



外源脯氨酸降低Cd对喜旱莲子草的迫害

王希武 桂晴 胡伟 杨玉洁

Reduction in heavy metal Cd accumulation by exogenous proline in *Alternanthera philoxeroides*

WANG Xiwu, GUI Qing, HU Wei, YANG Yujie

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0121>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

外源脯氨酸缓解玉米幼苗盐胁迫的效应

Mitigation of salt stress in maize seedlings by exogenous proline application

草业科学. 2022, 39(4): 747 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0492>

喜旱莲子草在遮光环境下的生理生态参数响应模式和遮光防治阈值

Response patterns of physiological and ecological parameters of *Alternanthera philoxeroides* to shading rate and its shading control threshold

草业科学. 2022, 39(9): 1842 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0753>

镉胁迫下青葙种子萌发及幼苗生理特性

Seed germination and seedling physiological characteristics of *Celosia argentea* under cadmium stress

草业科学. 2022, 39(7): 1391 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0652>

重金属复合污染下不同种植密度香根草的生长及富集特征

Absorption characteristics of vetiver grass to the heavy metals in the soil of a heavy metal compound-polluted mining area

草业科学. 2023, 40(8): 2028 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0115>

HIPPs响应植物重金属胁迫的调控机制

Regulation mechanism of HIPPs in response to heavy metal stress in plants

草业科学. 2023, 40(9): 2276 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0574>

空心莲子草ApCAT基因家族鉴定和表达模式

Genome-wide identification and expression analysis of ApCAT gene family in *Alternanthera philoxeroides*

草业科学. 2023, 40(11): 2889 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0142>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0121

王希武, 桂晴, 胡伟, 杨玉洁. 外源脯氨酸降低 Cd 对喜旱莲子草的迫害. 草业科学, 2024, 41(6): 1359-1370.
WANG X W, GUI Q, HU W, YANG Y J. Reduction in heavy metal Cd accumulation by exogenous proline in *Alternanthera philoxeroides*. Pratacultural Science, 2024, 41(6): 1359-1370.

外源脯氨酸降低 Cd 对喜旱莲子草的迫害

王希武^{1,2}, 桂晴^{1,2}, 胡伟^{1,3}, 杨玉洁^{1,2}

(1. 长江大学湿地生态与农业利用教育部工程研究中心, 湖北 荆州 434025; 2. 长江大学园艺园林学院, 湖北 荆州 434025; 3. 长江大学动物科学学院, 湖北 荆州 434025)

摘要: 喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 为苋科多年生草本植物, 是重金属镉 (Cd) 的超富集植物, 具有药用价值高、抗逆性强等特点, 是一种 Cd 污染土壤修复的重要候选植物。为探究添加外源脯氨酸条件下, 重金属 Cd 对喜旱莲子草的形态、生理指标、抗氧化系统等的影响, 以同一水域的喜旱莲子草为试验材料进行一系列生理生化试验, 旨在揭示 Cd 毒害下, 外施脯氨酸对喜旱莲子草的作用机理。结果表明, 从形态指标上看, 喜旱莲子草受到 Cd 毒害时, 其根、茎、叶的生长明显受到抑制。但在外施脯氨酸的条件下, 能够缓解 Cd 对喜旱莲子草所造成的伤害, 降低 Cd 对喜旱莲子草的毒害作用。从生理指标上看, 喜旱莲子草在 Cd 的毒害作用下, 其丙二醛 (MDA)、过氧化氢 (H₂O₂)、游离脯氨酸 (Pro)、可溶性糖 (SS) 显著提高, 可溶性蛋白 (SP) 处理之间差异并不显著。从抗氧化系统指标上看, 喜旱莲子草在 Cd 的毒害作用下, 其谷胱甘肽过氧化物酶 (GPX)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD) 含量显著提高, 但在茎部处理之间 SOD 含量差异不显著。总体来看, 对喜旱莲子草添加外源脯氨酸, 能够缓解 Cd 对喜旱莲子草的毒害作用。以此, 为今后喜旱莲子草在修复 Cd 污染土壤方面的开发利用提供科学理论基础和参考依据。

关键词: 喜旱莲子草; 重金属; 镉; 脯氨酸; 形态指标; 生理指标; 抗氧化酶活性

文献标识码: A 文章编号: 1001-0629(2024)06-1359-12

Reduction in heavy metal Cd accumulation by exogenous proline in *Alternanthera philoxeroides*

WANG Xiwu^{1,2}, GUI Qing^{1,2}, HU Wei^{1,3}, YANG Yujie^{1,2}

(1. Engineering Research Center of Wetland Ecology and Agricultural Utilization, Ministry of Education, Yangtze University, Jingzhou 434025, Hubei, China; 2. College of Horticulture and Gardening, Yangtze University, Jingzhou 434025, Hubei, China; 3. College of Animal Science, Yangtze University, Jingzhou 434025, Hubei, China)

Abstract: A perennial herb from the Amaranthaceae family, *Alternanthera philoxeroides* is a hyperaccumulator of the heavy metal cadmium (Cd). It possesses high medicinal value and demonstrates exceptional resistance. As such, it stands as a promising candidate for the remediation of cadmium-contaminated soil. To investigate the effects of heavy metal cadmium (Cd) on the morphology, physiological index, and antioxidant system of *A. philoxeroides*, we conducted a series of physiological and biochemical experiments using this plant species within the same watershed with proline added exogenously. This study aimed to unravel the mechanisms by which externally applied proline influences *A. philoxeroides* under Cd toxicity. The results revealed that Cd inhibits *A. philoxeroides* roots, stems, and leaves. However, when external proline was applied, it mitigated the damage caused by Cd, alleviating the toxic effects of Cd on *A. philoxeroides*.

收稿日期: 2023-03-09 接受日期: 2023-06-05

基金项目: 长江大学湿地生态与农业利用教育部工程研究中心开放基金项目 (KF202313); 江苏省科学技术厅现代农业重点项目 (2022Z21007)

第一作者: 王希武 (2000-), 男, 湖北武汉人, 在读硕士生, 研究方向为植物生态学。E-mail: 1250894496@qq.com

通信作者: 杨玉洁 (1983-), 女, 湖北荆州人, 副教授, 博士, 研究方向为园林植物遗传育种。E-mail: yjyang@yangtzeu.edu.cn

Concerning physiological indices, the levels of malondialdehyde (MDA), hydrogen peroxide (H_2O_2), free proline (Pro), and soluble sugar (SS) of *A. philoxeroides* were significantly increased under Cd-induced toxicity. Meanwhile, there were no significant differences in soluble protein (SP) levels among treatments. Regarding antioxidant system indices, Cd toxicity significantly increased the contents of Glutathione peroxidase (GPX), peroxidase (POD), catalase (CAT), and superoxide dismutase (SOD) contents were significantly increased by in *A. philoxeroides*. but the differences were not significant between treatments for SOD contents in the stem. In summary, the addition of exogenous proline to *A. philoxeroides* proved effective in mitigating the toxic effects of Cd. In order to provide a scientific theoretical basis and reference basis for the future development and utilization of *A. philoxeroides* in the remediation of Cd-contaminated soil.

Keywords: *Alternanthera philoxeroides*; heavy metal; Cadmium; proline; morphological index; physiological index; antioxidant enzyme activity

Corresponding author: YANG Yujie E-mail: yjyang@yangtzeu.edu.cn

近年来,农业和工业飞速发展,各种重金属通过农药、化肥、采矿冶金和非法排放污水等不断进入土壤中。有研究表明这些重金属污染对植物和动物造成破坏,甚至通过食物链给人类健康造成危害^[1-2]。2014年,环境保护部(现生态环境部)、国土资源部(现自然资源部)联合发布《全国土壤污染状况调查公报》,指出全国土壤环境状况不容乐观,其中从污染物超标情况看,重金属Cd的超标率达到了7.0%^[3]。土壤去除重金属的作用机制包括基质的沉淀、过滤、吸附以及植物的吸收。研究表明人工湿地中很多植物对重金属都具有吸收、代谢、积累的作用^[4]。Greenway^[5]报道了不同植物对Cu、Mn、Pb、Al、Fe、Cd、Zn等重金属元素的富集作用。目前针对土壤复合污染问题,利用植物修复受污染的土壤已成为研究和应用热点,具有经济成本低、适应性广和操作简单等优点,对环境恢复功能有明显持久效果。

喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)又名空心莲子菜、水花生、水苋菜、革命草,属于苋科莲子草属多年生宿根草本植物,多分布于淡水水体或河湖沼泽区^[6]。近年来,喜旱莲子草因其具有极强的生态适应性和抗污、耐寒能力,已成为水体生态修复的首选物种之一,被广泛应用于各类污水生态处理中^[7]。先前研究发现水生植物能够有效地抑制藻类的生长^[8-9],尤其是喜旱莲子草,能够有效降低水体富营养化,对于水体富营养化治理有着很好的应用前景^[10]。研究表明,喜旱莲子草是一种超富集植物^[11],具有较强的富集能力^[12]。特别是对重金属Cd和Pb具有很强的富集能力^[13],同时徐丽等^[14]研究表明喜

旱莲子草对Cu、Zn和Pb等重金属离子具有一定的耐性,能够在重金属污染的土壤中对重金属进行富集。水域中的喜旱莲子草可以去除总氮、磷,对净化水体有很好的效果,有利于生态环境的改善,对于进一步扩大超富集植物提高净化效率具有重要意义,使植物生态修复技术在我国的环境治理和环境美化中发挥巨大作用。重金属Cd污染的土壤和水域不仅影响自然环境,而且会通过植物以及食物链进入人体,影响人类健康。目前,研究者在Cd对植物的生长发育^[15]、吸收矿物质元素^[16]、光合作用^[17-19]和呼吸作用^[20-22]、细胞渗透调节^[23-24]等方面开展研究。研究重金属Cd污染的土壤的修复和对植物的毒性机理是当前的一大热点。

脯氨酸(proline, Pro)是植物体内最大的水溶性氨基酸,可以增加细胞中细胞液的浓度,降低冰点,维持细胞的膨压。在植物受到一些外界物质渗透胁迫的时候,在细胞内部的液泡中积累已久的脯氨酸就迁移到细胞的细胞质中^[25]。脯氨酸通过调节细胞内细胞质的浓度,进而保持其细胞内的渗透压稳定不变,以保证植物的内外渗透压和水势稳定。脯氨酸是某些逆境环境条件(高温、低温、干旱、盐碱等)下在植物体内积累调节的渗透物质。自从Kemble和Macpherson^[26]首次在枯萎黑麦草(*Lolium perenne*)中发现了脯氨酸的积累此后大量研究表明,植物在盐碱^[27]、干旱^[28]、紫外线^[29]、臭氧^[30]和重金属^[31]等胁迫条件下都会积累脯氨酸。脯氨酸可以减少渗透胁迫对植物的伤害,并能与过量的氧自由基反应,消除活性氧的危害。目前普遍认为,外施脯氨酸在胁迫中起着渗透调节作用,外源脯氨酸缓解植物

Cd 胁迫的相关研究主要集中在较低浓度 Cd 对白菜^[32] (*Brassica campestris* ssp. *chinensis*)、水稻^[33] (*Oryza sativa*)、金银花^[34] (*Lonicera japonica*) 等生理指标的影响上。随着不断加深对脯氨酸功能的研究, 研究者越来越重视外源脯氨酸对植物抗逆性的影响。脯氨酸可以抑制植物叶片光合色素的降解, 诱导抗氧化酶系统发挥作用^[35], 增加渗透调节物质含量, 减轻胁迫对植物造成的伤害等^[36]。

本文研究添加外源脯氨酸对喜旱莲子草的生理影响, 探究脯氨酸抗 Cd 毒性机理, 以便培养超富集植物用于治理重金属 Cd 污染土壤, 为更好地开发和利用喜旱莲子草提供依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

采用大小一致、同一水域的同批次喜旱莲子草, 无烂根, 无烂叶。取大小相似喜旱莲子草 (共 96 株) 以体长和体重相近为标准, 覆盖水体 80% 左右, 用 H₂O₂ (3%) 消毒 25 min, 然后用清水冲洗 3 次, 放置在 12 个装有浮床的 50 L 箱体中, 每个处理 2 个重复。在 Hoagland's solution 中暂养 7 d。培养光照设置为 12 h [光合辐射为 70 mmol·(m²·s)⁻¹], 曝气培养。试验设 3 个处理组: W₁, 只添加 Cd (20 mg·L⁻¹); W₂, 只添加脯氨酸 (10 mmol·L⁻¹); W₃, 既添加脯氨酸 (10 mmol·L⁻¹) 又添加 Cd (20 mg·L⁻¹); 对照 (CK), 不添加脯氨酸和 Cd。脯氨酸终浓度为 10 mmol·L⁻¹, Cd 浓度为 20 mg·L⁻¹。培养 10 d 后取样, 每 2 d 更换一次培养液。

1.2 指标测定与方 法

1.2.1 生物量测定

使用直尺测量喜旱莲子草根、茎、叶长度。用电子天平 (METTLER TOLEDO PL303-IC) 分别称量茎鲜重、叶鲜重。使用 GXZ-9 140 烘箱, 在 80 °C 烘干至恒质量 (48 h), 用电子天平分别称量茎干重、叶干重。

1.2.2 生理指标测定

采用南京建成海浩生物科技有限公司试剂盒 (微板法) 测定植物丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 含量, 采用北京百奥莱博有限公司试剂盒 (比色法) 测定脯氨酸 (proline, Pro) 含量, 采用广州伟伯科

技有限公司试剂盒 (比色法) 测定过氧化氢 (hydrogen peroxide, H₂O₂) 含量, 采用广州伟伯科技有限公司试剂盒 (比色法) 测定植物可溶性糖 (soluble sugars, SS) 含量, 采用上海科顺生物科技有限公司 ELISA 试剂盒测定植物可溶性蛋白含量 (soluble protein, SP)。

1.2.3 抗氧化指标测定

采用南京建成生物工程研究所试剂盒 (比色法) 测定谷胱甘肽过氧化物酶 (Glutathione peroxidase, GSH-PX) 活性, 采用上海朗顿生物科技有限公司试剂盒 (可见光法) 测定过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性, 采用北京百奥莱博科技有限公司试剂盒 (测植物) (比色法) 测定过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性, 采用南京建成生物工程研究所试剂盒 (羟胺法) 测定总超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 活性。

1.3 数据统计与分析

采用 SPSS 19.0 软件处理数据; 采用 Duncan 法进行差异显著性分析, 结果用平均值 ± 标准误表示; 采用 Origin 2022 作图。

2 结果与分析

2.1 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草形态指标的影响

2.1.1 根、茎、叶长度

如表 1 所列, W₁ 处理下, 喜旱莲子草根、茎、叶长度显著低于 CK, 说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的抑制作用; W₂ 处理下, 根、茎、叶长度有所增加, 与 CK 相比, 无显著差异 ($P > 0.05$); W₃ 处理下, 喜旱莲子草根、茎、叶长度与 CK 相比, 无显著差异 ($P > 0.05$); 但 W₃ 处理根、茎、叶长度均显著高于 W₁ 处理 ($P < 0.05$)。这表明, 对喜旱莲子草外施脯氨酸, 能够缓解 Cd 对喜旱莲子草根、茎、叶生长的毒害影响。

2.1.2 茎、叶的干、鲜重

如表 2 所列, W₁ 处理喜旱莲子草茎、叶的干重和鲜重显著低于 CK, 说明 Cd 对喜旱莲子草的干重和鲜重有抑制作用。与 CK 相比, 在 W₂、W₃ 处理下无显著差异 ($P > 0.05$)。但 W₃ 处理下喜旱莲子草的茎、叶无论在干重还是鲜重均显著高于 W₁ 处理 ($P < 0.05$)。这表明对喜旱莲子草外施脯氨酸, 能够

表 1 外源脯氨酸降低重金属镉对喜旱莲子草根、茎、叶长度的影响

Table 1 Exogenous proline reduces the effects of heavy metal cadmium on root, stem, and leaf length of *Alternanthera philoxeroides*

处理 Treatment	cm		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
CK	6.63 ± 0.30a	55.61 ± 0.75a	5.37 ± 0.26a
W ₁	4.60 ± 0.25b	50.30 ± 1.39b	4.63 ± 0.08b
W ₂	6.43 ± 0.19a	55.74 ± 3.40a	5.67 ± 0.78a
W ₃	6.87 ± 0.20a	56.44 ± 1.83a	5.70 ± 0.20a

CK, 对照, 不添加脯氨酸和Cd; W₁, 只添加Cd (20 mg·L⁻¹); W₂, 只添加脯氨酸(10 mmol·L⁻¹); W₃, 既添加脯氨酸(10 mmol·L⁻¹)又添加Cd (20 mg·L⁻¹)。同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

CK, control group without adding proline and cadmium; W₁, only added cadmium (20 mg·L⁻¹); W₂, only added proline (10 mmol·L⁻¹); W₃, added both proline (10 mmol·L⁻¹) and cadmium (20 mg·L⁻¹). Different lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level. This is applicable for the following tables and figures as well.

缓解 Cd 对喜旱莲子草生物量的胁迫影响。

2.2 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草生理指标的影响

2.2.1 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草 MDA 含量的影响

W₁ 处理下, 喜旱莲子草叶片中的 MDA 含量显著升高, 较 CK 增加了 127.57%, 说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的胁迫(图 1A); W₂ 处理下, 叶片中 MDA 含量较 CK 增加了 32.15%, ($P > 0.05$); W₃ 处理下, 喜旱莲子草叶片中的 MDA 含量比 CK 增加了 39.57% ($P > 0.05$), 但 W₃ 处理较 W₁ 处理减少了 38.67%, 且存在显著差异 ($P < 0.05$)。这表明, 对喜旱莲子草外施脯氨酸, 能够缓解 Cd 对喜旱

莲子草叶片中细胞膜的胁迫。

W₁ 处理下, 喜旱莲子草茎部 MDA 含量显著升高, 较 CK 增加了 212.64%, 说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的胁迫; 在 W₂ 处理下, 较 CK 增加了 29.89%; 在 W₃ 处理下, 较 CK 增加了 122.99%, 存在显著差异 ($P < 0.05$), 但 W₃ 处理较 W₁ 处理减少了 28.63%。这表明, 对喜旱莲子草外施脯氨酸, 能够缓解 Cd 对喜旱莲子草茎部细胞膜的胁迫。

MDA 是膜脂氧化的产物, 其含量高低可间接反映膜系统受损程度以及植物的抗逆性。喜旱莲子草叶子的 MDA 含量比茎 MDA 含量明显要高, 说明在重金属 Cd 的胁迫下, 喜旱莲子草叶片细胞膜过氧化程度高于茎部细胞。也同样说明喜旱莲子草叶片细胞膜的伤害程度高于茎部。

2.2.2 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草 H₂O₂ 含量的影响

W₁ 处理下, 喜旱莲子草叶片中的过氧化氢含量显著升高, 较 CK 增加了 102.42%, 说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的胁迫(图 1B); W₂ 处理下, 叶片中过氧化氢含量较 CK 增加了 34.68%; W₃ 处理下, 喜旱莲子草叶片中过氧化氢的含量较 CK 增加了 99.39%, 且存在显著差异 ($P < 0.05$), 但 W₃ 处理较 W₁ 处理减少了 1.99%。这表明, 对喜旱莲子草外施脯氨酸, 能够缓解 Cd 对喜旱莲子草叶片细胞膜损害和衰老。

W₁ 处理下, 喜旱莲子草茎部过氧化氢的含量显著升高, 较 CK 增加了 98.47%, 说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的胁迫; 在 W₂ 处理下, 茎部过氧化氢的含量较 CK 增加了 40.46%; W₃ 处理下, 茎部的过氧化氢较 CK 增加了 96.95%, 且存在显著差异 ($P < 0.05$), 但 W₃ 处理较 W₁ 处理减少了 0.77%。

表 2 外源脯氨酸降低重金属镉对喜旱莲子草茎、叶干重与鲜重的影响

Table 2 Exogenous proline reduced the effect of heavy metal cadmium on dry weight and fresh weight of leaves and stem of *Alternanthera philoxeroides*

处理 Treatment	干重 Dry weight		鲜重 Fresh weight	
	叶 Leaf	茎 Stem	叶 Leaf	茎 Stem
CK	0.2126 ± 0.0003a	0.2080 ± 0.0020a	0.2658 ± 0.0004a	0.2600 ± 0.0026a
W ₁	0.2070 ± 0.0081b	0.1990 ± 0.0068b	0.2212 ± 0.0101b	0.2112 ± 0.0085b
W ₂	0.2183 ± 0.0066a	0.2116 ± 0.0066a	0.2729 ± 0.0083a	0.2770 ± 0.0083a
W ₃	0.2210 ± 0.0050a	0.2193 ± 0.0162a	0.2762 ± 0.0062a	0.2866 ± 0.0202a

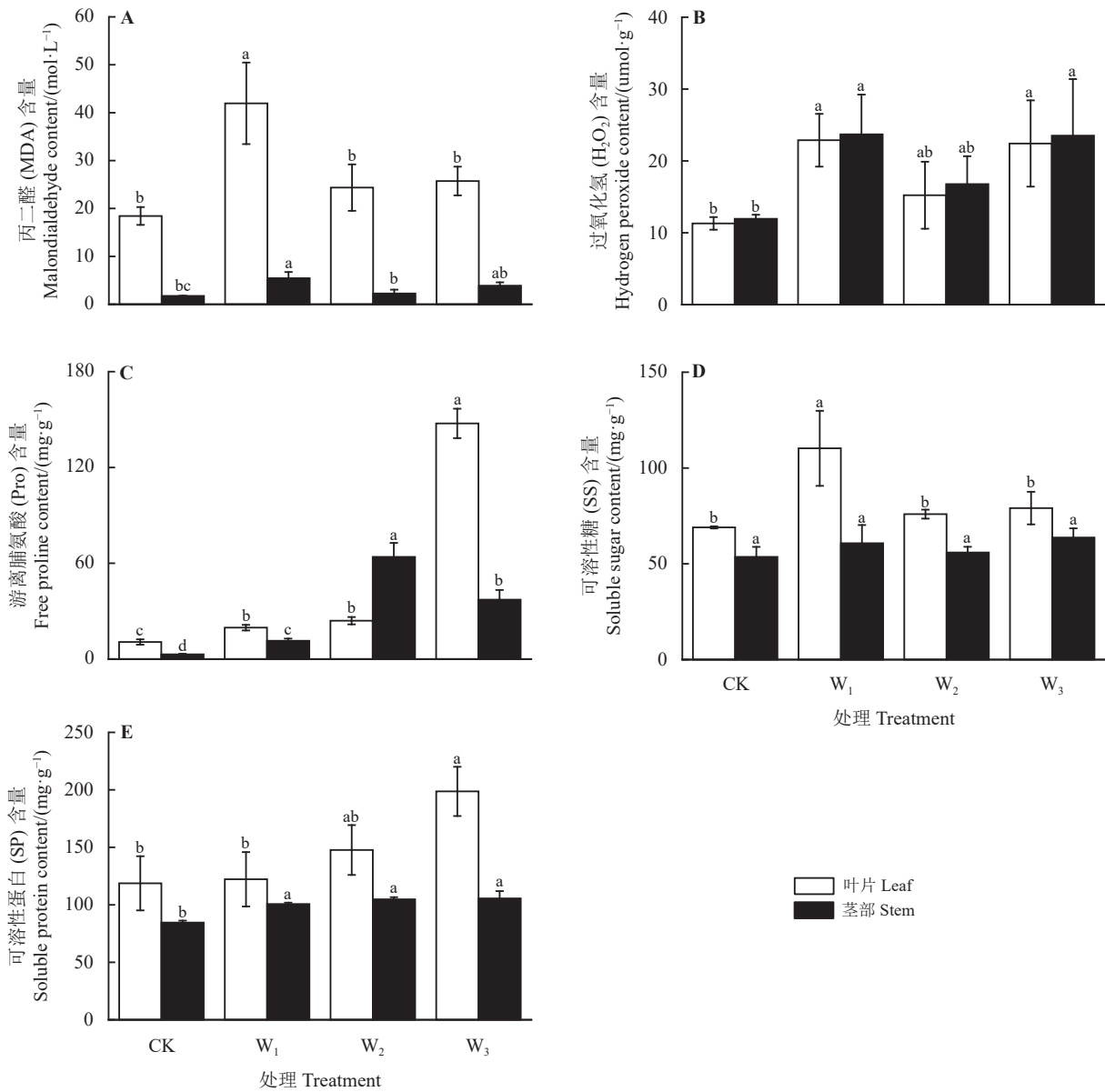


图 1 外源脯氨酸降低重金属镉对喜旱莲子草生理指标的影响

Figure 1 Exogenous proline reduces the effect of heavy metal cadmium on physiological indices of *Alternanthera philoxeroides*

不同小写字母表示相同部位不同处理间差异显著 ($P < 0.05$); 下同。

Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments for the same tissue at the 0.05 level; This is applicable for the following figures as well.

这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解 Cd 对喜旱莲子草茎部细胞膜损害和衰老。

在 Cd 胁迫的情况下,喜旱莲子草的叶片和茎部中的过氧化氢的含量相差不大。不过外施脯氨酸对喜旱莲子草,能够缓解 Cd 对喜旱莲子草体内细胞膜损害和衰老的迫害。

2.2.3 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草游离脯氨酸含量的影响

W₁ 处理下,喜旱莲子草叶片中的游离脯氨酸含

量有所升高,较 CK 增加了 83.93%,说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的迫害 (图 1C); W₂ 处理下,叶片中游离脯氨酸的含量较 CK 增加了 124.58%,且存在显著差异 ($P < 0.05$); W₃ 处理下,喜旱莲子草叶片中脯氨酸的含量较 CK 增加了 1279.38%,且存在显著差异 ($P < 0.05$),但 W₃ 处理较 W₁ 处理增加了 649.96%,且存在显著差异 ($P < 0.05$)。这表明,在喜旱莲子草受到了 Cd 的迫害时会积累大量脯氨酸,同时对喜旱莲子草添加外源脯氨

酸,在这两种作用下,喜旱莲子草叶片脯氨酸会大大提高,能够缓解Cd对喜旱莲子草叶片的伤害。

W₁处理下,喜旱莲子草茎中的游离脯氨酸含量有所升高,较CK增加了287.25%,说明喜旱莲子草在该条件下受到了Cd的迫害;W₂处理下,茎中脯氨酸的含量较CK增加了2058.70%,且存在显著差异($P < 0.05$);W₃处理下,喜旱莲子草茎中游离脯氨酸含量较CK增加了1155.46%,且存在显著差异($P < 0.05$),但在W₃处理较W₁处理增加了224.20%,且存在显著差异($P < 0.05$)。这表明,在喜旱莲子草受到了Cd的迫害时会积累大量脯氨酸,同时对喜旱莲子草添加外源脯氨酸,在这两种作用下,喜旱莲子草叶片脯氨酸会大大提高,能够缓解Cd对喜旱莲子草叶片的伤害。

总之,在重金属Cd的胁迫下,喜旱莲子草叶片中脯氨酸含量相对高于茎部脯氨酸含量,这说明在受到胁迫时,喜旱莲子草的叶片也容易受到重金属Cd的毒害,喜旱莲子草叶片会积累大量的脯氨酸,从而缓解Cd对喜旱莲子草的迫害。

2.2.4 外源脯氨酸降低重金属Cd对喜旱莲子草可溶性糖含量的影响

W₁处理下,喜旱莲子草叶片中可溶性糖含量显著升高,较CK增加了59.74%,说明喜旱莲子草在该条件下受到了Cd的迫害(图1D);W₂处理下,叶片中可溶性糖的含量较对CK增加了9.98%,无显著差异($P > 0.05$);W₃处理下,喜旱莲子草叶片中的可溶性糖含量较CK增加了14.57%,但无显著差异($P > 0.05$),但W₃处理较W₁处理减少了28.27%,且存在显著差异($P < 0.05$)。这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解Cd对喜旱莲子草叶片的迫害。

W₁处理下,喜旱莲子草茎中可溶性糖含量较CK增加了13.33%,说明喜旱莲子草在该条件下受到Cd的迫害;W₂处理下,茎部可溶性糖的含量较CK增加了4.25%,但无显著差异($P > 0.05$);W₃处理下,喜旱莲子草茎的可溶性糖含量较CK增加了22.89%,无显著差异($P > 0.05$),W₃处理较W₁处理增加了8.43%。这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解Cd对喜旱莲子草茎的迫害。

总之,在有重金属Cd的胁迫下,喜旱莲子草叶片受到的伤害程度高于茎部,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解Cd对喜旱莲子草的迫害。

2.2.5 外源脯氨酸降低重金属Cd对喜旱莲子草可溶性蛋白含量的影响

W₁处理下,叶片中可溶性蛋白含量较CK增加了2.95%,说明喜旱莲子草在该条件下一定程度上受到Cd的迫害(图1E);W₂处理下,叶片中可溶性蛋白的含量较CK增加了24.38%;W₃处理下,叶片中的可溶性蛋白含量较CK增加了67.33%,且有显著差异($P < 0.05$),但在W₃处理较W₁处理增加了62.54%,且存在显著差异($P < 0.05$)。这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解Cd对喜旱莲子草叶片的迫害。

W₁处理下,茎部可溶性蛋白含量较CK增加了19.04%,说明喜旱莲子草在该条件下受到了Cd的迫害;W₂处理下,茎部可溶性蛋白的含量较CK增加了23.88%,且存在显著差异($P < 0.05$);W₃处理下,茎的可溶性蛋白含量较CK增加了24.83%,且存在显著差异($P < 0.05$),但W₃处理较W₁处理增加了4.87%。这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够减少Cd对喜旱莲子草茎的迫害。

总之,在重金属Cd的胁迫下,喜旱莲子草叶片可溶性蛋白含量高于茎部可溶性蛋白含量,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解Cd对喜旱莲子草的迫害。

2.3 外源脯氨酸降低重金属Cd对喜旱莲子草抗氧化系统的影响

2.3.1 外源脯氨酸降低重金属Cd对喜旱莲子草SOD含量的影响

W₁处理下,喜旱莲子草叶片中SOD活性显著降低,较CK减少了11.05%,说明喜旱莲子草在该条件下受到了Cd的迫害(图2A);W₂处理下,叶片中SOD活性较CK增加了7.45%,且存在显著差异($P < 0.05$);W₃处理下,叶片中SOD活性较CK减少了15.13%,较W₁处理减少了4.59%。这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解Cd对喜旱莲子草叶片的迫害。

W₁处理下,喜旱莲子草茎的SOD活性显著升高,较CK增加了43.02%,说明喜旱莲子草在该条件下受到了Cd的迫害;W₂处理下,茎部SOD活性较CK增加了38.89%,且存在显著差异($P < 0.05$);W₃处理下,茎部SOD活性较CK增加了31.96%,但W₃处理较W₁处理减少了7.73%。这表明,对喜

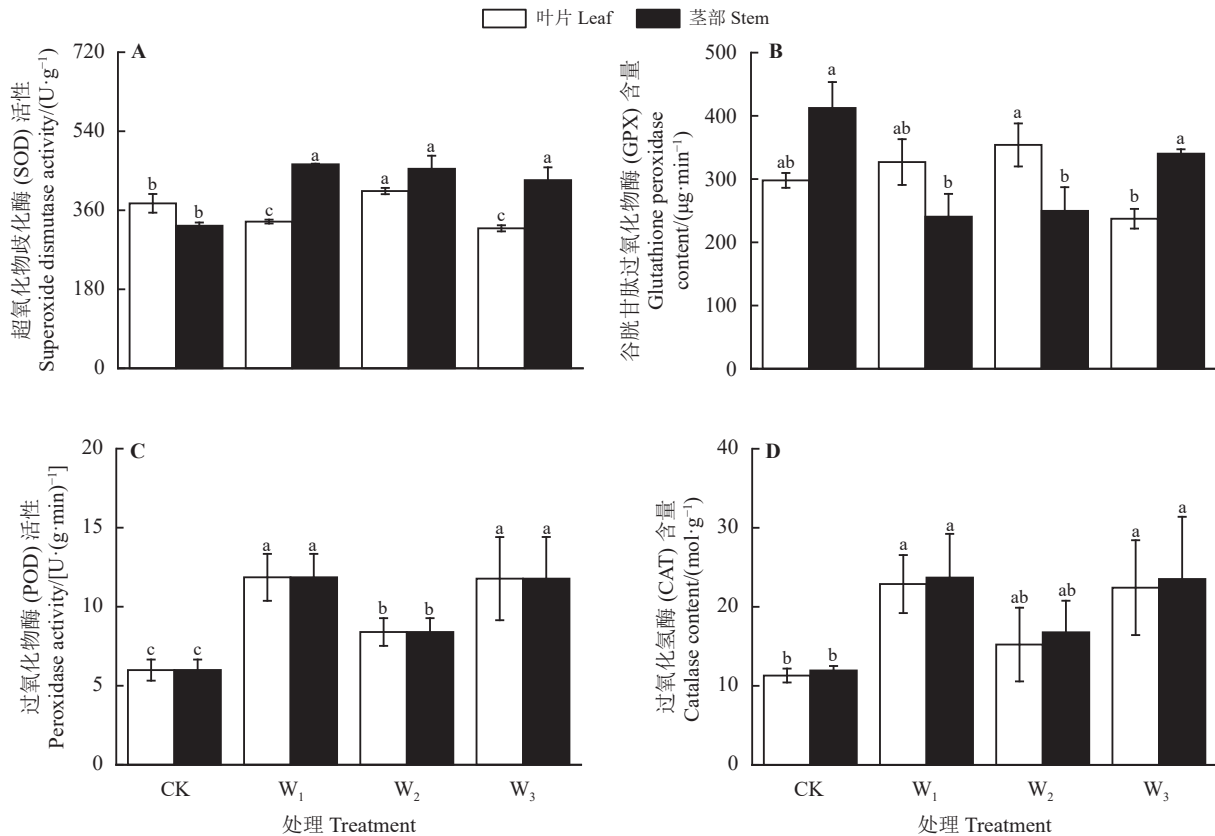


图 2 外源脯氨酸降低重金属镉对喜旱莲子草抗氧化系统的影响

Figure 2 Exogenous proline reduces the effect of heavy metal cadmium on the antioxidant system of *Alternanthera philoxeroides*

早莲子草外施脯氨酸,能够缓解 Cd 对喜旱莲子草茎的迫害。

总之,喜旱莲子草的茎 SOD 活性比叶 SOD 活性要敏感,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够显著缓解 Cd 对喜旱莲子草抗氧化的迫害。

2.3.2 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草 GPX 含量的影响

W₁ 处理下,喜旱莲子草叶片中 GPX 含量较 CK 增加了 9.72%,说明喜旱莲子草在该条件下受到 Cd 的迫害(图 2B); W₂ 处理下,叶片中 GPX 含量较 CK 增加了 18.83%,无显著差异($P > 0.05$); W₃ 处理下,叶片中 GPX 含量较 CK 减少了 20.37%,无显著差异($P < 0.05$),较 W₁ 处理减少了 27.43%。这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解 Cd 对喜旱莲子草叶片的迫害。

W₁ 处理下,喜旱莲子草茎的 GPX 含量显著降低,较 CK 减少了 41.69%; W₂ 处理下,茎部 GPX 含量较 CK 减少了 39.46%,且存在显著差异($P < 0.05$); W₃ 处理下,茎部 GPX 含量较 CK 减少了 17.50%,

但 W₃ 处理较 W₁ 处理增加了 41.49%。这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够缓解 Cd 对喜旱莲子草茎的迫害。

总之,在重金属 Cd 的胁迫下,喜旱莲子草茎部 GPX 含量大于叶片 GPX 含量,说明喜旱莲子草的叶片更容易受到 Cd 的迫害,不过外施脯氨酸对喜旱莲子草可以缓解 Cd 对喜旱莲子草的迫害。

2.3.3 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草 POD 含量的影响

W₁ 处理下,喜旱莲子草叶片中 POD 活性显著升高,较 CK 增加了 98.02%,说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的迫害(图 2C); W₂ 处理下,叶片中 POD 活性较 CK 增加了 40.29%,且存在显著差异($P < 0.05$); W₃ 处理下,叶片中 POD 活性较 CK 增加了 96.67%,但 W₃ 处理较 W₁ 处理减少了 0.68%。这表明,对喜旱莲子草外施脯氨酸,能够减少 Cd 对喜旱莲子草叶片的迫害。

W₁ 处理下,喜旱莲子草茎部 POD 活性显著升高,较 CK 增加了 97.85%,说明喜旱莲子草在该条件下

受到了 Cd 的迫害; W_2 处理下, 茎部 POD 活性较 CK 增加了 40.16%, 且存在显著差异 ($P < 0.05$); W_3 处理下, 茎部 POD 活性较 CK 增加了 96.49%, 存在显著差异 ($P < 0.05$), 但 W_3 处理较 W_1 处理减少了 0.68%。这表明, 对喜旱莲子草外施脯氨酸, 能够一定程度减少 Cd 对喜旱莲子草茎的迫害。

总之, 在重金属 Cd 的毒害下, 叶片 POD 活性与茎部 POD 活性相差不大, 不过外施脯氨酸对喜旱莲子草能够一定程度缓解 Cd 对喜旱莲子草的迫害。

2.3.4 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草 CAT 酶含量的影响

W_1 处理下, 喜旱莲子草叶片中 CAT 含量显著升高, 较 CK 增加了 116.85%, 说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的迫害 (图 2D); W_2 处理下, 叶片中 CAT 含量较 CK 增加了 40.16%, 无显著差异 ($P > 0.05$); W_3 处理下, 叶片中 CAT 含量较 CK 增加了 98.18%, 且存在显著差异 ($P < 0.05$), 但 W_3 处理较 W_1 处理减少了 8.72%。这表明, 对喜旱莲子草外施脯氨酸, 能够缓解 Cd 对喜旱莲子草叶片的迫害。

W_1 处理下, 喜旱莲子草茎部 CAT 含量显著升高, 较 CK 增加了 108.84%, 说明喜旱莲子草在该条件下受到了 Cd 的迫害; W_2 处理下, 茎部 CAT 含量较 CK 增加了 38.39%, 无显著差异 ($P > 0.05$); W_3 处理下, 茎部 CAT 含量较 CK 增加了 91.70%, 但 W_3 处理较 W_1 处理减少了 8.21%。这表明, 对喜旱莲子草外施脯氨酸, 能够缓解 Cd 对喜旱莲子草茎的迫害。

总之, 在重金属 Cd 的胁迫下, 叶片 CAT 酶含量与茎部 CAT 酶含量相差不大。外施脯氨酸对喜旱莲子草施用能够在一定程度上缓解 Cd 对喜旱莲子草的迫害。

3 讨论

3.1 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草生物量的影响

脯氨酸是植物体内最大的水溶性氨基酸, 可以增加细胞中细胞液的浓度, 降低冰点, 维持细胞的膨压。在植物受到一些外界物质的渗透胁迫时, 在细胞内部的液泡中积累已久的脯氨酸就会迁移到细胞的细胞质中。脯氨酸对植物在重金属胁迫下的保护机制已被越来越多的文献报道^[37]。Okuma 等^[38]研究发现, 外源能减轻盐胁迫条件下烟草 (*Nicotiana*

tabacum) 的生长抑制, 其生物量显著增加。Jain 等^[39]通过往培养基中添加脯氨酸发现, 脯氨酸可以缓解盐胁迫引起花生 (*Arachis hypogaea*) 鲜重下降。本研究中, 添加镉 (W_1) 可显著抑制喜旱莲子草根、茎、叶生长, 而在外施脯氨酸处理下可显著提高喜旱莲子草的根、茎、叶生长, 干重和鲜重, 使喜旱莲子草的生物量恢复到对照组的水平。可能是由于脯氨酸与植物体内的自由 Cd 离子相结合, 形成了无毒的 Cd-Pro 复合物, 减少了 Cd 对植物体内其他组成部分的毒害^[40-41]。许晔等^[42]在外源脯氨酸对茶菱 (*Trapella sinensis*) 抗 Cd 胁迫研究时也得出相同结论。

3.2 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草生理指标的影响

MDA 含量的高低可代表植物遭受毒害的强度和逆境条件下的反应能力, 能够直接或间接反映出植物膜系统的损伤程度。本研究在重金属 Cd 的添加下, 喜旱莲子草 MDA 含量也有所增加, 在单加 Cd 的情况下, 喜旱莲子草 MDA 含量与对照组有显著差异, 反映了喜旱莲子草在 Cd 浓度越大时毒害作用也越来越大。这与在小白菜 (*Brassica rapa* var. *oleifera*)^[43] 和青葙 (*Celosia argentea*)^[44] 上的研究结果一致。其原因可能是添加 Cd, 喜旱莲子草受到毒害作用, 植物细胞遭到破坏, 膜脂过氧化程度加深, 使得 MDA 的含量增加。

游离脯氨酸含量是在添加脯氨酸和 Cd (W_3) 时最高, 这与珙桐 (*Davidia involucrata*)^[45] 幼苗和尾穗苋 (*Amaranthus caudatus*)^[46] 上的研究结果一致, 可能是 Cd 的作用下, 植物能通过增加游离脯氨酸含量来减轻逆境带来的伤害。在外施脯氨酸的作用下, 减缓喜旱莲子草受到的毒害作用。可以看出外源脯氨酸的作用下, 喜旱莲子草能通过调控体内的渗透调节物质含量来抵抗重金属镉所带来的毒害作用。

植物在遇到外界的不良环境时, 会迅速做出反应来缓解不利影响, 提高植物体内的渗透调节物质含量, 从而维持植物细胞正常的生命活动。本研究中, 在 W_1 处理下, 可溶性糖和可溶性蛋白含量都升高, 这与 Cd 胁迫下香樟 (*Cinnamomum camphora*)^[47] 幼苗上的研究结果一致, 可能是喜旱莲子草受到了 Cd 的毒害作用时迅速反应, 为应对外界的不利环

境, 植物通过产生大量的可溶性糖和可溶性蛋白为植物生理生化活动提供营养物质, 同时, 也提高植物细胞液浓度, 保持植物体内水分调节, 使植物细胞内渗透势降低, 从而可溶性蛋白增加能使植物细胞维持相应的膨压和正常代谢, 保证细胞内各种生命活动和生化反应的进行。

3.3 外源脯氨酸降低重金属 Cd 对喜旱莲子草抗氧化指标的影响

植物体内有一套天然的抗氧化系统, 能够有效去除植物细胞内的活性氧。SOD 酶是第一道防线, POD 和 CAT 酶是第二道防线, 能将 H_2O_2 转化为 H_2O 和 O_2 , 三者同时作用能够降低其毒害作用。植物受到不利条件时, 体内产生大量活性氧自由基, 使得植物细胞膜脂过氧化, 对植物产生毒害。植物体内的 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶活性会增强以减少活性氧自由基对植物生理机能的损伤。本研究中, 喜旱莲子草的 SOD、POD、GPX 和 CAT 的活性在添加 Cd 的作用下升高, 在外源脯氨酸时降低, 这与双腺藤 (*Mandevilla sanderi*)^[48] 上的研究结果一致, 可能是在 Cd 的毒害作用下, 植物通过提高抗氧化酶活性并增加体内活性氧来抵抗重金属 Cd 的毒害。

4 结论

本研究结果表明, 在添加外源脯氨酸后, 喜旱莲子草的叶片和茎段从形态指标, 可溶性糖含量、渗透物质调节等生理效应, 再到 SOD、POD 和 CAT 酶活性等抗氧化酶系统方面的变化, 均表现出较强的特性。第一, 在重金属 Cd 的条件下, 植物根、茎、叶生长均受到抑制, 根、茎、叶的鲜重和干重显著降低, 在外施脯氨酸处理下, 能够将鲜重和干重恢复到对照组的水平。第二, 从生理指标上看, 喜旱莲子草在受到 Cd 的毒害作用下, 其 MDA、 H_2O_2 、可溶性蛋白、可溶性糖都明显升高。但是在喜旱莲子草自身渗透物质的调节和外施脯氨酸的情况下, 会缓解 Cd 胁迫所造成的伤害, 降低 Cd 对喜旱莲子草的毒害作用。第三, 从抗氧化指标来看, 在重金属 Cd 的作用下, 喜旱莲子草 SOD、POD、GPX 和 CAT 的活性升高。在脯氨酸预处理条件可有效缓解其不利的外界环境。总体来看, 对喜旱莲子草添加外源脯氨酸, 能够缓解 Cd 对喜旱莲子草的毒害作用。而在今后的研究中可从不同处理脯氨酸对喜旱莲子草在其他重金属的迫害影响, 来深入探究脯氨酸预处理对喜旱莲子草耐其他重金属的迫害影响。

参考文献 References:

- [1] 周建军, 周桔, 冯仁国. 我国土壤重金属污染现状及治理战略. 中国科学院院刊, 2014, 29(3): 315-320, 350.
ZHOU J J, ZHOU J, FENG R G. Status of China's heavy metal contamination in soil and its remediation strategy. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2014, 29(3): 315-320, 350.
- [2] HE Z L, YANG X E, STOFFELLA P J. Trace elements in agroecosystems and impacts on the environment. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 2005, 19(2-3): 125-140.
- [3] 环境保护部, 国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报. 中国环保产业, 2014(5): 10-11.
Ministry of Environmental Protection, Ministry of Land and Resources. National soil pollution investigation bulletin. China Environmental Protection Industry, 2014(5): 10-11.
- [4] 周桑扬, 杨凯, 吴晓芙, 冀泽华. 人工湿地植物去除废水中重金属的作用机制研究进展. *湿地科学*, 2016, 14(5): 717-724.
ZHOU S Y, YANG K, WU X F, JI Z H. Advance in mechanism of removing heavy metals from wastewater by plants in wetlands. *Wetland Science*, 2016, 14(5): 717-724.
- [5] GREENWAY M. Nutrient content of wetland plants in constructed wetlands receiving municipal effluent in tropical Australia. *Water Science and Technology*, 1997, 35(5): 135-142.
- [6] 中国植物志编委会. 中国植物志 第 25 (2) 卷. 北京: 科学出版社, 1979: 236.
Editorial Committee of Chinese Journal of Plant of Chinese Academy of Sciences. Flora of China. Beijing: Science Press, 1979: 236.
- [7] 李印霞, 刘碧波, 饶本强, 李敦海. 温室条件下水花生对富营养化水体浮游生物和水质的影响. 四川农业大学学报, 2017, 35(2):

- 260-265.
- LI Y X, LIU B B, RAO B Q, LI D H. Study on effects of *Alternanthera philoxeroides* on plankton and water quality from eutrophic water. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2017, 35(2): 260-265.
- [8] 张伟, 韩士群, 郭起金. 凤眼莲、水花生、鲢鱼对富营养化水体藻类及氮、磷的去除作用. *江苏农业学报*, 2012, 28(5): 1037-1041.
- ZHANG W, HAN S Q, GUO Q J. Removal of algae, nitrogen and phosphorus in eutrophied water by *Eichhornia crassipe*, *Alternanthera philoxeroides* and *Hypophthalmichthys molitrix*. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2012, 28(5): 1037-1041.
- [9] 何少林, 黄翔峰, 陈广, 李旭东, 池金萍, 杨殿海, 安丽, 周琪. 高效藻类塘去除农村生活污水中的磷. *中国给水排水*, 2006, 21(9): 18-21.
- HE S L, HUANG Q F, CHEN G, LI X D, CHI J P, YANG D H, AN L, ZHOU Q. Phosphorus removal from rural domestic sewage in high rate algal pond. *China Water & Wastewater*, 2006, 21(9): 18-21.
- [10] 邓琳静, 刘艳霖, 幸嘉瑜, 陈静, 朱睿, 程学勤. 水体重金属污染处理研究进展. *广东化工*, 2020, 47(19): 104-106, 114.
- DENG L J, LIU Y L, XING J Y, CHEN J, ZHU R, CHENG X Q. Research progress in treatment of heavy metal pollution in water. *Guangdong Chemical Industry*, 2020, 47(19): 104-106, 114.
- [11] 宋志忠, 王莉, 金曼, 苏彦华. 重金属胁迫条件下空心莲子草的生长和营养特征分析 (英文). *基因组学与应用生物学*, 2011, 30(5): 614-619.
- SONG Z Z, WANG L, JIN M, SUN Y H. *Alternanthera philoxeroides* might be used for bioremediating heavy metal contaminated soil. *Genomics and Applied Biology*, 2011, 30(5): 614-619.
- [12] 华建峰, 胡李娟, 张垂胜, 殷云龙, 王兴祥. 3种水生植物对锰污染水体修复作用的研究. *生态环境学报*, 2010, 19(9): 2160-2165.
- HUA J F, HU L J, ZHANG C S, YIN Y L, WANG X X. Phytoremediation of manganese-contaminated water by three aquatic macrophytes. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(9): 2160-2165.
- [13] 闫大江. 空心莲子草对南四湖 Cd、Pb 污染底泥修复效果及机制研究. 济南: 山东建筑大学硕士学位论文, 2021.
- YAN D J. Study on the remediation effect and mechanism of *Alternanthera philoxeroides* on Cd and Pb contaminated sediment in Nansi Lake. Master Thesis. Ji'nan: Shandong Jianzhu University, 2021.
- [14] 徐丽, 张震, 张鹏, 王育鹏, 檀根甲. 喜旱莲子草对重金属元素的耐性试验研究. *安徽农业科学*, 2010, 38(13): 6831-6832, 6877.
- XU L, ZHANG Z, ZHANG P, WANG Y P, TAN G J. Study on tolerance of *Alternanthera philoxeroides* to heavy metals. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(13): 6831-6832, 6877.
- [15] RIZWAN M, ALI S, ABBAS T, ZIA-UR-REHMAN M, HANNAN F, KELLER C, AL-WABEL M I, OK Y S. Cadmium minimization in wheat: A critical review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, 130: 43-53.
- [16] 刘朋虎, 李波, 江枝和, 雷锦桂, 翁伯琦, 黄在兴. 镉对姬松茸农艺性状及矿物质元素吸收的影响. *农业环境科学学报*, 2018, 37(1): 58-63.
- LIU P H, LI B, JIANG Z H, LEI J G, WENG B Q, HUANG Z X. Effects of cadmium (Cd) in different concentrations on agronomic traits and mineral elements absorption of *Agaricus brasiliensis*. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(1): 58-63.
- [17] 郭嘉航, 张福琼, 黄晶心, 杨云, 孙世中, 熊明月, 韩飞. 施氮对镉胁迫下鬼针草叶片光合效率的影响. *环境科学与技术*, 2022, 45(4): 146-153.
- GUO J H, ZHANG F Q, HUANG J X, YANG Y, SUN S Z, XIONG M Y, HAN F. Effects of nitrogen application on photosynthetic efficiency of *Bidens pilosa* L. leaves under Cadmium stress. *Environmental Science & Technology*, 2022, 45(4): 146-153.
- [18] 李二豹, 樊文华, 刘奋武, 王改玲, 于敏敏. 硅对镉胁迫下黄瓜苗期生长及光合作用的影响. *北方园艺*, 2021(8): 8-16.
- LI E B, FAN W H, LIU F W, WANG G L, YU M M. Effects of Silicon on growth and photosynthesis of cucumber seedling under Cadmium stress. *Northern Horticulture*, 2021(8): 8-16.
- [19] 刘伟, 樊文华, 刘奋武, 张昊, 王改玲, 于敏敏, 田露丹. 施磷对镉胁迫下黄瓜苗期光合作用及抗氧化酶系统的影响. *土壤通报*, 2022, 53(3): 596-604.
- LIU W, FAN W H, LIU F W, ZHANG H, WANG G L, YU M M, TIAN L D. Effects of phosphorus on photosynthesis and antioxidant enzyme system of cucumber seedlings under Cadmium stress. *Chinese Journal of Soil Science*, 2022, 53(3): 596-604.

- [20] 赵素达, 付成秋, 朱松龄. 镉对石莼光合作用和呼吸作用及叶绿素含量的影响. *青岛海洋大学学报 (自然科学版)*, 2000(3): 519-523.
ZHAO S D, FU C Q, ZHU S L. Effect of Cadmium on photosynthesis, chlorophyll concentration and respiration of *Ulva pertusa*. *Periodical of Ocean University of China*, 2000(3): 519-523.
- [21] 陈爱葵, 王茂意, 刘晓海, 曾小龙. 水稻对重金属镉的吸收及耐性机理研究进展. *生态科学*, 2013, 32(4): 514-522.
CHEN A K, WANG M Y, LIU X H, ZENG X L. Research progress on the effect of cadmium on rice and its absorption and tolerance mechanisms. *Ecological Science*, 2013, 32(4): 514-522.
- [22] 樊金娟, 刘宇, 曹樱迪, 张微, 田静. 玉米对镉胁迫的响应及其耐镉机制研究进展. *沈阳农业大学学报*, 2018, 49(5): 633-640.
FAN J J, LIU Y, CAO Y D, ZHANG W, TIAN J. Responses of maize to Cadmium stress and mechanisms of Cadmium tolerance. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2018, 49(5): 633-640.
- [23] 仇硕, 张敏, 孙延东, 黄苏珍. 植物重金属镉 (Cd^{2+}) 吸收、运输、积累及耐性机理研究进展. *西北植物学报*, 2006, 26(12): 2615-2622.
QIU SH, ZHANG M, SUN Y D, HUANG S Z. Research advances in the mechanisms of Cd^{2+} uptake, transport, accumulation and tolerance in plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(12): 2615-2622.
- [24] 宋建, 金凤媚, 薛俊, 刘仲齐. 镉胁迫对植物生长及生理生态效应的研究进展. *天津农业科学*, 2014, 20(12): 19-22.
SONG J, JIN F M, XUE J, LIU Z Q. Advances of Cadmium stress on plants growth and physiological and ecological effects. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2014, 20(12): 19-22.
- [25] 汤章城. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义. *植物生理学通讯*, 1984(1): 15-21.
TANG Z C. Accumulation of proline in plants under adverse conditions and its possible significance. *Plant Physiology Journal*, 1984(1): 15-21.
- [26] KEMBLE A R, MACPHERSON H T. Liberation of amino acids in perennial rye grass during wilting. *The Biochemical Journal*, 1954, 58(1): 46-49.
- [27] 包懿玮, 刘博洋, 李金艳, 王淑华. 苜蓿种子萌发和幼苗生长对盐碱胁迫的响应. *吉林农业大学学报*, 2021, 43(5): 549-556.
BAO Y W, LIU B Y, LI J Y, WANG S H. Response of seed germination and seedling growth of alfalfa (*Medicago sativa* L.) to saline-sodic stress. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2021, 43(5): 549-556.
- [28] 苏世平, 李毅, 刘小娥, 种培芳, 单立山, 后有丽. 外源脯氨酸对缓解红砂干旱胁迫的机理研究. *草业学报*, 2022, 31(6): 127-138.
SUN S P, LI Y, LIU X E, ZHONG P F, SHAN L S, HOU Y L. A study of the mechanism of drought stress alleviation by exogenous proline applied to *Reaumuria soongorica*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(6): 127-138.
- [29] 李波, 白庆武, 马兰, 于非. 苜蓿抗性变异细胞系的筛选. *草业科学*, 2003, 20(4): 5-9.
LI B, BAI Q W, MA L, YU F. The selection of alfalfa resistance variation cells. *Pratacultural Science*, 2003, 20(4): 5-9.
- [30] 张越, 董喜光, 薛立, 陈红跃, 梁梓毅. 臭氧胁迫对山杜英幼苗生理的影响. *中南林业科技大学学报*, 2015, 35(9): 97-103.
ZHANG Y, DONG X G, XUE L, CHEN H Y, LIANG Z Y. Effects of ozone stress on physiological characteristics of *Elaeocarpus sylvestris* seedlings. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2015, 35(9): 97-103.
- [31] 牟祚民, 姜贝贝, 潘远智, 刘庆林. 重金属胁迫对天竺葵生长及生理特性的影响. *草业科学*, 2019, 36(2): 434-441.
MU Z M, JIANG B B, PAN Y Z, LIU Q L. Effect of heavy metal stress on the growth and physiological characteristics of *Pelargonium hortorum*. *Pratacultural Science*, 2019, 36(2): 434-441.
- [32] 钱海胜, 陈亚华, 王桂萍, 沈振国. 镉在不结球白菜中的积累及外源脱落酸对镉积累的影响. *南京农业大学学报*, 2008, 31(4): 61-65.
QIAN H S, CHEN Y H, WANG G P, SHEN Z G. Cadmium accumulation and effect of exogenous abscisic acid on cadmium accumulation in cadmium treated *Brassica campestris* ssp. *chinensis* L. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2008, 31(4): 61-65.
- [33] 鄂志国, 张玉屏, 王磊. 水稻镉胁迫应答分子机制研究进展. *中国水稻科学*, 2013, 27(5): 539-544.
E Z G, ZHANG Y P, WANG L. Molecular mechanism of rice responses to Cadmium stress. *Chinese Journal of Rice Science*, 2013, 27(5): 539-544.
- [34] 邱漫莉. 外源脯氨酸对镉胁迫下金银花生理特征的影响. 沈阳: 辽宁大学硕士学位论文, 2021.

- QIU M L. Effects of exogenous proline on physiological characteristics of *Lonicera japonica* under Cadmium stress. Master Thesis. Shenyang: Liaoning University, 2021.
- [35] 孙金月, 赵玉田, 常汝镇, 梁博文, 刘方. 小麦细胞壁糖蛋白的耐盐性保护作用与机制研究. *中国农业科学*, 1997, 30(4): 10-16, 98. SUN J Y, ZHAO Y T, CHANG R Z, LIANG B W, LIU F. Study on the protective function and mechanism of cell wall glycoproteins in salt tolerance of wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 1997, 30(4): 10-16, 98.
- [36] 李爱军, 张桂香, 周福平, 张海燕, 杨彬, 史红梅. 低温胁迫下高粱幼苗对外源脯氨酸的响应. *种子*, 2019, 38(5): 44-47. LI A J, ZHANG G X, ZHOU F P, ZHANG H Y, YANG B, SHI H M. Response of sorghum seedlings to exogenous proline under low temperature stress. *Seed*, 2019, 38(5): 44-47.
- [37] HOQUE M A, OKUMA E, BANU M N A, NAKAMURA Y, SHIMOISHI Y, MURATA Y. Exogenous proline mitigates the detrimental effects of salt stress more than exogenous betaine by increasing antioxidant enzyme activities. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(5): 553-561.
- [38] OKUMA E, MURAKAMI Y, SHIMOISHI Y, TADA M, MURATA Y. Effects of exogenous application of proline and betaine on the growth of tobacco cultured cells under saline conditions. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2004, 50(8): 1301-1305.
- [39] JAIN M, MATHYR G, KOUL S, SARIN N B. Ameliorative effects of proline on salt stress-induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Plant Cell Reports*, 2001, 20(5): 463-468.
- [40] SHARMA S S, SCHAT H, VOOIJS R. *In vitro* alleviation of heavy metal-induced enzyme inhibition by proline. *Phytochemistry*, 1998, 49(6): 1531-1535.
- [41] HORVATH E M, SZALAI G, JANDA T. Induction of Abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2007, 26(3): 290-300.
- [42] 许晔, 施国新, 徐勤松, 王学, 丁秉中. 外源脯氨酸(Pro)对茶菱抗Cd²⁺胁迫能力的影响. *植物研究*, 2007, 27(2): 169-174. XU Y, SHI G X, XU Q S, WANG X, DING B Z. Effects of exogenous pro on resistance of *Trapella sinensis* Olive to Cd²⁺ stress. *Bulletin of Botanical Research*, 2007, 27(2): 169-174.
- [43] 王迪华, 王改玲, 樊存虎. 镉胁迫对小白菜种子萌发、生理特性及其镉积累的影响. *中国瓜菜*, 2021, 34(9): 80-83. WANG D H, WANG G L, FAN C H. Effects of soil cadmium stress on seed germination, physiological characteristics and cadmium accumulation of pakchoi. *China Cucurbits and Vegetables*, 2021, 34(9): 80-83.
- [44] 胡佳瑶, 王悟敏, 匡雪韶, 刘文胜. 镉胁迫下青葙种子萌发及幼苗生理特性. *草业科学*, 2022, 39(7): 1391-1398. HU J Y, WANG W M, KUANG X S, LIU W S. Seed germination and seedling physiological characteristics of *Celosia argentea* under cadmium stress. *Pratacultural Science*, 2022, 39(7): 1391-1398.
- [45] 刘朝荣, 张柳青, 杨艳, 黄兴, 黎云祥, 权秋梅, 朱晓华. 珙桐幼苗生理生化指标对重金属铅、镉胁迫的响应. *广西植物*, 2021, 41(9): 1401-1410. LIU ZH R, ZHANG L Q, YANG Y, HUANG X, LI Y X, QUAN Q M, ZHU X H. Effects of lead and cadmium on physiology and biochemical indexes of *Davidia involucreta* seedlings. *Guihaia*, 2021, 41(9): 1401-1410.
- [46] 彭昌琴, 陈兴银, 杨鹏, 穆仕海, 关萍. 镉胁迫对尾穗苋种子萌发及幼苗生理特性的影响. *种子*, 2018, 37(7): 43-48. PENG C Q, CHEN X Y, YANG P, MU S H, GUAN P. Effects of Cadmium stress on seed germination of *Amaranthus caudatus* and physiological characteristics of seedlings. *Seed*, 2018, 37(7): 43-48.
- [47] 周际海, 程坤, 郜茹茹, 段洪浪, 濮海燕, 金志农. 土壤镉污染对香樟幼苗光合和生理特性的影响. *林业科学*, 2020, 56(6): 193-201. ZHOU J H, CHENG K, GAO R R, DUAN H L, PU H Y, JIN Z N. Photosynthesis and other physiological characteristics of *Cinnamomum camphora* seedlings under Cadmium stress. *Scientia Silvae Sinicae*, 2020, 56(6): 193-201.
- [48] 肖雪, 李宗艳, 马长乐, 于达勇. 镉胁迫对双腺藤幼苗生长及生理特性的影响. *西部林业科学*, 2021, 50(3): 118-123. XIAO X, LI Z Y, MA C L, YU D Y. Effects of Cd²⁺ stress on the growth and physiological characteristics of *Mandevilla sanderi* seedlings. *Journal of West China Forestry Science*, 2021, 50(3): 118-123.

(责任编辑 魏晓燕)