+} 可能是通过质外体扩散进入玉米根部, 也可能是通过质膜上高通透性的锶运输系统(如通道)进入根部共质体(White 2001)。

在自然条件下, 植物主要通过根系从土壤和水中吸收锶, Sr^{2+} 的吸收受土壤类型、土壤含水量、有机质含量、酸碱度、 Ca^{2+} 和其他离子含量等土壤特性的强烈影响(Golmakani等2008; Guillén 2018; Burger和Lichtscheidl 2019)。锶也可以被浸没在水层中的水稻(*Oryza sativa*)茎秆所吸收, 这种吸收很少受到关注(Leung和Shang 2003)。此外, 植物的叶片也能吸收锶, 其吸收效率受叶片形态、叶龄、叶表面结构及天气等因素影响(Golmakani等2008; Burger和Lichtscheidl 2019)。

1.3 锶在植物体内的分布

锶在不同植物中的分布规律并不相同。在含锶量不同的土壤中($20\sim 80\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)种植大麻(*Cannabis sativa*) 38 d后, 测定大麻根茎叶中的锶含量, 锶含量呈根>茎>叶的规律(Hoseini等2012)。在 $400\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的土壤中种植高粱(*Sorghum bicolor*), 140 d后收获时, 锶含量呈叶>根>茎的规律, 其中茎的锶含量略低于根, 叶中锶含量约为根、茎锶含量的2倍(Wang等2017)。油菜(*Brassica napus*)幼苗经 $10\sim 40\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化锶处理7 d后, 锶含量均呈现根>叶>茎的规律; 当处理时间延长至14 d以上时, 锶含量规律又变为叶>根>茎, 说明锶先在油菜的根中积累, 然后积累于叶片(Chen等2012)。种子中的锶含量往往较少, 如锶在精米中的含量仅为0.6%, 非食用器官中的含量超过99%, 其中87%存在于秸秆中(Tsukada等2005)。

2 锶对植物生长的影响

锶对植物生长具有低促高抑现象。从目前所收集的数据看(表1), 促进植物生长的锶浓度一般在 $0.1\sim 1.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, 但促进生长的幅度较小, 一般不超过20%。由于生长指标本身变异性较大, 这种促进效应并不稳定。如Sowa等(2014)的结果显示, $1.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 硝酸锶 $[\text{Sr}(\text{NO}_3)_2]$ 处理显著增大了大

豆的根鲜重(22.7%)和地上部鲜重(19.4%); 但何庆元等(2018a)的结果却显示 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化锶显著降低了大豆根鲜重(19.3%)。上述两个实验处理时间和处理的苗期相差不大, 实验结果不同很可能是所用锶盐的不同或大豆品种的差异导致的。不同的植物及植物的不同发育阶段对锶的敏感性也不相同(表1)。如玉米的胚根对锶的敏感性较高, $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 锶处理1~2 d就会显著降低胚根长度; 对于成熟根, $10.0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 锶浓度处理7 d也未影响根的长度和干重(Moyen和Roblin 2010)。

锶浓度过高则会抑制植物生长, 尤其是根对锶相对敏感。Meena等(2013)将洋葱浸泡在锶浓度小于 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 溶液中, 洋葱的根长即显著降低。腋芽对锶也比较敏感, $68\sim 1\ 020\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 锶浓度虽然不影响马铃薯地上部的生长, 但每株植物腋芽数急剧减少(Ozgen等2011)。植物整株生长受抑制的浓度一般均大于 $2.0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。有些植物对高锶浓度的适应性较强, $5.76\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 锶浓度才会抑制亚心形扁藻的生长(Li等2006); 玉米和紫苜蓿对高锶的耐性更强, $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 锶浓度处理也未显著影响这两种植物的生物量(Moyen和Roblin 2010; 何庆元等2018b)。不同的植物对高锶适应能力差别较大。

3 锶的毒性机制

3.1 高浓度锶影响矿质营养的吸收

外源高浓度 Sr^{2+} 与 Ca^{2+} 竞争性结合生物膜上的相同受体位点, 抑制钙吸收(Gupta等2018b)。锶对钙吸收的抑制程度不仅与外源锶浓度有关, 也与外源锶钙比有关; 锶钙比越大, 对钙的吸收抑制越显著(Moyen和Roblin 2010, 2013); 增加外源钙可显著减轻高锶对钙吸收的抑制作用(Moyen和Roblin 2013; Qiu等2021)。Qiu等(2021)通过相关性分析发现, 在 $1\sim 10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 锶处理条件下, 大白菜的生长速率与叶片锶含量相关性不显著, 却与叶片钙含量呈显著负相关。因此推测, 锶本身对植物的毒性并不大, 其抑制植物生长主要是因为抑制了钙的吸收。除了抑制钙吸收外, 锶还会影响镁的吸收, 但锶对钙吸收的抑制程度远远高于对镁吸收的抑制程度, 说明 Sr^{2+} 对 Mg^{2+} 吸收途径的干扰相对较小

表1 不同锶盐处理对植物生长的影响
Table 1 The effects of different strontium salt treatments on plant growth

锶盐类型	植物材料	锶处理时间	促进生长的浓度及促进效应	抑制生长的浓度及抑制效应	参考文献
硝酸锶 [*]	苋菜 (<i>Amaranthus mangostanus</i>)	整个生长期	0.1 mmol·kg ⁻¹ (约0.4 mmol·L ⁻¹) 对苋菜生物量无显著影响, 但叶片叶绿素含量显著升高; 0.5、1 mmol·kg ⁻¹ (约2~4 mmol·L ⁻¹) 抑制生长, 但叶绿素含量高于对照	0.5、1、5 mmol·kg ⁻¹ (约2~20 mmol·L ⁻¹)显著抑制苋菜生长, 且随着锶处理浓度的升高单株生物量逐渐下降; 5 mmol·kg ⁻¹ 处理的叶绿素含量比对照下降了20%	Wang等 2015
未注明	尾穗苋 (<i>Amaranthus caudatus</i>)	7 d	—	随着锶浓度(2、4、6、8、10 mmol·L ⁻¹)的增加, 幼苗根长、茎长、叶面积、鲜重、干重、叶绿素含量均逐渐下降	Kalingan 等2016
氯化锶	亚心形扁藻 (<i>Platymonas subcordiformis</i>)	11 d	0.09、0.36、1.44 mmol·L ⁻¹ 轻微促进藻细胞生长(细胞数较对照增加2.6%~6.9%), 藻细胞叶绿素含量变化不显著	5.76、11.52 mmol·L ⁻¹ 处理的藻细胞数量分别比对照减少4.8%和9.4%; 叶绿素含量分别比对照下降16%和27%	Li等2006
硝酸锶	玉米(<i>Zea mays</i>)	1~7 d	35 μmol·L ⁻¹ 不影响根系(初生根)生长; 35 μmol·L ⁻¹ 和3 mmol·L ⁻¹ 对根的分枝和地上部的生长没有毒性效应	3 mmol·L ⁻¹ 抑制根系(初生根)生长, 并且这种抑制作用随着处理时间的延长而加剧, 但根细胞的长度稍有增加	Seregin和 Kozhev- nikova 2004
硝酸锶	玉米(<i>Zea mays</i>)	1~2 d	—	3 mmol·L ⁻¹ 通过抑制细胞分裂抑制根系生长, 根细胞分裂变慢, 根细胞的长度稍有增加; 加入3 mmol·L ⁻¹ 硝酸钙可缓解抑制效应	Kozhev- nikova等 2009
氯化锶	玉米(<i>Zea mays</i>)	1~7 d	处理1~2 d后, 0.1 mmol·L ⁻¹ 对胚根长度无影响; 处理7 d后, 0.1和1.0 mmol·L ⁻¹ 增加了地上部总干重(约16%~18%), 其中0.1 mmol·L ⁻¹ 促进了根伸长	处理1~2 d, 1和10 mmol·L ⁻¹ 降低了胚根的长度; 处理7 d后, 0.1、1、10 mmol·L ⁻¹ 使叶绿素含量均低于对照; 即使10.0 mmol·L ⁻¹ 处理也不影响地上部和根的生物量	Moyen和 Roblin 2010
氯化锶	玉米(<i>Zea mays</i>)	7 d	0.01、0.1和1 mmol·L ⁻¹ 对玉米根干重、地上部干重及叶长无显著影响	10 mmol·L ⁻¹ 处理仅显著降低了第4叶叶长, 对根干重和地上部干重无显著影响	Moyen和 Roblin 2013
硝酸锶	大豆 (<i>Glycine max</i>)	14 d	0.5和1 mmol·L ⁻¹ 对根和地上部生物量无影响; 1.5 mmol·L ⁻¹ 处理显著增加了大豆根(22.7%)和地上部(14.7%)生物量	浓度为2 mmol·L ⁻¹ 时仅抑制根的生长; 2.5和3 mmol·L ⁻¹ 对地上部和根的生长均有显著的抑制作用; 3 mmol·L ⁻¹ 使植株总鲜重和干重分别降低了12.84%和14.37%	Sowa等 2014
氯化锶	大豆 (<i>Glycine max</i>)	单叶半展开至单叶充分生长	—	1、5、10、20、40 mmol·L ⁻¹ 均显著抑制大豆根和地上部长度及生物量, 随处理浓度升高抑制程度增大	何庆元等 2018a

表1 (续)

锶盐类型	植物材料	锶处理时间	促进生长的浓度及促进效应	抑制生长的浓度及抑制效应	参考文献
氯化锶	紫苜蓿 (<i>Medicago sativa</i>)	从二叶一心 期至三叶一 心期	1和5 mmol·L ⁻¹ 对苜蓿生长几乎 无影响	10、20、40 mmol·L ⁻¹ 处理显著 抑制根和地上部生长	何庆元等 2018b
硝酸锶	老人须 (<i>Tillandsia usneoides</i>)	14 d	0.1 mmol·L ⁻¹ 处理的整株干重稍 高于对照(约5%); 0.1、1和10 mmol·L ⁻¹ 均使叶片叶绿素含量 升高(约9%~17%)	1和10 mmol·L ⁻¹ 处理对整株干 重无显著影响, 100 mmol·L ⁻¹ 处 理导致植株死亡	Zheng等 2016
氯化锶	菠菜 (<i>Spinacia oleracea</i>)	5~20 d	0.1 mmol·L ⁻¹ 处理对地上部生物 量无影响; 0.5 mmol·L ⁻¹ 处理10 和15 d使地上部生物量比对照 分别增加约16%和6%	2.5 mmol·L ⁻¹ 处理显著降低了 地上部生物量和叶绿素含量	姚凯等 2019a
氯化锶	马铃薯 (<i>Solanum tuberosum</i>)	28 d	68、204、340、476、612、748、 884、1 020 μmol·L ⁻¹ 浓度范围 内, 对地上部鲜干重及高度无影 响, 但节数增多	68、204、340、476、612、748、 884、1 020 μmol·L ⁻¹ 浓度范围 内, 每株植物腋芽数急剧减少	Ozgen等 2011
氯化锶	大白菜 (<i>Brassica rapa</i>)	30 d	0.1和1 mmol·L ⁻¹ 对生长无影响; 0.2和0.5 mmol·L ⁻¹ 处理比对照的 整株鲜重分别增加7.0%~9.1%, 叶面积和叶绿素含量增大	2、5、10 mmol·L ⁻¹ 显著抑制大 白菜生长, 叶面积减小	Zhang等 2020
氯化锶*	洋葱 (<i>Allium cepa</i>)	1~3 d	—	随着锶处理浓度(0.057、0.113、 0.227、0.455、0.909 mmol·L ⁻¹) 的增加, 根长逐渐减小	Meena等 2013
未注明*	澳洲茄 (<i>Solanum laciniatum</i>)	28 d	0.284、0.568 mmol·L ⁻¹ 处理促 进地上部生长	1.136和2.272 mmol·L ⁻¹ 处理对 地上部生长无影响	Kartosen- tono等 2001

*: 非摩尔锶浓度换算成摩尔浓度, 土壤锶含量按土壤含水量为25%换算成土壤溶液浓度; —: 文献未报道。

(Moyen和Roblin 2010)。高浓度锶还可能通过影响细胞膜电位, 影响其他矿质营养元素的吸收, 如钾、铁、磷、锰、锌等(Moyen和Roblin 2013; Yan等2019; 姚凯等2019b)。

3.2 高浓度锶影响细胞结构和功能

植物吸收的锶主要积累在细胞壁中(Anupama等2016), 减少了细胞壁中果胶钙和Ca²⁺的含量, 从而影响细胞壁的正常结构和质膜的稳定性(Qiu等2021)。如老人须、大白菜等植物在高锶胁迫下可观察到质膜透性增大的现象(Zheng等2016; Zhang等2020)。进入细胞的锶可以取代钙的部分功能, 如嗜热蓝藻(*Thermothynecococcus elongates*)在用Sr²⁺取代Ca²⁺的营养液中仍可正常生长。不过, 锶取代钙会影响细胞的活性, 如用Sr²⁺取代嗜热蓝藻光系统II (photosystem II, PSII)中的Ca²⁺后, 含Sr²⁺

的PSII虽具有光合放氧活性, 但影响了其放氧复合体的S₃态向S₀态转变, 放氧速度变慢(Boussac等2004; De Riso等2006)。Qiu等(2021)的研究结果则显示, 在低钙溶液中加入1~10 mmol·L⁻¹锶不仅不能缓解缺钙引起的生长抑制, 反而显著加重了缺钙对植物的伤害, 因此锶并不能完全替代钙在植物中的作用。锶是否还具有其他的“钙功能”尚需进一步验证。

高浓度锶还会扰乱细胞的正常代谢, 诱导细胞产生活性氧, 造成膜脂过氧化, 膜脂过氧化产物丙二醛含量显著升高(Li等2006; 姚凯等2019a; Qiu等2021)。不过锶对植物来说并非剧毒的重金属, 在较高的浓度下, 主要表现为生长抑制, 植物叶片仍能保持绿色, 氧化胁迫并不严重(表1)。高浓度锶还会影响细胞分裂, 使细胞分裂周期变长, 细胞

分裂速度变慢(Seregin和Kozhevnikova 2004; Kozhevnikova等2009)。这可能是因为高浓度锶会导致细胞缺钙, 缺钙影响纺锤体的形成, 导致细胞分裂时染色体出现异常, 从而影响细胞分裂(Meena等2013; 付倩等2015)。关于锶的直接细胞毒性还有待进一步研究。

3.3 高浓度锶影响光合作用

叶绿素是植物吸收和转化光能进行光合作用的物质基础, 是植物健康状况的指示物。在不抑制植物生长的锶处理浓度下, 植物叶片的叶绿素含量往往变化不显著或稍有增高; 轻度抑制生长的锶处理浓度下, 多数植物的叶绿素含量变化也不显著; 降低叶绿素含量的锶胁迫浓度一般在 $2\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, 甚至 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 以上(表1), 说明锶对植物叶片细胞的毒性并不大。高锶胁迫除了影响叶绿素含量外, 类胡萝卜素含量也会下降(Kalingan等2016), 从而影响光合作用的进行。如圆叶南芥(*Arabidopsis halleri*)经10和 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 硝酸锶处理后, PSII最大光化学效率(F_v/F_m)显著降低(Burger等2019)。高锶处理对光合作用暗反应的关键酶也有抑制作用, Chen等(2012)发现油菜叶片的二磷酸核酮糖羧化酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶活性均随着锶浓度的升高以及处理时间的延长逐渐降低; 但少量锶能提高植物对 CO_2 的固定能力, 加快PSII的电子传递和光合放氧。高锶处理还会影响叶片的气孔导度, 限制光合作用二氧化碳的供应, 降低植物的光合速率; 适度锶浓度处理则有增大某些植物的蒸腾作用, 提高植物光合效率的效应(周璐璐等2013; 朱靖等2015)。Zhang等(2020)则发现, $0.1\sim 10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 锶处理对大白菜的光合作用及气孔导度无显著影响。从光合作用角度也证明锶对植物的毒性浓度及毒性效应与镉、汞等重金属显著不同。

4 植物对高锶胁迫的适应

4.1 解毒机制

锶进入植物体后, 首先被阻滞在细胞壁中。细胞壁的组分如多糖、蛋白质以及羟基、羧基、氨基和醛基等基团可以与 Sr^{2+} 以配位键的方式结合, 将 Sr^{2+} 固定在细胞壁中, 构成减少锶吸收的第一道屏障, 细胞壁截留的锶占组织中锶含量的50%以上

(Seregin和Kozhevnikova 2004; Anupama等2016)。进入细胞的锶会干扰细胞质的代谢活动, 为了减轻细胞内大量 Sr^{2+} 对细胞质的毒性, 植物细胞可以将 Sr^{2+} 转移到液泡中储存, 降低细胞质中的 Sr^{2+} 浓度(赖金龙等2015)。萝卜对高锶胁迫的耐性较高, 高锶处理后其幼苗中的硫元素含量也显著升高, 推测其可能通过合成富含硫的金属硫蛋白(metallothioneins, MTs)或重金属螯合肽(phytochelatins, PCs)螯合锶, 以解除锶的毒性(Shahid等2014; Yan等2019; Raza等2020)。植物中可能还存在其他解除锶毒性的方式。

4.2 抗氧化胁迫

与其他胁迫类似, 高锶胁迫也会导致活性氧积累。菠菜的过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性对锶胁迫响应比较灵敏, 在 $0.5\sim 2.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 条件下即显著高于对照(姚凯等2019a)。大豆、苜蓿经 $5\sim 10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 高锶处理后, 三种抗氧化酶活性达到最大, 但 $20\sim 40\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 高锶处理后又快速下降至对照活性水平(何庆元等2018a, b)。苋菜主要通过提高CAT活性清除活性氧, 其POD和SOD活性在低锶条件下($0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)有所升高, 在高锶条件下($5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)也显著下降(Wang等2015)。尾穗苋则主要通过增大CAT和POD的活性及积累花青素适应高锶($\geq 2\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)诱导的氧化胁迫(Kalingan等2016)。不同植物响应锶胁迫的主要抗氧化酶类型有所差异, 但均能通过提高抗氧化能力适应高锶胁迫。

5 植物在修复锶污染中的应用

无论是核反应引起的放射性锶污染, 还是锶矿开发利用引起的稳态锶污染, 均可用富集锶的植物进行修复。用植物修复锶污染首先要筛选富集锶的植物, 把这类植物种植在锶污染的土壤或水体中, 植物可以通过根系吸收把锶以极高的浓度储存在植物体中, 然后将植物的地上部分收获, 从而清除环境中的锶污染(Baker和Brooks 1989; 曾超珍等2019; 刘哲等2020)。高锶条件下($40\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$), 植物叶片中锶富集浓度可达 $50\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ (DW)以上(Chen等2012)。植物修复锶污染的能力常用转移

系数(transfer factor, TF)表示, TF等于植物锶含量除以介质锶含量。通过大量实验发现豆科、十字花科、苋科、车前科、禾本科、葫芦科和菊科等植物对锶具有较高的富集能力(Burger等2019)。植物清除锶污染的能力与植物在锶胁迫下的生长能力并不一致, 筛选修复锶污染的植物要从多个角度综合考虑。唐永金等(2013)研究了10科13种植物在相同高锶环境中的生长状况和锶富集能力, 发现芝麻(*Sesamum indicum*)和向日葵(*Helianthus annuus*)的生物量远大于西葫芦(*Cucurbita pepo*)、菊苣(*Cichorium intybus*)、黄秋葵(*Hibiscus esculentus*)、木耳菜(*Gynura cusimbua*)等, 但后4种植物的锶富集能力远好于芝麻和向日葵, 其中西葫芦的锶含量、TF、单位种植面积的锶总积累量、地上器官的锶积累量均最大, 是修复锶污染的理想植物。植物修复锶污染的效率还与生长介质中的锶浓度及栽培方式有关。土壤栽培时, 植物对稳态锶的TF可达10以上, 对 ^{90}Sr 和 ^{85}Sr 的TF可达20以上; 用水培的锶处理方法, ^{85}Sr 的TF可达200; 用叶面喷施锶的方法, ^{85}Sr 的TF值更高, 可达300以上(Burger等2019); 放射性锶处理浓度较低, 植物修复效率相对较高。用 ^{90}Sr 水培岩兰草(*Vetiveria zizanoides*) 168 h, 水溶液中的放射性可去除94% (Singh等2008); 水培牛角瓜(*Calotropis gigantea*) 168 h, 水溶液中的放射性可去除97% (Eapen等2006)。上述结果证明用锶富集植物修复锶污染是可行的。

6 结语

锶对植物的影响具有两面性。一方面, 锶是对动物和人体有益的必需元素, 添加微量锶对植物无毒或对某些植物的生长具有一定促进作用, 开发锶肥以提高某些农作物的营养价值和产量将是一个新的研究方向。另一方面, 高浓度锶污染对植物生长具有抑制作用, 对动物和人体健康也会造成危害, 锶污染的植物毒性机制研究和植物修复研究目前备受关注。本文系统总结了锶对植物的生物学效应以及植物对高锶胁迫的适应和富集能力, 可为上述两方面工作的开展提供有价值的信息。

参考文献(References)

- Anupama M, Kumar KA, Latha JNL (2016). Mechanism of strontium uptake and transport in *Neurospora crassa*. *Eur J Pharmaceut Med Res*, 3 (5): 379–386
- Baker AJM, Brooks RR (1989). Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements—a review of their distribution, ecology and phytochemistry. *Biorecovery*, 1: 81–126
- Boussac A, Rappaport F, Carrier P, et al (2004). Biosynthetic $\text{Ca}^{2+}/\text{Sr}^{2+}$ exchange in the photosystem II oxygen-evolving enzyme of *Thermosynechococcus elongatus*. *J Biol Chem*, 279 (22): 22809–22819
- Burger A, Lichtscheidl I (2019). Strontium in the environment: review about reactions of plants towards stable and radioactive strontium isotopes. *Sci Total Environ*, 653: 1458–1512
- Burger A, Weidinger M, Adlassnig W, et al (2019). Response of *Arabidopsis halleri* to cesium and strontium in hydroponics: extraction potential and effects on morphology and physiology. *Ecotoxicol Environ Saf*, 184: 109625
- Chen M, Tang YL, Ao J, et al (2012). Effects of strontium on photosynthetic characteristics of oilseed rape seedlings. *Russ J Plant Physiol*, 59 (6): 772–780
- Coudert FX (2015). Strontium's scarlet sparkles. *Nat Chem*, 7: 940
- De Riso A, Jenson DL, Barry BA (2006). Calcium exchange and structural changes during the photosynthetic oxygen evolving cycle. *Biophys J*, 91 (5): 1999–2008
- Eapen S, Singh S, Thorat V, et al (2006). Phytoremediation of radiostrontium (^{90}Sr) and radiocesium (^{137}Cs) using giant milky weed (*Calotropis gigantea* R. Br.) plants. *Chemosphere*, 65 (11): 2071–2073
- Fu Q, Liu C, Lai JL, et al (2005). Genotoxic effects of strontium on root tip cells of *Vicia faba* L. *J Agro-Environ Sci*, 34 (9): 1646–1652 (in Chinese with English abstract) [付倩, 刘聪, 赖金龙等(2015). 锶对蚕豆根尖细胞的遗传毒性效应. *农业环境科学学报*, 34 (9): 1646–1652]
- Golmakani S, Moghaddam MV, Hosseini T (2008). Factors affecting the transfer of radionuclides from the environment to plants. *Radiat Prot Dosim*, 130 (3): 368–375
- Guillén J (2018). Factors influencing the soil to plant transfer of strontium. In: Gupta DK, Walther C (eds). *Behaviour of Strontium in Plants and the Environment*. Germany: Springer, 19–31
- Gupta DK, Deb U, Walther C, et al (2018a). Strontium in the ecosystem: transfer in plants via root system. In: Gupta DK, Walther C (eds). *Behaviour of Strontium in Plants and the Environment*. Germany: Springer, 1–18
- Gupta DK, Schulz W, Steinhäuser G, et al (2018b). Radios-

- strontium transport in plants and phytoremediation. *Environ Sci Pollut Res*, 25 (30): 29996–30008
- He QY, Wang SH, Li ZP, et al (2018b). Effects of strontium on growth and antioxidative system of alfalfa. *Chin J Grassl*, 40 (2): 27–33 (in Chinese with English abstract) [何庆元, 王松华, 李正鹏等(2018b). 锶对苜蓿生长和抗氧化酶系统的影响. *中国草地学报*, 40 (2): 27–33]
- He QY, Xiang SH, Zhang C, et al (2018a). Effects of strontium stress on the antioxidative system of soybean (*Glycine max*). *J Yunnan Agric Univ (Nat Sci)*, 33 (4): 617–623 (in Chinese with English abstract) [何庆元, 向仕华, 张超等(2018a). 锶胁迫对苗期大豆抗氧化系统的影响. *云南农业大学学报(自然科学)*, 33 (4): 617–623]
- Heuck S, Gerstmann UC, Michalke B, et al (2010). Genome-wide analysis of caesium and strontium accumulation in *Saccharomyces cerevisiae*. *Yeast*, 27 (10): 817–835
- Höllriegel V, München HZ (2011). Strontium in the environment and possible human health effects. In: Nriagu JO (ed). *Encyclopedia of Environmental Health*. USA: Elsevier Science, 268–275
- Hoseini PS, Poursafa P, Moattar F, et al (2012). Ability of phytoremediation for absorption of strontium and cesium from soils using *Cannabis sativa*. *Int J Environ Health Eng*, 1 (2): 17
- Kalingan M, Rajagopal S, Venkatachalam R (2016). Effect of metal stress due to strontium and the mechanisms of tolerating it by *Amaranthus caudatus* Linn. *Biochem Physiol*, 5 (3): 1000207
- Kanter U, Hauser A, Michalke B, et al (2010). Caesium and strontium accumulation in shoots of *Arabidopsis thaliana*: genetic and physiological aspects. *J Exp Bot*, 61 (14): 3995–4009
- Kartosentono S, Nuraida A, Indrayanto G, et al (2001). Phytoremediation of Sr^{2+} and its influence on the growth, Ca^{2+} and solasodine content of shoot cultures of *Solanum laciniatum*. *Biotechnol Lett*, 23 (2): 153–155
- Kołodziejaska B, Stępień N, Kolmas J (2021). The influence of strontium on bone tissue metabolism and its application in osteoporosis treatment. *Int J Mol Sci*, 22 (12): 6564
- Kozhevnikova AD, Seregin IV, Bystrova EI, et al (2009). The effects of lead, nickel, and strontium nitrates on cell division and elongation in maize roots. *Russ J Plant Physiol*, 56 (2): 242–250
- Lai JL, Yang LY, Fu Q, et al (2015). Bioaccumulation, sub-cellular distribution and chemical forms of strontium in *Brassica juncea* L. *J Agro-Environ Sci*, 34 (11): 2055–2062 (in Chinese with English abstract) [赖金龙, 杨垒滢, 付倩等(2015). Sr^{2+} 在印度芥菜幼苗中的富集、亚细胞分布及贮存形态研究. *农业环境科学学报*, 34 (11): 2055–2062]
- Leung JKC, Shang ZR (2003). Uptake of ^{137}Cs and ^{90}Sr in rice plants. *Health Phys*, 84 (2): 170–179
- Li M, Xie XT, Xue RH, et al (2006). Effects of strontium-induced stress on marine microalgae *Platymonas subcordiformis* (chlorophyta: volvocales). *Chin J Oceanol Limnol*, 24 (2): 154–160
- Liu Z, Xue H, Zeng CZ, et al (2020). Advances in elemental defense hypothesis for hyperaccumulator plants. *Plant Physiol J*, 56 (7): 1337–1345 (in Chinese with English abstract) [刘哲, 薛欢, 曾超珍等(2020). 植物超富集重金属的元素防御假说研究进展. *植物生理学报*, 56 (7): 1337–1345]
- Meena D, Singh SK, Chaudari SK (2013). Effect of Sr^{2+} on mitotic activity and chromosomal behavior in root meristem of *Allium cepa* L. *Int J Agric Environ Biotechnol*, 6 (2): 197–201
- Moyen C, Roblin G (2010). Uptake and translocation of strontium in hydroponically grown maize plants, and subsequent effects on tissue ion content, growth and chlorophyll a/b ratio: comparison with Ca effects. *Environ Exp Bot*, 68 (3): 247–257
- Moyen C, Roblin G (2013). Occurrence of interactions between individual Sr^{2+} - and Ca^{2+} -effects on maize root and shoot growth and Sr^{2+} , Ca^{2+} and Mg^{2+} contents, and membrane potential: consequences on predicting Sr^{2+} -impact. *J Hazard Mater*, 260: 770–779
- Ozgen S, Busse JS, Palta JP (2011). Influence of root zone calcium on shoot tip necrosis and apical dominance of potato shoot: simulation of this disorder by ethylene glycol tetra acetic acid and prevention by strontium. *HortScience*, 46 (10): 1358–1362
- Piñeros MA, Tester M (1995). Characterization of a voltage-dependent Ca^{2+} -selective channel from wheat roots. *Planta*, 195 (4): 478–488
- Qin JF, Pan WQ (2001). Limited amount index of Sr in drinking nature mineral water. *Guangdong Tace Elem Sci*, 8 (1): 16–32 (in Chinese with English abstract) [秦俊法, 潘伟清(2001). 饮用天然矿泉水的锶限量指标. *广东微量元素科学*, 8 (1): 16–32]
- Qiu NW, Tian L, Yan XF, et al (2021). The interplay between calcium and strontium in Chinese cabbage under normal and low calcium conditions. *HortScience*, 56 (8): 1–6
- Raza A, Habib M, Kakavand SN, et al (2020). Phytoremediation of cadmium: physiological, biochemical, and molecular mechanisms. *Biology*, 9 (7): 177
- Seregin IV, Kozhevnikova AD (2004). Strontium transport, distribution, and toxic effects on maize seedling growth. *Russ J Plant Physiol*, 51 (2): 215–221
- Shahid M, Pourrut B, Dumat C, et al (2014). Heavy-met-

- al-induced reactive oxygen species: phytotoxicity and physicochemical changes in plants. *Rev Environ Contam Toxicol*, 232: 1–44
- Singh S, Eapen S, Thorat V, et al (2008). Phytoremediation of 137 cesium and 90 strontium from solutions and low-level nuclear waste by *Vetiveria zizanoides*. *Ecotoxicol Environ Saf*, 69 (2): 306–311
- Sowa I, Wójciak-Kosior M, Strzemiński M, et al (2014). Biofortification of soy (*Glycine max* (L.) Merr.) with strontium ions. *J Agric Food Chem*, 62 (23): 5248–5252
- Tang YJ, Luo XG, Zeng F, et al (2013). The responses of plants to high concentrations of strontium, cesium stress and the screening of remediation plants. *J Agro-Environ Sci*, 32 (5): 960–965 (in Chinese with English abstract) [唐永金, 罗学刚, 曾峰等(2013). 不同植物对高浓度 Sr、Cs 胁迫的响应与修复植物筛选. *农业环境科学学报*, 32 (5): 960–965]
- Tsukada H, Takeda A, Takahashi T, et al (2005). Uptake and distribution of ^{90}Sr and stable Sr in rice plants. *J Environ Radioact*, 81 (2–3): 221–231
- Wang D, Zhang XX, Luo XG, et al (2015). Phytoextraction ability of *Amaranthus mangostanus* L. from contaminated soils with Cs or Sr. *J Biorem Biodegrad*, 6 (2): 1000277
- Wang X, Chen C, Wang JL, et al (2017). Phytoremediation of strontium contaminated soil by *Sorghum bicolor* (L.) Moench and soil microbial community-level physiological profiles (CLPPs). *Environ Sci Pollut Res*, 24 (8): 7668–7678
- Watts P, Howe P (2010). Strontium and Strontium Compounds. Geneva, Switzerland: World Health Organization (WHO)
- Wei XL, Zhang XQ, Zhou YD (2020). Relationship between strontium and human health. *Stud Trace Elem Health*, 37 (5): 70–72 (in Chinese) [位秀丽, 张秀琴, 周毅德(2020). 锶与人体健康关系. *微量元素与健康研究*, 37 (5): 70–72]
- White PJ (2001). The pathway of calcium movement to the xylem. *J Exp Bot*, 52 (358): 891–899
- White PJ, Broadley MR (2003). Calcium in plants. *Ann Bot*, 92: 487–511
- Yan D, Wang S, Ding K, et al (2019). Strontium uptake and effect in lettuce and radish cultivated under hydroponic conditions. *Bull Environ Contam Toxicol*, 103 (3): 453–460
- Yao K, Niu XJ, Xu H, et al (2019a). Effects of strontium on growth, photosynthesis and antioxidant enzyme activities in *Spinacia oleracea* L. seedlings. *J Nucl Agric Sci*, 33 (6): 1225–1231 (in Chinese with English abstract) [姚凯, 牛晓娟, 徐德等(2019a). 锶对菠菜幼苗生长、光合和抗氧化酶活性的影响. *核农学报*, 33 (6): 1225–1231]
- Yao K, Niu XJ, Ao JL (2019b). Effects of strontium on nutrient content in *Spinacia oleracea* seedlings. *Mol Plant Breed*, 17 (15): 5081–5088 (in Chinese with English abstract) [姚凯, 牛晓娟, 敖家林(2019b). 锶对菠菜幼苗营养物质含量的影响. *分子植物育种*, 17 (15): 5081–5088]
- Zeng CZ, Yan ML, Liu ZX (2019). Heavy metal hyperaccumulator plants and their evolution: facts and controversies. *Plant Physiol J*, 55 (8): 1063–1074 (in Chinese with English abstract) [曾超珍, 严明理, 刘志祥(2019). 重金属超积累植物及其进化: 事实与争议. *植物生理学报*, 55 (8): 1063–1074]
- Zhang WR, Kang Z, Wang Q, et al (2020). The biological effects of strontium (^{88}Sr) on Chinese cabbage. *Plant Soil Environ*, 66 (4): 149–154
- Zheng G, Pemberton R, Li P (2016). Bioindicating potential of strontium contamination with Spanish moss *Tillandsia usneoides*. *J Environ Radioact*, 152: 23–27
- Zhou LL, Tang YL, Chen X, et al (2013). Effect of strontium on photosynthesis of leaves in rape seedlings. *Chin Bull Bot*, 48 (3): 313–319 (in Chinese with English abstract) [周璐璐, 唐运来, 陈霞等(2013). 锶对油菜幼苗叶片光合作用的影响. *植物学报*, 48 (3): 313–319]
- Zhu J, Liu JQ, Yang Y, et al (2015). Effects of Sr stress on photosynthetic physiology of *Salix babylonica*. *Environ Sci Technol*, 38 (10): 32–35 (in Chinese with English abstract) [朱靖, 刘建芹, 杨叶等(2015). 锶胁迫对垂柳光合生理的影响. *环境科学与技术*, 38 (10): 32–35]