植物响应铀胁迫的防御机制研究进展

乔新燕，曹少飞，刘强强，王欣妮，原 寒

（中国辐射防护研究院 中核核环境模拟与评价技术重点实验室，山西 太原 030006）

摘要：铀可被植物吸收并积累在其根部，高浓度铀会对植物产生毒害作用，植物已进化出一系列增强耐受铀胁迫的策略。笔者总结了植物响应铀胁迫的防御机制，包括功能区域化、植物螯合作用、抗氧化酶防御系统、铀的化学形态转化；并展望了相关的研究方向。研究结果有利于明确植物耐受铀的分子遗传基础，可为植物响应铀胁迫的相关研究提供参考。

关键词：植物；铀污染；铀胁迫；功能区域化；植物螯合肽；抗氧化系统

中图分类号：X173 **文献标志码**：A **文章编号**：1000-8063(2023)02-0009-05

DOI：10.13426/j.cnki.yky.2022.07.01

在铀矿采冶和铀资源利用过程中，放射性核素（如铀、钍和镭）和一些相关重金属（如铅、砷、汞、镉）会释放到环境中，导致该区域土壤和水受到放射性和重金属污染[1-3]。铀具有放射性，其半衰期长，是一种典型的工业污染物[4-5]。土壤和水中的铀可通过食物链进入人体，在组织中被快速吸收和积累；铀在组织和细胞中可以释放 α 射线，过多的铀积累会对人体组织造成不可逆转的伤害[6-7]。因此急需治理土壤和水中的铀。

植物修复是利用植物提取和固定功能降低土壤和水介质中的铀浓度，具有成本低、环境友好、操作简单等特点，已成为热门研究领域之一[8][9]58[10]43。但铀作为一种植物非必需元素，易附着、累积在植物体内，当浓度超过阈值时，会抑制植物生长，甚至导致植物死亡[11]。植物已进化出一系列耐受铀胁迫的策略，可通过单独或联合作用减轻铀对植物的毒害症状[12]129[13]3520。对于铀耐受机制的研究有助于阐释植物对铀的吸收和转运机制，也有助于将植物修复应用于生产，实现更高的经济增长、更好的生态效益。

1 植物响应铀胁迫的功能区域化防御机制

1.1 细胞壁防御

用 0～200 mg/L 的 $UO_2(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$ 溶液处理少根紫萍（*Spirodela punctata* (G. Meyer) C. H. Thompson）发现，在根细胞亚细胞成分中，铀的积累量随溶液铀浓度的增加而增多，在处理组中铀积累最多的是细胞壁，其次是细胞器，最少的是胞质；当用 200 mg/L 的 $UO_2(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$ 溶液处理 120 h 后，少根紫萍的细胞壁、细胞器、胞质中铀浓度比是8∶2∶1，但后期细胞壁中铀浓度的增加比例明显要小于细胞器和胞质中的铀浓度增加比例[12]122。这说明积累在根细胞壁中的铀超出了植物的耐受性，超出的铀会进入细胞内部对其造成损伤。

用 0、100、200、400、600、800、1 000 μmol/L 的 $UO_2(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$ 溶液处理菜豆（*Phaseolus vulgaris* L.）7 d 发现，随着溶液铀浓度的增加，亚细胞成分中积累的铀也增加，且主要积累在胞质和细胞壁中，仅有小部分铀贮存在细胞器中；同时随着溶液铀浓度的增加，分配到胞质中铀的比例逐渐减小，但细胞壁中铀的积累占比呈上升趋势，细胞器中铀的占比始终低于 5%[14]1351。可见细胞壁作为抗铀胁迫的第 1 道屏障，使铀在细胞壁和液泡中区域化是植物细胞耐受铀和缓解铀对植物毒害的机制之一。

通过用不同铀质量浓度（0.5、1.0 和 3.0 mg/L）的废水对满江红-鱼腥藻进行水培 15 d，发现满江

收稿日期：2022-07-02

基金项目：国家重点研发计划（2020YFC1806603）

第一作者简介：乔新燕（1993—），女，山西太原人，硕士，主要从事中轻度放射性污染土壤植物修复技术与机理研究。

红-鱼腥藻各组分中的铀含量分布从高到低依次为细胞壁、可溶性组分、细胞器，其中：细胞壁中铀占比高达 87.9%～93.8%，可溶性组分中铀占比为 5.5% ～ 9.6%，而细胞器中铀占比仅为 0.7%～2.5%[15]292。可见细胞壁固持是满江红-鱼腥藻降低铀胁迫的重要机制，而可溶性组分和细胞器中的铀分布较少，这降低了铀对满江红-鱼腥藻细胞正常代谢的影响。推测可能是细胞壁中固有的植酸、有机酸等与铀酰离子发生了界面反应，因此细胞壁通过阻止铀进入植物细胞内进而提高对铀的耐受性，也就是说细胞壁是积累铀的靶点[16]。

1.2 液泡防御

抗铀胁迫的另一道屏障是液泡，在一些植物细胞中液泡能占据 90%的体积。将拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)种子在 1/2 MS 培养基上萌发48 h且垂直生长 9 d 后，转移到分别含 0、2、50、500 μmol/L $UO_2(NO_3)_2$ 的培养基生长 5 d，利用纳米二次粒子质谱技术(Nano-SIMS)分析发现，经高浓度铀(500 μmol/L)处理后，铀会优先积累在细胞壁中；利用透射电镜(TEM)和能量色散 X 射线光谱仪(EDX)对植株根尖组织微区的元素成分分析表明，铀进入根细胞后被隔离在液泡和细胞核中，且液泡中的铀从可溶性转为不溶性，减少了铀在细胞内的流动[17]361-362。

以上研究表明，功能区域化可使铀被限制于某一有限的区域，不能在胞质溶胶中进行自由循环，阻止铀从植物根部转运到地上部分，进而提高植物对铀的耐受性。

2 植物响应铀胁迫的植物螯合防御机制

2.1 植物螯合肽防御

植物螯合肽(PCs)是主要的金属螯合剂之一，其通式是$(\gamma\text{-Glu—Cys})_n$—X，$n=2\sim11$，X 为不同的 C 端氨基酸，Cys 中的巯基能与铀或其他重金属螯合形成复合物，由此减轻重金属对植物的毒害症状[18][19]25432，其原因主要是 PC—重金属螯合物会在液泡中固定下来，功能区域化起到隔离作用，从而提高植物对重金属的耐受性[20-22]。

PC 由植物螯合肽合酶催化还原性谷胱甘肽(GSH)合成，GSH 是植物形成 PC—U 复合物的前体[23]170。拟南芥种子萌发 3 d、水培种植 18 d 后，在 25 mmol/L 的^{238}U 溶液中继续生长 3 d，发现其根中 GSH 含量明显增加，说明拟南芥可能是通过形成 PC—U 螯合物将铀固定下来，减少了细胞中游离的铀，从而增强对铀的耐受性[24]2130；田菁中 U(Ⅵ)在胁迫条件下，接种从枝菌根，发现螯合肽合酶基因 PCs3 明显增加，并可能通过形成 PC—U 螯合物来减轻铀对植物的伤害[25]。

2.2 有机酸防御

在植物中形成有机酸—U 复合物，也可提高植物对铀的耐受性。通过 X 射线吸收精细结构谱和 SEM(扫描电子显微镜)，结合蒸腾作用和新陈代谢试验，利用柠檬酸和乳酸作为添加剂，研究铀在印度芥菜(*Brassica juncea* var. *foliosa*)根中的物种组成和根细胞中的分配，结果表明添加有机酸后，从根中转移到地上部分的铀明显增加。原因可能是：1)有机酸—U 复合物减少了根中游离铀酰离子的含量；2)铀与有机酸形成复合物后，可通过质外体途径将其从根中转移到地上部分，进而提高植物对铀的耐受性[26]。

2.3 小结

以上研究表明植物螯合作用是植物通过形成 PC—U 复合物或有机酸—U 复合物，将铀在液泡暂时储存或排出细胞加载到地上部分，减少植物体内的游离铀，从而缓减铀对细胞器的破坏和对代谢调节的影响。

3 植物响应铀胁迫的抗氧化防御机制

活性氧(ROS)在植物体内的产生和清除一般处于动态平衡状态，植物受到铀胁迫时，体内会产生过量 ROS，如过氧化氢(H_2O_2)、超氧阴离子($O_2\cdot^-$)、羟基自由基(·OH)和一氧化氮(NO)[27-29]。这些 ROS 会对植物造成氧化胁迫，植物为了应对氧化胁迫，自身演化出了抗氧化系统，主要包括酶类和非酶类抗氧化系统。

3.1 酶类抗氧化系统

超氧化物歧化酶(SOD)是酶类抗氧化防御的第 1 道防线，在调节 ROS 平衡中起着重要的作用，植物会通过 SOD 催化过量超氧阴离子，并发生歧化反应生成氧和过氧化氢[30]。将在 Hoagland 营养液中驯化 9 d 的睡莲幼苗分别移植到含有 5、30、55 mg/L 的 $UO_2(CH_3COO)_2\cdot2H_2O$ 溶液中生长 21 d，睡莲叶片中 SOD 的活性均明显增

加。这说明植物可通过增加抗氧化活性来应对铀胁迫[10]46。

根据金属辅基的不同，植物中的 SOD 通常被分为 3 类：Cu/Zn-SOD、Fe-SOD、Mn-SOD。每一类都有细胞核的 1 个小基因家族编码，且亚细胞定位不同[31-32]。水培条件下用 $UO_2(NO_3)_2$ 溶液处理豌豆（*Pisum sativum* L.）幼苗后，取地上部分样品利用 PAGE（聚丙烯酰胺凝胶电泳）染色方法分析后发现，当溶液中 $UO_2(NO_3)_2$ 浓度为 25 μmol/L时，均能看到 Cu/Zn-SOD、Fe-SOD、Mn-SOD 的电泳条带，且没有明显的变化；当溶液中 $UO_2(NO_3)_2$ 浓度为 50 μmol/L 时，只能看到 Cu/Zn-SOD、Mn-SOD 的电泳条带。这说明低浓度铀对 SOD 的活性没有影响，而超出一定的阈值，铀会使豌豆地上部分 SOD 的表达下调，抑制其活性[13]3517。

过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）、抗坏血酸过氧化物酶（APX）会将 H_2O_2 进一步分解为 H_2O 和 O_2。利用盆栽试验模拟铀污染土壤（铀污染水平 18 mg/kg）的研究表明，2 周大的博落回（*Macleaya cordata* (Willd.) R. Br.）幼苗叶片中的 SOD、CAT、POD 和 APX 的活性均显著升高[9]64。将鬼针草（*Bidens pilosa* L.）植株暴露在 120 μmol/L 的 U(Ⅵ)溶液中，发现 CAT 和 POD 的活性均明显增加[33]。通过盆栽控制性试验研究了土壤不同浓度（0、25、50、100、200、400 mg/kg）铀胁迫对反枝苋（*Amaranthus retroflexus* L.）生理生化指标的影响，结果显示在中低浓度铀胁迫下，SOD、POD 和 CAT 被激活，保持高活性水平，有效抵御了铀毒害；在高浓度铀胁迫下，3 种酶活性均降低，且 SOD 活性低于对照值，ROS 量超过了酶系统的清除能力，致使膜系统遭到破坏，而细胞质膜的损坏使细胞中积累了更多的铀[34]。

3.2　非酶类抗氧化防御系统

非酶类抗氧化防御体系主要包括一些抗氧化剂，比如 GSH、非蛋白巯基（NPT）、半胱氨酸（Cys）等。

GSH 不仅作为底物合成 PCs，还可以参与抗坏血酸-谷胱甘肽循环（ASA-GSH），并直接清除植物体内产生的 H_2O_2 和氧自由基。在低浓度铀（0.1～5.0 mg/L UO_2^{2+}）水培条件下处理菖蒲根、叶部，GSH 含量无显著变化；在高浓度铀（10、20 mg/L UO_2^{2+}）水培条件下处理菖蒲根、叶部，GSH 含量激增[35]。

NPT 和 Cys 富含巯基（－SH），该基团能够与进入细胞的游离铀酰离子配合形成无毒或低毒的化合物，并通过转运蛋白将这些化合物转运至胞外或储存于液泡中，从而降低其对植物细胞的毒害程度。采用水培方式研究不同质量浓度（0、0.1、1、5、10、20 mg/L）铀胁迫下香根草中 NPT 含量的变化，结果表明随着铀质量浓度增加，香根草植株内的 NPT 含量呈逐渐升高趋势[36]。豌豆在用 25、50 μmol/L $UO_2(NO_3)_2$ 溶液处理 5 d 后，其根和地上部分中的 Cys 含量都明显高于对照组[13]3516。这可能是由于低浓度铀胁迫条件下抗氧化酶系统可清除 ROS，高浓度铀胁迫条件下抗氧化剂发挥主要作用。

4　植物响应铀胁迫的铀化学形态转化防御机制

随着水培溶液中铀质量浓度由 0.5 mg/L 升高至 3.0 mg/L，满江红-鱼腥藻胞内生物毒性较大的乙醇提取态铀和去离子水提取态铀所占比例之和由 60.3%降至 56.4%，而毒性较小的醋酸提取态铀等所占比例之和由 39.7% 升至 43.6%[14]293。这说明铀化学形态转化有利于满江红-鱼腥藻在铀胁迫下的生长，这是其应对铀胁迫的重要机制之一。

5　结语

对铀耐受性较好的植物能够通过功能区域化作用、螯合作用、抗氧化系统、铀化学形态转化机制，单独或联合将体内的游离铀转运到低代谢活性的器官、组织或细胞器中；但对于铀在植物体内复杂的转运系统、路径、分子机制尚不清楚。

参考文献：

[1] GAVRILESCU M, PAVEL L V, CRETESCU I. Characterization and remediation of soils contaminated with uranium[J]. Journal of Hazardous Materials, 2009, 163(2/3): 475-510.

[2] LIU J, WANG J, LI H C, et al. Surface sediment contamination by uranium mining/milling activities in south China[J]. CLEAN—Soil, Air, Water, 2015, 43(3): 414-420.

[3] LIANG J, SHI C H, ZENG G M, et al. Spatial

variation and assessment of heavy metal and radioactive risk in farmland around a retired uranium mine [J]. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science,2017,78(1):012005.

[4] LI K, CHEN Y S, LI X L, et al. Alteration of cytokine profiles in uranium miners exposed to long-term low dose ionizing radiation[J]. The Scientific World Journal,2014:216408.

[5] YU J, LUO X G, LIU B, et al. Bayberry tannin immobilized bovine serum albumin nanospheres: characterization, irradiation stability and selective removal of uranyl ions from radioactive wastewater [J]. Journal of Materials Chemistry A,2018,6(31): 15359-15370.

[6] DE BOULOIS H D, JONER E J, LEYVAL C, et al. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on uranium accumulation by plants[J]. Journal of Environmental Radioactivity,2008(99):775-784.

[7] SOUDEK P, PETROVÁ S, BENEŠOVÁ D, et al. Uranium uptake by hydroponically cultivated crop plants[J]. Journal of Environmental Radioactivity, 2011,102(6):598-604.

[8] BURGES A, EPELDE L, BLANCO F, et al. Ecosystem services and plant physiological status during endophyte-assisted phytoremediation of metal contaminated soil[J]. Science of the Total Environment,2017(584/585):329-338.

[9] HU N, LANG T, DING D, et al. Enhancement of repeated applications of chelates on phytoremediation of uranium contaminated soil by *Macleaya cordata*[J]. Journal of Environmental Radioactivity, 2019(199):58-65.

[10] LI C, WANG M L, LUO X G, et al. Accumulation and effects of uranium on aquatic macrophyte *Nymphaea tetragona* Georgi: potential application to phytoremediation and environmental monitoring [J]. Journal of Environmental Radioactivity, 2019 (198):43-49.

[11] CHEN L, LIU J, ZHANG W, et al. Uranium (U) source, speciation, uptake, toxicity and bioremediation strategies in soil-plant system: a review[J]. Journal of Hazardous Materials, 2021 (413):125319.

[12] NIE X, DONG F, LIU N, et al. Subcellular distribution of uranium in the roots of *Spirodela punctata* and surface interactions[J]. Applied Surface Science,2015(347):122-130.

[13] GUPTA D K, VUKOVIĆ A, SEMENISHCHEV V S, et al. Uranium accumulation and its phytotoxicity symptoms in *Pisum sativum* L. [J]. Environmental Science and Pollution Research International,2020,27(3):3513-3522.

[14] NIE X, DONG F, LIU N, et al. An investigation on the subcellular distribution and compartmentalization of uranium in *Phaseolus vulgaris* L. [J]. Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry, 2014,299(3):1351-1357.

[15] 黄新伟,王永东,胡南,等. 满江红-鱼腥藻对低浓度铀胁迫的适应机制[J]. 铀矿冶,2018,37(4):290-295.

[16] LAI J L, LIU Z W, LI C, et al. Analysis of accumulation and phytotoxicity mechanism of uranium and cadmium in two sweet potato cultivars[J]. Journal of Hazardous Materials,2021(409):124997.

[17] MISSON J, HENNER P, MORELLO M, et al. Use of phosphate to avoid uranium toxicity in *Arabidopsis thaliana* leads to alterations of morphological and physiological responses regulated by phosphate availability[J]. Environmental & Experimental Botany,2009,67(2):353-362.

[18] PAL R, RAI J P N. Phytochelatins: peptides involved in heavy metal detoxification[J]. Appl Biochem Biotechnol,2010,160(3):945-963.

[19] YU H, WANG K, HUANG H, et al. The regulatory role of root in cadmium accumulation in a high cadmium-accumulating rice line (*Oryza sativa* L.)[J]. Environmental Science and Pollution Research,2021,28(20):25432-25441.

[20] FISCHER S, KÜHNLENZ T, THIEME M, et al. Analysis of plant Pb tolerance at realistic submicromolar concentrations demonstrates the role of phytochelatin synthesis for Pb detoxification[J]. Environmental Science & Technology, 2014, 48 (13):7552-7559.

[21] GONCALVES S F,DAVIES S K, BENNETT M, et al. Sub-lethal cadmium exposure increases phytochelatin concentrations in the aquatic snail Lymnaea stagnalis[J]. Science of the Total Environment, 2016(568):1054-1058.

[22] DUBEY S, SHRI M, GUPTA A, et al. Toxicity and detoxification of heavy metals during plant growth and metabolism[J]. Environmental Chemistry Letters,2018(16):1169-1192.

[23] YADAV S K. Heavy metals toxicity in plants: an

overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants[J]. South African Journal of Botany, 2010, 76(2): 167-179.

[24] SAENEN E, HOREMANS N, VANHOUDT N, et al. Effects of pH on uranium uptake and oxidative stress responses induced in *Arabidopsis thaliana*[J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 2013,32(9):2125-2133.

[25] REN C G, KONG C C, WANG S X, et al. Enhanced phytoremediation of uranium-contaminated soils by arbuscular mycorrhiza and rhizobium[J]. Chemosphere,2019(217):773-779.

[26] WU R, FAN Y, WU Y, et al. Insights into mechanism on organic acids assisted translocation of uranium in *Brassica juncea* var. *foliosa* by EXAFS[J]. Journal of Environmental Radioactivity, 2020(218):106254.

[27] TEWARI R, HOREMANS N, NAUTS R, et al. Uranium exposure induces nitric oxide and hydrogen peroxide generation in *Arabidopsis thaliana* [J]. Environmental and Experimental Botany,2015 (120):55-64.

[28] SERRE N. B, ALBAN C, BOURGUIGNON J, et al. Uncovering the physiological and cellular effects of uranium on the root system of *Arabidopsis thaliana* [J]. Environmental and Experimental Botany,2019(157):121-130.

[29] CHEN X, WU G, MA Q, et al. Cytotoxic and genotoxic evaluation and the toxicological mechanism of uranium in *Vicia faba* root[J]. Environmental and Experimental Botany,2020(179):104227.

[30] WANG F, XIAO K, JIANG S, et al. Mechanisms of reactive oxygen species in plants under drought stress [J]. Chinese Science Bulletin, 2019(64): 1765-1779.

[31] 马长乐. 盐地碱蓬 SsAPX、SsCAT1 和 SsCAT2 基因的克隆及盐胁迫下的表达分析[D]. 济南:山东师范大学,2002.

[32] 张玉秀,金玲,冯珊珊,等. 镉对镉超累积植物龙葵抗氧化酶活性及基因表达的影响[J]. 中国科学院研究生院学报,2013,30(1):11-17.

[33] IMRAN M, HU S L, LUO X G, et al. Phytoremediation through *Bidens pilosa* L., a nonhazardous approach for uranium remediation of contaminated water[J]. International Journal of Phytoremediation,2019,21(8):752-759.

[34] 贾文甫,罗学刚,陈功亮,等. 黄秋葵对铀胁迫的光合生理响应及吸收特征[J]. 环境科学与技术, 2015,38(10):41-47.

[35] 李仕友,魏庆鹏,谢水波,等. 铀(Ⅵ)胁迫下菖蒲根叶生理生化指标变化及分析[J]. 环境科学与技术, 2015,38(8):56-59+67.

[36] 赵聪,谢水波,李仕友,等. 铀胁迫对香根草生理生化指标的影响[J]. 安全与环境学报,2015,15(4): 386-390.

Advances in Defense Mechanism of Plant Response to Uranium Stress

QIAO Xinyan, CAO Shaofei, LIU Qiangqiang, WANG Xinni, YUAN Han

(Key Laboratory for Nuclear Environment Simulation and Assessment, China Institute for Radiation Protection, CNNC, Taiyuan 030006, China)

Abstract: Uranium(U) can be readily adsorbed and retained in plant roots. A high concentration of U causes phytotoxicity. Plants have evolved a number of defence strategies operate separately or cooperate with each other to alleviate U-induced phytotoxicity. The defense mechanisms of plants in response to uranium stress were summarized, including compartmentalization, chelation of plants, antioxidant system, chemical form conversion of uranium. The related research direction was also prospected. The results are helpful to clarify the molecular genetic basis of plant tolerance to uranium and provide reference for plant response to uranium stress.

Key words: plants; uranium contamination; uranium stress; compartmentalization; plant chelating peptide; antioxidation system