

NMT 在植物 - 纳米生物学和信号通路调控的应用

李红星¹, 陈凌云^{1*}

¹ 山东西南大学资源环境学院, 重庆, 400715

摘要: 纳米农业技术在应对农作物生长发育、营养强化、抗逆境胁迫、植物生理调控及植物-微生物互作等方面具有巨大的应用潜力, 该领域新兴发展形成植物-纳米生物学学科。非损伤微测技术 (Non-invasive Micro-test Technology, NMT) 是一种超高灵敏度, 非接触方式、以流速为单位, 检测材料外部离子分子浓度及其梯度的技术。它具有保持样品完整性、高同步和高空间分辨率以及能够同时测量多个指标等优点。本文对近年来 NMT 在植物营养与发育、逆境胁迫、植物生理机制和植物-微生物互作等领域的应用进行了总结和回顾。结合纳米材料在农业方向的应用实例和发展趋势, 提出 NMT 技术在推动植物-纳米生物学领域发展潜力巨大, 尤其是以微观角度来诠释纳米材料在具体调节细胞体内外的信号通路和分子调控等方向应用前景大。

关键词: 植物-纳米生物学, NMT, 信号通路, 分子调控

一、非损伤微测技术简介及在中国发展历程

纳米生物学是纳米技术和合成生物学兴起的学科, 以纳米技术在生命科学中的应用和生物分子在纳米组装方面的应用为导向, 最终形成不同与传统物理学与传统生物学范畴, 而自成体系的新兴技术与新理念 (孙恩杰等, 2010)。它不光关注宏观生物学, 还着重从微观的角度来观察生命现象、并以对分子的操纵和改性为目的, 发展时间不长就已经取得了可喜的成绩, 在纳米生物学领域提出了许多富有挑战性的新观念。植物-纳米生物学正是由该新兴领域发展形成的新学科, 大量研究者和文献报道了纳米技术和纳米材料在植物生长发育、营养强化、抗逆

境胁迫、植物生理调控和植物-微生物互作等方面表现出良好的宏观表型 (Kah et al., 2018; Lowry et al., 2019)。然而, 以微观角度来解释纳米材料在具体细胞体内外的信号通路和分子调控机制仍不清楚。该部分领域知识体系还是不健全和存在空白。一方面因为其知识体系复杂和不可控因素多, 另一方面缺乏有效的检测手段和技术。

NMT 是一种超高灵敏度, 非接触方式、以流速为单位, 检测材料外部离子分子浓度及其梯度的技术, 可以在不损坏样品的情况下对整体或分离后的样品进行原位检测离子

收稿日期: 2023-03-22

* 通讯作者 E-mail: 2584482578@qq.com

编辑作者 E-mail: yanhan@nmtia.org.cn

或分子进出生物体的通量率和运动方向，具有保持样品完整性、高同步和高空间分辨率以及能够同时测量多个指标等优点。目前 NMT 技术在精准医学、现代农业、环境保护、中医药创新，以及新材料新能源等领域都具有广泛应用和实质性的研究成果。近年来 NMT 在植物营养与发育、逆境胁迫、植物生理机制和植物-微生物互作等领域取得了大量的研究成果（表 1）。Zhou 等 (Zhou et al., 2017) 利用 NMT 技术发现低 B 胁迫能诱导油菜根的 K^+ 流出， Ca^{2+} 流入，然后刺激 ROS 爆发并最终导致细胞死亡。Ruan 等 (Ruan et al., 2018) 也使用 NMT 技术发现在异质钾条件下小麦根系会增加 K^+ 和 O_2 流入量的生理调控方式来实现主动觅食策略，该生理调控主要与根系呼吸、钾离子转运和氧转运功能等关键性基因表达上调有关。Lv 等 (Lv et al., 2021) 使用 NMT 技术验证了小麦根通过增加 IAA 浓度， H^+ 流出，促进侧根数，增加氮吸收面积等一些列生理调控来应对低氮胁迫。在缺铁和高 pH 胁迫下，Li 等 (Li et al., 2018) 也使用 NMT 技术发现转基因 OsSEC24 烟草和水稻通过增强植物质膜 (PM- H^+ -ATPase) 介导 H^+ 分泌来提高对缺铁和高 pH 的耐受性。Liu 等 (Liu et al., 2018) 通过 NMT 技术有效对比揭示了两个草种群适应其不同的盐水环境的生理和分子证据。NMT 技术在探究植物应对低温胁迫响应时，发现黄瓜叶采用较高的净 NH_4^+ 通量率，能降低氮转运对能量的依赖，减少能量供应适应低温胁迫 (Liu et al., 2021)；纤维蛋白处理可降低香蕉果实果皮 H^+ 和 Ca^{2+} 外流来减轻冷害胁迫，该生理机制揭示了

水果和蔬菜抵御冷害机制的能力 (Liu et al., 2019)。NMT 技术也发现干旱胁迫导致毛竹根尖的 Ca^{2+} 大量流入，钙信号被激活并级联植物是植物抗旱机制研究的生理学依据 (Jing et al., 2021)； H_2S 介导叶片气孔保卫细胞跨膜 K^+ 流出， Ca^{2+} 和 Cl^- 流入，从而诱导拟南芥响应干旱胁迫的气孔关闭 (Jin et al., 2017)。NMT 技术在揭示重金属胁迫的分子和基因调控机制以及缓解调控效果等的研究也发挥重要作用。如对比不同离子通道抑制剂的处理后，发现植物根系对 Cd 的吸收可能主要通过 Ca 通道而不是 K 通道发生 (Jiang et al., 2022)。Cd 相关基因 BcHIPP16 在吸收养分的金属铜和重金属镉发挥重要的生物学功能 (Niu et al., 2021)。通气处理增加了水稻根表面的净 O_2 和 Cd^{2+} 流入量，减少了木质部中的 Cd^{2+} 净流入量，根部铁斑的形成和调节果胶的合成增加了根中 Cd 的截留能力 (Li et al., 2019)。施用铁螯合物 (Chen et al., 2017) 和富氢水 (Wu et al., 2021) 均能植物根系净 Cd 流入率，缓解调控机制是抑制 Zn/Fe 和 Cd 的基因表达并影响 Zn/Fe 和 Cd 离子的吸收。不仅如此，Shan 等 (Shan et al., 2021) 还利用 NMT 技术有力验证了真菌 MF23 通过促进铁皮石斛根系对氮的吸收和 NH_4^+ 的同化能力来提高铁皮石斛产量。这些研究结果有效地说明了 NMT 是一种探究植物细胞体内外的信号通路和分子调控有力的检测手段。

表 1 NMT 在植物营养与发育、逆境胁迫、植物生理机制和植物 - 微生物互作等领域的应用

Table 1 Application of NMT in plant nutrition and development, stress, plant physiological mechanism and plant-microbial interaction.

作物名称	应用方向	胁迫类型	测试指标	检测部位	主要结果	文献来源
油菜 (<i>Brassica napus</i> L)	营养	低 B 胁迫	K ⁺ 和 Ca ²⁺	根	低 B 诱导 K ⁺ 流出, Ca ²⁺ 流入, 然后刺激 ROS 爆发并最终导致细胞死亡。	Zhou et al., 2017
小麦 (<i>Triticum aestivum</i> L)	营养	异质钾胁迫	K ⁺ 和 O ₂	根	异质钾分布的小麦根系主动觅食策略表现为增加 K ⁺ 和 O ₂ 流入量, 主要与根系呼吸、钾离子转运和氧转运功能等关键性基因表达有关。	Ruan et al., 2018
小麦 (<i>Triticum aestivum</i> L)	营养	低氮胁迫	H ⁺ , IAA, NO ₃ ⁻ 和 NH ₄ ⁺	根	低氮胁迫显著增加小麦根 IAA 浓度, 增加 H ⁺ 流出; 促进侧根数从而增加了氮吸收面积。	Lv et al., 2021
烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i> L.) 和水稻 (<i>Oryza sativa</i> L)	逆境	缺铁和高 pH 胁迫	H ⁺	根	转基因 OsSEC24 烟草和水稻通过增强 PM-H ⁺ -ATPase 介导的 H ⁺ 分泌来提高对缺铁和高 pH 的耐受性。	Li et al., 2015
碱蓬 (<i>Suaeda glauca</i>)	逆境	盐胁迫	Na ⁺ 和 Cl ⁻	根和叶	碱蓬处于潮间带种群的根部表现出更高的排除 Na 和 Cl 的能力, 叶片积累的 Na 和 Cl 也较少, 揭示了两个草种群适应其不同的盐水环境的生理和分子证据。	Liu et al., 2018
黄瓜 (<i>Cucumis sativus</i> L)	逆境	低温胁迫	NO ₃ ⁻ 和 NH ₄ ⁺	根, 茎, 叶柄, 中脉, 侧静脉, 枝梢的毛发束和维管束	黄瓜叶片和嫩叶组织中较高的净 NH ₄ ⁺ 通量率, 可能导致较高的 NO ₃ ⁻ 在向上运输过程中被还原为 NH ₄ ⁺ 。这可能降低氮转运对能量的依赖, 使植物适应低温胁迫下能量供应的减少。	Liu et al., 2021
香蕉 (<i>Musa nana</i> Lour)	逆境	低温胁迫	H ⁺ 和 Ca ²⁺	果皮	纤维蛋白处理通过降低香蕉果果皮 H ⁺ 和 Ca ²⁺ 外流来减轻冷害胁迫, 揭示了水果和蔬菜抵御冷害机制的能力。	Liu et al., 2019
毛竹 (<i>Phyllostachys heterocycla</i> var. <i>pubescens</i>)	逆境	干旱胁迫	Ca ²⁺	根	干旱导致毛竹根尖的 Ca ²⁺ 大量流入, 钙信号被激活并级联植物对干旱胁迫的生理反应, 这是植物抗旱机制研究的生理学依据。	Jing et al., 2021
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	逆境	干旱胁迫	H ⁺ , Ca ²⁺ , K ⁺ 和 Cl ⁻	叶片气孔	H ₂ S 诱导了叶片气孔保卫细胞跨膜 K ⁺ 流出, Ca ²⁺ 和 Cl ⁻ 流入, 不影响 H ⁺ 流动。揭示 H ₂ S 介导离子通量主要 K ⁺ 通道渗透物, 从而诱导拟南芥响应干旱胁迫的气孔关闭。	Jin et al., 2017
银杏 (<i>Ginkgo biloba</i> Linn)	逆境	重金属胁迫	Cd ²⁺	根	通过不同离子通道抑制剂的处理后, 发现植物根系对 Cd 的吸收可能主要通过 Ca 通道而不是 K 通道发生。	Jiang et al., 2022
白菜 (<i>Brassica campestris</i>)	逆境	重金属胁迫	Cd ²⁺	根	BcHIPP16 转基因拟南芥株系促进 Cd ²⁺ 流入根细胞, 阐明 Cd 相关基因 BcHIPP16 吸收养分的金属铜和重金属镉的生物学功能。	Niu et al., 2021

作物名称	应用方向	胁迫类型	测试指标	检测部位	主要结果	文献来源
水稻 (<i>Oryza sativa</i> L)	逆境	重金属胁迫	Cd ²⁺ 和 O ₂	根	通气增加了水稻根表面的净 O ₂ 和 Cd ²⁺ 流入量, 减少了木质部中的 Cd ²⁺ 净流入量。因为通气延迟了根的成熟和衰老, 增强水稻幼苗根中铁斑的形成和调节果胶的合成而增加了根中 Cd 的截留。	Li et al., 2019
水稻 (<i>Oryza sativa</i> L)	逆境	重金属胁迫	Cd ²⁺	根	铁螯合物降低根系净 Cd 流入率, 从而降低水稻对 Cd 的吸收。它是通过抑制 Fe 和 Cd 相关木质部和韧皮部的基因表达来减少水稻中的 Cd 转运	Chen et al., 2017
白菜 (<i>Brassica campestris</i>) 和拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	逆境	重金属胁迫	Cd ²⁺	根	富氢水能降低了白菜和拟南芥根系 Cd ²⁺ 的内流, 还增强了 Zn/Fe 和 Cd 之间的竞争, 揭示富氢水诱导的植物 Cd 积累减少可能是由于抑制 IRT1 和 ZIP2 的表达并影响 Zn/Fe 和 Cd 离子的吸收。	Wu et al., 2021
铁皮石斛 (<i>Dendrobium officinale</i> Kimura et Migo)	植物-微生物互作	无胁迫	NO ₃ ⁻ 和 NH ₄ ⁺	根	真菌 MF23 通过促进铁皮石斛根系对氮的吸收和 NH ₄ ⁺ 的同化能力来提高铁皮石斛产量。	Shan et al., 2021

纳米技术是一种在纳米尺度上进行的新兴前沿技术, 它为促进可持续作物生产和食品安全提供了巨大的机会。金属氧化物纳米材料 (NMs) 由于其优异的性能, 作为纳米调节剂在提高作物的产量和营养品质以及调节生物和非生物胁迫等方面受到越来越多的关注 (Rizwan et al., 2017)。Rodrigues 等人发表观点性文章, 指出纳米技术通过提供更好的传感器来实现监测物理、化学或生物特性和过程, 提供以控制病原体来提高食品安全和减少食物浪费的技术, 为分布式水处理和资源回收提供改进的膜和吸附剂, 为农业化学品的定时和定向投放提以及为监测和改善动物健康提供新材料, 从而为实现粮食生产的可持续发展提供了机会 (Rodrigues et al., 2017)。Kah 等 (Kah et al., 2018) 于 2018 年利用 Meta- 分析对纳米杀虫剂和纳米肥料在植物上的效应进行评估, 以种子萌发、

植物生长或作物产量指标作为效应值, 与传统肥料相比, 纳米杀虫剂和纳米肥料比传统杀虫剂和肥料的效应值增效 20-30%, 对全球作物增产具有巨大潜力。《Nature Nanotechnology》在 2019 年 6 月发表专刊“纳米在未来的作物”, Fabio Pulizzi 主编倡导我们有理由相信纳米材料可以在未来的农业中发挥重要作用, 特别是在农作物的生产中 (Pulizzi et al., 2019)。Liu 等 (Liu et al., 2016) 评估了实验室制备的低浓度 (<50 ppm) Cu, Zn, Mn 和 Fe 氧化物纳米粒子对生菜 (*Lactuca sativa*) 发芽的影响。发现浓度为 5-20 mg/L Fe 氧化物纳米粒子 (Fe-NPs) 显著提高了生菜茎长的 12-26%, 这意味着纳米粒子并不总是比其他含有相同元素的化学物质更具植物生物危害性, Fe-NPs 反而可以显著增强植物的生长, 有可能成为提高农艺生产力的有效纳米肥料。中国农业

大学芮玉奎教授团队于 2016 年将 Fe_2O_3 -NPs 作为纳米肥料应用于花生研究中，通过盆栽试验发现根部施肥 Fe_2O_3 -NPs 提高了花生的根长、株高、生物量和 SPAD 值 (Rui et al., 2016)。Lian 等 (Lian et al., 2022) 报道了叶面喷洒复合金属氧化物纳米颗粒 (ZnO NPs + MnO_2 NPs, CuO NPs 或 Fe_3O_4 NPs) 可以减少小麦籽粒中镉的积累和转运，并有效减低健康风险。Rizwan 等 (Rizwan et al., 2019) 也发现叶面喷洒氧化锌纳米颗粒和土施生物炭两种措施相结合能有效缓解玉米 (*Zea mays* L.) 镉的积累。此外，研究人员还发现纳米颗粒可以通过调节植物-微生物互作来促进植物生长。例如，叶面喷施氧化铁纳米材料有助于大豆根系结瘤，促进大豆固氮，提高作物产量和种子营养品质 (Cao et al., 2020)。这些研究表明纳米农业应用在未来绿色可持续发展战略中发挥不可取代的作用。

虽然纳米材料在植物生长发育、营养强化、抗逆境胁迫、植物生理调控和植物-微生物互作等方面报道了大量积极有利的表型效应，但是纳米技术应用还是存在社会公众的认知不足和缺乏适当监管。一方面是因为目前纳米技术还不全面，在生物安全和环境评估方面的研究工作还不足。另一方面是因为检测手段和评估方法也不健全，导致目前科学界对纳米农业应用的安全性存在质疑和不同意见。因此，目前纳米农业应用存在技术瓶颈和监管挑战，尤其在植物-纳米生物学领域的发展和突破至关重要。庆幸的是，随着 NMT 技术不断发展和成熟将对植物-纳米生物学领域的研究起到巨大的推动作用。

NMT 技术能以微观角度，高同步和高空间分辨率实时测量多个目标离子和分子的动态变化情况，来解释纳米材料在具体细胞体内外的信号通路和分子调控机制信息，这将大大提升植物-纳米生物学的效率和可行性。如江苏师范大学孙健教授团队在生物质源碳点 (CDs) 作为活性氧 (ROS) 清除剂缓解逆境环境下植物的纳米农业研究中，使用 NMT 技术验证了纳米碳点能被植物凝集素受体激酶 (LecRKs) 在质膜 (PM) 上感知，从而通过激活 CNGC (拟南芥中的的门控离子通道 CNGC2/CNGC4 和 CNGC19/CNGC20 异四聚体) 触发 Ca^{2+} 动员。凭借其同时动员 Ca^{2+} 和清除 ROS 的能力，可以增强植物 Ca^{2+} 信号传递，同时避免了由 ROS 爆发引起的氧化损伤，从而使植物对盐胁迫和缺铁胁迫都具有高度的适应性 (Li et al., 2022)。该研究是 NMT 技术在植物-纳米生物学上经典的应用实例，诠释了纳米碳点缓解植物逆境胁迫的具体分子调控机制，推动了纳米农业的进一步发展。

本文先总结和回顾了近年来 NMT 在植物营养与发育、逆境胁迫、植物生理机制和植物-微生物互作等领域的应用，结合纳米材料在农业方向的应用实例和发展趋势，提出 NMT 技术在推动植物-纳米生物学领域发展潜力巨大，以微观角度来诠释纳米材料在具体调节细胞体内外的信号通路和分子调控机制，为纳米农业应用在未来绿色可持续发展战略中发挥不可取代的推动作用。

参考文献:

孙恩杰, 熊燕飞, 谢浩 (2010). 纳米生物学 (第 1 版). 北京: 化学工业出版社.

Cao X, Yue L, Wang C, Luo X, Zhang C, Zhao X, Wang Z, White C J, WU F, Zhao X, Xing B (2022) Foliar Application with Iron Oxide Nanomaterials Stimulate Nitrogen Fixation, Yield, and Nutritional Quality of Soybean. *ACS nano* 16(1), 1170-1181.

Chen Z, Tang Y T, Zhou C, Xie S T, Xiao S, Baker A J, Qiu R L (2017) Mechanisms of Fe biofortification and mitigation of Cd accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) grown hydroponically with Fe chelate fertilization. *Chemosphere* 175, 275-285.

Jiang P, Zheng Y, Liu J, Yu G, Lin F (2022) Pathways of cadmium fluxes in the root of the hyperaccumulator *Celosia argentea* Linn. *Environ Sci Pollut Res* 29, 44413-44421.

Jin Z, Wang Z, Ma Q, Sun L, Zhang L, Liu Z, Liu D, Hao X, Pei, Y (2017) Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Soil* 419(1), 141-152.

Jing X, Cai C, Fan S, Luo H. (2021). Physiological Response Characteristics of Moso Bamboo under Drought Stress Based on Calcium Signal. *Forests* 12(12), 1699.

Kah M, Kookana R S, Gogos A, Bucheli T D (2018) A critical evaluation of nanopesticides and nanofertilizers against their conventional analogues. *Nat Nanotechnol* 13(8), 677-684.

Li H, Zheng X, Tao L, Yang Y, Gao L, Xiong

J (2019) Aeration increases cadmium (Cd) retention by enhancing iron plaque formation and regulating pectin synthesis in the roots of rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Rice* 12(1), 1-14.

Li S, Pan X X, Berry J O, Wang Y, Ma S, Tan S, Wei X, Zhao W Z, Sheng X Y, Yin L P (2015) OsSEC24, a functional SEC24-like protein in rice, improves tolerance to iron deficiency and high pH by enhancing H⁺ secretion mediated by PM-H⁺-ATPase. *Plant Sci* 233, 61-71.

Li Y, Tang Z, Pan Z, Wang R, Wang X, Zhao P, Sun J (2022) Calcium-Mobilizing Properties of *Salvia miltiorrhiza*-Derived Carbon Dots Confer Enhanced Environmental Adaptability in Plants. *ACS nano* 16(3), 4357-4370.

Lian J, Cheng L, Zhai X, Wu R, Liu W, Pan J, Yang X (2022) Foliar spray of combined metal-oxide nanoparticles alters the accumulation, translocation and health risk of Cd in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Hazard Mater* 440, 129857.

Liu J, Li F, Shan Y, Zhou Y, Liang L, Qu H, Jiang W, Chen J (2019) Determination of H⁺ and Ca²⁺ fluxes in cold-stored banana fruit using non-invasive micro-test technology. *Postharvest Biol Tec* 153, 169-175.

Liu Q, Liu R, Ma Y, Song J (2018). Physiological and molecular evidence for Na⁺ and Cl⁻ exclusion in the roots of two *Suaeda salsa* populations. *Aquat Bot* 146, 1-7.

Liu R, Zhang H, Lal R (2016) Effects of stabilized nanoparticles of copper, zinc, manganese, and iron oxides in low

- concentrations on lettuce (*Lactuca sativa*) seed germination: nanotoxicants or nanonutrients? *Water Air Soil Pollut* 227(1), 1-14.
- Liu Y, Bai L, Sun M, Wang J, Li S, Miao L, Yan Y, He C, Yu X, Li Y. (2021). Adaptation of cucumber seedlings to low temperature stress by reducing nitrate to ammonium during its transportation. *BMC plant biol* 21(1), 1-16.
- Lowry G. V, Avellan A, Gilbertson L. M. (2019) Opportunities and Challenges for Nanotechnology in the Agri-Tech Revolution. *Nat Nanotechnol* 14 (6), 517–522.
- Lv X, Zhang Y, Hu L, Zhang Y, Zhang B, Xia H, Du W, Fan S, Kong L. (2021) Low-nitrogen stress stimulates lateral root initiation and nitrogen assimilation in wheat: roles of phytohormone signaling. *J Plant Growth Regul*, 40(1), 436-450.
- Niu M, Bao C, Zhan J, Yue X, Zou J, Su N, Cui J (2021) Plasma membrane-localized protein BcHIP16 promotes the uptake of copper and cadmium in planta. *Ecotoxicol Environ Saf* 227 112920.
- Pulizzi F (2019). Nano in the future of crops. *Nat Nanotechnol* 14(6), 507-507.
- Rizwan M, Ali S, Qayyum M F, Ok Y S, Adrees M, Ibrahim M, Zia-Ur-Rehman M, Abbas F (2017) Effect of metal and metal oxide nanoparticles on growth and physiology of globally important food crops: A critical review. *J Hazard Mater* 322, 2-16.
- Rizwan M, Ali S, ur Rehman M Z, Adrees M, Arshad M, Qayyum M F, Ali L, Hussain A, Imran M (2019) Alleviation of cadmium accumulation in maize (*Zea mays* L.) by foliar spray of zinc oxide nanoparticles and biochar to contaminated soil. *Environ Pollut* 248, 358-367.
- Rodrigues S M, Demokritou P, Dokoozlian N, Hendren C O, Karn B, Mauter M S, Sadik O A, Safarpour M, Unrine J M, Viers J, Welle P, White J C, Wiesner M R, Lowry G V (2017) Nanotechnology for sustainable food production: promising opportunities and scientific challenges. *Environ Sci Nano* 4(4), 767-781.
- Ruan L, Xin X, Zhang J, Zhao B, Cheng H, Zhang C, Ma D, Chen L (2018) Potential root foraging strategy of wheat (*Triticum aestivum* L.) for potassium heterogeneity. *Front Plant Sci* 9, 1755.
- Rui M, Ma C, Hao Y, Guo J, Rui Y, Tang X, Zhao Q, Fan X, Zhang Z, Hou T, Zhu S (2016) Iron oxide nanoparticles as a potential iron fertilizer for peanut (*Arachis hypogaea*). *Front plant sci* 7, 815.
- Shan T, Zhou L, Li B, Chen X, Guo S, Wang A, Tian L, Liu J. (2021). The plant growth-promoting fungus MF23 (*Mycena* sp.) increases production of *dendrobium officinale* (orchidaceae) by affecting nitrogen uptake and NH₄⁺ Assimilation. *Front Plant Sci* 12, 693561.
- Wu X, Su N, Yue X, Fang B, Zou J, Chen Y, Shen Y, Cui J (2021) IRT1 and ZIP2 were involved in exogenous hydrogen-rich water-reduced

cadmium accumulation in *Brassica chinensis* and *Arabidopsis thaliana*. *J Hazard Mater* 407, 124599.

Zhou T, Hua Y, Xu F (2017). Involvement of reactive oxygen species and Ca^{2+} in the differential responses to low-boron in rapeseed genotypes. *Plant Soil* 419(1), 219-236.

许越. 非损伤微测技术—2022[J].NMT 通讯,2022(01):11-17.

(责任编辑: 李雪霏)