

外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗生长的影响*

宋 敏 徐文竞 彭向永** 孔繁华

(曲阜师范大学生命科学学院, 山东曲阜 273165)

摘要 以高蛋白小麦品种“北农 9549”为试材, 研究喷施不同浓度脯氨酸(0 、 1.0 、 5.0 和 $10.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)对镉胁迫下小麦幼苗生长和重金属吸收的影响。结果表明: 以不施镉为对照, $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CdCl}_2$ 胁迫下, 小麦幼苗的根长、株高和干质量分别显著下降 24.0% 、 15.0% 和 27.5% , 叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量分别显著下降 23.3% 、 6.7% 和 30.8% , 超氧化物歧化酶(SOD)活性降低了 18.4% , 内源脯氨酸、抗坏血酸和丙二醛(MDA)含量分别显著上升 78.6% 、 31.5% 和 17.9% , 细胞膜相对透性显著升高 24.8% , 过氧化物酶(POD)活性为对照的 2.4 倍, 并且促进对铜的吸收, 抑制锌的吸收。随外源脯氨酸浓度的增加, 小麦幼苗的根长、株高、干质量、叶绿素和类胡萝卜素含量均逐渐恢复到对照水平, 抗坏血酸、内源游离脯氨酸含量和 SOD 活性均上升, 可溶性蛋白含量先上升后下降, POD 活性、MDA 含量和细胞膜相对透性下降, 而锌积累量升高, 镉、铜积累量下降。叶面喷施外源脯氨酸可缓解镉对小麦幼苗生长的胁迫, 以喷施 $5.0 \sim 10.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源脯氨酸效果最佳。

关键词 脯氨酸 镉胁迫 重金属 小麦

文章编号 1001-9332(2013)01-0129-06 中图分类号 Q948.1 文献标识码 A

Effects of exogenous proline on the growth of wheat seedlings under cadmium stress. SONG Min, XU Wen-jing, PENG Xiang-yong, KONG Fan-hua (College of Life Science, Qufu Normal University, Qufu 273165, Shandong, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(1): 129–134.

Abstract: Taking high protein wheat variety ‘Beinong 9549’ as test material, this paper studied the effects of foliage-spraying different concentration (0 , 1.0 , 5.0 and $10.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) proline on the growth and heavy metal uptake of wheat seedlings under cadmium stress. Under the stress of $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ of CdCl_2 , the root length, plant height and dry mass, leaf chlorophyll a and b and carotenoid contents of the seedlings decreased significantly by 24.0% , 15.0% , 27.5% , 23.3% , 6.7% and 30.8% , respectively, the leaf superoxide dismutase (SOD) activity decreased by 18.4% , the leaf proline, ascorbic acid and malondialdehyde (MDA) contents and the membrane permeability increased significantly by 78.6% , 31.5% , 17.9% and 24.8% , respectively, the leaf peroxidase (POD) activity was 2.4 folds higher, and the Cu uptake was promoted while the Zn absorption was inhibited, compared with the control. With the increasing concentration of sprayed proline, the root length, plant height and dry mass, and leaf chlorophyll a and b and carotenoid contents increased gradually to the levels of the control, the leaf proline and ascorbic acid contents and the leaf SOD activity increased, the leaf soluble protein content decreased after an initial increase, the leaf POD activity, MDA content and membrane permeability decreased, and the Zn accumulation increased while the Cd and Cu accumulation decreased. In sum, foliage-spraying proline could alleviate the cadmium stress on the growth of wheat seedlings, and spraying $5.0 \sim 10.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ of proline could obtain the best effect.

Key words: proline; cadmium stress; heavy metal; wheat.

镉(Cd)是农田重金属污染的主要元素之一^[1],

具有毒性高、易迁移的特点, 进入土壤后主要积累在土壤表层^[2]。镉通过根系被植物吸收后可抑制植物水分吸收和运输^[3-4], 降低生物量, 抑制植物株高和根的伸长, 减少分蘖^[5-6], 破坏光合器官, 抑制光合

* 曲阜师范大学青年基金项目(XJ201109)和校地联合横向课题(00-34749)资助。

** 通讯作者。E-mail: 286356907@qq.com
2012-06-29 收稿, 2012-10-28 接受。

和呼吸作用^[7],影响氮代谢和细胞分裂^[6],并且还可以通过富集作用进入食物链危害人体健康^[8]. 脯氨酸是植物体内水溶性最大的氨基酸,具有较强的水合能力,可以提高细胞液的浓度,维持细胞的膨压,降低冰点,防止细胞在低温下脱水^[3],而且脯氨酸是干旱、高温、高盐、冰冻、紫外光照射和重金属等逆境胁迫下植物体内积累的主要渗透调节物质^[9]. 有研究表明,脯氨酸可以维持膜结构稳定,清除活性氧(reactive oxygen species, ROS),其累积量与植物的抗逆性呈正相关^[10-12]. 关于重金属胁迫诱导植物内源脯氨酸合成^[13-14]以及施用外源脯氨酸可以缓解重金属胁迫的研究已有很多报道^[15],但关于外源脯氨酸影响重金属胁迫下植物吸收其他元素的研究鲜有报道. 因此,本文研究了外源脯氨酸对镉胁迫下小麦生长的形态、理化指标以及对铜、锌元素吸收的影响,以期为外源脯氨酸的应用提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 供试材料和试验设计

试验于2012年3—5月在曲阜师范大学省级生物学重点实验室进行. 供试材料为市售高蛋白春小麦品种“北农9549”. 选粒大饱满的小麦种子,用自来水冲洗并浸泡24 h,平铺在铺有双层纱布的白色泡沫盒中,培养温度25℃,光照强度200 μmol·m⁻²·s⁻¹,昼夜交替时间12 h/12 h,每天用自来水冲洗一次. 一周后,将幼苗栽入盛有珍珠岩的塑料杯中(直径10 cm,深15 cm),每杯3株,浇灌Hoagland营养液培养,5 d一次,每次25 mL.

两周后,取长势一致的小麦幼苗进行处理. 在预试验中,筛选出1.0 mmol·L⁻¹CdCl₂为适合的镉胁迫浓度,既对小麦幼苗产生胁迫作用,又不会造成严重的镉毒害. 在7 d中,用1.0 mmol·L⁻¹CdCl₂灌根3次,每次10 mL,用0、1.0、5.0和10.0 mmol·L⁻¹脯氨酸喷洒小麦叶片,每天一次,每次5.0 mL,分别记作T₀、T₁、T₅、T₁₀;以不施镉和脯氨酸为对照(CK). 每处理3个重复. 7 d后取小麦植株测定各项指标.

1.2 测定项目与方法

1.2.1 小麦根长、株高和干质量测定

每处理取5~8株小麦幼苗,测量从茎基部到顶叶叶尖的长度,记为株高;选取5根最长的根,测量从根基部到根尖的长度,记为根长. 植株用自来水洗净,再用去离子水冲洗3遍,擦干,称鲜质量,再于65℃下烘干至恒量,称干质量.

1.2.2 叶片色素含量的测定

参照许大全^[16]的方法

法,取植株下部第2片叶0.2 g,剪成细丝,加入10 mL 80%的丙酮,闭光、密封过夜,至叶片细丝呈白色,用T6紫外-可见分光光度计(北京普析通用仪器公司)测量提取液的吸光值,计算叶绿素a、b和类胡萝卜素含量.

1.2.3 渗透调节物质含量测定

参照《植物生理学实验技术》^[17]的方法,采用考马斯亮蓝法测定蛋白质含量,采用2,6-二氯酚靛酚氧化还原法测定抗坏血酸含量,采用磺基水杨酸法测定游离脯氨酸含量.

1.2.4 抗氧化酶活性、MDA含量和细胞膜透性测定

参照《植物生理学实验技术》^[17]的方法,称取叶片1 g,于研钵内加入预冷的50 mmol·L⁻¹磷酸缓冲液(pH=7.8)和少量石英砂,冰浴、研磨,匀浆,4℃下,8000 r·min⁻¹离心30 min,取上清液定容至50 mL,4℃冰箱中储存备用. 过氧化物酶(peroxidase, POD)活性采用愈创木酚法测定;超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性采用NBT还原法测定,测定560 nm处吸光值,以抑制NBT光还原反应50%所需的酶量为一个酶活性单位;丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量采用硫代巴比妥反应法测定;细胞膜相对透性采用电导法测定,取1 cm长小麦叶片12片,放入锥形瓶,加入20 mL去离子水,真空泵中抽气15 min至透明,测电导率,然后沸水浴5 min,再次测电导率. 用前后2次电导率比值的百分数表示细胞膜的相对透性.

1.2.5 重金属含量测定

采用酸消解法^[18]测定重金属含量:取5株小麦幼苗干样,磨碎混匀,取0.05 g于试管中,加5 mL消解液(HNO₃: HClO₄=9:1),待完全消解后,蒸发去酸,用蒸馏水定容至50 mL,0.45 μm膜过滤,利用原子吸收分光光度计(TAS-990,北京普析通用仪器公司)测定Cd、Cu、Zn 3种重金属含量.

1.3 数据处理

采用Excel 2007和SPSS 16.0软件进行数据统计分析和作图,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差数法(LSD法)进行方差分析和差异显著性检验($\alpha=0.05$). 图表中数据为平均值±标准误.

2 结果与分析

2.1 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗形态指标的影响

由表1可以看出,与对照相比,镉胁迫下小麦幼苗干质量显著降低37.5%,随外源脯氨酸浓度的升

表 1 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗形态指标的影响
Table 1 Effects of exogenous proline on morphology index of wheat seedlings under Cd stress

处理 Treatment	干质量 Dry mass (mg)	根长 Root length (cm)	株高 Shoot height (cm)
CK	0.16±0.01a	25.87±1.92a	33.38±1.07a
T ₀	0.10±0.01b	19.67±1.94b	28.38±1.38b
T ₁	0.10±0.01b	28.10±1.36a	30.04±1.17b
T ₅	0.11±0.00b	25.83±0.69a	28.94±0.95b
T ₁₀	0.14±0.00a	28.13±1.91a	33.84±0.43a

不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。不同字母表示显著差异($P<0.05$)。下同。

高,干质量呈逐渐上升趋势, T_{10} 处理干质量与对照无显著差异;镉胁迫下小麦幼苗根长显著降低24.0%,施加外源脯氨酸后,根长显著增加, T_1 、 T_5 、 T_{10} 处理根长与对照均无显著差异;镉胁迫下小麦幼苗株高显著降低15.0%,施加外源脯氨酸后, T_{10} 处理的株高与对照差异不显著。说明外源脯氨酸可以显著提高镉胁迫下小麦幼苗的干质量、根长和株高,缓解镉对小麦幼苗生长的胁迫。

2.2 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦叶片色素的影响

由表2可以看出,与对照相比,镉胁迫可以破坏小麦幼苗叶片中的光合色素,叶绿素a、b和类胡萝卜素的含量分别显著降低了23.3%、6.7%和30.8%。施加不同浓度的外源脯氨酸后,各处理叶绿素a、b和类胡萝卜素含量与对照相比均无显著差异。这表明施加外源脯氨酸有助于小麦幼苗叶片色素含量恢复到对照水平。

2.3 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗渗透调节物质的影响

由表3可以看出,镉胁迫下小麦幼苗的蛋白质含量略微升高,但与对照相比无显著差异,施加外源脯氨酸后,各处理的蛋白质含量均显著高于对照;镉胁迫下小麦幼苗的抗坏血酸含量比对照显著提高了

表 2 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗叶片光合色素含量的影响
Table 2 Effects of exogenous proline on leaf photosynthetic pigment contents of wheat seedlings under Cd stress

处理 Treatment	叶绿素a Chlorophyll a (mg·g ⁻¹)	叶绿素b Chlorophyll b (mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素 Carotenoid (mg·g ⁻¹)
CK	1.03±0.05a	0.30±0.00a	0.26±0.00a
T ₀	0.79±0.02b	0.28±0.01b	0.18±0.01b
T ₁	0.97±0.02a	0.30±0.01a	0.25±0.01a
T ₅	1.03±0.02a	0.30±0.00a	0.25±0.01a
T ₁₀	1.01±0.04a	0.31±0.00a	0.26±0.00a

表 3 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗渗透调节物质的影响
Table 3 Effects of exogenous proline on osmotic adjustment material contents of wheat seedlings under Cd stress

处理 Treatment	蛋白质 Protein (mg·g ⁻¹)	抗坏血酸 Ascorbic acid (μg·g ⁻¹)	内源脯氨酸 Endogenous proline (mg·g ⁻¹)
CK	6.66±0.19b	6.39±0.26c	0.14±0.01d
T ₀	6.91±0.23b	8.40±0.18b	0.25±0.01c
T ₁	7.61±0.01a	8.08±0.09b	0.34±0.01c
T ₅	7.62±0.12a	8.48±0.17b	0.93±0.00b
T ₁₀	7.60±0.22a	9.70±0.34a	2.38±0.01a

31.5%,随着外源脯氨酸浓度的升高,各处理抗坏血酸含量呈逐渐上升趋势,达到对照的1.3~1.5倍;镉胁迫下小麦幼苗的内源脯氨酸含量比对照显著提高了78.6%,随着外源脯氨酸浓度的升高,各处理内源脯氨酸含量呈逐渐上升趋势,均显著高于对照,其中, T_5 和 T_{10} 处理分别为对照的6.6和17.0倍。表明镉胁迫可以诱导小麦幼苗的蛋白质、抗坏血酸和内源脯氨酸表达量上升,施加外源脯氨酸会进一步提高镉胁迫下小麦幼苗蛋白质、抗坏血酸和内源脯氨酸的含量。

2.4 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗抗氧化酶活性、MDA含量和膜稳定性的影响

由表4可以看出,与对照相比,镉胁迫下小麦幼苗的SOD活性显著下降了18.4%,施加外源脯氨酸后,各处理SOD活性均显著高于对照,说明镉抑制了小麦幼苗SOD活性,施用脯氨酸则可以提高SOD活性。镉胁迫下小麦幼苗的POD活性显著升高,为对照的2.4倍,施加外源脯氨酸后,各处理POD活性显著下降,但仍显著高于对照,说明镉胁迫和施加外源脯氨酸可以诱导小麦幼苗POD活性提高,从而缓解镉胁迫对小麦幼苗的毒害。

镉胁迫下小麦幼苗的MDA含量显著升高了

表 4 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗 SOD、POD 活性, MDA 含量和细胞膜相对透性的影响
Table 4 Effects of exogenous proline on SOD and POD activities, MDA content and cell membrane permeability of wheat seedlings under Cd stress

处理 Treatment	SOD活性 SOD activity (U·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	POD活性 POD activity (ΔA ₄₇₀ ·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	MDA含量 MDA content (mmol·g ⁻¹)	细胞膜透性 Membrane permeability (%)
CK	15.19±0.82b	8.24±0.70d	0.56±0.01b	26.38±0.60c
T ₀	12.39±0.24c	19.42±0.05a	0.66±0.01a	33.03±0.94a
T ₁	18.50±4.50ab	13.03±0.95b	0.50±0.02b	29.54±0.59b
T ₅	19.10±0.32a	12.05±1.95bc	0.51±0.01b	27.85±0.75bc
T ₁₀	19.80±6.82a	11.56±1.34c	0.51±0.01b	27.89±0.86bc

表 5 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗重金属含量的影响
Table 5 Effects of exogenous proline on heavy metal contents of wheat seedlings under Cd stress

处理 Treatment	Cd 含量 Cd content ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	Cu 含量 Cu content ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	Zn 含量 Zn content ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)
CK	0.87±0.31d	192.67±1.86b	2621.00±87.89a
T ₀	340.86±21.41a	235.67±5.78a	642.33±45.96d
T ₁	258.31±11.09b	185.00±6.81b	624.33±30.42d
T ₅	212.92±7.89c	167.00±6.35b	1164.00±67.68c
T ₁₀	193.55±16.73c	165.67±6.74b	1375.00±40.87b

17.9%, 施加外源脯氨酸后, 各处理 MDA 含量均下降, 显著低于 T₀ 处理, 但与对照无显著差异, 说明施加外源脯氨酸可以降低由镉胁迫引起的小麦幼苗 MDA 含量的上升。镉胁迫下小麦幼苗的细胞膜相对透性显著升高了 24.8%, 施加外源脯氨酸后, 各处理细胞膜相对透性与 T₀ 相比均显著下降, 但 T₅ 和 T₁₀ 处理与对照差异不显著, 说明镉胁迫可导致小麦幼苗细胞膜透性增大, 而施用外源脯氨酸则缓解了镉胁迫对细胞膜的伤害。

2.5 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗重金属含量的影响

由表 5 可以看出, 镉胁迫下小麦幼苗的 Cd 含量显著升高, 为对照的 391.8 倍, 施加外源脯氨酸后, Cd 含量显著降低, 但仍显著大于对照, 为对照的 222.5~296.9 倍, 说明施加外源脯氨酸可以减少镉胁迫下小麦幼苗 Cd 累积, 缓解 Cd 胁迫作用。镉胁迫下小麦幼苗的 Cu 含量显著高于对照 22.3%, 施加外源脯氨酸后 Cu 含量显著低于 T₀ 处理, 但与对照差异不显著, 说明镉胁迫可以促进小麦幼苗对 Cu 的累积, 施加外源脯氨酸可以降低镉胁迫下小麦幼苗的 Cu 含量。镉胁迫下小麦幼苗的 Zn 含量显著降低, 为对照的 24.5%, 施加外源脯氨酸后, T₁ 处理 Zn 含量与 T₀ 处理相比无显著差异, T₅ 和 T₁₀ 处理 Zn 含量显著高于 T₀ 处理, 但仍显著低于对照, 分别为对照的 42.4% 和 52.4%, 说明镉胁迫可抑制小麦幼苗对 Zn 的吸收, 施加外源脯氨酸能够提高镉胁迫下小麦幼苗中 Zn 含量。

3 讨 论

镉可与植物生长过程中关键酶或蛋白活性中心的巯基结合, 取代金属硫蛋白反应中心的必需金属元素 Ca、Fe、Zn、Mg 等, 释放自由离子, 诱发氧化胁迫, 破坏叶绿素结构和功能活性, 致使叶片失绿或导致必需元素缺乏, 扰正常代谢, 使生长受到抑

制^[19~21]。脯氨酸是植物蛋白质的组分之一, 能够以游离状态广泛存在于植物体中, 在逆境下, 植物体内的脯氨酸的含量会显著增加^[22~23]。本研究中, 在 Hoagland 全营养液中添加 1.0 mmol · L⁻¹ CdCl₂ 可显著抑制小麦幼苗生长和叶片色素的合成, 而施加外源脯氨酸可显著提高镉胁迫下小麦幼苗的干质量, 增加根长和株高, 显著提高叶片光合色素含量, 使小麦幼苗的各形态指标和叶片色素含量恢复到对照水平。其原因可能是脯氨酸可以与自由金属离子结合, 进入体内的镉离子与脯氨酸形成了无毒的镉-脯氨酸复合物, 减少了重金属镉对一些酶活性中心的毒害以及光合中心金属离子的置换作用^[24]。许晔等^[25]研究外源脯氨酸对茶菱 (*Trapella sinensis*) 抗镉胁迫时也得出了相同的结论。

植物本身具有一定的逆境适应能力, 逆境条件可以诱导植物细胞合成较多的脯氨酸、抗坏血酸、可溶性糖和蛋白质等渗透调节物质^[11], 使细胞质浓度增大, 提高吸水保水能力以维持植物细胞体内的水分平衡, 从而进行正常的生理活动^[26]。本研究中, 镉胁迫可诱导小麦幼苗蛋白质、抗坏血酸和内源脯氨酸含量升高, 叶面喷施外源脯氨酸后, 小麦幼苗内源脯氨酸含量大幅提高, 并诱导机体合成了大量蛋白质和抗坏血酸等渗透调节物质, 这些渗透调节物质可降低细胞水势, 还可以与镉结合形成复合物, 进一步降低镉的毒性^[27]。

有研究表明, 镉可以诱导植物活性氧自由基的积累, 产生膜脂的过氧化作用, 引起抗氧化酶(SOD、POD、CAT 等)活性升高、脂质过氧化的终产物 MDA 含量上升^[21]。但是, 王宏镔等^[23]对镉处理下不同小麦品种解毒机制的研究表明, 由于 SOD 对镉敏感, 易失活, 其解毒作用没有 POD 大, 这与本文中镉胁迫刺激了小麦幼苗中 POD 活性显著提高, 而 SOD 活性略微下降, MDA 含量和细胞膜相对透性显著升高的研究结果一致。依靠植株自身的抗逆能力不能有效缓解镉胁迫作用, 要恢复到正常水平, 必须合成更多的抗氧化酶。外源脯氨酸被植株吸收后可直接补充自身的内源脯氨酸, 脯氨酸能够直接清除细胞内活性氧, 以缓解重金属引发的氧化胁迫, 使植物细胞通过抗氧化酶和小分子代谢物构成的精密网络来缓解氧化胁迫^[28]。本研究中, 施加不同浓度的脯氨酸均可显著提高小麦幼苗中 SOD 活性, 其原因可能是镉离子与脯氨酸形成了无毒的镉-脯氨酸复合物, 减轻了镉对 SOD 活性的毒害; 而 POD 活性下降则可能是内源游离脯氨酸含量提高后代替部分 POD

直接参与了清除细胞内活性氧的过程。

铜和锌都是植物生长所必需的微量元素,但吸收积累过多会造成重金属毒害。本研究中,镉胁迫促进了小麦幼苗对铜的吸收,但抑制了对锌的吸收,而施加外源脯氨酸可以减少对铜的吸收而增加对锌的吸收。铜在植物的新陈代谢过程中起着重要作用,是多酚氧化酶、细胞色素氧化酶和抗坏血酸氧化酶等多种酶的组成成分,参与植物的光合作用、呼吸作用等许多过程^[29]。镉胁迫对小麦幼苗造成了伤害,可以通过吸收铜元素来增加植物体内一些抗氧化酶的含量,从而提高植物的抗逆性。脯氨酸可参与活性氧的清除,施加外源脯氨酸会降低镉胁迫下植株对铜的吸收。锌和镉具有相同的核外电子排布,化学性质相似,镉、锌在根表面有类似的吸收位点,它们之间易发生拮抗作用,即存在竞争性吸收^[10],根中 Cd²⁺浓度增加,占据了大量吸收位点,从而影响了锌的吸收,而且 Cd²⁺浓度越高所占据的位点越多^[8],导致对锌的吸收就越少,根中锌含量就越低。有研究发现,缺锌条件下,植物极易吸收和累积土壤中的镉,而在土壤中,特别是缺锌土壤中施加锌,则会明显降低植物对镉的吸收和积累^[30],也就是说,植物对镉和锌的吸收存在负相关性,本研究结果验证了这一点。研究外源脯氨酸对镉胁迫下小麦镉、铜、锌元素吸收的影响,对探讨镉胁迫下外源脯氨酸的解毒机制以及对其他元素吸收的影响具有重要意义,关于镉胁迫下施加外源脯氨酸如何影响其他元素的吸收还需要进一步研究。

综上所述,施加外源脯氨酸缓解了镉胁迫对小麦幼苗生长发育的抑制,保护了叶片中光合色素,增加了可溶性蛋白、抗坏血酸和内源脯氨酸含量,提高了SOD活性,降低了POD活性、MDA含量和细胞膜透性,也抑制了镉胁迫下小麦幼苗中镉积累以及对铜的吸收,促进了对锌的吸收,缓解了镉胁迫对小麦幼苗的毒害作用。

参考文献

- [1] Liu J-G (刘金光), Zhang Y-X (张玉秀), Shi P-L (史沛丽), et al. Effect of cadmium on seed germination and antioxidative enzymes activities in cotyledon of *Solanum nigrum* L. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2012, 31(5): 880–884 (in Chinese)
- [2] Liu J (刘俊), Liao B-H (廖柏寒), Zhou H (周航), et al. Main characteristics of physiological-ecological dynamics of soybean during the growth cycle under Cd stress. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, 30(2): 333–340 (in Chinese)
- [3] Shah K, Kumar RG, Verma S. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. *Plant Science*, 2001, 161: 1135–1144
- [4] Xie H-L (谢惠玲), Chen A-P (陈爱萍), Zhang F-Y (张凤英), et al. Physiological response of *Perilla frutescens* (L.) Britt. to cadmium. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2011, 19(3): 672–675 (in Chinese)
- [5] Lagriffoul A, Mocquot B, Mench M, et al. Cadmium toxicity effects on growth, mineral and chlorophyll contents, and activities of stress related enzymes in young maize plants (*Zea mays* L.). *Plant and Soil*, 1998, 200: 241–250
- [6] Ranieri A, Castagna A, Sciebla F, et al. Oxidative stress and phytochelatin characterisation in bread wheat exposed to cadmium excess. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, 43: 45–54
- [7] Wang S-Z (王淑智), Li L (李利), Zhang D-Y (张道勇), et al. Effects of NaCl and Cd on photosystem II (PS II) activity of *Chlorella pyrenoidosa*. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2011, 17(6): 839–846 (in Chinese)
- [8] Liu S-R (刘书仁), Guo S-R (郭世荣), Sun J (孙锦), et al. Effects of proline on reactive oxygen metabolism and content of osmotic adjustment substances of cucumber under high temperature stress. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 2010, 19(4): 127–131 (in Chinese)
- [9] Huang Y-X (黄运湘), Wang Z-K (王志坤), Yuan H (袁红), et al. Physiological responses of soybean (*Glycine max*) to cadmium stress and its tolerance mechanism. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2011, 30(8): 1514–1520 (in Chinese)
- [10] Hassan SA, Hayat S, Ali BA. 28-homobrassinolide protection garbanzo beans (*Cicer arietinum*) from cadmium toxic by stimulating antioxidants. *Environmental Pollution*, 2008, 151: 60–66
- [11] Delauey AJ, Verma DPS. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant Journal*, 1993, 4: 215–223
- [12] Han C (韩超), Shen H-Y (申海玉), Ye J (叶嘉), et al. Influence of exogenous ABA on wheat seedling damage under Cd stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica* (西北植物学报), 2012, 32(4): 745–750 (in Chinese)
- [13] Dinakar N, Nagaiyothi C, Suresh S, et al. Phytotoxicity of cadmium on protein, proline and antioxidant enzyme activities in growing *Arachis hypogaea* L. seedlings. *Journal of Environmental Science*, 2008, 20: 199–206
- [14] Zhang LP, Mehta SK, Liu ZP, et al. Copper-induced proline synthesis is associated with nitric oxide generation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 49: 411–419
- [15] Wen J-F (文锦芬), Yang S-L (杨双龙), Gong M

- (龚明). Biochemica pathways of Cd²⁺ stress-induced proline accumulation and inhibitory effect of exogenous proline on Cd²⁺-induced H₂O₂ production in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) suspension cells. *Plant Physiology Journal* (植物生理学报), 2011, **47**(4): 392–398 (in Chinese)
- [16] Xu D-Q (许大全). Several problems in measurement and application of chlorophyll content. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2009, **45**(9): 896–898 (in Chinese)
- [17] Gao J-F (高俊凤). Technology of Plant Physiology. Xi'an: World Publishing Company, 2000 (in Chinese)
- [18] Peng X-Y (彭向永), Chang B (常宝), Xu S-R (徐术人), et al. Effects of glutathione on alleviation of copper toxicity and its correlation with accumulation of nitrogen, sulfur and phosphorus in wheat seedlings. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2012, **31**(5): 867–873 (in Chinese)
- [19] Zhang Y-K (张义凯), Cui X-M (崔秀敏), Yang S-X (杨守祥), et al. Effects of exogenous nitric oxide on active oxygen metabolism and photosynthetic characteristics of tomato seedlings under cadmium stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(6): 1432–1438 (in Chinese)
- [20] Dinakar N, Nagajyothi PC, Suresh S, et al. Cadmium induced changes on proline, antioxidant enzymes, nitrate and nitrite reductases in *Arachis hypogaea* L. *Journal of Environmental Biology*, 2009, **30**: 289–294
- [21] Ali MB, Vijayee P, Tripathi RD, et al. Phytoremediation of lead, nickel, and copper by *Salix acmophylla* Boiss; Role of antioxidant enzymes and antioxidant substances. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2003, **70**: 462–469
- [22] Luo L-X (罗立新), Sun T-H (孙铁珩), Jin Y-H (靳月华). Accumulation of superoxide radical in wheat leaves under cadmium stress. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 1998, **18**(5): 495–498 (in Chinese)
- [23] Wang H-B (王宏镔), Wang H-X (王焕校), Wen C-H (文传浩), et al. Some detoxication mechanisms of different wheat varieties under cadmium treatment. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 2002, **22**(4): 524–528 (in Chinese)
- [24] Sharma SS, Schat H, Voojits R. *In vitro* alleviation of heavy metal-induced enzyme inhibition by proline. *Phytochemistry*, 1998, **49**: 1531–1535
- [25] Xu Y (许晔), Shi G-X (施国新), Xu Q-S (徐勤松), et al. Effects of exogenous Pro resistance of *Trapella sinensis* Olive to Cd²⁺ stress. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 2007, **27**(2): 169–174 (in Chinese)
- [26] Nikolopoulos D, Manetas Y. Compatible solutes and *in vitro* stability of *Salsola soda* enzymes: Proline incompatibility. *Phytochemistry*, 1991, **30**: 411–413
- [27] Sandalio LM, Dalurzo HC, Gomez M, et al. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants. *Journal of Experimental Botany*, 2001, **52**: 2115–2126
- [28] Zeng X-C (曾秀存), Xu Y-Z (许耀照), Zhang F-Q (张芬琴). Different of cadmium absorption and physiological responses to cadmium stress in two different *Solanum nigrum*. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2012, **31**(5): 885–890 (in Chinese)
- [29] Tang X-D (唐雪东), Liu X-J (刘晓嘉), Dou S (窦森), et al. Responses of three species of fruit under cadmium stress. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2009, **37**(9): 28–30 (in Chinese)
- [30] Cui X-M (崔秀敏), Wu X-B (吴小宾), Li X-Y (李晓云), et al. Responses of growth, functional enzyme activity in biomembrane of tomato seedlings to excessive copper, cadmium and the alleviating effect of exogenous nitric oxide. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2011, **17**(2): 349–357 (in Chinese)

作者简介 宋敏,女,1976年生,博士研究生,讲师。主要从事植物生理生化研究。E-mail: sxsm2001@yahoo.com.cn

责任编辑 孙菊