

徐文龙, 张志杨, 庄林林, 等. 无机纳米酶在增强作物抗非生物胁迫中的应用研究进展[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(9): 1945-1960.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.09.017

无机纳米酶在增强作物抗非生物胁迫中的应用研究进展

徐文龙^{1,2}, 张志杨^{1,2}, 庄林林³, 陈赛男^{1,2}, 丁子萱^{1,4}, 冯迎辰^{1,5}, 肖清波^{1,2,4,5}

(1.江苏省农业科学院农业资源与环境研究所, 江苏 南京 210014; 2.农业农村部盐碱土改良与利用(滨海盐碱地)重点实验室, 江苏 南京 210014; 3.江苏农林职业技术学院畜牧兽医学院, 江苏 镇江 212400; 4.江苏大学环境与安全工程学院, 江苏 镇江 212013; 5.南京信息工程大学应用气象学院, 江苏 南京 210044)

摘要: 自然环境、地域差异以及人类活动等引起的非生物胁迫严重影响作物产量。无机纳米酶是由中国科学家提出的一类新型纳米催化材料, 具有模拟甚至超越天然酶的功能, 可在一定条件下遵循酶促反应动力学催化转化底物分子。近年来, 随着植物纳米生物学的发展, 无机纳米酶由于能够显著缓解作物因盐渍、旱涝、重金属等逆境引发的非生物胁迫而引起研究者的关注。本文梳理了无机纳米酶在缓解作物非生物胁迫方面的研究进展, 阐述了其相关作用机制。具体地, 归纳了施加方式对提高作物抵御非生物胁迫能力的影响, 分析了无机纳米酶的材料种类与设计原则, 总结了各方法的优缺点, 并对目前无机纳米酶在农业生产应用中需解决的问题进行了展望。

关键词: 无机纳米酶; 非生物胁迫; 作物; 植物纳米生物学; 抗逆性

中图分类号: S183 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2023)09-1945-16

Research progress on the application of inorganic nanozymes in enhancing crop resistance to abiotic stress

XU Wen-long^{1,2}, ZHANG Zhi-yang^{1,2}, ZHUANG Lin-lin³, CHEN Sai-nan^{1,2}, DING Zi-xuan^{1,4}, FENG Ying-chen^{1,5}, XIAO Qing-bo^{1,2,4,5}

(1. Institute of Agricultural Resources and Environment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 2. Key Laboratory of Saline-Alkali Soil Improvement and Utilization (Coastal Saline-Alkali Lands), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanjing 210014, China; 3. College of Animal Science and Veterinary Medicine, Jiangsu Vocational College of Agriculture and Forestry, Zhenjiang 212400, China; 4. College of Environment and Safety Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China; 5. School of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: Abiotic stresses caused by natural environment, regional differences and human activities seriously affect crop yield. Inorganic nanozyme is a new class of nano catalyst proposed by Chinese scientists, which has the function of simulating or even surpassing the natural enzymes. It can catalyze the transformation of substrate molecules under certain conditions and follow the typical enzymatic reaction kinetics. With the development of plant nanobiology in recent years, as a new generation of artificial simulated enzymes, inorganic nanozymes can significantly promote the abiotic stress resistance

收稿日期: 2022-10-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(22078136); 江苏省农业科学院探索性颠覆性创新计划项目[ZX(21)1222]

作者简介: 徐文龙(1989-), 男, 江苏南京人, 博士, 助理研究员, 主要从事新型农业纳米酶的设计与研究。(E-mail) wxu@jaas.ac.cn

通讯作者: 肖清波, (E-mail) qbxiao@jaas.ac.cn

under salinity, drought, flood, heavy metals, and other adverse environment to crops growth. In this review, we discussed the research progress of inorganic nanozymes in alleviating crop abiotic stress, and expounded the related mechanism. The different exerting methods, as well as the working principle and mechanism of the selection and design of inorganic nanozymes, were summarized. With the

analysis of the pros and cons, this paper aimed to provide a comprehensive understanding for the relevant studies in nanozyme domain. Finally, the problems to be solved in the application of inorganic nanozymes in agricultural production were also prospected according to the current research status.

Key words: inorganic nanozymes; abiotic stress; crops; plant nanobiology; stress resistance

作物的生长发育过程往往会受到自然环境、地域差异以及人类活动的影响,人们将不利于植物生存和生长发育的非生物逆境条件称为非生物胁迫^[1]。为了适应环境,作物能在一定范围内抵御非生物胁迫造成的伤害^[2]。然而,当非生物胁迫程度超过作物的耐受极限时,其自身的抵御机制会失去作用。在这种情况下,人工调节作物抗逆能力,对农业生产和农业环境可持续发展均具有重要意义^[3]。当前,调节作物抗逆性的主要途径有筛选/培育抗逆品种、添加外源调节物质等^[4]。其中,品种选育方法是通过改变作物的特性来提高作物抵抗非生物胁迫性能,该方法研究周期长、成本高。相比于品种选育,添加外源调节物质可快速提高作物的抗非生物胁迫能力,因此长期以来被广泛使用。

植物纳米生物学是近年来兴起的前沿交叉学科^[4-6],该学科深度融合了纳米技术与植物科学,涵盖了植物抗非生物胁迫、植物纳米毒理学等多个领域^[3]。纳米材料具有独特的小尺寸效应,可作为药物/养分载体或调节剂进入作物内部,参与作物代谢,促进作物生长^[7]。在众多纳米材料中,一些纳米材料具有类似天然酶的催化活性,这类纳米材料被称为纳米酶^[8]。

2004 年,Manea 等^[9-10]首次将具有类核糖核酸酶活性的纳米 Au 命名为纳米酶。随后,阎锡蕴院士团队在 *Nature Nanotechnology* 上报道纳米 Fe_3O_4 具有辣根过氧化氢酶(HRP)的酶学特性,可快速催化分解 H_2O_2 ,且反应遵循酶促动力学(如 Michaelis-Menten 方程)^[11]。与传统酶类催化剂相比,纳米酶具有催化活性高、成本低、易规模化生产等优点。同时,纳米酶大多由无机材料构成,可在极端条件下保证自身化学结构和性能不改变,具有比天然酶更高的稳定性^[12-13]。

近年有研究结果表明,纳米金属氧化物、纳米贵金属单质、纳米碳基材料等作为纳米酶可有效调节植物代谢,显著提高作物的抗非生物胁迫性能、促进作物生长^[14]。目前已发现,作为植物调节剂的无机纳米酶通常具有类氧化还原酶催化活性,包括过氧化氢酶(CAT)、超

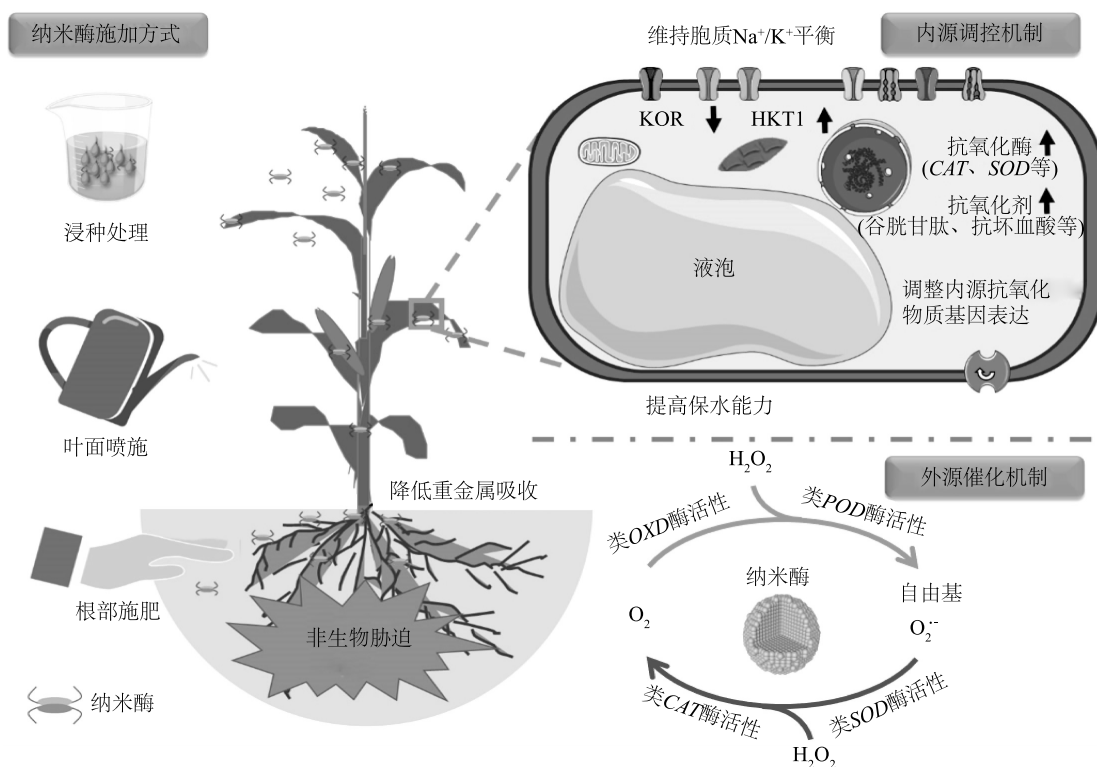
氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和氧化酶(OXD)^[4],具体见图 1。其中,纳米酶可以发挥类抗氧化酶的功能,通过催化作用将植物体内由于非生物胁迫产生的过多氧自由基或双氧水转化为氧气和水,起到清除活性氧(ROS)的作用^[15-18]。此外,纳米酶还具有上调作物体内蛋白质表达水平^[19]、络合重金属离子^[20]、为植物生长提供微量元素等功能^[21],这些都对提高作物的抗非生物胁迫性能有重要作用。然而,当前的研究综述多偏重于介绍纳米材料作为植物生长调节剂所起到的效果^[22-23],缺乏对纳米酶提高作物抗非生物胁迫性能的深入、系统阐释。因此,本文着重于归纳总结针对非生物胁迫的不同纳米酶类型、纳米酶作用机制、施加方式、材料设计与结构优化调控等方面的研究进展,并对该领域发展前景提出建议,以期为新型纳米酶开发及其在抗非生物胁迫方面的应用提供参考。

1 用于缓解非生物胁迫的无机纳米酶材料类型

自 2007 年阎锡蕴院士团队重新定义纳米酶开始,目前已在各类仿生酶催化领域开发出超过 300 种纳米材料^[10]。尽管目前对纳米酶的定义仍有争议^[24],但研究者们普遍认为无机纳米酶包括纳米金属氧化物^[18,25-27]、纳米贵金属单质^[28-31]、碳纳米管^[32-33]、纳米石墨烯^[34]等系列材料。相比于在其他领域内的较早应用和大量开发,纳米酶在缓解作物非生物胁迫上的应用直到 2017 年才陆续展开。下面将根据材料类型列举近年来报道的相关无机纳米酶及其抗非生物胁迫效果(表 1)。

1.1 金属氧化物纳米酶

金属氧化物纳米酶是最早被发现具有酶促功能的无机纳米酶,低廉的价格和简单的合成工艺使其迅速引起人们的关注^[35]。在众多金属氧化物纳米酶中,纳米 FeO_x 可催化芬顿反应。大多数纳米 FeO_x 具有依赖于 pH 值的类双酶活性,即酸性条件下表现出类 POD 酶活性,中性条件下表现出类 CAT 酶活性,从而调控细胞内的氧化还原状态^[36]。此外,铁元素可促进植物体内叶绿素的合成,提高植物光合作用。



KOR; K⁺外流通道蛋白; HKT1; 高亲和性 K⁺转运蛋白; OXD: 氧化酶; POD: 过氧化物酶; CAT: 过氧化氢酶; SOD: 超氧化物歧化酶。

图1 无机纳米酶用于提高作物生长与抗非生物胁迫的机制示意图

Fig.1 Mechanism scheme of the improvement of crops and anti-abiotic stress with the application of inorganic nanozymes

目前已开发出多种纳米 FeO_x 用于抵御逆境胁迫^[37], 包括纳米 Fe_3O_4 ^[38]、纳米 $\gamma\text{-Fe}_2\text{O}_3$ ^[39]、纳米 $\alpha\text{-Fe}_2\text{O}_3$ ^[40] 等。2017 年, Palmqvist 等^[39] 首次将纳米 $\gamma\text{-Fe}_2\text{O}_3$ 作用于干旱条件下的油菜, 结果表明, 施加纳米 $\gamma\text{-Fe}_2\text{O}_3$ 后, 油菜叶面中双氧水含量下降, 油菜长势也得到提高 (图 2a~图 2c)。利用共聚焦显微镜可清楚观察到纳米 FeO_x 降低了非生物胁迫下的多余 ROS, 从而缓解植物细胞膜损伤 (图 2d~图 2g)^[21]。然而该研究并未报道纳米 FeO_x 的植物细胞毒性。2019 年 Tombuloglu 等^[38] 对纳米 Fe_3O_4 在水培大麦中的迁移转运机制进行了研究, 结果表明, 高质量浓度纳米 Fe_3O_4 不会对大麦产生毒害作用。透射电镜 (TEM) 结果表明, 纳米 Fe_3O_4 主要被根细胞吸收, 在茎叶部仅可在周质间隙观察到纳米 Fe_3O_4 。这说明纳米 Fe_3O_4 主要富集于大麦根部, 极少量转运至叶片部位 (图 2h~图 2m)。

纳米 CeO_2 是具有优异催化特性的一种稀土纳米材料。2011 年 Celardo 等^[41] 提出纳米 CeO_2 同时具有类 SOD 和类 CAT 的催化活性。2017 年, Wu 等^[16] 首次将聚丙烯酸包裹的纳米 CeO_2 (PNC) 用于

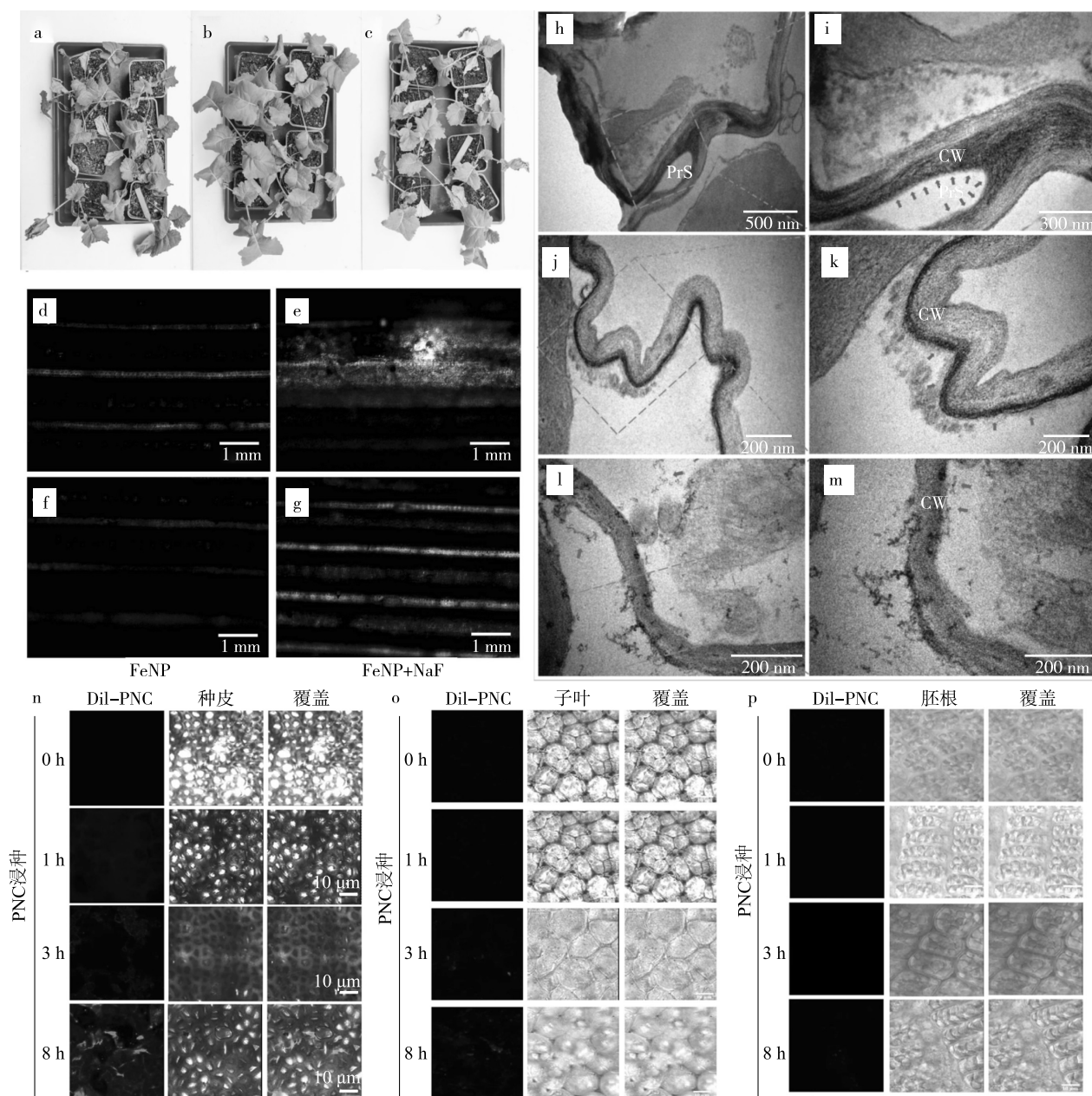
拟南芥抗盐胁迫研究, 提出纳米 CeO_2 消除 ROS 的能力与 Ce 的价态有关。随后, 该团队考察了 PNC 在油菜体内的转运及作用机制^[42]。采用共聚焦显微镜, 观察到浸种处理下纳米 CeO_2 由种皮逐渐转运至子叶, 再进一步迁移至胚根 (图 2n~图 2p)。然而, 研究结果表明, 纳米 CeO_2 属于低毒或中毒性物质, 会阻断生物分子活性所必须的功能基, 还可通过嗅神经通路进入脑部, 导致脑部嗅球丙二醛含量升高, 具有潜在生物毒性^[43]。

Mn 元素在植物糖酵解过程及三羧酸循环中对相关酶具有活化作用^[44], 且纳米 MnO 可模拟天然酶实现抗氧化功能^[7, 27]。Lu 等^[27] 将 Mn_3O_4 纳米酶作为黄瓜叶面喷施剂, 在盐胁迫下, 纳米 Mn_3O_4 的抗氧化性能优于纳米 CeO_2 。Mn 离子进入黄瓜体内后仅在韧皮部转运, 不随黄瓜茎干的木质部转运至根部。此外, Ye 等^[44] 证实, 采用纳米 MnO 作为浸种剂, 可上调盐胁迫下作物抗氧化酶相关基因的表达水平, 避免 ROS 积累。处于作物细胞内部的纳米 MnO 也可提高叶绿体的光合效率, 增加作物的生物量^[27]。

表1 用于作物抗非生物胁迫的无机纳米酶

Table 1 Inorganic nanozymes for crop resistance to abiotic stress

序号	作物品种	纳米材料	大小	施加方式	胁迫类型	发芽势	发芽率	茎长/叶长/株高	根长	鲜质量	干质量	文献
1	水稻(两优8106)	0.50 mg/L 纳米CuO	20.00~100.00 nm	根部施肥	2.00 mg/L 砷胁迫	-	约90.00%,提高约7.00个百分点	叶长7.00 cm,提高不显著	3.60 cm,略微提高	-	茎0.12 g、根0.12 g,提高不显著	[45]
2	水稻(IR-64)	1.00 g/L 纳米 γ -Fe ₂ O ₃	-	浸种	25.00 mg/L 氟胁迫	-	-	茎长(92.50±8.90) cm,提高1.90倍	(26.70±1.10) cm,提高2.10倍	整株(256.70±18.90) mg,提高1.50倍	整株(87.70±1.90) mg,提高1.50倍	[21]
3	水稻(辽星1号)	40.00 mg/L 纳米Ag	20.00~37.00 nm	浸种	50.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	93.60%,提高17.00个百分点	-	50.00 cm,提高83.00%	整株1.20 g,提高11.00%	-	[31]
4	小麦(NARC-2011)	1.20 mmol/L 纳米Fe ₂ O ₃	-	浸种	干旱胁迫	-	-	茎长15.00 cm,提高55.00%	25.00 cm,提高25.00%	-	整株0.04 g,提高85.00%	[46]
5	小麦(晋太102)	硅钾肥1盒1.74 g+3%纳米碳	-	根部施肥	干旱胁迫	-	-	茎长(16.70±0.02) cm,提高43.72%	(12.66±0.02) cm,提高16.90%	整株(2.24±0.06) g,提高51.53%	整株(0.40±0.02) g,提高17.65%	[47]
6	玉米(粤彩糯2号)	100.00 mg/L多层碳纳米管	约50.00 μm	浸种	100.00 mg/L重金属(Cd)胁迫	85.00%,提高	90.00%,提高11.42个百分点	茎长约18.00 mm,降低15.66%	降低24.58%	茎质量2.00 g,提高21.43%;根质量0.50 g,变化不明显	-	[33]
7	玉米(粤白甜糯7号)	100.00 mg/L多层碳纳米管	约50.00 μm	浸种	100.00 mg/L重金属(Cd)胁迫	98.00%,几乎无变化	99.00%,几乎无变化	茎长约20.00 mm,提高显著	约30.00 mm,提高显著	根质量约1.30 g,提高13.73%;茎质量约1.30 g	-	[33]
8	油菜(中双11号)	0.45 mmol/L聚丙烯酸包裹的纳米CeO ₂ (PNC)	(8.50±0.20) nm	浸种	200.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	76.00%	茎长(1.26±0.02) cm,提高41.50%	(6.36±0.22) cm,提高93.00%	-	整株(6.26±0.33) g,增加了78.00%	[18]
9	油菜(中双11号)	0.10 mmol/L PNC	(9.20±0.40) nm	浸种	200.00 mmol/L NaCl盐胁迫	73.00%,提高39.00个百分点	84.00%,提高8.00个百分点	-	-	整株(54.40±0.03) mg,提高41.00%	-	[42]
10	黄瓜(津春4号)	0.10 mmol/L PNC	7.80 nm	叶面喷施	75.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	-	-	-	-	-	[25]
11	油菜(中双11号)	0.05 mmol/L PNC	8.36 nm	叶面喷施	200.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	-	叶长(6.00±0.25) cm,增加31.00%	-	整株(3.79±0.26) g,增加50.00%	-	[26]
12	黄瓜(中农28F1)	20.00 mg/L纳米Mn ₃ O ₄	(8.90±1.40) nm	叶面喷施	0.30% NaCl盐胁迫	-	-	-	55.00 cm,提高1.38倍	-	叶质量11.00 g,提高21.00%;根质量4.60 g,提高不显著	[27]
13	高粱(KS310)	10.00 mg/L纳米n-Fe ₃ O ₃	<50.00 nm	浸种	150.00 mmol/L NaCl盐胁迫	>99.00%	-	株高66.70 cm	40.40 cm	整株1.18 g	-	[48]
14	辣椒(Jalapeno)	1.00 mg/L纳米MnO	50.00 nm	浸种	100.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	-	-	提高55.70%	-	-	[44]
15	甜菜(LARA)	700.00 μmol/L 纳米富勒烯醇	约50.00~70.00 nm	叶面喷施	10.00%~20.00% 干旱胁迫	-	-	-	-	叶质量(5.70±0.07) g,提高显著	-	[49]
16	意大利生菜	2.00 mg/ml碳量子点	2.03 nm	叶面喷施	180.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	-	-	-	根质量0.50 g,提高52.20%;叶质量2.00 g,提高58.10%	-	[50]
17	树莓	2.00 mg/L纳米氧化石墨烯	-	叶面喷施	75.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	-	株高3.00 cm,无明显变化	21.00 cm,提高84.50%	叶量增加	-	[51]
18	紫花苜蓿(Golden Empress)	0.50%纳米石墨烯	(20.00±70.00) nm	根部施肥	120.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	-	-	-	整株0.50 g,提高36.80%	整株0.06 g,提高29.40%	[34]
19	紫花苜蓿(Golden Empress)	0.50%纳米石墨烯	(20.00±70.00) nm	根部施肥	120.00 mmol/L 碱胁迫	-	-	-	-	整株0.45 g,提高35.80%	整株0.06 g,提高24.30%	[34]
20	棉花(Acala 1517-08)	500.00 mg/L PNC	(2.10±1.40) nm	浸种	200.00 mmol/L NaCl盐胁迫	-	-	-	5.00 cm,提高56.00%	根质量70.00 mg,提高41.00%	根质量6.00 mg,提高38.00%	[52]
21	亚麻	75.00 mg/L纳米n-Fe ₃ O ₃	<10.00 nm	浸种	水分胁迫	-	-	株高40.00 cm,提高不显著	-	整株6.50 g,提高30.00%	整株3.00 g,提高50.00%	[37]



a~c 分别为无纳米酶处理、采用 0.8 mg/ml 纳米 $\gamma\text{-Fe}_2\text{O}_3$ 处理、采用 2.0 mg/ml 纳米 $\gamma\text{-Fe}_2\text{O}_3$ 处理的油菜实物图^[39]; d~g 分别为无处理空白样水稻、25 mg/L NaF 胁迫下水稻、1.0 g/L 纳米 FeNP 处理下空白样水稻、25.0 mg/L NaF 胁迫下 1.0 g/L 纳米 FeNP 处理水稻的活性氧分布图^[21]; h~m 为 1 000.0 mg/L 纳米 Fe_3O_4 处理后大麦叶片细胞(h~k)以及根细胞(l~m)的透射电镜图^[38]; n~p 分别为油菜浸种处理后 PNC 在种皮、子叶和胚根中转运的共聚焦显微图^[42]。CW: 细胞壁; PrS: 周质间隙; PNC: 聚丙烯酸包裹的纳米 CeO_2 ; NaF: 氟化钠; FeNP: 纳米 FeO_x ; Dil-PNC: 荧光染料修饰聚丙烯酸包裹的纳米 CeO_2 。

图 2 金属氧化物纳米酶处理作物效果

Fig.2 Effects of metal oxide nanozymes on crop growth

近年来开始有将纳米 CuO 用于缓解作物非生物胁迫的报道。纳米 CuO 具有化学稳定性好、成本低、催化活性高等优点,已作为类 *POD* 广泛用于生物医学领域^[53]。2020 年,方清等^[45]考察了纳米

CuO 对砷胁迫下水稻种子发芽及幼苗生长的影响,结果表明,在低质量浓度纳米 CuO (0.5 mg/L 和 1.0 mg/L) 作用下,水稻叶片 *SOD* 和 *CAT* 的活性都得到提高,有效抵御了砷对水稻幼苗的毒害。然而, Cu

的引入可能会破坏植物细胞膜,对细胞膜上的离子通道进行抑制,使其无法吸收和转运营养物质^[54]。因此,对 CuO 纳米酶作用的认知仍需进一步加强。

1.2 贵金属纳米酶

贵金属纳米酶涵盖了金、银、铂等贵金属,此类材料的类酶催化活性在其他领域多有报道^[8,10]。贵金属纳米酶的类酶活性可随环境 pH 值变化而变化^[13]。在诸多贵金属纳米酶中,纳米 Ag 可参与蛋白质和碳水化合物的合成,保护植物免受病原体的侵袭^[30]。2018 年,Zhang 等^[55]指出纳米 Ag 会诱导作物叶片的氧化应激反应,生成 ROS。值得注意的是,该团队近期的研究结果^[7]表明,引发 ROS 产生的纳米酶可诱导激活胁迫相关信号分子/防御基因,触发种子内部的代谢重编程,从而调动作物内在防御机制^[31],增强抵御非生物胁迫能力。然而,相比于金属氧化物纳米酶^[56],目前用贵金属纳米酶缓解非生物胁迫的研究相对较少,这可能与其高昂的价格及其潜在重金属毒性有关。

1.3 碳基纳米酶

碳基纳米酶稳定性高、成本低、易于合成和修饰,已被广泛用于类酶催化材料研究^[57]。目前,用于缓解作物非生物胁迫的碳基纳米酶主要有纳米石墨烯^[31]、碳纳米管^[31]、纳米富勒烯^[49]、碳量子点^[58]等。

Song 等^[59]于 2010 年首次发现羧基修饰的纳米氧化石墨烯(GO-COOH)具有类 POD 酶活性,可催化 H₂O₂与亚甲基蓝产生反应。自此之后,以纳米石墨烯等作为纳米酶的研究十分广泛^[60]。目前,纳米氧化石墨烯(GO)及其衍生物在作物抗胁迫领域的应用主要集中在抗旱胁迫^[46]和抗盐碱胁迫^[34, 61]。Chen 等^[34]提出在 120 mmol/L 盐胁迫下施加微量纳米石墨烯(0.5%),可调控紫花苜蓿体内与激素信号转导、光合作用、呼吸/转录调控等途径相关的基因,促进抗氧化还原系统和光合作用等相关基因的快速表达,提高紫花苜蓿的抗盐胁迫能力。纳米石墨烯及其衍生物的质量浓度对作物抗胁迫性能有较大影响,极微量的 GO(2 mg/L)即可提高树莓的抗氧化酶活性,抵御盐胁迫^[51]。然而 GO 与细胞相互作用,易使作物细胞中的 ROS 浓度增加,反而抑制作物生长,这可能与纳米石墨烯具有类 POD 酶活性有关^[62]。

碳纳米管(CNT)可视为无缝卷起的纳米石墨烯

层,有着极强的抗菌性,根据单根 CNT 上所含石墨烯层数可分为单壁 CNT(SWCNT)和多壁 CNT(MWCNT)。CNT 具有超强刚度、优异的拉伸性和良好的生物相容性^[63]。CNT 对水具有高吸附能力,可促进作物对水分的吸收,提高种子的发芽率,利于根系及幼苗的生长^[64]。有研究结果表明,SWCNT 可通过提高电子转移速率及叶绿体的光能利用率来增强植物的光合作用^[4, 33, 65]。MWCNT 则可提高 Cd 胁迫下玉米的发芽率^[33]。2021 年 Chen 等^[33]报道了 MWCNT 浸种缓解玉米 Cd 胁迫的作用机制,MWCNT 可诱导提高植物细胞壁与种皮的通透性以及水通道蛋白的基因表达,增强种子对水分的吸收。碳纳米管表面带有负电荷的官能团也可用于吸附和钝化游离 Cd²⁺,降低 Cd²⁺对玉米的生物毒性,从而提高玉米的抗 Cd 胁迫能力。然而,Gong 等^[66]提出 MWCNT 对 Cd 胁迫下作物生长的影响具有质量浓度依赖性,高质量浓度 MWCNT(超过 5 000 mg/kg)可引起植物细胞毒害,加剧 Cd 胁迫,这可能是因为高质量浓度的纳米粒易于团聚,抑制根的呼吸作用或者扰乱作物与环境的正常物质交换。

纳米富勒烯具有高度对称的球形结构,也是一种重要的碳基纳米酶材料,该类材料易于修饰,可作为电子受体,起到类 SOD 的作用^[65]。然而,目前主要利用该类材料的高度亲水性和生物相容性,研究的重点也集中于抗干旱胁迫^[49]。关于纳米富勒烯的酶促活性尚未见于文献,对于该领域仍需进一步探索。

碳量子点(CDs)具有较好的生物相容性、低毒性及水分散性,其表面丰富的官能团可参与生物代谢过程,并具有较好的 ROS 清除功能^[67]。刘振玲等^[68]研究了 CDs 对作物种子萌发及生长的影响,发现引入 CDs 可增加菠菜幼苗的生物量,且上调了菠菜种子水通道蛋白基因的表达水平,提高了作物对水分的吸收。2021 年,Li 等^[50]考察了叶面喷施 CDs 对盐胁迫下生菜抗逆性的影响,结果表明,CDs 可起到类 SOD 作用从而消除 ROS。当 CDs 投入量为 2 mg/ml 时,生菜的生物量和吸水量均得到显著提高,丙二醛含量下降了 92.2%。随后,Li 等^[58]考察了盐胁迫下水培施用 CDs 后甘薯的生长状况,发现施加 CDs 可显著降低甘薯根细胞 ROS 水平,并提高甘薯的耐盐、耐低钾、耐低铁能力。有研究结果表明,CDs 表面-OH 和-COOH 官能团能够被植物中凝集

素受体激酶 (*LecRKs*) 感知并促进 *cAMP/cGMP* 积累,激活环核苷酸门控离子通道 (*CNGCs*),引起不依赖 ROS 的 Ca^{2+} 富集,增强 Na^+/H^+ 逆向运输活性、*HAK5* 介导的高亲和性 K^+ 吸收活性和 *IRT1* 介导的 Fe^{2+} 的吸收活性,最终提高了甘薯在多重环境胁迫下的抗逆性。

2 纳米酶在作物抗非生物胁迫中的作用机制

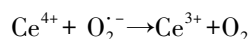
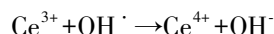
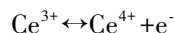
在实际农业生产中,最常面临的环境非生物胁迫种类有干旱、冻害、水涝、盐碱以及土壤重金属胁迫等^[1]。当作物处于逆境时,植物体内的自由基平衡状态被打破,导致活性氧积累,破坏植物细胞脂膜,抑制作物生长,这使得不同非生物胁迫下都需要用纳米酶消除过量 ROS^[3]。此外,不同逆境对作物也具有各自独特的作用机制。其中,干旱引起作物缺水、细胞膜和细胞核受损,从而造成代谢紊乱,光合作用减弱,抑制叶片和根生长^[47]。冻害胁迫则会损伤作物细胞的膜结构,引起酶活性改变,破坏其生理生化过程。当温度低于零下时,作物细胞内形成的冰晶会破坏膜结构^[69]。当作物面临盐碱胁迫时,高质量浓度盐离子对细胞的渗透作用造成作物吸水困难,形成生理性干旱,抑制细胞生长,同时还可破坏生物膜,降低作物的蛋白质合成速率,造成生理紊乱^[25]。随着工业发展而大量进入土壤的有毒重金属离子会在植物体内累积,并破坏作物基因组正常复制转录,抑制植物光合作用;由重金属离子带来的氧化应激也会进一步损伤细胞膜^[70]。除了作为 ROS 清除剂,针对不同种类的非生物胁迫,纳米酶还发挥特定作用。

当前,人们尚未完全了解纳米酶对作物的作用机制。基于抗逆植物生理学的研究现状,不同的纳米酶具有不同的功能,能够从不同角度缓解非生物胁迫,主要作用机制可归纳总结如下:第一,作为外源类酶催化剂,主动清除作物体内积累的 ROS;第二,调整内源抗氧化系统表达,促进作物体内抗氧化物质的生成;第三,维持细胞质 Na^+/K^+ 平衡,避免 Na^+ 在植物细胞内的积累;第四,提高作物保水能力,维持渗透压平衡;第五,调节土壤重金属吸收,避免重金属累积。

2.1 作为外源类酶催化剂主动清除 ROS

ROS 是非生物胁迫下植物代谢过程中不可避

免的副产物,主要以超氧化物自由基 ($\text{O}_2^{\cdot-}$)、羟基自由基 ($\cdot\text{OH}$)、过氧化氢 (H_2O_2) 以及单线态氧 ($^1\text{O}_2$) 的形式存在^[19]。在正常植物细胞内,ROS 可作为信号分子,参与细胞增殖等相关生理生化反应,如降解种子体内内源性抑制剂、解除种子休眠、诱导内源乙烯的产生、促进根尖细胞生长等^[71-72]。然而,ROS 过量积累则会加速植物细胞膜脂过氧化链式反应,造成蛋白质交联失活、DNA 链断裂以及光合作用受阻,甚至导致植物死亡^[7]。一般情况下,植物体内的抗氧化酶系统可将植物体内的 ROS 水平自我调节为平衡状态^[73-74]。其中,*SOD* 负责去除 $\text{O}_2^{\cdot-}$,把 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 还原转化为 H_2O_2 。*CAT* 负责去除 H_2O_2 ,将其分解成 H_2O 和 O_2 。然而,在非生物胁迫作用下,植物体内的自由基平衡状态被打破,导致 ROS 积累^[1]。因此,消除植物体内多余 ROS 是维持其正常生长的重要途径。具有氧化还原功能的纳米酶可以调控 ROS 的产生或清除,维持植物体内由非生物胁迫引起的氧化还原平衡。值得指出的是,由于无机纳米材料能够暴露不同晶格、晶面以及空位等不同活性位点,所以与性能单一的传统生物酶相比,一种纳米酶可能同时具备几种类酶活性^[75]。例如,*SOD* 纳米酶往往也同时具有 *CAT* 酶活性,2 种功能协同作用能够更高效地清除 ROS,具有优于天然 *SOD* 或抗氧化小分子的催化性能^[76]。以氧化铈 (CeO_{2-x}) 纳米酶为例^[16,26],当 CeO_{2-x} 中 $\text{Ce}^{3+}/\text{Ce}^{4+}$ 较低 (35.0%) 时^[16], Ce^{3+} 可与 OH^{\cdot} 反应生成 OH^- ,继而与植物细胞中的 H_2O_2 在 Ce^{4+} 催化下发生反应生成氧气和水,相关反应式如下:



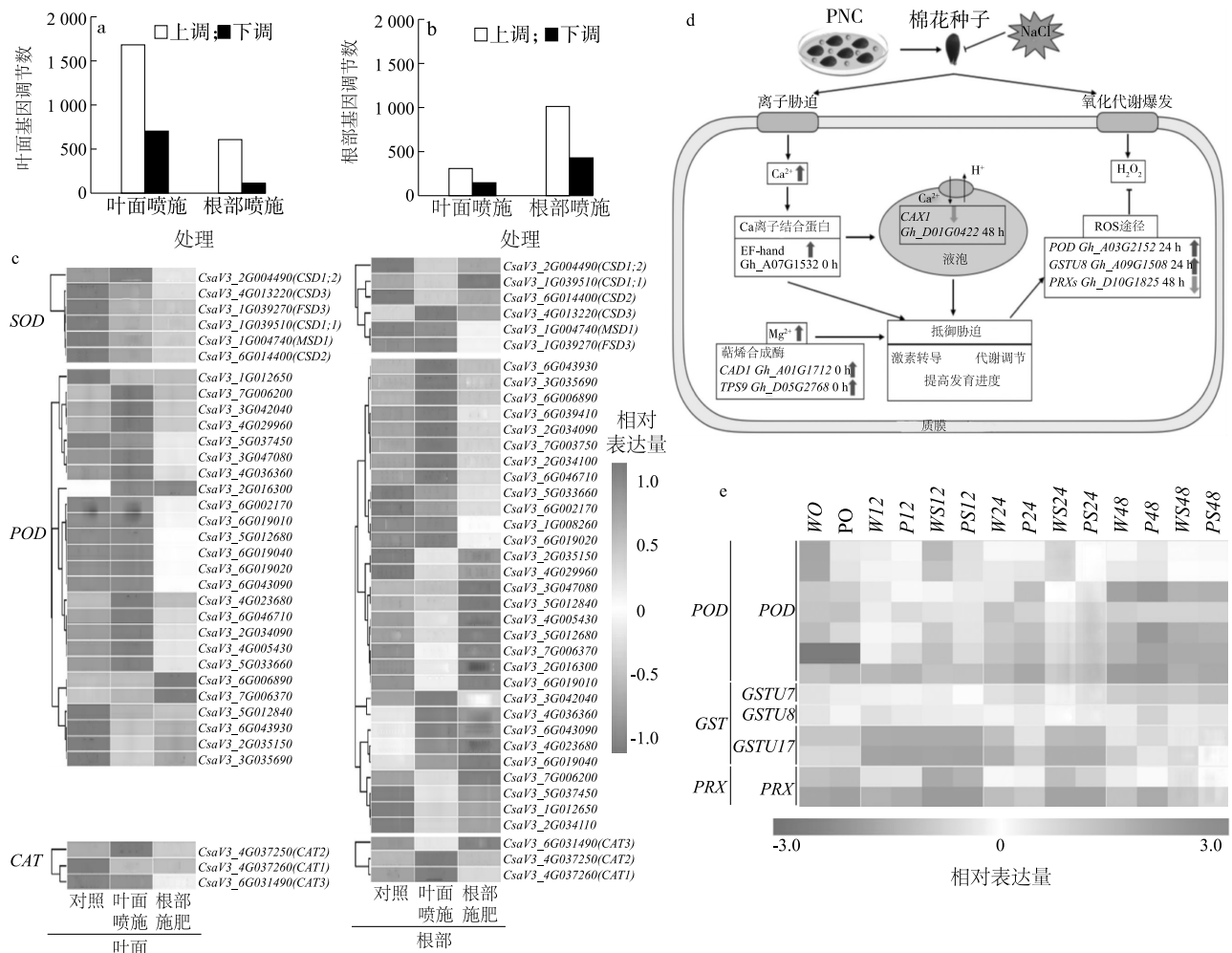
然而当 $\text{Ce}^{3+}/\text{Ce}^{4+}$ 较高 (60.8%) 时,则难以与 H_2O_2 发生反应,造成植物细胞中 H_2O_2 积累,无法起到抵御非生物胁迫的作用。因此,选择合适的纳米酶对于维持非生物胁迫下的氧化还原平衡至关重要。

2.2 调整内源抗氧化系统表达

除了直接清除 ROS 外,某些纳米酶还能上调植物体内合成抗氧化酶的基因表达。例如,PNC 作为浸种剂可上调合成抗氧化酶、淀粉水解酶、激素合成

酶等的基因表达,提高作物的抗非生物胁迫能力^[42]。Chen 等^[25]采用 RNA Seq 测序技术检测发现,盐胁迫下黄瓜中抗氧化酶的过表达源于 PNC 上调了相关基因的表达水平。然而,纳米酶对不同植物叶片和根系抗氧化酶的作用效果与机制不尽相同。例如,PNC 处理后黄瓜叶面及根部的抗氧化酶相关基因的表达水平均得到了上调(图 3a~图 3b)^[25],而在对拟南芥进行处理后,其叶片细胞中合成抗氧化酶相关上调基因数要小于下调基因数(图 3c)^[77]。对于棉花,PNC 则主要通过上调 *POD* 和谷

胱甘肽巯基转移酶(*GST*)相关的基因表达来提高其抗盐胁迫性能(图 3d~图 3e)^[52]。除了植物细胞中合成的抗氧化酶可直接消除 ROS 外,代谢过程中生成的 NO 也可有效消除 ROS。最近有研究结果表明,在水稻水培过程中添加 PNC 可诱导水稻 *NIA2* 基因的过表达,增加盐胁迫下细胞中的内生 NO 产率,从而增强水稻抗盐胁迫能力^[6]。因此,纳米酶可通过多种方式上调作物基因表达,提高非生物胁迫下作物内源去除 ROS 能力。



a~b: 采用不同施加方式时 PNC 处理对黄瓜叶(a)与根(b)中基因(RNAseq)表达的影响^[25]; c: 采用不同施加方式处理时黄瓜叶与根中 *SOD*、*POD* 和 *CAT* 相关基因表达热图分析^[25]; d: PNC 上调盐胁迫棉花幼苗发育的相关基因表达示意图^[52]; e: PNC 处理棉花中氧化还原酶相关基因表达热图分析^[52]。ROS: 活性氧; *GST*: 谷胱甘肽转移酶; *PRX*: 过氧化物还原酶; PNC: 聚丙烯酸包裹的纳米 CeO_2 。SOD: 超氧化物歧化酶; *POD*: 过氧化物酶; *CAT*: 过氧化氢酶。

图3 纳米酶处理对作物内源抗氧化系统表达的作用效果

Fig.3 Effects of nanozyme treatment on endogenous antioxidant system expression in crops

非生物胁迫过程中形成的 ROS 会影响叶绿素的合成,破坏光系统 II 反应中心,抑制 PSII 原初光

能转换效率,造成光能利用率下降。Tombuloglu 等^[38]发现在大麦水培过程中引入纳米 Fe_3O_4 可以上调光系统 I P700 蛋白和光系统 II D1 蛋白编码基因 *psaA* 和 *psbA* 的表达水平,提高植物体内光合色素的含量,增加叶绿体数量,促进植物的光合作用,有利于逆境胁迫下的作物生长。Khan 等^[42]发现,浸种处理使 PNC 进入油菜种子,可显著上调 α -淀粉酶编码基因 *AMY1* 的表达水平,增强 α -淀粉酶的活性,提高胚乳中淀粉的水解率。作物体内可溶性糖含量显著上升,为种子提供更多养分,可有效抵御非生物胁迫。

此外,采用 PNC 作为浸种剂可影响油菜体内的激素水平,明显观察到编码水杨酸生物合成的基因 *SARD1* 和 *PAL* 表达水平出现上调^[18]。浸种后,胚芽和胚根中 *PAL* 基因的表达水平在 200 mmol/L NaCl 盐胁迫下分别提高了 122.0% 和 228.0%,胚芽中水杨酸含量提高了 63.2%。可见,无机纳米酶对作物基因表达的调控具有多样性。

2.3 维持胞质 Na^+/K^+ 平衡

当植物面临盐胁迫时, Na^+ 可在植物细胞内不断积累,破坏细胞内离子平衡和代谢,对作物生长有直接毒害作用。由于 Na^+ 的吸收主要通过高亲和 K^+ 转运载体蛋白 (HKT) 以及非选择性的 K^+ 外排通道蛋白 (NSCC) 完成,因此维持细胞质中低 Na^+/K^+ 是植物抗盐胁迫的关键^[78]。2018 年, Wu 等^[15]研究了 PNC 对拟南芥抵御盐胁迫性的影响,发现消除植物细胞中累积的 ROS 可防止植物细胞膜上 NSCC 被激活,有效避免 K^+ 流失。随后该团队进一步对水稻的基因组学分析后发现,纳米 CeO_2 处理的植株中 Na^+ 和 K^+ 转运蛋白均得到了增强^[6, 17]。但植物细胞中外向整流钾离子通道蛋白 (KOR1) 受到了抑制,提高了叶肉中 K^+ 的持留能力,从而维持细胞的 Na^+/K^+ 平衡。此外,细胞质中保留的 K^+ 也可作为营养成分促进盐胁迫条件下的作物生长。

2.4 提高作物保水能力

当作物处于干旱或盐渍等非生物胁迫时,细胞会被动地失去部分水分,致使其面临渗透胁迫。维持渗透压平衡是缓解这些非生物胁迫的关键。无机纳米酶可通过 2 种方式维持作物细胞内的渗透压平衡。第一种方式是无机纳米酶上调参与渗透调节的基因表达,提高渗透调节物质的浓度,保证作物的正常生长。例如,细胞中的脯氨酸可起到渗透调节作

用,维持细胞膨压、防止细胞脱水^[28]。Khan 等^[18]发现,PNC 可上调参与合成脯氨酸的吡咯啉-5-羧酸合成酶 (*P5CS*) 的相关基因表达水平,抵御逆境胁迫。同时,纳米酶还可抑制细胞中游离的脯氨酸分解,使脯氨酸在作物体内大量累积^[46, 79]。此外,有研究结果表明,利用无机纳米酶 (纳米 Au ^[29]、PNC^[42]、纳米氧化铁^[80] 等) 作为浸种剂时,植物细胞中水通道蛋白相关基因的表达水平得到上调,水分吸收能力增强,作物在盐碱胁迫以及干旱胁迫下的抗逆能力提高^[22, 42]。第二种方式是无机纳米材料中丰富的孔道结构使其对水分子具有较强的结合能力,从而起到持水作用^[61]。2016 年, Borisev 等^[49]将纳米富勒烯醇 [$\text{C}_{60}(\text{OH})_{24}$] 作为叶面喷施剂用于研究其在甜菜抗干旱胁迫中的作用。在对作物细胞中脯氨酸含量进行考察后发现,甜菜中的脯氨酸含量在处理前后变化不大,这说明甜菜的抗逆能力主要源于纳米富勒烯醇对水分子的强吸附作用。此外,纳米材料容易在作物体内传输,可有效促进甜菜对水分的吸收,维持作物细胞的渗透压平衡。

2.5 调节作物对土壤重金属离子的吸收

土壤中的重金属离子多指汞、镉、铅、铬、砷等具有显著生物毒性的金属元素^[81]。土壤中的重金属含量高于一定程度时,植株的生长会变慢,甚至死亡。此外,有毒重金属离子在作物体内的累积最终会通过食物链危及动物和人类^[20, 66]。加入特定纳米酶可固化重金属离子,提高某些植物对重金属的吸收去除能力。例如, Gong 等^[32]发现在根部施加多壁碳纳米管可有效提高苎麻在 Cd 污染土壤中的生长效率。采用 500 mg/L MWCNT 处理后, Cd 更易从苎麻的根部转运至茎叶中,根部 Cd 质量浓度显著下降。这是因为 MWCNT 易在植物体内转运,其表面的负电荷及官能团与 Cd 结合,增加了 Cd 的吸收。与此相反的是,方清等^[45]研究发现,添加少量的纳米 CuO 可减少水稻幼苗对三价砷的吸收。这是由于纳米 CuO 可在水中吸附砷,提高砷胁迫下水稻种子的发芽率、幼苗根叶长度及干质量。

3 纳米酶施用方式对非生物胁迫的影响

当前,可通过多种方式施用无机纳米酶,包括浸种处理、叶面喷施、根部施肥等。由于植物不同部位对纳米酶的吸收、传输及累积效果存在差异,所以不

同施用方式也影响纳米酶的实际作用效果。

3.1 浸种处理

种子发芽是作物生长周期的起始阶段,非生物胁迫下的种子发芽率及相应的萌发活性对后续作物生长有重要影响^[23]。浸种处理可促进种子萌发并提高幼苗抗性。浸种时,纳米酶可在种子吸水阶段经渗透压进入种皮部位,萌发阶段在细胞吸附、内吞等多种作用下传输或累积在作物不同部位^[82]。

关于无机纳米酶作为浸种剂的综述可见相关文献^[22-23]。浸种处理处于作物生长的早期阶段,只需少量纳米酶即可起到较好效果,是当前施用纳米酶的常用方法。由于发芽阶段的作物比较脆弱,纳米酶通常在较小的质量浓度范围内发挥作用^[18]。使用无机纳米酶作为浸种剂时尤其要注意其使用量,过量的纳米酶往往会造成负面影响。此外,纳米酶的作用效果受浸泡时间影响较大,实际操作中应注意根据作物品种和纳米酶种类确定浸种时间和浸种质量浓度^[42]。

3.2 叶面喷施

叶面喷施是常用的纳米酶施加方式,往往在作物生长的早中期发挥作用。喷施之后的纳米酶可从叶面气孔进入植物体内,并转运至细胞内部^[83]。相比于根部施用,叶面喷施纳米酶显示出更高效的抵御非生物胁迫性能。Chen 等^[25]通过对比纳米 CeO_2 在黄瓜幼苗叶面喷施和根部施用作用效果的差异,发现纳米 CeO_2 可以被作物叶面和根系很好地吸收,但相比于根部施用,叶面喷施更易上调黄瓜的氧化还原酶活性,能够更好地缓解盐胁迫,这可能与纳米 CeO_2 经叶面喷施后在植物体内的转运效率高有关。相比于浸种处理,叶面喷施需要的纳米酶量较多。有研究发现,在作物生长的不同阶段将纳米酶浸种和叶面喷施联合使用,能起到更好的作用效果^[84]。

3.3 根部施用

相比于浸种处理和叶面喷施,根部施用纳米酶效果较差。一方面是因为根部施用的纳米酶容易被土壤中的胶体成分所吸附、固化;另一方面是因为纳米酶往往累积在根茎部位,无法在其他部位发挥作用^[38]。与此同时,采用根部施肥的处理方法还需考虑纳米酶对土壤菌群的毒害问题^[21]。2022 年,Chen 等^[25]比较了根部施用以及叶面喷施 PNC 缓解黄瓜盐胁迫的效果,结果表明,叶面喷施处理下黄瓜幼苗抗氧化还原酶的酶活性提高幅度优于根部施

用。对处理后黄瓜植株中 PNC 含量进行考察,发现叶面喷施处理下保留的 Ce 含量远高于根部施肥处理。说明采用根部施用方式时,作物对纳米酶的吸收效率较低,这可能与纳米酶在作物木质部和韧皮部的转运效率不同有关^[77,85]。

4 功能纳米酶的设计与结构优化

纳米酶缓解植物非生物胁迫是纳米酶与植物间复杂的物理、化学、生物作用过程。要想更好地发挥纳米酶的功能,需要对其物理化学性能(包括类酶活性、粒径大小、表面配体与分散性等)均有清晰的认识。基于当前人们对纳米酶的研究,对抗非生物胁迫纳米酶的设计与结构优化原则进行归纳总结。

4.1 调控类酶类型与活性

能够在非生物胁迫下清除作物体内积累的过量 ROS、维持氧化还原酶活性是纳米酶的最大特点。然而,作物体内 ROS 种类繁多,包括羟基自由基、超氧自由基、双氧水等,氧化还原酶也包括 *SOD*、*CAT*、*POD* 等。维持 ROS 和氧化还原酶系统的平衡并不单纯是将某一种 ROS 的浓度或某一种酶的活性调控在一定水平,而是需要根据作物种类、具体所受胁迫情况以及作物体内的生化水平,选择或设计合理的纳米酶以高效发挥其抗逆作用。例如,Djanaguiraman 等^[86]指出干旱胁迫下纳米酶主要通过消除高粱体内的 O_2^- 和 H_2O_2 来维持 ROS 和氧化还原酶系统的平衡,Wu 等^[15]则发现,盐胁迫下纳米酶主要通过去除拟南芥体内的羟基自由基来激活氧化还原酶系统。因此,对纳米酶去除 ROS 性能的不同要求与作物种类及其所受的胁迫类型均有关。

此外,作物体内的氧化还原酶系统对纳米酶响应也有差异。例如,纳米 CeO_2 在作物体内主要起到类 *SOD* 和类 *CAT* 作用^[16]。然而,GO 在生物体内起到类 *POD* 的作用,导致 $\cdot\text{OH}$ 含量上升^[11,62]。越来越多的研究结果表明,纳米酶在作物细胞中具有多重类酶活性^[37]。例如,纳米 Fe_3O_4 进入细胞后,溶酶体的酸性环境可引发其类 *POD* 酶活性,催化 H_2O_2 生成 $\cdot\text{OH}$;而在细胞质的中性环境中,纳米 Fe_3O_4 则表现出类 *CAT*、类 *SOD* 的作用,从而清除胁迫产生的 H_2O_2 以及 $\cdot\text{OH}$ ^[11,87]。更深入的研究发现,作物体内 *SOD* 根据其所含金属类型可细分为 *Fe-SOD*、*Mn-SOD*、*Cu-Zn SOD* 等,在盐胁迫下油菜体内的纳米 CeO_2 主要提高 *Cu-Zn SOD* 活性,但对 *Fe-*

SOD、Mn-SOD 的活性则无明显影响^[26]。因此,需要根据作物特定的需求,设计相应的纳米酶。

4.2 调控纳米酶粒径大小和分散性

纳米酶需要合适的尺寸以便进入植物体内。植物细胞与动物细胞不同,不但包括细胞膜、细胞质、细胞核,最外层还存在有细胞壁。细胞壁的主要成分是纤维素,纤维素交错排列形成直径低于 20 nm 的细胞壁孔^[88]。细胞壁在保护细胞抵御外来物质侵害的同时,也阻碍了纳米酶的进入。因此,所设计的纳米酶粒径最好小于细胞壁孔,以便其能穿过细胞壁进入植物细胞内部。当前,铁纳米酶、氧化铈纳米酶的粒径可达到 10 nm 以下,能够通过细胞壁孔快速进入植物细胞内部^[16, 26]。然而,Prerna 等^[40]利用粒径为 100 nm 左右的纳米 $\alpha\text{-Fe}_2\text{O}_3$ 对水稻种子和玉米种子进行浸种处理,并利用异硫氰酸荧光素 (FITC) 标记示踪纳米 $\alpha\text{-Fe}_2\text{O}_3$ 所在的位置。种子发芽后,纳米 $\alpha\text{-Fe}_2\text{O}_3$ 均累积在水稻和玉米根部的表皮和细胞壁,这说明纳米酶还可在植物细胞外部发挥作用。

纳米酶在植物体内的分散性对其性能也有很大影响。即使是粒径很小的纳米酶,若发生团聚会形成尺寸较大的表观粒径,不仅影响其在作物体内的吸收和传输,还可能改变其类酶活性^[66]。当纳米酶的尺寸因团聚而增大,导致其无法穿过种皮,则会抑制作物产率,同时引入新的胁迫^[44]。纳米材料的分散性对周围环境十分敏感,溶液物质种类、含量、pH 值等的改变均会影响纳米材料的分散性。植物体内环境复杂多变,纳米酶的分散状态与外部模拟环境可能存在较大差异。植物体内的 ROS 浓度、酶活性、pH 值等微环境会随外部环境变化而动态变化^[20],这些都成为纳米酶设计过程中需要考虑的影响因素^[16]。

4.3 调控纳米酶表面电荷状态

除了进行粒径控制,表面电荷状态也是纳米酶设计中需要考虑的因素^[60]。纳米酶表面状态不但影响类酶活性,对粒径分散性与传输性也有重要影响。例如,相对于电中性纳米酶,表面正电荷或负电荷纳米酶更易借助粒子间静电作用获得优良的分散性^[60]。由于植物细胞的脂质双层膜带电荷,表面荷电的纳米酶更易穿透脂质双层膜进入叶绿体^[89]。荷电纳米酶与脂质双层膜接触首先造成双层膜软化,形成延流态^[65]。这一过程有利于纳米酶穿透脂层进入叶绿体。然而,相比于带正电荷的纳米酶,

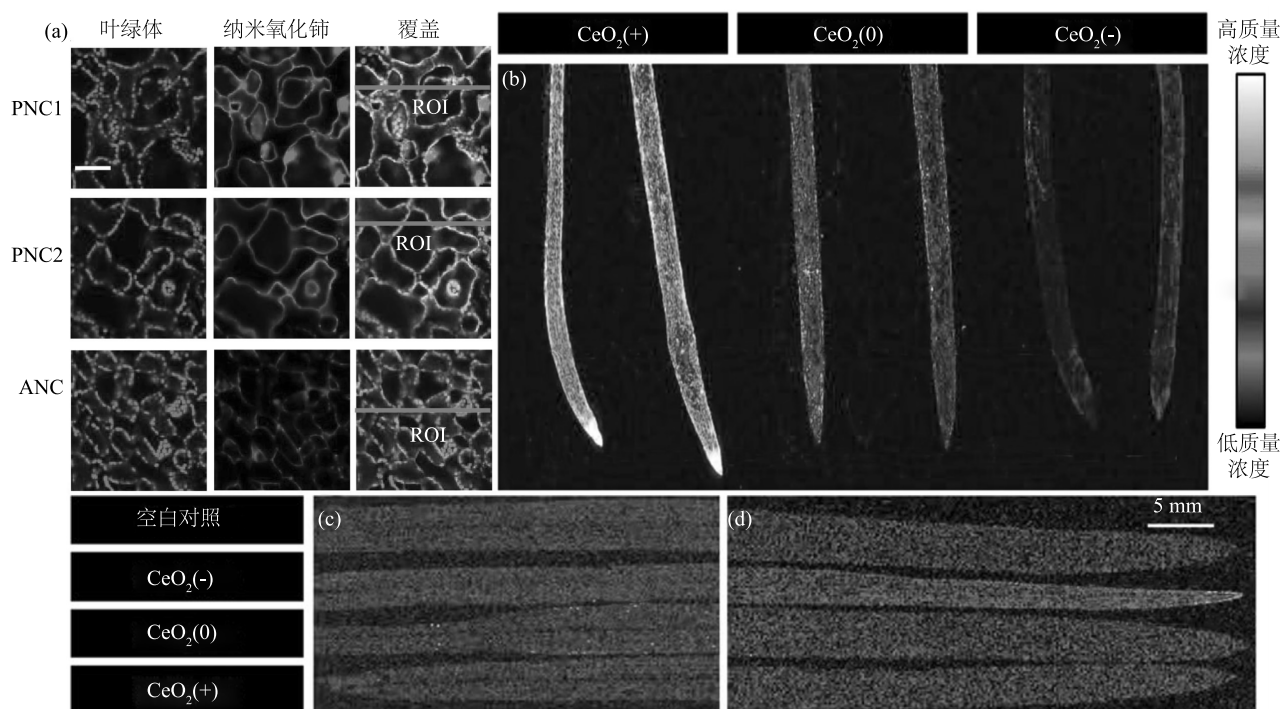
带负电荷的纳米酶与叶绿体共定位的比例几乎是其 2 倍^[16],这可能与纳米酶的 ζ 电位和质膜电位的相互作用有关(图 4a)。

此外,荷电状态会影响纳米酶在植物体内的传输和累积^[56]。Spielman-sun 等^[85]以粒径 4 nm 的纳米 CeO_2 为研究对象,发现表面呈正电的纳米酶易与呈负电的细胞壁互相吸附,富集于植物根部。相比之下,表面呈负电或电中性的纳米酶则更易由根部扩散至叶片(图 4b~图 4d)。由于纳米酶表面配体与植物不同部位复杂的相互作用,不同表面电荷状态的纳米酶传输途径截然不同。在纳米酶的设计过程中需要考虑表面电荷状态与作物体内微环境的相互作用,未来可对纳米酶进行特异性表面修饰,将其传送至特定部位。

5 结论与展望

纳米酶是近十几年来由中国科研人员提出并主要发展的一类新型纳米催化材料,是涉及材料学、催化化学、医学、生命科学等多学科交叉的新兴研究领域。随着植物纳米生物学的发展,纳米酶在抵御作物非生物胁迫方面显现出巨大潜力,吸引了越来越多研究者的关注,不论在理论还是实际作用效果方面都取得了较大的研究进展。然而总体来看,纳米酶促进作物生长的研究仍处于起步阶段,因此本文对该领域的进一步发展提出了如下展望:

第一,全面认识无机纳米酶在抵御非生物胁迫中的作用机制。近年来,纳米酶抵御非生物胁迫机制的研究越来越引起人们重视,从关注纳米酶的催化去除 ROS 性能逐渐扩展到调控内源抗氧化酶系统平衡、维持渗透平衡、调控基因表达、调整代谢过程等作物生理生化及分子机制的响应。但植物内部生长代谢系统十分复杂,当前对于纳米酶的研究往往只考虑单一或少数几种影响因素,尚未对其在抵御非生物胁迫中的作用机制有全面认识,对纳米酶发挥作用的确切机理尚不明确。后续除了需继续深入研究纳米酶的作用模式,还需揭示与植物生理相关的复杂分子机制甚至精准调控相关基因表达,对所观察到试验现象的理解和解释还需综合考虑作物种类、处理条件、纳米酶特性、逆境环境以及纳米酶使用量等多种因素,才能找到纳米酶在抵御非生物胁迫中的准确作用规律。



a: 叶绿体中纳米氧化铈的荧光共定位分析图^[16]; b~d: 采用 20 mg/L 纳米氧化铈水培处理 34 h 后 Ce 在小麦根部(b)、叶面(c)、叶尖(d)的元素分布图^[85]。PNC1、PNC2 表示负电荷 CeO₂; ANC 表示正电荷 CeO₂; CeO₂(+) 表示正电荷 CeO₂; CeO₂(0) 表示中性 CeO₂; CeO₂(-) 表示负电荷 CeO₂; ROI 表示感兴趣区域。

图 4 不同表面电荷状态的纳米酶在作物体内的分布状态

Fig.4 Distribution of nanozymes with different surface charge states in crops

第二,加强对纳米酶的定向设计和性能优化。在对纳米酶作用规律深刻认识的基础上,未来对纳米酶的开发研究需要更注重根据作物需求加强定向设计和性能优化。通过近十几年持续不断的研究,已经发现众多种类的纳米酶能够有效抵御非生物胁迫。但相比于其在催化化学、检测以及生物医学等领域中的蓬勃发展,纳米酶在植物和农业中的应用探索仍处于跟随者地位,多数无机纳米酶材料是从非农业领域照搬过来的。这一方面是由于纳米酶作为新兴学科本身就发源于材料、催化、生物医学等领域的交叉研究,另一方面也是因为前期缺乏对纳米酶作用规律的深刻认识。随着研究者对纳米酶抵御非生物胁迫作用规律认识的加深,使得对纳米酶的开发研究有条件从现有纳米催化材料的简单筛选,转向根据作物特定需求对纳米酶进行定向设计和性能优化,促进纳米酶在农业领域的进一步发展。例如,可通过纳米酶表面分子的选择性修饰使其被吸收传输至作物的特定部位,根据胁迫作用下作物体

内累积 ROS 的类型和受抑制氧化还原酶的种类合理调控纳米酶种类和活性以及设计多功能纳米酶,在具有类酶活性的基础上兼具吸附固化重金属、负载功能性小分子等作用,都是未来值得发展的研究方向。

第三,加强对纳米酶的生态环境效应研究。随着纳米生物技术的发展,人们已经研究了多种新型纳米酶,未来纳米酶的种类还将持续增加。然而,当前对纳米酶的农业应用大多处于实验室阶段,要想推进纳米酶的实际应用,需进一步明确其生态环境效应。目前已知能够较好缓解非生物胁迫的纳米酶大多有重金属成分,如 Ce、Mn 等。虽然纳米酶在浸种或叶面喷施中的成本可控、用量较小,但长期施用对生态环境的影响仍不明确。当前,由于铁纳米酶具有较好的环境安全性和较低的使用成本等特性,已经在开展大规模田间试验了。未来对于新型纳米酶的开发可更多使用对生物环境危害较小的元素类型。

总之,随着近年来植物纳米生物学的进一步发展,无机纳米酶材料在缓解作物非生物胁迫的研究中已经表现出巨大的应用潜力,这对于推进纳米技术与农业生产的有机结合,助力农业可持续发展有着重要意义。

参考文献:

- [1] ZHANG H M, ZHU J H, GONG Z Z, et al. Abiotic stress responses in plants [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2022, 23 (2) : 104-119.
- [2] BECHTOLD U, FIELD B. Molecular mechanisms controlling plant growth during abiotic stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69 (11) : 2753-2758.
- [3] LIU J, FU C, LI G, et al. ROS homeostasis and plant salt tolerance: plant nanobiotechnology updates [J]. *Sustainability*, 2021, 13 (6) : 3552.
- [4] ZHAO L, LU L, WANG A, et al. Nano-biotechnology in agriculture: use of nanomaterials to promote plant growth and stress tolerance [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68 (7) : 1935-1947.
- [5] 朱立祺,陈菲然,陶梦娜,等. 人工纳米材料增强植物耐盐性的机理研究 [J]. *环境科学研究*, 2022, 35 (8) : 1759-1768.
- [6] ZHOU H, WU H, ZHANG F, et al. Molecular basis of cerium oxide nanoparticle enhancement of rice salt tolerance and yield [J]. *Environmental Science: Nano*, 2021, 8 (11) : 3294-3311.
- [7] ZHAO L, BAI T, WEI H, et al. Nanobiotechnology-based strategies for enhanced crop stress resilience [J]. *Nature Food*, 2022, 3 (10) : 829-836.
- [8] 高利增,陈雷,张若飞,等. 纳米酶: 新一代人工酶 [J]. *中国科学: 化学*, 2022, 52 (9) : 1649-1663.
- [9] MANEA F, HOULLON F B, PASQUATO L, et al. Nanozymes: gold-nanoparticle-based transphosphorylation catalysts [J]. *Angewandte Chemie-International Edition*, 2004, 43 (45) : 6165-6169.
- [10] JIANG D, NI D, ROSENKRANS Z T, et al. Nanozyme: new horizons for responsive biomedical applications [J]. *Chemical Society Reviews*, 2019, 48 (14) : 3683-3704.
- [11] GAO L, ZHUANG J, NIE L, et al. Intrinsic peroxidase-like activity of ferromagnetic nanoparticles [J]. *Nature Nanotechnology*, 2007, 2 (9) : 577-583.
- [12] HUANG Y, REN J, QU X. Nanozymes: classification, catalytic mechanisms, activity regulation, and applications [J]. *Chemical Reviews*, 2019, 119 (6) : 4357-4412.
- [13] ZHANG R, YAN X, FAN K. Nanozymes inspired by natural enzymes [J]. *Accounts of Materials Research*, 2021, 2 (7) : 534-547.
- [14] 尤沛,何学青. 种子纳米引发的研究进展 [J]. *草业科学*, 2020, 37 (8) : 1548-1557.
- [15] WU H, SHABALA L, SHABALA S, et al. Hydroxyl radical scavenging by cerium oxide nanoparticles improves *Arabidopsis* salinity tolerance by enhancing leaf mesophyll potassium retention [J]. *Environmental Science: Nano*, 2018, 5 (7) : 1567-1583.
- [16] WU H, TITO N, GIRALDO J P. Anionic cerium oxide nanoparticles protect plant photosynthesis from abiotic stress by scavenging reactive oxygen species [J]. *ACS Nano*, 2017, 11 (11) : 11283-11297.
- [17] LIU J, LI G, CHEN L, et al. Cerium oxide nanoparticles improve cotton salt tolerance by enabling better ability to maintain cytosolic K^+/Na^+ ratio [J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2021, 19 (1) : 153.
- [18] KHAN M N, LI Y, FU C, et al. CeO_2 nanoparticles seed priming increases salicylic acid level and ROS scavenging ability to improve rapeseed salt tolerance [J]. *Global Challenges*, 2022, 6 (7) : 2200025.
- [19] MITTLER R, ZANDALINAS S I, FICHMAN Y, et al. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2022, 23 (10) : 663-679.
- [20] XU L, ZHU Z, SUN D W. Bioinspired nanomodification strategies: moving from chemical-based agrosystems to sustainable agriculture [J]. *ACS Nano*, 2021, 15 (8) : 12655-12686.
- [21] BANERJEE A, ROYCHOUDHURY A. Maghemite nano-fertilization promotes fluoride tolerance in rice by restoring grain yield and modulating the ionome and physiome [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 215 : 112055.
- [22] NILE S H, THIRUVENGADAM M, WANG Y, et al. Nano-priming as emerging seed priming technology for sustainable agriculture-recent developments and future perspectives [J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2022, 20 (1) : 254.
- [23] KANDHOL N, SINGH V P, RAMAWAT N, et al. Nano-priming: Impression on the beginner of plant life [J]. *Plant Stress*, 2022, 5 : 100091.
- [24] SCOTT S, ZHAO H, DEY A, et al. Nano-apples and orange-zyms [J]. *ACS Catalysis*, 2020, 10 (23) : 14315-14317.
- [25] CHEN L, PENG Y, ZHU L, et al. CeO_2 nanoparticles improved cucumber salt tolerance is associated with its induced early stimulation on antioxidant system [J]. *Chemosphere*, 2022, 299 : 134474.
- [26] LI Y, LIU J, FU C, et al. CeO_2 nanoparticles modulate Cu-Zn superoxide dismutase and *lipoxygenase*-IV isozyme activities to alleviate membrane oxidative damage to improve rapeseed salt tolerance [J]. *Environmental Science: Nano*, 2022, 9 (3) : 1116-1132.
- [27] LU L, HUANG M, HUANG Y X, et al. Mn_3O_4 nanozymes boost endogenous antioxidant metabolites in cucumber (*Cucumis sativus*) plant and enhance resistance to salinity stress [J]. *Environmental Science: Nano*, 2020, 7 (6) : 1692-1703.
- [28] SONAWANE H, ARYA S, MATH S, et al. Myco-synthesized silver and titanium oxide nanoparticles as seed priming agents to promote seed germination and seedling growth of *Solanum lycopersicum*: a comparative study [J]. *International Nano Letters*, 2021, 11 (4) : 371-379.
- [29] MAHAKHAM W, THEERAKULPISUT P, MAENSIRI S, et al.

- Environmentally benign synthesis of phytochemicals-capped gold nanoparticles as nanopriming agent for promoting maize seed germination[J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 573: 1089-1102.
- [30] KHAN N, BANO A. Role of plant growth promoting rhizobacteria and Ag-nano particle in the bioremediation of heavy metals and maize growth under municipal wastewater irrigation[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2016, 18(3): 211-221.
- [31] YAN X, PAN Z Y, CHEN S, et al. Rice exposure to silver nanoparticles in a life cycle study: effect of dose responses on grain metabolomic profile, yield, and soil bacteria[J]. *Environmental Science: Nano*, 2022, 9(6): 2195-2206.
- [32] GONG X, HUANG D, LIU Y, et al. Roles of multiwall carbon nanotubes in phytoremediation: cadmium uptake and oxidative burst in *Boehmeria nivea* (L.) Gaudich[J]. *Environmental Science: Nano*, 2019, 6(3): 851-862.
- [33] CHEN J L, ZENG X Y, YANG W J, et al. Seed priming with multiwall carbon nanotubes (MWCNTs) modulates seed germination and early growth of maize under cadmium (Cd) toxicity[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2021, 21(3): 1793-1805.
- [34] CHEN Z, NIU J, GUO Z, et al. Graphene enhances photosynthesis and the antioxidative defense system and alleviates salinity and alkalinity stresses in alfalfa (*Medicago sativa* L.) by regulating gene expression[J]. *Environmental Science: Nano*, 2021, 8(9): 2731-2748.
- [35] LIU Q, ZHANG A, WANG R, et al. A review on metal- and metal oxide-based nanozymes: properties, mechanisms, and applications[J]. *Nano-Micro Letters*, 2021, 13(1): 154.
- [36] TANAKA S, MASUD M K, KANETI Y V, et al. Enhanced peroxidase mimetic activity of porous iron oxide nanoflakes[J]. *Chem-NanoMat*, 2019, 5(4): 506-513.
- [37] MAZHAR M W, ISHTIAQ M, MAQBOOL M, et al. Seed priming with iron oxide nanoparticles raises biomass production and agronomic profile of water-stressed flax plants[J]. *Agronomy*, 2022, 12(5): 982.
- [38] TOMBULOGLU H, SLIMANI Y, TOMBULOGLU G, et al. Uptake and translocation of magnetite (Fe_3O_4) nanoparticles and its impact on photosynthetic genes in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Chemosphere*, 2019, 226: 110-122.
- [39] PALMQVIST N G M, SEISENBAEVA G A, SVEDLINDH P, et al. Maghemite nanoparticles acts as nanozymes, improving growth and abiotic stress tolerance in *Brassica napus* [J]. *Nanoscale Research Letters*, 2017, 12: 631.
- [40] PRERNA D I, GOVINDARAJU K, TAMILSELVAN S, et al. Influence of nanoscale micro-nutrient $\alpha\text{-Fe}_2\text{O}_3$ on seed germination, seedling growth, translocation, physiological effects and yield of rice (*Oryza sativa*) and maize (*Zea mays*) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 162: 564-580.
- [41] CELARDO I, PEDERSEN J Z, TRAVERSA E, et al. Pharmacological potential of cerium oxide nanoparticles [J]. *Nanoscale*, 2011, 3(4): 1411-1420.
- [42] KHAN M N, LI Y, KHAN Z, et al. Nanoceria seed priming enhanced salt tolerance in rapeseed through modulating ROS homeostasis and α -amylase activities[J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2021, 19(1): 276.
- [43] 贾丹彤, 叶倩如, 刘 扬, 等. 纳米氧化铈的长期生物效应评估[J]. *稀土*, 2022, 43(2): 120-127.
- [44] YE Y Q, COTA-RUIZ K, HERNANDEZ-VIEZCAS J A, et al. Manganese nanoparticles control salinity-modulated molecular responses in *Capsicum annuum* L. through priming: a sustainable approach for agriculture[J]. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 2020, 8(3): 1427-1436.
- [45] 方 清, 晏士玮, 崔彩云, 等. 纳米氧化铜对胁迫下水稻种子发芽及幼苗生长的影响[J]. *安徽农业大学学报*, 2020, 47(5): 826-831.
- [46] NOOR R, YASMIN H, ILYAS N, et al. Comparative analysis of iron oxide nanoparticles synthesized from ginger (*Zingiber officinale*) and cumin seeds (*Cuminum cyminum*) to induce resistance in wheat against drought stress[J]. *Chemosphere*, 2022, 292: 133201.
- [47] 党芳芳, 冯文新, 尹美强, 等. 硅钙肥与纳米碳对干旱胁迫下小麦幼苗形态及生理的影响[J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2017, 37(3): 164-168.
- [48] MASWADA H F, DJANAGUIRAMAN M, PRASAD P V V. Seed treatment with nano-iron (III) oxide enhances germination, seedling growth and salinity tolerance of sorghum[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2018, 204(6): 577-587.
- [49] BORISEV M, BORISEV I, ZUPUNSKI M, et al. Drought impact is alleviated in sugar beets (*Beta vulgaris* L.) by foliar application of fullereneol nanoparticles [J]. *PLoS One*, 2016, 11(11): e0166248.
- [50] LI Y J, LI W, YANG X, et al. *Salvia miltiorrhiza*-derived carbon dots as scavengers of reactive oxygen species for reducing oxidative damage of plants[J]. *ACS Applied Nano Materials*, 2021, 4(1): 113-120.
- [51] 薛斌龙, 胡晓飞, 姚建忠, 等. 氧化石墨烯对盐胁迫下树莓组培苗生长及生理特征的影响[J]. *山东林业科技*, 2019(4): 23-28.
- [52] AN J, HU P, LI F, et al. Emerging investigator series: molecular mechanisms of plant salinity stress tolerance improvement by seed priming with cerium oxide nanoparticles[J]. *Environmental Science: Nano*, 2020, 7(8): 2214-2228.
- [53] ZHENG X F, LIAN Q, ZHOU L Y, et al. Peroxidase mimicking of binary polyacrylonitrile-CuO nanoflowers and the application in colorimetric detection of H_2O_2 and ascorbic acid[J]. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 2021, 9(20): 7030-7043.
- [54] TRUJILLO-REYES J, MAJUMDAR S, BOTEZ C E, et al. Exposure studies of core-shell $\text{Fe}/\text{Fe}_3\text{O}_4$ and Cu/CuO NPs to lettuce (*Lactuca sativa*) plants: are they a potential physiological and nutritional hazard? [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2014, 267:

- 255-263.
- [55] ZHANG H L, DU W C, PERALTA-VIDEA J R, et al. Metabolomics reveals how cucumber (*Cucumis sativus*) reprograms metabolites to cope with silver ions and silver nanoparticle-induced oxidative stress [J]. *Environmental Science & Technology*, 2018, 52 (14):8016-8026.
- [56] LIU Y, XIAO Z, CHEN F, et al. Metallic oxide nanomaterials act as antioxidant nanozymes in higher plants: trends, meta-analysis, and prospect [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 780: 146578.
- [57] MA W, XUE Y, GUO S, et al. Graphdiyne oxide: a new carbon nanozyme [J]. *Chemical Communications*, 2020, 56 (38): 5115-5118.
- [58] LI Y, TANG Z, PAN Z, et al. Calcium-Mobilizing properties of *Salvia miltiorrhiza*-derived carbon dots confer enhanced environmental adaptability in plants [J]. *ACS Nano*, 2022, 16 (3): 4357-4370.
- [59] SONG Y, QU K, ZHAO C, et al. Graphene oxide: intrinsic peroxidase catalytic activity and its application to glucose detection [J]. *Advanced Materials*, 2010, 22 (19): 2206-2210.
- [60] WU J, WANG X, WANG Q, et al. Nanomaterials with enzyme-like characteristics (nanozymes): next-generation artificial enzymes (II) [J]. *Chemical Society Reviews*, 2019, 48 (4): 1004-1076.
- [61] ZHAO D Q, FANG Z W, TANG Y H, et al. Graphene oxide as an effective soil water retention agent can confer drought stress tolerance to *Paeonia ostii* without toxicity [J]. *Environmental Science & Technology*, 2020, 54 (13): 8269-8279.
- [62] ZHANG H, VIDONISH J, LYU W, et al. Differential histological, cellular and organism-wide response of earthworms exposed to multi-layer graphenes with different morphologies and hydrophobicity [J]. *Environmental Pollution*, 2020, 263: 114468.
- [63] BAUGHMAN R H, ZAKHIDOV A A, DE HEER W A. Carbon nanotubes—the route toward applications [J]. *Science*, 2002, 297 (5582): 787-792.
- [64] GONZALEZ-GARCIA Y, LOPEZ-VARGAS E R, CADENAS-PLIEGO G, et al. Impact of carbon nanomaterials on the antioxidant system of tomato seedlings [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (23): 15.
- [65] LI Z Q, ZHU L, ZHAO F M, et al. Plant salinity stress response and nano-enabled plant salt tolerance [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 843994.
- [66] GONG X M, HUANG D L, LIU Y G, et al. Nanoscale zerovalent iron, carbon nanotubes and biochar facilitated the phytoremediation of cadmium contaminated sediments by changing cadmium fractions, sediments properties and bacterial community structure [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 208: 111510.
- [67] MU X, WANG J, HE H, et al. An oligomeric semiconducting nanozyme with ultrafast electron transfers alleviates acute brain injury [J]. *Science Advances*, 2021, 7 (46): 1210.
- [68] 刘振玲, 李亚伟, 杨涵越. 碳点促进作物种子萌发及生长的机制研究 [J]. *安徽农业科学*, 2021, 49 (24): 1-5, 17.
- [69] CHINNUSAMY V, ZHU J, ZHU J K. Cold stress regulation of gene expression in plants [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12 (10): 444-451.
- [70] HUANG Q, LIU Q, LIN L, et al. Reduction of arsenic toxicity in two rice cultivar seedlings by different nanoparticles [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 159: 261-271.
- [71] SEKMEN CETINEL A H, YALCINKAYA T, AKYOL T Y, et al. Pretreatment of seeds with hydrogen peroxide improves deep-sowing tolerance of wheat seedlings [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 167: 321-336.
- [72] NAZIR F, FARIDUDDIN Q, KHAN T A. Hydrogen peroxide as a signalling molecule in plants and its crosstalk with other plant growth regulators under heavy metal stress [J]. *Chemosphere*, 2020, 252: 126486.
- [73] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 373-399.
- [74] HE J, JI Z X, WANG Q Z. Effect of Cu and Pb pollution on the growth and antioxidant enzyme activity of *Suaeda heteroptera* [J]. *Ecological Engineering*, 2016, 87: 102-109.
- [75] 武江洁, 魏 辉. 浅谈纳米酶的高效设计策略 [J]. *化学进展*, 2021, 33 (1): 42-51.
- [76] SINGH N, SAVANUR M A, SRIVASTAVA S, et al. A redox modulatory Mn_3O_4 nanozyme with multi-enzyme activity provides efficient cytoprotection to human cells in a Parkinson's disease model [J]. *Angewandte Chemie-International Edition*, 2017, 56 (45): 14267-14271.
- [77] TUMBURU L, ANDERSEN C P, RYGIWICZ P T, et al. Molecular and physiological responses to titanium dioxide and cerium oxide nanoparticles in *Arabidopsis* [J]. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2017, 36 (1): 71-82.
- [78] DEMIDCHIK V, MAATHUIS F J M. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development [J]. *New Phytologist*, 2007, 175 (3): 387-404.
- [79] SHAH T, LATIF S, SAEED F, et al. Seed priming with titanium dioxide nanoparticles enhances seed vigor, leaf water status, and antioxidant enzyme activities in maize (*Zea mays* L.) under salinity stress [J]. *Journal of King Saud University Science*, 2021, 33 (1): 101207.
- [80] AFZAL S, SHARMA D, SINGH N K. Eco-friendly synthesis of phytochemical-capped iron oxide nanoparticles as nano-priming agent for boosting seed germination in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28 (30): 40275-40287.
- [81] ROKONUZZAMAN M, LI W C, MAN Y B, et al. Arsenic accumulation in rice: sources, human health impact and probable mitigation approaches [J]. *Rice Science*, 2022, 29 (4): 309-327.
- [82] SAVASSA S M, DURAN N M, RODRIGUES E S, et al. Effects

- of ZnO nanoparticles on *Phaseolus vulgaris* germination and seedling development determined by X-ray spectroscopy[J]. ACS Applied Nano Materials, 2018, 1(11): 6414-6426.
- [83] AVELLAN A, YUN J, ZHANG Y, et al. Nanoparticle size and coating chemistry control foliar uptake pathways, translocation, and leaf-to-rhizosphere transport in wheat[J]. ACS Nano, 2019, 13(5): 5291-5305.
- [84] AZIMI S M, EISVAND H R, ISMAILI A, et al. Effect of gibberellin, nano-nutrition with titanium, zinc and iron on yield and some physiological and qualitative traits of white beans[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2022, 50(1): 12538.
- [85] SPIELMAN-SUN E, LOMBI E, DONNER E, et al. Impact of surface charge on cerium oxide nanoparticle uptake and translocation by wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Environmental Science & Technology, 2017, 51(13): 7361-7368.
- [86] DJANAGUIRAMAN M, NAIR R, GIRALDO J P, et al. Cerium oxide nanoparticles decrease drought-induced oxidative damage in sorghum leading to higher photosynthesis and grain yield[J]. ACS Omega, 2018, 3(10): 14406-14416.
- [87] 董海蛟, 张弛, 范瑶瑶, 等. 纳米酶及其细胞活性氧调控[J]. 生物化学与生物物理进展, 2018, 45(2): 105-117.
- [88] WANG P, LOMBI E, ZHAO F J, et al. Nanotechnology: a new opportunity in plant sciences[J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(8): 699-712.
- [89] WONG M H, MISRA R P, GIRALDO J P, et al. Lipid exchange envelope penetration (LEEP) of nanoparticles for plant engineering: a universal localization mechanism[J]. Nano Letters, 2016, 16(2): 1161-1172.

(责任编辑:王 妮)