

7种杨树铅抗性和积累能力的比较研究

石文广¹, 李靖², 张玉红^{1,3}, 雷静品¹, 罗志斌^{1*}

(1.林木遗传育种国家重点实验室,国家林业和草原局森林培育重点实验室,中国林业科学研究院林业研究所,北京 100091;2.南京林业大学轻工和食品学院,江苏 南京 210037;3.和瑞基因科技有限公司,北京 100102)

摘要:【目的】通过对比研究不同种杨树的铅(Pb)抗性和Pb积累能力,筛选具有修复Pb污染土壤潜力的杨树树种。【方法】选取7种速生杨树,用8 mmol/L Pb处理6周,分析7种杨树Pb抗性和积累能力。【结果】Pb胁迫导致7种杨树净光合速率、气孔导度和蒸腾速率降低,抑制了7种杨树的高生长和径向生长,其中欧洲黑杨、群众杨和青杨的光合和生长对Pb胁迫较敏感,美洲黑杨敏感性较低。Pb胁迫导致7种杨树生物量显著降低,其中欧美杨根生物量降低最多(50.31%),欧洲黑杨(31.99%)和群众杨(22.26%)木材生物量降低最显著,欧美杨(12.67%)和群众杨(19.54%)皮生物量降低最显著,灰杨叶生物量降低最多(35.44%)。7种杨树的总生物量在Pb胁迫下出现明显降低,其中灰杨降幅最大(29.03%),欧洲黑杨降幅最小(12.02%)。相应地,7种杨树Pb抗性指数大小顺序依次为:欧洲黑杨(88.09%)>银腺杨(82.98%)≈美洲黑杨(80.70%)>欧美杨(79.86%)>青杨(76.79%)>群众杨(72.78%)≈灰杨(70.35%)。7种杨树吸收和转运Pb的能力存在较大差异。美洲黑杨根中的Pb含量最高,达2 906.10 mg/kg;灰杨木材、皮和叶中的Pb含量较高,分别达46.55、44.39和325.90 mg/kg。美洲黑杨根和整株Pb积累量最大,分别为4.20和5.06 mg/株;灰杨地上部分Pb积累量最大,为1.21 mg/株。美洲黑杨的根富集系数最大,达6.70;灰杨地上部分富集系数最大,为0.43。灰杨的Pb转运系数显著高于其他杨树,达0.16;欧洲黑杨的转运系数最低,仅为0.02。【结论】7种杨树的Pb抗性和Pb积累能力存在明显差异,其中欧洲黑杨Pb抗性最强、美洲黑杨根吸收Pb的能力最强,可能在Pb污染土壤的植物固定和生态恢复方面具有较大潜力;灰杨转运Pb能力最强,地上部分Pb积累能力最强,可能在Pb污染土壤的植物提取方面具有较大潜力。

关键词:杨树;植物修复;Pb胁迫;光合作用;生物量;Pb积累;土壤重金属污染

中图分类号:S718; X53 文献标志码:A 开放科学(资源服务)标识码(OSID):
文章编号:1000-2006(2021)03-0061-10



A comparative study on lead tolerance and accumulation of seven poplar species

SHI Wenguang¹, LI Jing², ZHANG Yuhong^{1,3}, LEI Jingpin¹, LUO Zhibin^{1*}

(1. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Key Laboratory of Silviculture of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;
2. College of Light Industry and Food Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;
3. Berry Oncology Technology Co., Ltd., Beijing 100102, China)

Abstract: 【Objective】In this study, we aimed to find the promising poplar species for the remediation of lead (Pb)-contaminated soil by comparing the lead (Pb) resistance and accumulation of different poplar species. 【Method】Seven fast-growing poplar species were exposed to 8 mmol/L Pb(NO₃)₂ for 6 weeks to analyze their capacities for Pb tolerance and accumulation. 【Result】The net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate were significantly reduced in the leaves of Pb-exposed poplar plants compared to those under the controlled condition. Thus, the axial and radial growth of poplar plants were inhibited by Pb exposure. The photosynthesis and growth of *Populus nigra*, *P. × popu-*

收稿日期 Received:2021-03-09 修回日期 Accepted:2021-04-06
基金项目:中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2018GD001, CAFYBB2019ZA001-1, CAFYBB2018SY005)。
第一作者:石文广(swg0911@126.com),助理研究员,博士。*通信作者:罗志斌(luozbill@163.com),研究员,ORCID(0000-0002-0389-9221)。
引文格式:石文广,李靖,张玉红,等. 7种杨树铅抗性和积累能力的比较研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(3): 61-70. SHI W G, LI J, ZHANG Y H, et al. A comparative study on lead tolerance and accumulation of seven poplar species[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2021, 45(3): 61-70. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202103020.

laris and *P. cathayana* were more sensitive, and those of *P. deltoides* were less sensitive to Pb exposure than the other poplar species. The biomass of Pb-treated poplar plants was declined in comparison with that of poplar plants under the controlled condition. The greatest reduction in root biomass was found in *P. × euramericana* (50.31%); the significant decreases in wood biomass were found in *P. nigra* (31.99%) and *P. × popularis* (22.26%); the significant decreases in bark biomass were found in *P. × euramericana* (12.67%) and *P. × popularis* (19.54%); the greatest reduction in leaf biomass was found in *P. × canescens* (35.44%). The total biomass of the seven poplar species decreased significantly under Pb stress. The largest decrease was found in *P. × canescens* (29.03%), and the smallest reduction was found in *P. nigra* (12.02%). Correspondingly, the tolerance index of the seven poplar species was decreased in the order: *P. nigra* (88.09%) > *P. alba* × *P. glandulosa* (82.98%) ≈ *P. deltoides* (80.70%) > *P. × euramericana* (79.86%) > *P. cathayana* (76.79%) > *P. × popularis* (72.78%) ≈ *P. × canescens* (70.35%). Significant differences in absorption and transport of Pb were found among poplar species. *P. deltoides* displayed the highest Pb concentration in the roots (2 906.10 mg/kg). *P. × canescens* showed the highest concentrations of Pb in the wood (46.55 mg/kg), bark (44.39 mg/kg) and leaves (325.90 mg/kg). The total Pb amount in the roots (4.20 mg/plant) and whole plant (5.06 mg/plant) of *P. deltoides* and those in the aerial part (1.21 mg/plant) of *P. × canescens* were the largest among the seven poplar species. *P. deltoides* showed the highest bio-concentration factor of roots (6.70) and *P. × canescens* displayed the highest bio-concentration factor of the aboveground tissue (0.43). Meanwhile, *P. × canescens* displayed the highest translocation factor (0.16), and *P. nigra* showed the lowest translocation factor (0.02). 【Conclusion】 Significant differences in Pb tolerance and accumulation were found among the seven poplar species. Among which, *P. nigra* and *P. deltoides* displayed the strongest abilities for Pb tolerance and absorption, respectively, and thus both species may have great potentials for phytostabilization and ecological restoration of Pb-polluted soil. *P. × canescens* showed the strongest ability to transport Pb to the aboveground tissues, and thus it may have a great potential for phyto-extraction of Pb in contaminated soil.

Keywords: *Populus* spp.; phytoremediation; Pb stress; photosynthesis; biomass; Pb accumulation; soil heavy metal pollution

采矿、冶炼、蓄电池等工矿业生产活动导致大量重金属铅(Pb)被排放到环境中^[1]。绝大多数环境中的Pb最终会沉积在土壤中造成土壤Pb污染。调查显示,我国土壤Pb超标率达1.5%^[2]。土壤中的Pb能被植物吸收,进而通过食物链进入人体,威胁人类健康。Pb会严重抑制儿童中枢神经系统发育,引起智力低下,还会对人体肾脏功能、心血管系统和生殖系统造成损伤^[3]。

利用植物修复重金属污染土壤,因花费低、环境友好、公众接受度高等特点而备受关注^[4]。植物修复重金属污染土壤通常包括两方面:植物提取(phytoextraction)和植物稳定(phytostabilization)^[4]。植物提取是指利用植物根系吸收土壤中的重金属并转运到植物地上部分积累,收集植物地上部分,随后焚烧回收重金属,以达到清洁土壤的目的。植物稳定是指利用植物根系吸收、沉淀和络合等作用降低土壤中重金属的移动性,以阻止重金属向地下水的渗漏以及进入食物链。适合Pb污染土壤修复的植物至少需满足两个条件^[5]:一是能够耐受高浓度的Pb。Pb不是植物的必需元素,对生物体具有很强毒性。Pb进入植物体内后往往会对植物的光合系统造成损伤,抑制植物生长,降低植物生物

量^[1]。二是能够积累大量Pb。植物的Pb积累能力直接决定了植物修复Pb污染土壤的效率。植物的Pb积累量不仅取决于植物体内的Pb含量,还取决于植物的生物量。

杨树是我国主要造林树种之一,在我国分布十分广泛,具有生长速度快、根系发达,对不同土壤和气候适应性强,易繁殖等优点。并且,杨树对重金属有较强的耐受能力。例如,欧洲黑杨(*Populus nigra*)可以在含有220 mg/kg铜的土壤中生长2个月而没有明显中毒症状^[6]。灰杨[*P. × canescens*, 无性系(clone, cl.) INRA 717-14B]可以在含有265 mg/kg锌(Zn)的土壤中生长61 d而生物量没有明显降低^[7]。群众杨(*P. × popularis*, cl. H20)可以在0.2 mmol/L镉(Cd)胁迫下生长20 d而光合作用没有明显降低^[8]。笔者前期研究发现,灰杨可以在浇灌3 mmol/L Pb的沙中生长49 d而叶生物量只有轻微降低^[9]。得益于快速生长,杨树可以产出大量生物量。利用短期轮伐的种植方式,速生杨每年可产出35 t/hm²生物量^[10]。因此,虽然杨树富集重金属的能力低于重金属超富集的草本植物,但是杨树积累重金属的总量往往高于超富集草本植物。在Cd污染土壤的修复实践中发现,杨树

每年可以从污染土壤中提取 250~1 000 g/hm² 的 Cd^[11],而 Cd 超富集植物天蓝遏蓝菜每年可以提取约 250 g/hm² 的 Cd^[12]。这些研究表明杨树在重金属污染土壤修复方面具有巨大潜力。

杨属植物具有丰富的遗传多样性,包含 5 个派系 30~40 种^[13]。不同种杨树的重金属抗性和重金属积累能力存在巨大差异。在过去十几年里,学者通过对比不同杨树对重金属的抗性和积累能力,筛选出在修复 Cd/Zn 污染土壤方面具有巨大潜力的欧洲黑杨 (*P. nigra*, cl. Poli)、加拿大杨 (*P. × canadensis*, cl. Luisa Avanzo)、毛果杨 (*P. trichocarpa*, cl. Nisqually)、青杨 (*P. cathayana*, cl. Zhonghua 1)、银白杨 (*P. trichocarpa* var. *pyramidalis*) 等^[8, 14-16]。然而,目前有关不同种杨树 Pb 抗性和 Pb 积累能力的对比研究相对匮乏,潜在的可用于 Pb 污染土壤修复的杨树树种较少。为此,本研究选取了灰杨 (*P. × canescens*, cl. B1-714)、美洲黑杨 (*P. deltoides*, cl. N30)、欧美杨 (*P. × euramericana*, cl. S66)、银腺杨 (*P. alba*×*P. glandulosa*, cl. 84K)、欧洲黑杨 (*Populus nigra*, cl. I35)、群众杨 (*P. × popularis*, cl. H20)、青杨 (*P. cathayana*, cl. Zhonghua 1) 开展评估研究。这 7 种杨树均为速生杨树,抗逆性较强,在我国均有栽种;此外,已有研究表明这 7 种杨树具有较高的 Cd、Zn 等重金属抗性和积累能力^[8, 16-19]。笔者用 8 mmol/L Pb 处理这 7 种杨树 6 周,推测这 7 种速生杨树的 Pb 抗性和 Pb 积累能力存在显著差异。为此,对比分析了这 7 种杨树在 Pb 胁迫下的光合参数、生长参数和生物量,以及各组织的 Pb 含量、积累的 Pb 总量、富集系数和转运系数等,以期在选择具有 Pb 污染土壤修复潜力的杨树树种提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

试验所用的 7 种杨树来自林木遗传育种国家重点实验室杨树课题组试验苗圃(北京通州, 39.733 741°E, 116.751 993°N)^[20]。采集 7 种杨树 1 年生插条(直径约 1 cm,长约 15 cm),在水中浸泡生根后,移栽到 5 L 的花盆中进行沙培(每盆种植 1 株,基质为约 4 kg 的河沙);放置在玻璃温室中培养(昼夜温度 20~30 ℃,相对空气湿度 40%~50%,自然光照)。每株苗木隔天浇灌 50 mL 的 Hoagland 营养液。每天浇灌适量蒸馏水,使培养基质含水量保持在 70%~80%。苗木长至约 30 cm 时,每种杨树选取 12 株长势一致的苗木分成两组,

进行 Pb 处理。考虑到杨树对 Pb 有较强的耐受能力,为了最大限度地测试杨树 Pb 抗性和积累的潜力,用 8 mmol/L Pb(NO₃)₂ 溶液进行处理。隔天对每株苗木浇灌 50 mL 处理液[含有 0(对照)或 8 mmol/L Pb(NO₃)₂],处理液和 Hoagland 营养液错开浇灌。为了消除 Pb(NO₃)₂ 附带的氮元素对试验的影响,浇灌 8 mmol/L Pb(NO₃)₂ 溶液处理的苗木,将浇灌的 Hoagland 营养液中部分 KNO₃ 和 Ca(NO₃)₂ 用 KCl 和 CaCl₂ 替代。Pb 处理持续 6 周,处理结束时,累计向每株苗木浇灌 1 740.48 mg Pb。

1.2 生长监测与光合参数测定

Pb 处理期间,每周测量所有杨树苗木的株高(不包含插条)和地径(萌发枝距插条 5 cm 处)。Pb 处理 6 周后,测量每株杨树苗木的光合参数。每株苗木选取 3 片成熟叶[叶间隔期指数(leaf plastochron index)为 7~9],利用 Li-6400 便携式光合仪(LiCor Inc, Lincoln, NE, USA)进行测定,具体参数设置参照 He 等^[21]的方法。

1.3 材料收获与生物量分析

将每株苗木的根、木材、皮和叶分开收获。每株苗木的根在 20 mmol/L 的 EDTA-Na₂ 溶液中浸泡 5 min,以清除根表面附着的 Pb。各组织称质量后,装入铝箔纸袋中迅速浸入液氮中冷冻。随后,用球磨机(MM400, Retsch, Haan, Germany)将杨树组织研磨成粉末并储存在-80 ℃冰箱中。取 100 mg 左右的组织粉末,在 60 ℃烘箱中烘干至质量恒定,以计算干湿比。杨树苗木各组织的生物量=组织鲜质量×组织干湿比。计算抗性指数(tolerance index, TI,公式中记为 I_T)用于评价各杨树树种的 Pb 抗性^[22]。

$I_T = \text{处理植株总生物量} / \text{对照植株总生物量} \times 100\%$ 。

1.4 Pb 含量测定

取 250 mg 左右的组织粉末,加入 10 mL 浓硝酸(HNO₃)和 2 mL 高氯酸(HClO₄),摇匀后静置过夜。随后,在 170 ℃下进行消解,完全消解后用超纯水定容至 25 mL。用原子吸收分光光度计(Z-2000, Tokyo, Hitachi, Japan)分析消解液中的 Pb 含量。各组织积累的 Pb 总量=组织生物量×组织 Pb 含量。培养基质 Pb 含量=(浇灌 Pb 总质量-植物中总 Pb 积累量)/培养基质质量。用富集系数(bio-concentration factor, BCF,公式中记为 C_{BCF})来评价植物组织从土壤中提取 Pb 的能力^[23]。C_{BCF}=植物组织 Pb 含量/培养基质 Pb 含量。用转运系

数(translocation factor, TF, C_{TF})来评价植物将Pb从根中转运到地上部分的能力^[23]。 C_{TF} =地上部分Pb含量/根中Pb含量。

1.5 数据统计与分析

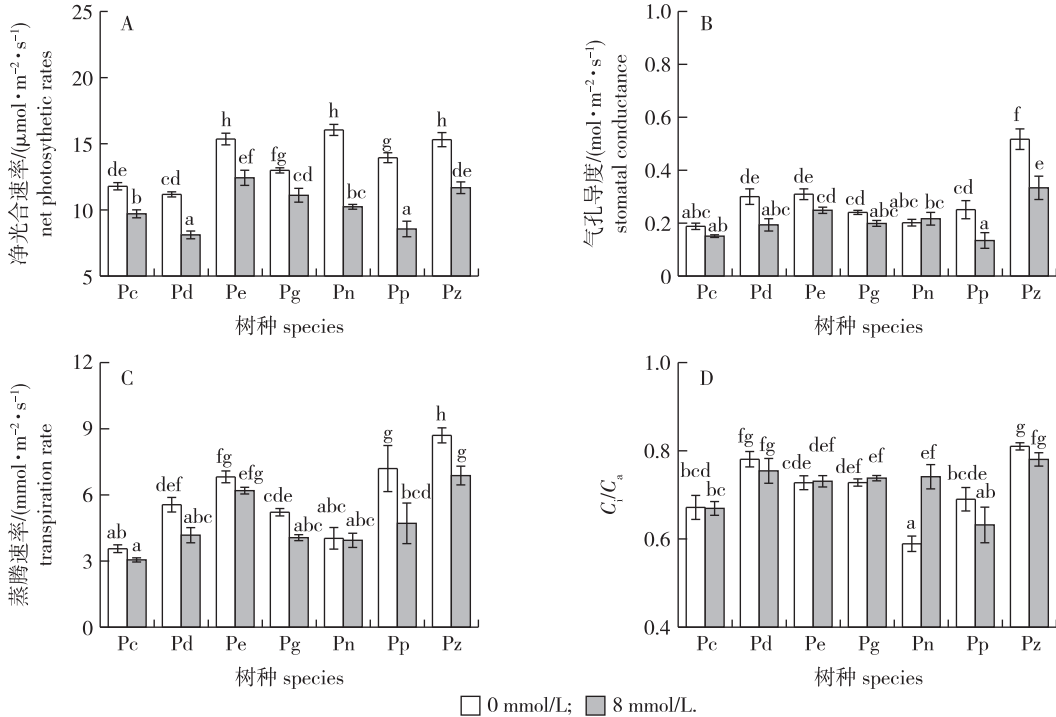
用 Statgraphics Plus (STN, St Louis, MO, USA)进行数据统计分析。分析前,对所有数据进行了正态分布检验。方差分析采用 LSD 法,当 F -test 的 P 值小于或等于 0.05 时,认为存在显著差异。为了减少 I 型误差,所有 P 值用 Tukey 法进行矫正。

2 结果与分析

2.1 Pb 对 7 种杨树光合作用的影响

正常情况下,7 种杨树的净光合速率存在较大差异,其中欧美杨、欧洲黑杨和青杨的净光合速率最高,分别为 15.35、16.04 和 15.31 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;美洲黑杨的净光合速率最低,为 11.17 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (图 1A)。Pb 胁迫下,欧美杨净光合速率最高,为

12.43 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,美洲黑杨和群众杨净光合速率最低,分别为 8.11 和 8.56 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (图 1A)。Pb 胁迫导致 7 种杨树净光合速率显著降低,其中群众杨和欧洲黑杨降低较多,分别达 38.63%和 36.21%,银腺杨和灰杨降低较少,分别为 14.49%和 17.68%(图 1A)。无论是否有 Pb 胁迫,青杨的气孔导度和蒸腾速率明显高于其他杨树树种(图 1B、1C)。Pb 胁迫导致美洲黑杨、群众杨和青杨的气孔导度和蒸腾速率显著降低,对灰杨、欧美杨、银腺杨和欧洲黑杨的气孔导度和蒸腾速率影响不显著(图 1B、1C)。没有 Pb 胁迫时,青杨的胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)与胞外 CO_2 浓度(Ambient CO_2 concentration, C_a)之比(C_i/C_a)最高,为 0.81,欧洲黑杨 C_i/C_a 最低,为 0.59(图 1D)。Pb 胁迫导致欧洲黑杨 C_i/C_a 显著升高,达 25.82%,对其他杨树没有显著影响(图 1D)。



不同字母表示不同处理及树种间差异显著。Different letters on the bars indicate significant difference between the treatments and among species. C_i : 胞间 CO_2 浓度 intercellular CO_2 concentration; C_a : 环境 CO_2 浓度 ambient CO_2 concentration; Pc: 灰杨 $P. \times canescens$; Pd: 美洲黑杨 $P. deltoids$; Pe: 欧美杨 $P. \times euramericana$; Pg: 银腺杨 $P. alba \times P. glandulosa$; Pn: 欧洲黑杨 $P. nigra$; Pp: 群众杨 $P. \times popularis$; Pz: 青杨 $P. cathayana$ 。下同。The same below.

图1 Pb胁迫对7种杨树光合作用的影响

Fig.1 The effects of Pb stress on photosynthesis of the seven poplar species

2.2 Pb 对 7 种杨树生长的影响

正常情况下,7 种杨树高生长速率存在差异,其中银腺杨和群众杨高生长速率最快,分别为 1.19

和 1.20 cm/d ;青杨高生长速率最慢,为 0.88 cm/d (表 1)。Pb 胁迫下,灰杨和银腺杨高生长速率最快,分别为 0.83 和 0.82 cm/d ,青杨高生长速率最

慢,为 0.58 cm/d(表 1)。Pb 胁迫显著抑制了 7 种杨树的高生长,其中群众杨的高生长率降低最大,达 45.16%,美洲黑杨和欧美杨的高生长率降低较小,分别为 26.38%和 28.07%(表 1)。无论是否有 Pb 胁迫,银腺杨径向生长率明显高于其他杨树,分别为 0.06(0 mmol/L Pb)和 0.05(8 mmol/L Pb)

mm/d,而青杨径向生长速率显著低于其他杨树树种,分别为 0.05(0 mmol/L Pb)和 0.03(8 mmol/L Pb)mm/d(表 2)。Pb 胁迫显著抑制了 7 种杨树的径向生长,其中群众杨径向生长率降低最多,达 42.44%,欧美杨降低最少,仅为 15.57%(表 2)。

表 1 Pb 胁迫对 7 种杨树高生长的影响

Table 1 The effects of Pb stress on axial growth of the seven poplar species

树种 species	Pb 处理/ (mmol·L ⁻¹) Pb treaments	苗高/cm plant hight						
		0 d	7 d	14 d	21 d	28 d	35 d	42 d
Pc	0	28.84±4.60 ab	36.14±5.22 ab	42.44±5.36 abc	52.30±4.17 def	62.78±4.02 fgh	71.10±1.79 fg	78.25±0.95 efg
	8	29.12±4.52 abc	35.08±5.30 a	39.86±5.43 abc	44.30±5.28 ab	52.90±3.82 abc	59.04±4.24 bc	64.08±2.12 bc
Pd	0	27.00±1.80 a	34.48±0.59 a	42.53±0.88 abc	49.33±0.98 bcde	58.37±1.46 cdef	63.60±1.82 cde	67.87±1.03 c
	8	28.42±0.49 ab	34.88±1.14 a	38.53±1.57 ab	42.40±1.04 a	48.63±0.65 a	53.12±0.73 a	58.50±1.56 a
Pe	0	30.42±0.89 abcd	34.32±1.22 a	42.87±1.27 abc	50.92±1.19 cdef	59.02±1.00 defg	66.88±0.77 def	73.82±1.37 de
	8	30.87±1.70 abcd	34.63±1.60 a	40.18±1.08 abc	46.22±1.27 abcd	52.42±1.81 ab	58.83±2.10 bc	62.08±2.08 ab
Pg	0	29.38±2.70 abc	38.27±2.80 ab	49.83±1.91 d	59.17±0.50 g	68.47±0.91 i	74.65±0.94 g	79.58±1.23 fg
	8	30.67±0.22 abcd	38.55±2.61 ab	45.57±2.09 cd	51.48±1.24 cdef	56.83±0.93 bcde	61.32±0.32 bcd	65.00±0.42 bc
Pn	0	31.10±0.24 abcd	35.80±0.20 ab	44.50±0.30 abcd	54.10±0.10 efg	66.10±0.74 hi	72.50±0.40 fg	76.83±0.19 def
	8	30.13±0.66 abcd	32.65±1.35 a	36.95±3.13 a	44.80±3.83 abc	51.37±3.34 ab	58.17±5.04 abc	60.53±6.39 ab
Pp	0	32.58±1.56 abcd	38.73±2.04 ab	43.95±3.67 abcd	53.52±4.00 efg	63.94±3.01 ghi	73.68±2.95 g	83.13±1.81 g
	8	33.27±1.23 bcd	34.48±0.98 a	39.80±1.77 abc	46.00±2.08 abcd	53.98±1.19 bcd	57.63±1.44 ab	60.98±1.56 ab
Pz	0	36.35±1.57 d	44.00±1.50 b	50.08±1.57 d	56.75±1.57 fg	62.12±1.75 efgh	68.20±0.80 ef	73.17±1.30 d
	8	34.92±1.36 cd	39.98±1.22 ab	45.15±0.96 bcd	50.00±0.74 bcde	54.58±1.06 bcd	57.17±1.30 ab	59.17±0.59 a

注:表中的数值为平均值±SE(n = 12)。同列数值后不同字母表示不同处理及树种间差异显著(P<0.05)。下同。Data indicate means±SE (n = 12). Different letters behind the values in the same column indicate significant difference between the treatments and among species. The same below.

表 2 Pb 胁迫对 7 种杨树径向生长的影响

Table 2 The effects of Pb stress on radial growth of the seven poplar species

树种 species	Pb 处理/ (mmol·L ⁻¹) Pb treaments	地径/mm ground diameter						
		0 d	7 d	14 d	21 d	28 d	35 d	42 d
Pc	0	2.45±0.11 a	2.63±0.10 a	2.89±0.14 a	3.15±0.17 a	3.77±0.16 a	4.09±0.26 a	4.48±0.27 a
	8	2.95±0.13 b	3.29±0.09 b	3.55±0.09 b	3.78±0.12 b	4.21±0.18 b	4.29±0.18 a	4.39±0.25 a
Pd	0	3.70±0.06 cd	4.02±0.07 cd	4.37±0.14 c	4.87±0.10 de	5.12±0.04 def	5.44±0.08 cd	5.75±0.08 de
	8	3.90±0.14 de	4.21±0.20 cde	4.51±0.16 cd	4.84±0.15 de	5.11±0.07 def	5.39±0.11 cd	5.58±0.12 cd
Pe	0	4.76±0.14 f	5.06±0.18 f	5.46±0.17 e	5.80±0.16 f	6.14±0.18 i	6.42±0.14 g	6.70±0.15 g
	8	4.74±0.14 f	5.01±0.11 f	5.37±0.17 e	5.64±0.16 f	5.85±0.14 hi	6.11±0.15 fg	6.38±0.16 fg
Pg	0	3.52±0.22 c	3.92±0.17 cd	4.36±0.15 c	4.96±0.14 de	5.40±0.21 fg	5.71±0.18 de	6.08±0.18 ef
	8	3.75±0.14 cde	4.16±0.05 cde	4.65±0.07 cd	5.03±0.04 de	5.34±0.07 fg	5.58±0.09 de	5.68±0.07 de
Pn	0	3.79±0.05 cde	4.11±0.09 cde	4.58±0.13 cd	4.80±0.14 de	5.17±0.41 defg	5.46±0.52 cde	5.81±0.56 def
	8	3.73±0.04 cde	3.86±0.08 c	3.95±0.07 b	4.17±0.06 c	4.52±0.02 bc	4.74±0.05 b	5.01±0.04 b
Pp	0	3.98±0.07 de	4.34±0.10 e	4.74±0.11 d	5.07±0.10 e	5.53±0.13 gh	5.90±0.10 ef	6.25±0.07 f
	8	3.87±0.08 de	4.10±0.08 cde	4.46±0.09 cd	4.72±0.08 d	4.86±0.06 cde	5.07±0.09 bc	5.17±0.08 bc
Pz	0	4.05±0.03 e	4.42±0.07 e	4.71±0.17 cd	5.04±0.14 de	5.37±0.12 fg	5.71±0.22 def	5.97±0.20 def
	8	4.04±0.12 e	4.22±0.12 de	4.44±0.13 cd	4.66±0.09 d	4.72±0.05 cd	5.03±0.06 bc	5.17±0.05 bc

2.3 7 种杨树的生物量变化和 Pb 抗性指数

正常情况下,欧美杨根生物量最高,达 3.24 g/株,其他杨树树种相差不大;Pb 胁迫时,灰杨和

银腺杨根生物量最低,分别为 0.78 和 0.82 g/株,其他杨树树种相差不大(图 2A)。除了欧洲黑杨根生物量没有明显变化外,Pb 胁迫导致其他 6 种杨

树根生物量显著降低,其中欧美杨降低最多,达50.31%(图2A)。无论是否有Pb胁迫,欧美杨、银腺杨和欧洲黑杨木材生物量较大,而美洲黑杨和青杨木材生物量相对较小(图2B)。Pb胁迫导致欧洲黑杨和群众杨木材生物量显著降低,分别达31.99%和22.26%,其他杨树木材生物量变化不显著(图2B)。无论是否存在Pb胁迫,欧美杨树皮生物量最高,分别达3.03(0 mmol/L Pb)和2.65(8 mmol/L Pb)g/株,其他杨树差异较小(图2C)。Pb胁迫导致欧美杨和群众杨树皮生物量显著降

低,分别达12.67%和19.54%,其他杨树变化不显著(图2C)。无论是否存在Pb胁迫,欧美杨叶生物量最高,分别达8.40(0 mmol/L Pb)和7.03(8 mmol/L Pb)g/株,灰杨叶生物量最低,分别为4.29(0 mmol/L Pb)和2.77(8 mmol/L Pb)g/株(图2D)。Pb胁迫导致7种杨树叶生物量显著降低,其中灰杨叶生物量降低最多,达35.44%,欧美杨和银腺杨降低最少,分别为16.31%和16.82%(图2D)。

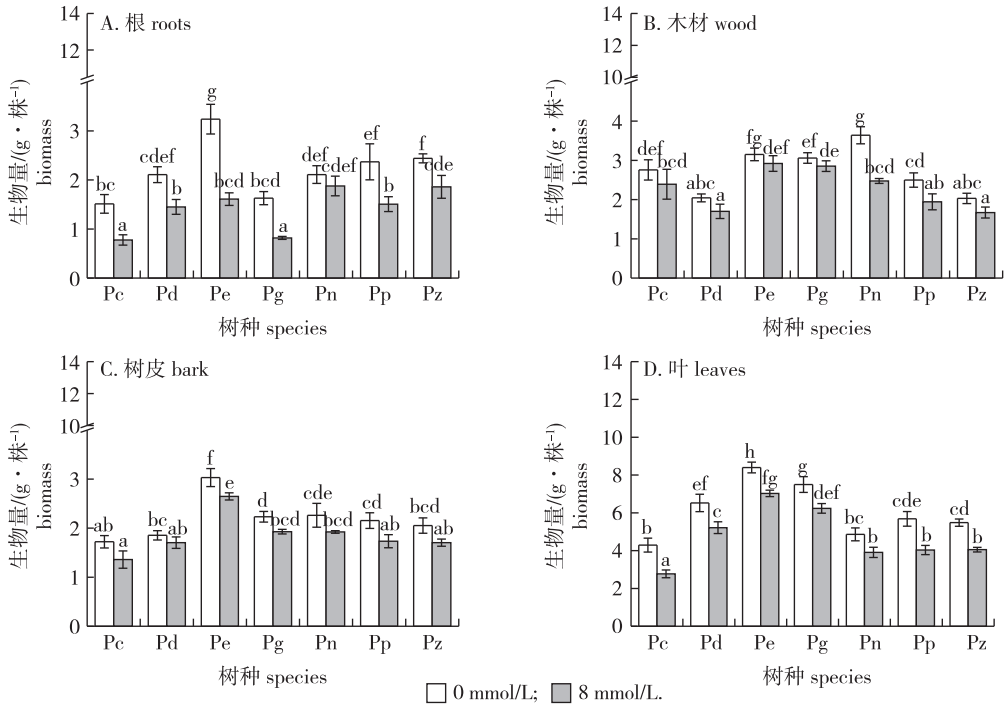


图2 Pb胁迫对7种杨树生物量的影响

Fig.2 The effects of Pb stress on biomass of the seven poplar species

无论是否有Pb胁迫,欧美杨的总生物量最高,分别为17.82(0 mmol/L Pb)和14.21(8 mmol/L Pb)g/株,灰杨的总生物量最低,分别为10.29

(0 mmol/L Pb)和7.30(8 mmol/L Pb)g/株(图3A)。Pb处理导致7种杨树总生物量显著降低,其中灰杨降幅最大,达29.03%;欧洲黑杨降幅最

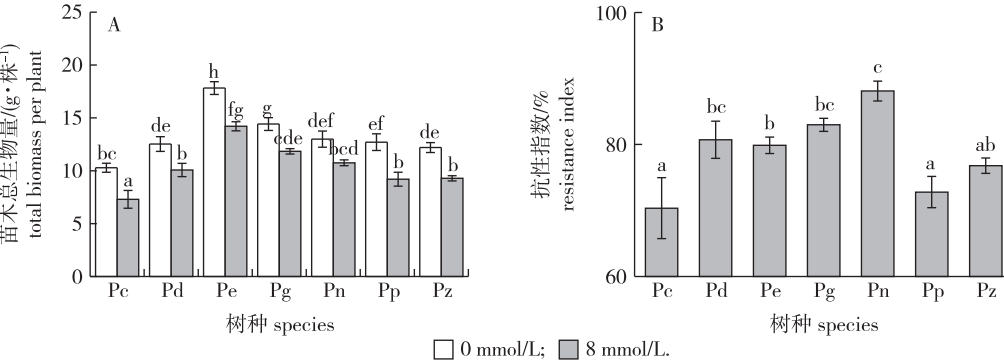


图3 7种杨树的总生物量和Pb抗性指数

Fig.3 The total biomass and tolerance indexes of the seven poplar species

小,仅 12.02%(图 3A)。相应地,7 种杨树的抗性指数存在较大差异,大小依次为:欧洲黑杨(88.09%)>银腺杨(82.98%)≈美洲黑杨(80.70%)>欧美杨(79.86%)>青杨(76.79%)>群众杨(72.78%)≈灰杨(70.35%)(图 3B)。

2.4 7 种杨树各组织中的 Pb 含量

没有 Pb 胁迫时,7 种杨树各组织中的 Pb 含量几乎为零;8 mmol/L Pb 处理后,7 种杨树各组织中的 Pb 含量明显增加(图 4)。在根中,美洲黑杨 Pb 含量最高,达 2 906.10 mg/kg,欧美杨和青杨 Pb 含

量最低,分别为 751.04 和 765.60 mg/kg(图 4A)。在木材中,灰杨和美洲黑杨 Pb 含量最高,分别为 46.55 和 46.51 mg/kg,其他杨树差异不大(图 4B)。在树皮中,灰杨 Pb 含量较高,达 44.39 mg/kg,欧美杨、欧洲黑杨和群众杨 Pb 含量较低,分别为 13.44、16.02 和 17.94 mg/kg(图 4C)。在叶中,灰杨 Pb 含量显著高于其他杨树,达 325.90 mg/kg,欧洲黑杨和青杨 Pb 含量最低,分别为 51.74 和 54.08 mg/kg(图 4D)。

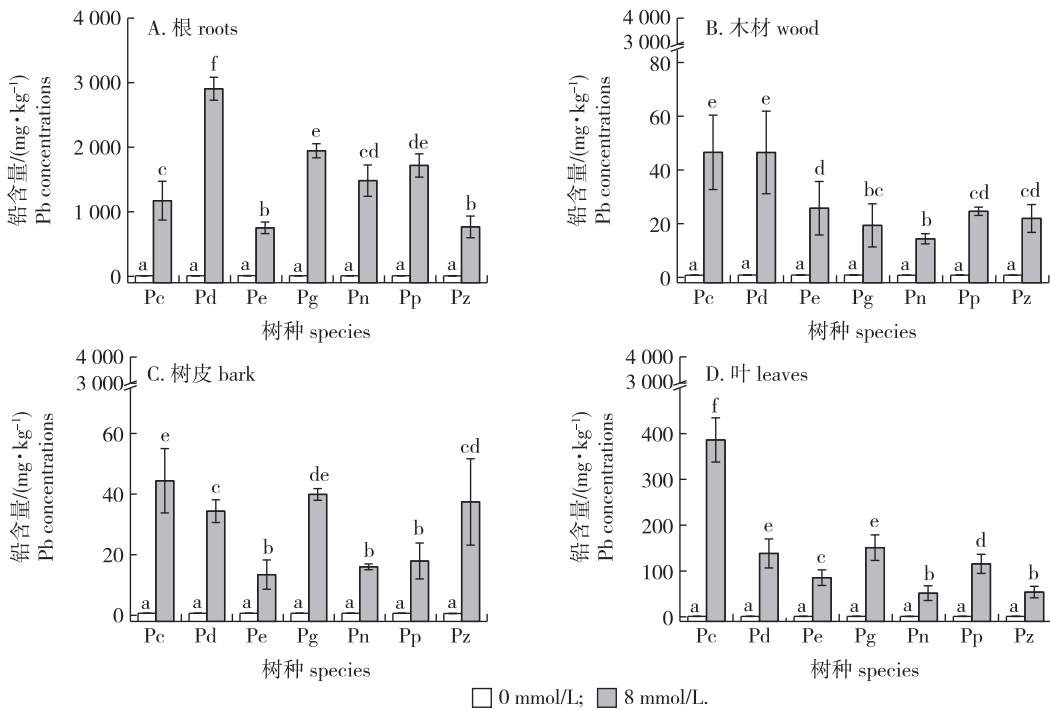


图 4 7 种杨树根、木材、树皮和叶中的 Pb 含量

Fig.4 Pb concentrations in the roots, wood, bark and leaves of the seven poplar species

2.5 7 种杨树的 Pb 积累能力

美洲黑杨根中的 Pb 积累量最高,达 4.20 mg/株,灰杨根中最低,仅为 0.92 mg/株;而地上部分,灰杨积累量最高,达 1.21 mg/株,欧洲黑杨和青

杨最低,分别为 0.27 和 0.32 mg/株(表 3)。灰杨地上部分的 Pb 主要积累在叶中,占比达 85.95%(表 3)。7 种杨树积累 Pb 的总量大小顺序依次为:美洲黑杨(5.06 mg/株)>欧洲黑杨(3.19 mg/株)>

表 3 7 种杨树的 Pb 积累量、富集系数和转运系数

Table 3 The total Pb amount, bio-concentration factors and translocation factors of the seven poplar species							
树种 species	Pb 积累量/(mg·株 ⁻¹) total Pb amount				富集系数 BCF		转运系数 TF
	根 roots	木材 wood	树皮 bark	叶 leaves	根 roots	地上部分 aboveground part	
Pc	0.92±0.16 a	0.11±0.02 d	0.06±0.01 b	1.04±0.10 e	2.70±0.04 b	0.43±0.02 e	0.16±0.01 f
Pd	4.20±0.45 c	0.08±0.01 c	0.06±0.01 b	0.72±0.05 c	6.70±0.26 e	0.20±0.00 d	0.03±0.00 ab
Pe	1.20±0.08 a	0.08±0.01 bc	0.04±0.00 a	0.60±0.03 c	1.73±0.06 a	0.13±0.01 b	0.08±0.00 e
Pg	1.58±0.04 a	0.06±0.00 ab	0.08±0.00 c	0.89±0.03 d	4.48±0.16 d	0.21±0.00 d	0.05±0.00 cd
Pn	2.92±0.56 b	0.04±0.00 a	0.03±0.00 a	0.20±0.04 a	3.41±0.35 c	0.07±0.01 a	0.02±0.01 a
Pp	2.59±0.27 b	0.05±0.00 a	0.03±0.00 a	0.47±0.03 b	3.95±0.03 d	0.16±0.00 c	0.04±0.00 bc
Pz	1.40±0.16 a	0.04±0.00 a	0.06±0.00 b	0.22±0.01 a	1.76±0.10 a	0.10±0.00 a	0.06±0.00 d

群众杨(3.14 mg/株)>银腺杨(2.61 mg/株)>灰杨(2.13 mg/株)>欧美杨(1.91 mg/株)>青杨(1.72 mg/株)(表3)。在7种杨树中,美洲黑杨的根富集系数最高,达6.70,欧美杨和青杨最低,分别为1.73和1.76;灰杨的地上部分富集系数最高,达0.43,欧洲黑杨和青杨最低,分别为0.07和0.10(表3)。7种杨树的Pb转运系数存在较大差异,其中灰杨的Pb转运系数明显高于其他杨树,达0.16,欧洲黑杨的转运系数最低,仅为0.02(表3)。

3 讨论

3.1 7种杨树Pb抗性

Pb是一种高毒性不可降解的重金属。Pb的毒性仅次于砷,即使很少量Pb进入植物体内,也会对植物产生毒害^[24]。中度的Pb中毒会抑制植物根系生长,引起植株矮化;严重的Pb中毒则会导致植物叶片萎黄凋落,甚至植株死亡^[24-25]。用0.3 mmol/L Pb处理3周后,银合欢(*Leucaena leucocephala*)根系生长显著被抑制,植株矮化生长,叶片萎黄凋落^[26]。在本研究中,8 mmol/L Pb处理6周后,7种杨树均有根系生长被抑制、矮化生长的症状,但并未出现叶片萎黄凋落和植株死亡(未展示相关数据),表明7种杨树对Pb胁迫具有较强的抗性。

Pb对植物产生毒害的重要机制之一是Pb对植物生理生化代谢的影响。光合作用是植物生长发育的关键生理生化过程之一,其对Pb胁迫尤为敏感^[24]。Pb胁迫会导致杨树的光合作用降低,并且不同杨树的光合作用对Pb胁迫的敏感性不同^[18, 27]。例如,在相同Pb胁迫下,欧美杨(cl. Guinier 561/41)的光合速率降低程度低于欧洲黑杨(cl. Linnaeus 63/135)^[18]。与已有研究一致,本研究发现Pb胁迫导致7种杨树光合速率降低,并且呈现出明显的种间差异性。Pb胁迫引起的植物光合速率降低主要有3个机制:气孔关闭、光合系统紊乱和叶绿体结构损伤^[1]。Pb胁迫导致光合速率降低的机制因植物不同而存在差异,例如,Pb胁迫导致豌豆(*Pisum sativum*)光合速率降低主要是由于气孔关闭^[28];而Pb胁迫导致紫萍(*Spirodela polyrrhiza*)光合速率降低主要是由于光合系统紊乱和叶绿体结构损伤^[29]。在7种杨树中,欧美杨、欧洲黑杨、群众杨和青杨的光合速率在Pb胁迫下降低程度最大,同时,欧美杨、群众杨和青杨的气孔导度及蒸腾速率明显降低,而欧洲黑杨则没有明显变化,说明欧美杨、群众杨和青杨光合速率的降低可

能主要是气孔关闭引起的,而欧洲黑杨则可能主要是光合系统紊乱或叶绿体损伤所致。Pb胁迫往往导致欧洲黑杨叶中丙二醛含量急剧升高^[30]。同时,本研究发现欧洲黑杨叶中 C_i/C_a 在Pb胁迫下显著升高,表明铅胁迫可能导致了欧洲黑杨叶中叶绿体结构损伤,引起光合速率降低。这些结果说明,在7种杨树中欧洲黑杨叶对Pb较为敏感。与之相应,在7种杨树中灰杨叶中的Pb浓度最高,而净光合速率减少量最小,表明灰杨叶对Pb的抗性较强。为了应对Pb的毒害,植物体内形成了一系列的解毒机制,如 Pb^{2+} 的螯合/络合与区室化等^[24]。Pb胁迫时,灰杨叶中会大量积累谷胱甘肽和草酸,并上调ATP-binding cascade C3.1(*ABCC 3.1*)的表达,增强了 Pb^{2+} 的螯合/络合以及液泡区室化,可能是灰杨叶Pb抗性较强的主要原因^[9]。

Pb胁迫会显著抑制杨树的生长,导致生物量降低^[30-32]。不同杨树的生长对Pb的敏感性不同^[31, 33]。例如,在相同Pb处理条件下,银白杨(cl. 62/154)的株高和地径降低量显著高于欧洲黑杨(cl. 44/9)^[31];北京杨(*P. beijingensis*)生物量降低量高于青杨^[33]。与已有研究一致,笔者发现Pb胁迫显著抑制了7种杨树的高生长和径向生长,导致生物量降低。Pb胁迫引起的7种杨树生长抑制存在明显的种间差异。笔者发现欧洲黑杨、群众杨和青杨的株高和地径在Pb处理的第1周就出现明显的降低,表明这3种杨树对土壤中的Pb比较敏感。抗性指数是描述植物重金属抗性的重要指标,已有研究表明,不同杨树树种对镉、锌等重金属的抗性指数存在明显差异^[16, 34],本研究发现与其他重金属一样,7种杨树对Pb的抗性指数同样存在较大差异。值得注意的是,在7种杨树中,在光合和生长方面对Pb胁迫都十分敏感的欧洲黑杨,其Pb抗性指数最高。已有研究发现,欧洲黑杨根具有较强的Pb胁迫防御能力,能够将Pb固定在细胞壁上,将Pb转化为沉淀态和区室化到细胞液泡中,降低Pb向地上部分转运^[35]。因此,虽然欧洲黑杨生理生化过程对Pb很敏感,但高效的防御机制,有效地降低了Pb在关键生理代谢组织的积累,使其具有较高的Pb抗性。

3.2 7种杨树Pb积累能力

植物修复Pb等重金属污染土壤的关键是植物对土壤中Pb等重金属元素的吸收和在植物地上部分的积累^[36]。已有研究表明,虽然不同杨树吸收和积累Pb的能力存在一定差异,但是几乎所

有已研究的杨树根中的 Pb 含量显著高于地上组织^[33, 37-39]。例如,北京杨根中的 Pb 含量是地上部分的约 200 倍^[33];欧美杨(*cl. Dorskamp*)根中的 Pb 含量是地上部分的约 400 倍^[39]。本研究同样发现 7 种杨树吸收和积累 Pb 的能力存在差异,同时 7 种杨树根中的 Pb 浓度是地上部分的 7~30 倍。在相同条件下,杨树各组织中的 Pb 含量通常低于草本植物^[40-41]。但是,杨树的快速生长,使其积累 Pb 的总量往往高于草本植物^[42]。例如,在 140 mg/kg Pb 的土壤中,杨树(*P. nigra* × *P. maximowiczii*)能够积累 629 μg/株的 Pb,其中地上部分有 239 μg/株,而玉米(*Zea mays*)和向日葵(*Helianthus annuus*)分别仅积累了 88 μg/株和 176 μg/株的 Pb,其中地上部分分别有 68 μg/株和 98 μg/株^[42]。本研究发现,美洲黑杨积累 Pb 的总量高达 5.06 mg/株,灰杨地上部分积累的 Pb 总量高达 1.21 mg/株,表明这两种杨树可能在修复 Pb 污染土壤方面潜力巨大。美洲黑杨和灰杨能够大量积累 Pb 可能与它们体内与 Pb 转运和解毒相关的基因高表达有关。研究发现,Pb 胁迫下,美洲黑杨根中可能含有参与 Pb 吸收和解毒的基因,如 natural resistance associated macrophage protein 1.3 (*NRAMP 1.3*)、*ABCC 1.1*、ATP sulfurylase 1 (*ATPS 1*)等显著上调表达,促进了根系吸收和积累 Pb^[43];铅胁迫引起灰杨根中可能参与 Pb 吸收和转运的基因,如 *NRAMP 1.3*、*NRAMP 1.4*、*ABCG40*, ferric reductase defective 3.1(*FRD 3.1*)等,显著上调表达,促进了根系吸收 Pb,并将其转运至地上部分^[9]。

7 种杨树的 Pb 抗性和 Pb 积累能力存在显著差异。其中欧洲黑杨的 Pb 抗性指数最高,根的 Pb 积累能力仅次于美洲黑杨,Pb 转运系数最低;美洲黑杨的 Pb 抗性仅次于欧洲黑杨,根和整株的 Pb 积累量最大,根富集系数最高,但 Pb 转运系数较低;灰杨的 Pb 抗性指数最低,但地上部分 Pb 积累量最大,地上部分富集系数和转运系数最高。这些结果表明,欧洲黑杨和美洲黑杨可能在 Pb 污染土壤的植物固定和生态恢复方面具有较大潜力,灰杨则在 Pb 污染土壤的植物提取方面具有很大潜力。

参考文献(reference):

- [1] ZULFIQAR U, FAROOQ M, HUSSAIN S, et al. Lead toxicity in plants: impacts and remediation [J]. J Environ Manage, 2019, 250: 109557. DOI: 10.1016/j.jenvman.2019.109557.
- [2] 环境保护部和国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报[EB/OL]. [2014-04-07]. [http://www.mee.gov.cn/gkml/sthjbgw/](http://www.mee.gov.cn/gkml/sthjbgw/qt/201404/t20140417_270670.htm)
- qt/201404/t20140417_270670.htm.
- [3] NEEDLEMAN H. Lead poisoning [J]. Annu Rev Med, 2004, 55 (1): 209-222. DOI: 10.1146/annurev.med.55.091902.103653.
- [4] SARWAR N, IMRAN M, SHAHEEN M R, et al. Phytoremediation strategies for soils contaminated with heavy metals: modifications and future perspectives [J]. Chemosphere, 2017, 171: 710-721. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2016.12.116.
- [5] GERHARDT K E, GERWING P D, GREENBERG B M. Opinion: taking phytoremediation from proven technology to accepted practice [J]. Plant Sci, 2017, 256: 170-185. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.11.016.
- [6] STOBRAWA K, LORENC-PLUCINSKA G. Thresholds of heavy-metal toxicity in cuttings of European black poplar (*Populus nigra* L.) determined according to antioxidant status of fine roots and morphometrical disorders [J]. Sci Total Environ, 2008, 390 (1): 86-96. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2007.09.024.
- [7] DURAND T C, HAUSMAN J F, CARPIN S, et al. Zinc and cadmium effects on growth and ion distribution in *Populus tremula* × *Populus alba* [J]. Biol Plant, 2010, 54 (1): 191-194. DOI: 10.1007/s10535-010-0033-z.
- [8] HE J, MA C, MA Y, et al. Cadmium tolerance in six poplar species [J]. Environ Sci Pollut Res Int, 2013, 20 (1): 163-174. DOI: 10.1007/s11356-012-1008-8.
- [9] SHI W G, LIU W, YU W, et al. Abscissic acid enhances lead translocation from the roots to the leaves and alleviates its toxicity in *Populus* × *canescens* [J]. J Hazard Mater, 2019, 362: 275-285. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2018.09.024.
- [10] SCARACIA-MUGNOZZA G E, CEULEMANS R, HEILMAN P E, et al. Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. II. Biomass components and harvest index of hybrid and parental species clones [J]. Can J For Res, 1997, 27 (3): 285-294. DOI: 10.1139/x96-180.
- [11] PIETROSANTI L, MATTEUCCI G, PIETRINI F, et al. Hydrological control and phytoremediation by poplar and willow clones in a contaminated industrial site in Venice lagoon [C] // KALOG-ERAKIS N, FAVA F, BANWART S A. Crete: Proceedings of the Forth European Bioremediation Conference, 2008.
- [12] MCGRATH S P, DUNHAM S J, CORRELL R L. Potential for phytoextraction of zinc and cadmium from soils using hyperaccumulator plants [M] // Phytoremediation of Contaminated Soil and Water; CRC Press, 2020: 109-128. DOI: 10.1201/9780367803148-6.
- [13] POLLE A, DOUGLAS C. The molecular physiology of poplars: paving the way for knowledge-based biomass production [J]. Plant Biol (Stuttg), 2010, 12 (2): 239-241. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2009.00318.x.
- [14] HU Y, NAN Z, SU J, et al. Heavy metal accumulation by poplar in calcareous soil with various degrees of multi-metal contamination: implications for phytoextraction and phytostabilization [J]. Environ Sci Pollut Res Int, 2013, 20 (10): 7194-7203. DOI: 10.1007/s11356-013-1711-0.
- [15] PIETRINI F, ZACCHINI M, IORI V, et al. Screening of poplar clones for cadmium phytoremediation using photosynthesis, biomass and cadmium content analyses [J]. Int J Phytoremediation, 2009, 12 (1): 105-120. DOI: 10.1080/15226510902767163.
- [16] MIGEON A, RICHAUD P, GUINET F, et al. Hydroponic screening of poplar for trace element tolerance and accumulation [J]. Int J

- Phytoremediation, 2012, 14 (4) : 350 - 361. DOI: 10. 1080/15226514.2011.620651.
- [17] BENYÓ D, HORVÁTH E, NÉMETH E, et al. Physiological and molecular responses to heavy metal stresses suggest different detoxification mechanism of *Populus deltoides* and *P. × canadensis* [J]. J Plant Physiol, 2016, 201 : 62 - 70. DOI: 10. 1016/j. jplph. 2016.05.025.
 - [18] AS E, TABARI KOUCHAKSARAEI M, BAHRAMIFAR N, et al. Gas exchange responses of two poplar clones (*Populus euramerica* (Dode) Guinier 561/41 and *Populus nigra* Linnaeus 63/135) to lead toxicity[J]. J For Sci, 2016, 62(9) : 422-428. DOI: 10.17221/91/2016-jfs.
 - [19] HAN S H, KIM D H, LEE J C. Effects of the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* and Cd on physiological properties and Cd uptake by hybrid poplar *Populus alba* × *Glandulosa* [J]. J Ecol Environ, 2011, 34(4) : 393-400. DOI: 10.5141/jefb.2011.041.
 - [20] CAO X, JIA J B, LI H, et al. Photosynthesis, water use efficiency and stable carbon isotope composition are associated with anatomical properties of leaf and xylem in six poplar species [J]. Plant Biol (Stuttg), 2012, 14 (4) : 612 - 620. DOI: 10. 1111/j. 1438 - 8677.2011.00531.x.
 - [21] HE J, QIN J, LONG L, et al. Net cadmium flux and accumulation reveal tissue-specific oxidative stress and detoxification in *Populus × canescens* [J]. Physiol Plant, 2011, 143 (1) : 50 - 63. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2011.01487.x.
 - [22] ZHOU JT, WAN H X, HE J L, et al. Integration of cadmium accumulation, subcellular distribution, and physiological responses to understand cadmium tolerance in apple rootstocks [J]. Front Plant Sci, 2017, 8 : 966. DOI: 10.3389/fpls.2017.00966.
 - [23] WAN H, DU J, HE J, et al. Copper accumulation, subcellular partitioning and physiological and molecular responses in relation to different copper tolerance in apple rootstocks [J]. Tree Physiol, 2019, 39(7) : 1215-1234. DOI: 10.1093/treephys/tpz042.
 - [24] KUMAR A, PRASAD M N V. Plant-lead interactions: transport, toxicity, tolerance, and detoxification mechanisms [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2018, 166 : 401 - 418. DOI: 10. 1016/j. ecoenv. 2018. 09.113.
 - [25] SHARMA P, DUBEY R S. Lead toxicity in plants [J]. Braz J Plant Physiol, 2005, 17 (1) : 35 - 52. DOI: 10. 1590/s1677-04202005000100004.
 - [26] ALKHATIB R, MHEIDAT M, ABDO N, et al. Effect of lead on the physiological, biochemical and ultrastructural properties of *Leucaena leucocephala* [J]. Plant Biol, 2019, 21 (6) : 1132 - 1139. DOI: 10.1111/plb.13021.
 - [27] PAJEVIC S, BORISEV M, NIKOLIC N, et al. Phytoremediation capacity of poplar (*Populus* spp.) and willow (*Salix* spp.) clone-sin relation to photosynthesis [J]. Arch Biol Sci, 2009, 61 (2) : 239-247. DOI: 10.2298/abs0902239p.
 - [28] ROMANOWSKA E, WRÓBLEWSKA B, DROAK A, et al. High light intensity protects photosynthetic apparatus of pea plants against exposure to lead [J]. Plant Physiol Biochem, 2006, 44(5/6) : 387-394. DOI: 10.1016/j.jplaphy.2006.06.003.
 - [29] SHA S, CHENG M H, HU K J, et al. Toxic effects of Pb on *Spirodela polyrhiza* (L.): subcellular distribution, chemical forms, morphological and physiological disorders [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2019, 181 : 146 - 154. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2019.05.085.
 - [30] RADOJCIC REDOVNIKOVIC I, DE MARCO A, PROIETTI C, et al. Poplar response to cadmium and lead soil contamination [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2017, 144 : 482 - 489. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2017.06.011.
 - [31] SALEHI A, TABARI KOUCHAKSARAEI M, MOHAMMADI GOLTAPPEH E, et al. Effect of mycorrhizal inoculation on black and white poplar in a lead-polluted soil [J]. J For Sci, 2016, 62 : 223-228. DOI: 10.17221/23/2016-jfs.
 - [32] SZUBA A, KARLINSKI L, KRZESŁOWSKA M, et al. Inoculation with a Pb-tolerant strain of *Paxillus involutus* improves growth and Pb tolerance of *Populus × canescens* under *in vitro* conditions [J]. Plant Soil, 2017, 412 (1/2) : 253 - 266. DOI: 10. 1007/s11104 - 016-3062-3.
 - [33] CHEN L, GAO S, ZHU P, et al. Comparative study of metal resistance and accumulation of lead and zinc in two poplars [J]. Physiol Plant, 2014, 151(4) : 390-405. DOI: 10.1111/ppl.12120.
 - [34] DOS SANTOS UTMAZIAN M N, DE WIESHAMMER G, VEGA R, et al. Hydroponic screening for metal resistance and accumulation of cadmium and zinc in twenty clones of willows and poplars [J]. Environ Pollut, 2007, 148 (1) : 155 - 165. DOI: 10. 1016/j. envpol. 2006.10.045.
 - [35] SHI WG, ZHOU J, LI J, et al. Lead exposure-induced defense responses result in low lead translocation from the roots to aerial tissues of two contrasting poplar species [J]. Environ Pollut, 2021, 271 : 116346. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.116346.
 - [36] MUTHUSARAVANAN S, SIVARAJASEKAR N, VIVEK J S, et al. Phytoremediation of heavy metals: mechanisms, methods and enhancements [J]. Environ Chem Lett, 2018, 16(4) : 1339-1359. DOI: 10.1007/s10311-018-0762-3.
 - [37] BALDANTONI D, CICATELLI A, BELLINO A, et al. Different behaviours in phytoremediation capacity of two heavy metal tolerant poplar clones in relation to iron and other trace elements [J]. J Environ Manag, 2014, 146 : 94 - 99. DOI: 10. 1016/j. jenvman. 2014. 07.045.
 - [38] PILIPOVIC A, ZALESNY R S, RONCEVIC S, et al. Growth, physiology, and phytoextraction potential of poplar and willow established in soils amended with heavy-metal contaminated, dredged river sediments [J]. J Environ Manage, 2019, 239 : 352 - 365. DOI: 10.1016/j.jenvman.2019.03.072.
 - [39] LEBRUN M, MIARD F, NANDILLON R, et al. Influence of biochar particle size and concentration on Pb and as availability in contaminated mining soil and phytoremediation potential of poplar assessed in a mesocosm experiment [J]. Water Air Soil Pollut, 2020, 232(1) : 1-21. DOI: 10.1007/s11270-020-04942-y.
 - [40] KOMÁREK M, TLUSTOS P, SZÁKOVÁ J, et al. The use of maize and poplar in chelant-enhanced phytoextraction of lead from contaminated agricultural soils [J]. Chemosphere, 2007, 67(4) : 640 - 651. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2006.11.010.
 - [41] LIPHADZI M S, KIRKHAM M B, MANKIN K R, et al. EDTA-assisted heavy-metal uptake by poplar and sunflower grown at a long-term sewage-sludge farm [J]. Plant Soil, 2003, 257(1) : 171 - 182. DOI: 10.1023/A:1026294830323.
 - [42] KACALKOVA L, TLUSTOS P, SZAKOVA J. Chromium, nickel, cadmium, and lead accumulation in maize, sunflower, willow, and poplar [J]. 2014. 23(3) : 753-761.
 - [43] MA C, CHEN Y, DING S, et al. Sulfur nutrition stimulates lead accumulation and alleviates its toxicity in *Populus deltoides* [J]. Tree Physiol, 2018, 38 (11) : 1724 - 1741. DOI: 10. 1093/treephys/tpy069.