

不同草本植物对铜镍复合胁迫的生理耐受性

李景峰¹, 郭全恩², 梁鹏飞¹, 何海鹏¹, 南丽丽¹

(1. 甘肃农业大学草业学院/草业生态系统教育部重点实验室 甘肃 兰州 730070;

2. 甘肃省农业科学院土壤肥料与节水农业研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要:为探究草本植物在铜镍复合胁迫下的生理生长响应及其耐受性,以4种甘肃主栽的草本植物(黑麦草、早熟禾、清水苜蓿和鹰嘴紫云英)为研究对象,采用盆栽试验,通过设置不同铜镍复合胁迫浓度(0、100、200、400、800、1 600 mg·kg⁻¹),测定植物的生长和生理生化指标,并利用线性逐步回归和隶属函数分析法综合评价4种草本植物在铜镍复合胁迫下的耐受性。结果表明:铜镍复合胁迫下,4种植物的株高、地上和地下生物量、叶绿素a、叶绿素b及叶绿体色素含量、叶片相对含水量和根系活力显著降低($P<0.05$),与CK相比,分别下降86.83%~90.54%、49.40%~61.50%和44.44%~82.25%、24.47%~44.26%、45.91%~70.22%、25.04%~36.59%、17.59%~20.98%和14.71%~69.32%;根冠比、可溶性糖和可溶性蛋白含量、SOD、POD和CAT活性先升高后降低,其峰值较CK分别上升1.42%~35.88%、264.91%~743.65%和65.93%~327.81%、23.23%~86.38%、131.62%~176.93%和72.42%~85.87%;丙二醛、游离脯氨酸以及类胡萝卜素含量显著升高($P<0.05$),分别上升40.62%~62.90%、235.34%~1060.04%和576.17%~1282.58%;根、茎、叶中Cu²⁺和Ni²⁺含量增加,不同器官的Cu²⁺和Ni²⁺含量不同。回归分析筛选出地下生物量、可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、Cu²⁺含量及SOD活性作为筛选耐铜镍植物的关键指标。隶属函数综合评价得出4种草本植物的耐铜镍能力为:紫花苜蓿(0.565)>鹰嘴紫云英(0.538)>早熟禾(0.449)>黑麦草(0.448),可作为耐铜镍植物筛选及土壤生物修复应用的参考依据。

关键词:草本植物;铜镍复合胁迫;生理耐受性;鉴定指标

中图分类号:S54;Q945.78 **文献标志码:**A

Physiological tolerance of different herbaceous plants to copper-nickel combined stress

LI Jingfeng¹, GUO Quanen², LIANG Pengfei¹, HE Haipeng¹, NAN Lili¹

(1. College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Ministry of Education, Lanzhou, Gansu 730070, China; 2. Soil Fertilizer and Water-Saving Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: To explore the physiological growth response and tolerance of herbaceous plants under copper-nickel combined stress, four main herbs of *Lolium perenne* 'Cutter', *Poa pratensis* 'Midnight', *Medicago sativa* 'Qingshui' and *Astragalus sinicus* 'Lutana' in Gansu Province were planted and their biomass and physiological biochemical indexes were determined by setting different copper-nickel compound stress concentrations of 0, 100, 200, 400, 800 and 1 600 mg·kg⁻¹. Linear stepwise regression and membership function analysis were used to comprehensively evaluate the tolerance of four herbs under copper-nickel combined stress. The results showed that the plant height, aboveground and underground biomass, chlorophyll a, chlorophyll b, total pigment content of chloroplasts, relative water content and root activity of the four plants were significantly reduced by copper-nickel compound stress ($P<0.05$). Compared with CK, the decrease ranges were 86.83%~90.54%, 49.40%~61.50%, 44.44%~82.25%, 24.47%~44.26%, 45.91%~70.22%, 25.04%~36.59%, 17.59%~20.98% and 14.71%~

收稿日期:2022-04-01

修回日期:2022-07-11

基金项目:甘肃省科技计划项目(22YF7NA112);国家自然科学基金(32160327);财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系(CARS-34)

作者简介:李景峰(1996-),男,甘肃白银人,硕士研究生,研究方向为牧草栽培。E-mail:2592820745@qq.com

通信作者:南丽丽(1979-),女,甘肃天水人,博士生导师,主要从事牧草栽培与育种研究。E-mail:nanll@gsau.edu.cn

69.32%, respectively. The root-crown ratio, soluble sugar and soluble protein content, SOD, POD and CAT activities increased first and then decreased, and the peak increase range was 1.42% ~ 35.88%, 264.91% ~ 743.65%, 65.93% ~ 327.81%, 23.23% ~ 86.38%, 131.62% ~ 176.93% and 72.42% ~ 85.87%, respectively. The contents of malondialdehyde, free proline and carotenoids increased significantly ($P < 0.05$) ranged from 40.62% ~ 62.90%, 235.34% ~ 1060.04%, 576.17% ~ 1282.58%, respectively. The content of Cu^{2+} and Ni^{2+} in roots, stems and leaves increased, and the contents of Cu^{2+} and Ni^{2+} in different organs were different. Regression analysis screened subsurface biomass, soluble sugars, soluble proteins, proline, Cu^{2+} content and SOD activity as key indicators for selecting copper-nickel-resistant plants. The copper-nickel tolerance of four herbaceous plants was obtained by the comprehensive evaluation of the membership function: *Medicago sativa* (0.565) > *Astragalus sinicus* (0.538) > *Poa pratensis* (0.449) > *Lolium perenne* (0.448). This study can be used as a reference for the screening of copper-nickel resistant plants and soil bioremediation applications.

Keywords: herbaceous plant; copper-nickel combined stress; physiological tolerance; identification metrics

随着人类经济社会的迅速发展, 矿山开采、化肥农药施用、生活垃圾和交通运输等过程中产生的大量重金属元素被排放到土壤、水体中, 导致土壤、生物和水资源受到不同程度的重金属污染, 造成土壤地力下降、农作物被污染, 生态环境遭到破坏^[1-2]。铜(Cu)和镍(Ni)是工农业生产中较为常见的 2 种重金属元素, 可被植物吸收积累在可食用部位, 并通过食物链的传递进入人及牲畜体内, 危害人类健康^[3]。因此, 探索出科学、高效、合理的重金属修复措施有利于人类健康和环境的可持续发展, 而植物修复以其环保、高效、成本低等优势, 被广泛用于重金属污染土壤的修复^[4]。近年来, 我国在 Cu、Ni 耐性及超累积植物研究方面取得了一定的进展^[5-6], 但实际生产中需要修复的土壤多是 2 种或 2 种以上重金属复合污染, 复合污染的毒害作用比单一元素的污染复杂很多^[7], 大大增加了重金属污染土壤的植物修复难度。因此, 筛选耐复合铜镍胁迫植物及与耐复合铜镍性能相关的指标已迫在眉睫。

Cu、Ni 对植物产生的毒害首先会引起植物生理指标变化, 其可能与蛋白质结合, 抑制酶活性, 也可能通过破坏质膜的通透性阻碍植物的正常代谢, 引起植物萎黄、根畸形和生长迟缓^[6,8-9]。大量研究发现 Cu、Ni 胁迫对植物光合作用、渗透调节物质、酶活性以及根系生长会产生影响, 李芹梅等^[10]针对 Cu^{2+} 对滇水金凤 (*Impatiens uliginosa*) 花色变化生理研究结果显示, 随着 Cu^{2+} 含量增加, 植物花瓣可溶性糖和可溶性蛋白含量下降, 而类胡萝卜素和脯氨酸含量变化不明显; 刘丽杰等^[11]研究表明, 铜镍复合胁迫造成车前草 (*Plantago asiatica*) 株高和生物量显著降低, 叶绿素含量先升后降, MDA 含量、POD、SOD 活性和 CAT 活性显著升高; 朱成豪等^[12]

通过研究铜、锌、镉复合胁迫对麻疯树 (*Jatropha curcas*) 幼苗生长的影响发现, 麻疯树幼苗可溶性糖含量和根系活力随复合胁迫浓度增加呈先升后降趋势。由此可见, 重金属胁迫对植物生理指标影响较为明显, 筛选与耐铜镍复合胁迫密切相关的生理指标较为重要, 可为后期筛选更多的耐铜镍复合胁迫植物提供捷径。前人已研究发现了一些耐铜或耐镍植物, 但这些植物大多生物量小, 修复土壤所需时间较长, 修复效率较低^[13]。因此本研究选用生物量大(清水苜蓿和鹰嘴紫云英)和可以多次刈割(黑麦草和早熟禾)的草本植物进行铜镍复合污染修复试验, 以筛选出对铜镍复合胁迫耐受性较好的植物及其耐铜镍指标, 为土壤重金属污染修复及寻找耐重金属污染植物提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为苗期筛选的耐铜镍植物^[14] ‘卡特’ 多年生黑麦草 (*Lolium perenne* ‘Cutter’), ‘午夜草地’ 早熟禾 (*Poa pratensis* ‘Midnight’), ‘清水’ 紫花苜蓿 (*Medicago sativa* ‘Qingshui’), ‘卢塔纳’ 鹰嘴紫云英 (*Astragalus sinicus* ‘Lutana’), 种子由甘肃农业大学草业学院提供; 供试土壤取自甘肃省金昌市金川矿区农田土壤 (Ni、Cu 背景值含量分别为 $258.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $261.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$), 采集土样经自然风干后去除杂物、研磨、过 100 目筛, 待用。

1.2 试验设计

试验在甘肃省农业科学院温室进行, 将 22.5 kg 过筛土壤装入口径、底径、高为 34.5 、 23.0 、 44.5 cm 的花盆中, 于 2021 年 4 月 23 日播种经 $10\% \text{ H}_2\text{O}_2$ 溶液消毒后的供试植物种子, 其中早熟禾和黑麦草播量为 $40 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 播深 $2 \sim 3 \text{ cm}$; 鹰嘴紫云英和紫花

苜蓿播量为 $20 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 播深 $1 \sim 2 \text{ cm}$ 。出苗后间苗, 每盆保留生长一致、分布均匀的幼苗 30 株, 待生长至开花初期 (10% 开花), 设置 6 个铜镍复合胁迫浓度梯度, 各复合胁迫中铜和镍浓度均为 0 (CK)、100、200、400、800、1 600 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 用 $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 和 $\text{NiCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 转化成质量, 配成 1 L 溶液, 每盆每 5 d 浇铜镍复合液 500 mL, 待生长 20 d 后采样测定其相关生理指标, 每个处理重复 4 次。

1.3 测定指标及方法

株高差: 处理前后定株, 用卷尺测 10 个植株株高取平均值, 株高差 = 处理后株高 - 处理前株高。

地上、地下生物量及根冠比: 每盆取 10 个植株, 地上、地下部位分离后烘干, 分别称重, 即为地上和地下生物量; 根冠比 = 地下生物量 / 地上生物量。

生理指标参考邹琦^[15]的方法进行, 其中可溶性糖 (Soluble sugar) 含量采取蒽酮比色法测定, 可溶性蛋白 (Soluble protein) 含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定, 丙二醛 (Malondialdehyde, MDA) 含量采用硫代巴比妥酸法测定, 脯氨酸 (Proline) 含量采用酸性茚三酮比色法测定, 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) 活性采用氮蓝四唑 (NBT) 光化还原法测定, 过氧化氢酶 (Catalase, CAT) 活性采用高锰酸钾滴定法测定, 根系活力 (Root activity) 采用氯化三苯基四氮唑 (TTC) 法测定, 叶片相对含水量 (Relative water content) 采用饱和称重法测定, 叶绿素 a (Chlorophyll a, Chl a)、叶绿素 b (Chlorophyll b, Chl b)、类胡萝卜素 (Carotenoid)、叶绿体色素 (Chloroplast pigment, Chl) 含量采用分光光度法测定; 植物叶、茎、根中的铜 (Cu^{2+})、镍 (Ni^{2+}) 含量采用灰化消解处理及原子吸收分光光度计法^[16]测定。

1.4 数据统计分析

采用 Excel 2010 进行图表制作, 利用 SPSS 20.0 进行方差、回归分析。各指标耐铜镍系数 = 铜镍胁迫下的测定值 / CK 测定值^[17]。采用隶属函数对供试植物进行耐铜镍综合评价, 其中与铜镍胁迫正相关的指标采用公式 $F_{ij} = (X_{ij} - X_{j\min}) / (X_{j\max} - X_{j\min})$ 计算, 与铜镍胁迫负相关的指标采用公式 $F_{ij} = 1 - (X_{ij} - X_{j\min}) / (X_{j\max} - X_{j\min})$ 计算, 式中, F_{ij} 为 i 品种的 j 性状测定的具体隶属值; X_{ij} 为 i 品种 j 性状测定值; $X_{j\min}$ 为 j 性状中测定的最小值; $X_{j\max}$ 为 j 性状中测定的最大值。

权重采用客观赋权法进行计算: 正相关指标计算公式为 $I_j = C_j / S_j$, 负相关指标计算公式为 $I_j = S_j /$

C_j , 式中, I_j 是一个无量纲数, 反映该评价指标 CK 与铜镍处理下测定值之比; C_j 为第 j 个指标的 CK 测定值; S_j 为第 j 个指标在胁迫处理下的测定值。最后通过归一化, 计算出每个评价指标的权重 $W_j = I_j / \sum I_j$, 综合评价价值 $D = \sum (F_{ij} \times W_j)$ ^[18]。

2 结果与分析

2.1 铜镍胁迫对供试植物生长的影响

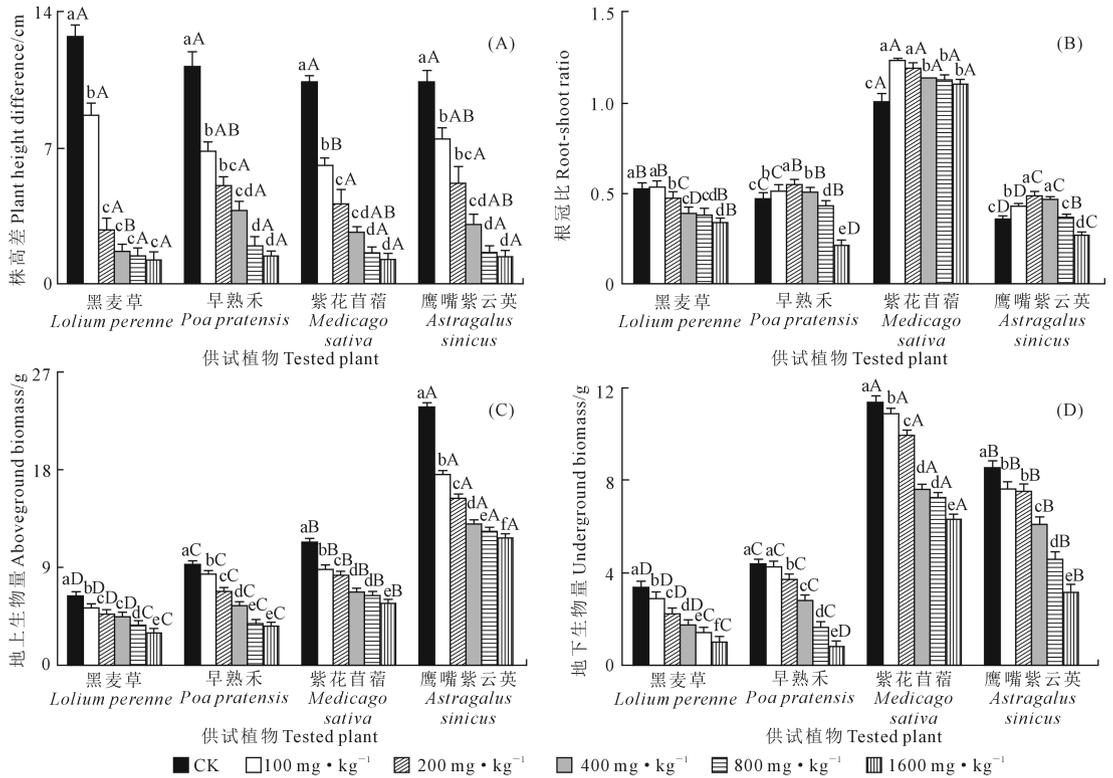
由图 1A 可知, 供试植物株高差均为正值, 表明株高在铜镍胁迫后较胁迫前均有所增加, 但株高差随铜镍胁迫程度加剧呈降低趋势, 表明铜镍胁迫浓度越大, 株高受抑制作用越明显。当铜镍浓度为 $1\ 600 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 相比 CK, 株高降幅以黑麦草最大 (90.54%), 早熟禾最小 (86.83%)。

铜镍胁迫下, 供试植物地上和地下生物量均随铜镍浓度增加呈减小趋势, 在浓度为 $1\ 600 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 相比 CK, 黑麦草、早熟禾、紫花苜蓿和鹰嘴紫云英的地上和地下生物量分别降低 53.60% 和 69.90%、61.50% 和 82.25%、49.40% 和 44.44%、50.67% 和 62.94%, 所有胁迫浓度下, 鹰嘴紫云英的地上生物量和紫花苜蓿的地下生物量显著 ($P < 0.05$) 高于同一胁迫浓度下的其他植物 (图 1C、1D)。

由图 1B 可知, 铜镍胁迫下, 除紫花苜蓿根冠比高于 CK 外, 其余植物的根冠比呈先增后降趋势, 其中黑麦草和紫花苜蓿的根冠比在铜镍浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达到最大, 早熟禾和鹰嘴紫云英的根冠比在铜镍浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达到峰值, 且紫花苜蓿的根冠比在铜镍胁迫下均大于 1, 其余植物的根冠比则均小于 1。

2.2 铜镍胁迫对供试植物叶绿素含量的影响

图 2 显示, 随着铜镍复合胁迫浓度增加, 4 种植物的叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和叶绿体色素 (Chl) 含量均降低, 类胡萝卜素含量均逐渐增加, 其中早熟禾的 Chl 含量呈波动降低趋势。与相应 CK 相比, 黑麦草、早熟禾、紫花苜蓿的 Chl a 含量, 黑麦草、早熟禾、鹰嘴紫云英的 Chl b 含量以及 4 种植物的 Chl 含量均在胁迫浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著降低 ($P < 0.05$), 鹰嘴紫云英的 Chl a 含量及紫花苜蓿的 Chl b 含量均在胁迫浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著降低 ($P < 0.05$); 黑麦草、早熟禾、鹰嘴紫云英的类胡萝卜素含量在胁迫浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著增加 ($P < 0.05$), 紫花苜蓿在胁迫浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著增加 ($P < 0.05$)。当胁迫浓度 $\leq 200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 鹰嘴紫云英的 Chl a 含量显著高于其他植物 ($P < 0.05$); 所有胁迫浓度下,



注:不同小写字母表示同一植物不同胁迫浓度之间差异显著 ($P < 0.05$); 不同大写字母表示同一浓度下不同植物间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different small letters indicate significant difference of the same plant in the different concentration at 0.05 level. Different capital letters indicate significant difference of different plants in the same concentration at 0.05 level. The same below.

图 1 铜镍胁迫对供试植物生长的影响

Fig.1 Effects of copper-nickel stress on grass growth of tested plants

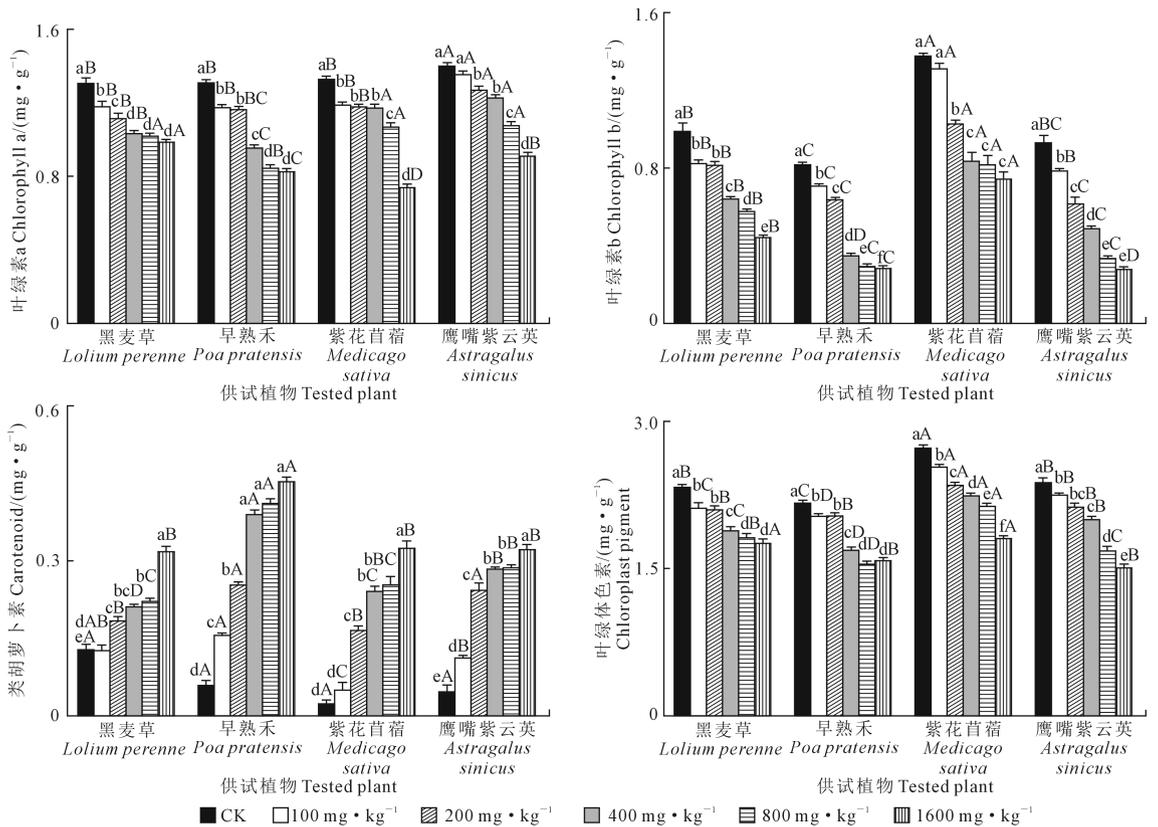


图 2 铜镍胁迫对供试植物叶绿素含量的影响

Fig.2 Effects of copper-nickel stress on chlorophyll content of tested plants

紫花苜蓿的 Chl b 含量显著高于其他植物 ($P < 0.05$); 当胁迫浓度 $\leq 800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 紫花苜蓿的 Chl 含量显著高于其他植物 ($P < 0.05$); 当胁迫浓度 $\geq 400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 早熟禾的类胡萝卜素含量显著高于其他植物 ($P < 0.05$)。当胁迫浓度为 $1\ 600 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 与 CK 相比, Chl a、Chl b 和 Chl 含量分别以紫花苜蓿 (44.26%)、鹰嘴紫云英 (70.22% 和 36.59%) 降幅最大, 以黑麦草 (24.47%)、紫花苜蓿 (45.91%) 和黑麦草 (25.04%) 降幅最小; 类胡萝卜素含量以紫花苜蓿增加最多, 是 CK 的 13.83 倍, 黑麦草增加最少, 是 CK 的 6.76 倍。

2.3 铜镍胁迫对供试植物叶片相对含水量和根系活力的影响

由图 3 可知, 4 种植物叶片相对含水量和根系活力均随铜镍复合胁迫浓度的升高而降低。与相应 CK 相比, 黑麦草的叶片相对含水量在所有胁迫浓度下均显著降低 ($P < 0.05$), 而其余植物在胁迫浓度为 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时才开始显著下降 ($P < 0.05$)。不同植物根系活力均在胁迫浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始较 CK 显著降低 ($P < 0.05$); 且在不同胁迫浓度下, 早熟禾的根系活力均高于其他植物。当胁迫浓度为 $1\ 600 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 与 CK 相比, 叶片含水量降幅为紫花苜蓿最大 (20.98%), 黑麦草最小 (17.59%); 根系活力降幅则为鹰嘴紫云英最大 (69.32%), 黑麦草最小 (14.71%)。

2.4 铜镍胁迫对供试植物渗透调节物质及 MDA 含量的影响

图 4 显示, 随铜镍胁迫浓度的升高, 供试植物的可溶性糖和可溶性蛋白含量呈先逐渐增大后减小的趋势。与相应 CK 相比, 黑麦草和早熟禾的可溶性糖含量在胁迫浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著增加 ($P < 0.05$), 紫花苜蓿和鹰嘴紫云英的可溶性糖含

量在胁迫浓度为 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时显著升高 ($P < 0.05$); 4 种植物在胁迫浓度为 $800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时可溶性糖含量均显著升高至最大值 ($P < 0.05$), 黑麦草较 CK 增加最多 (8.44 倍), 紫花苜蓿增加最少 (3.65 倍) (图 4A)。与相应 CK 相比, 黑麦草和鹰嘴紫云英的可溶性蛋白含量均在胁迫浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著增加 ($P < 0.05$), 早熟禾和紫花苜蓿则在胁迫浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著升高 ($P < 0.05$), 4 种植物均在胁迫浓度为 $800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达到峰值, 与 CK 相比, 早熟禾上升最多 (327.81%), 黑麦草上升最少 (65.93%) (图 4B)。

供试植物的脯氨酸和 MDA 含量均随铜镍胁迫浓度的升高持续上升, 且均在浓度为 $1\ 600 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时升至最高, 此浓度下与 CK 相比, 脯氨酸和 MDA 含量分别以早熟禾 (11.60 倍) 和黑麦草 (62.90%) 增加最多, 以紫花苜蓿 (3.35 倍和 40.62%) 增加最少。与相应 CK 相比, 黑麦草和鹰嘴紫云英的脯氨酸含量在胁迫浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著增加 ($P < 0.05$), 早熟禾和紫花苜蓿则在胁迫浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时即开始显著上升 ($P < 0.05$); 相同胁迫浓度下, 紫花苜蓿的脯氨酸含量均显著高于其他植物 ($P < 0.05$) (图 4C)。与 CK 相比, 4 种植物的 MDA 含量均在胁迫浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著升高 ($P < 0.05$); 所有胁迫浓度下, 紫花苜蓿的 MDA 含量均高于相同浓度处理的其他植物 (图 4D)。

2.5 铜镍胁迫对供试植物抗氧化酶活性的影响

由图 5 可知, 供试植物的 SOD、POD 和 CAT 活性均随铜镍胁迫浓度的增加呈先升后降趋势, 且均在胁迫浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时开始显著上升 ($P < 0.05$)。黑麦草的 SOD 活性在胁迫浓度为 $800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时最大, 早熟禾、紫花苜蓿、鹰嘴紫云英的 SOD 活性在胁

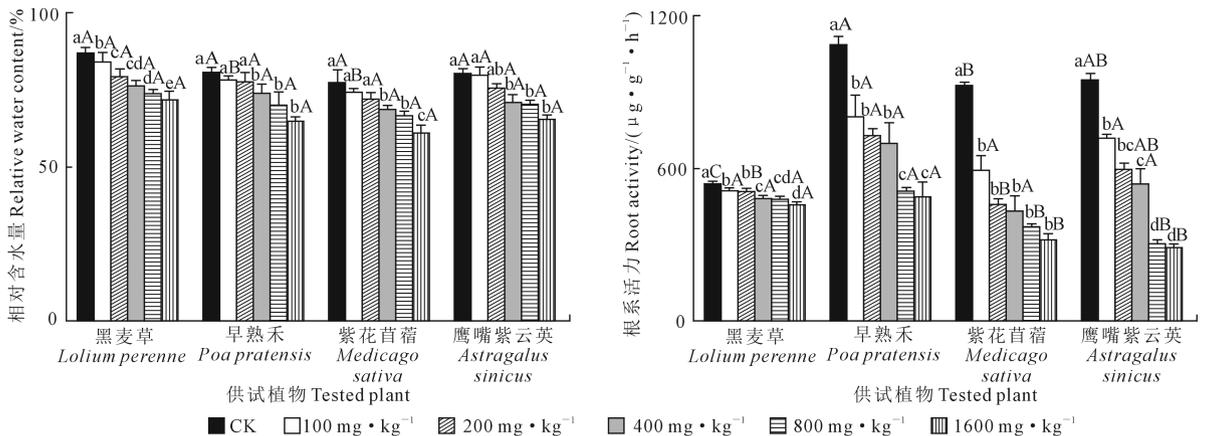


图3 铜镍胁迫对供试植物叶片相对含水量及根系活力的影响

Fig.3 Effects of copper-nickel stress on relative water content and root activity of tested plants

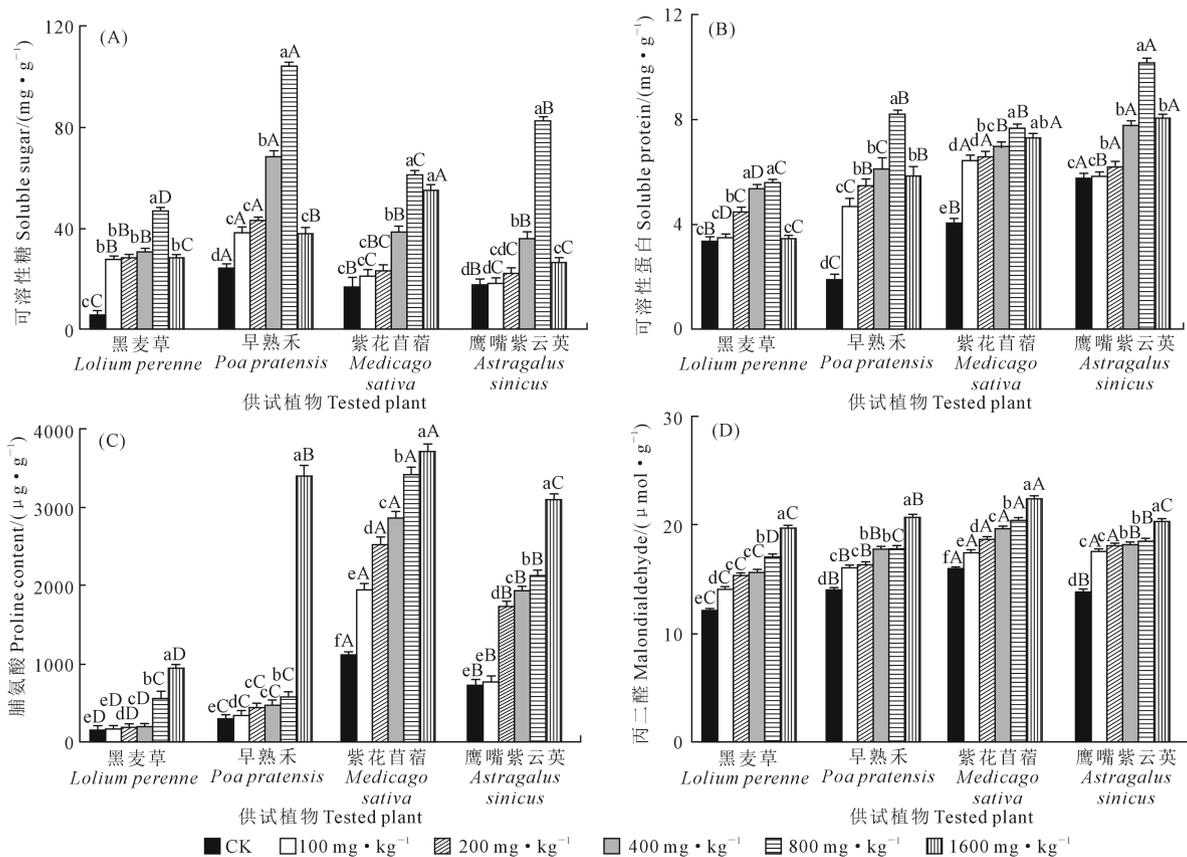


图 4 铜镍胁迫对供试植物渗透调节物质及 MDA 含量的影响

Fig.4 Effects of copper-nickel stress on osmoregulation substance and malondialdehyde contents of tested plants

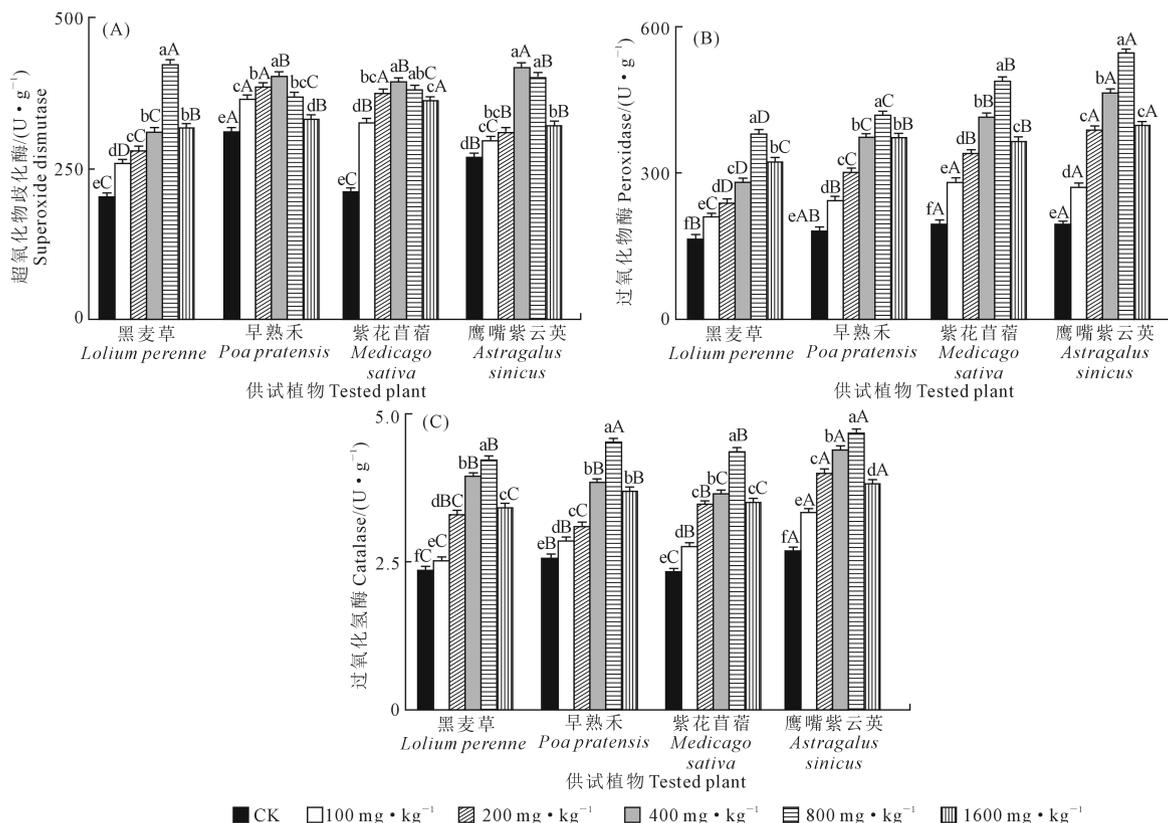


图 5 铜镍胁迫对供试植物抗氧化酶活性的影响

Fig.5 Effects of copper-nickel stress on antioxidant enzyme activity of tested plants

胁迫浓度为 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时升至最高;与 CK 相比,各植物 SOD 活性最大值增幅为黑麦草 (107.55%) 最大,早熟禾 (30.20%) 最小 (图 5A)。4 种植物的 POD 和 CAT 活性均在胁迫浓度为 $800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达到峰值,之后随胁迫浓度增加显著下降 ($P < 0.05$),其峰值与 CK 相比,POD 和 CAT 活性增幅分别以鹰嘴紫云英 (176.93%) 和紫花苜蓿 (85.87%) 最大,以黑麦草 (131.65%) 和鹰嘴紫云英 (72.42%) 最小 (图 5B、5C)。

2.6 各供试植物根、茎、叶中 Cu^{2+} 和 Ni^{2+} 分布规律

由图 6、图 7 可知,供试植物根、茎、叶中 Cu^{2+} 和 Ni^{2+} 含量均随着铜镍胁迫浓度的升高而升高。黑麦草和早熟禾植株体内的 Cu^{2+} 含量表现为根 > 茎 > 叶,紫花苜蓿体内的 Cu^{2+} 含量表现为叶 > 茎 > 根;当铜镍胁迫浓度 $\leq 100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,鹰嘴紫云英体内的 Cu^{2+} 含量根略大于茎,其他胁迫浓度下其体内的 Cu^{2+} 含量表现为叶 > 茎 > 根 (图 6)。各供试植物根、茎、叶中 Ni^{2+} 含量分布不同,其中黑麦草在 $< 800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 胁

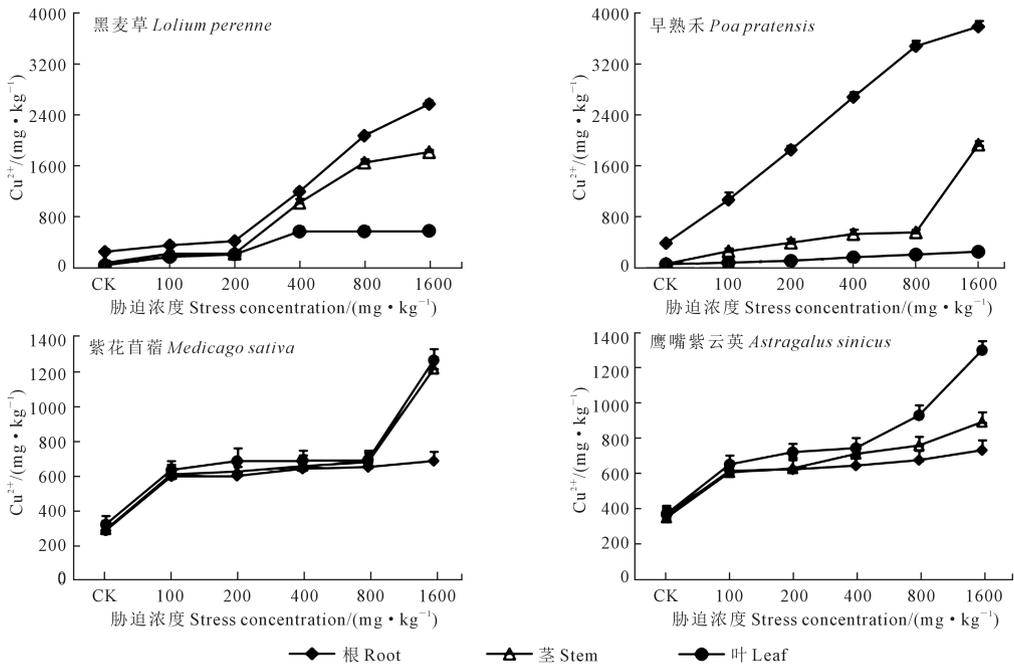


图 6 铜镍胁迫下各供试植物体内 Cu^{2+} 含量分布规律
Fig.6 Distribution of Cu^{2+} in plants under copper and nickel stress

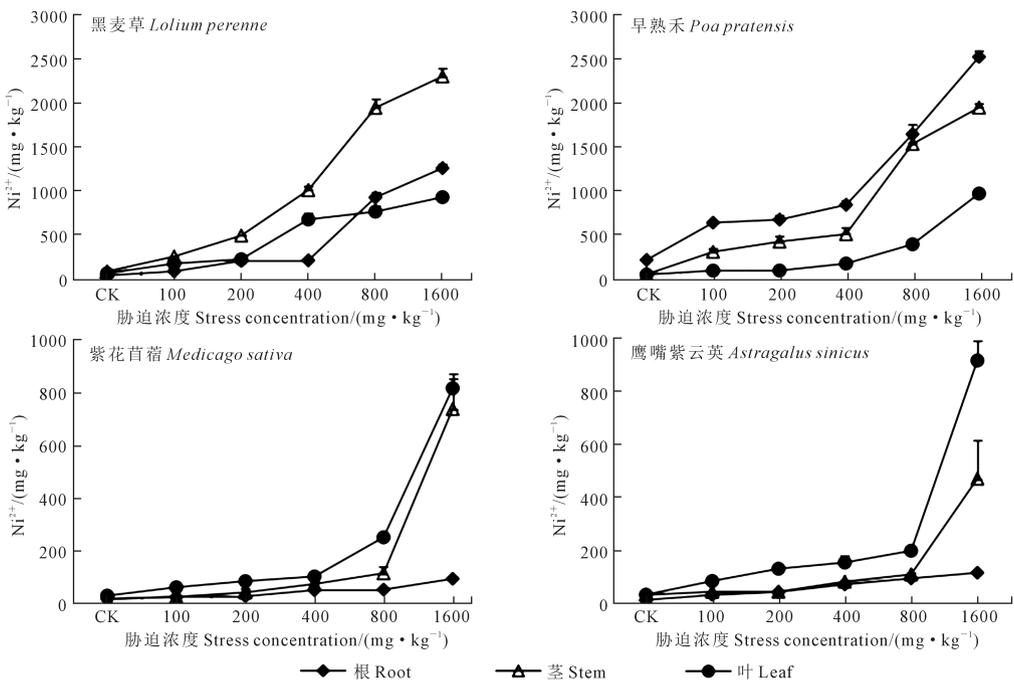


图 7 铜镍胁迫下各供试植物体内 Ni^{2+} 含量分布规律
Fig.7 Distribution of Ni^{2+} in plants under copper and nickel stress

迫下各器官 Ni^{2+} 含量表现为茎>叶>根,而在高浓度 ($\geq 800 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 胁迫下,各器官 Ni^{2+} 含量表现为茎>根>叶;早熟禾的各器官 Ni^{2+} 分布表现为根>茎>叶,紫花苜蓿和鹰嘴紫云英的各器官 Ni^{2+} 分布表现为叶>茎>根(图 7)。

2.7 供试植物耐铜镍性能评价及指标筛选

利用 19 项生理指标各胁迫浓度下的值进行隶属函数加权平均,对 4 种供试植物进行耐铜镍胁迫能力综合评价(表 1),其强弱表现为:紫花苜蓿(0.565)>鹰嘴紫云英(0.538)>早熟禾(0.449)>黑麦草(0.448)。

为分析各生理指标与植物耐铜镍性之间的关

系,探讨植物耐铜镍鉴定指标,需建立可靠的耐铜镍性评价模型。因此,对 19 个生理指标进行逐步线性回归分析,以各胁迫浓度下耐铜镍性评价值为因变量,各单项指标耐铜镍系数为自变量,进行耐铜镍指标预测,并建立最优回归方程^[19]: $Y = 0.225X_1 - 0.015X_2 - 0.015X_3 - 0.019X_4 + 0.078X_5 - 0.011X_6 + 0.355$ ($R^2 = 0.989$),其中, X_1 、 X_2 、 X_3 、 X_4 、 X_5 和 X_6 分别代表地下生物量、可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、SOD 和 Cu^{2+} 含量。可见,以上 6 个指标对 4 种供试植物耐铜镍性筛选具有指导作用,可作为其他耐铜镍植物筛选的关键指标。

表 1 铜镍胁迫下各指标隶属值及综合评价

Table 1 The index subordination value and comprehensive evaluation under copper-nickel stress of different plants

指标 Index	黑麦草 <i>Lolium perenne</i>		早熟禾 <i>Poa pratensis</i>		紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>		鹰嘴紫云英 <i>Astragalus sinicus</i>	
	F_{ij}	W_{ij}	F_{ij}	W_{ij}	F_{ij}	W_{ij}	F_{ij}	W_{ij}
	株高差 Plant height difference	0.308	0.131	0.332	0.096	0.273	0.127	0.316
叶片相对含水量 Relative water content	0.680	0.035	0.504	0.037	0.344	0.043	0.486	0.042
叶绿素 a Chlorophyll a	0.559	0.037	0.468	0.042	0.567	0.046	0.706	0.045
叶绿素 b Chlorophyll b	0.399	0.042	0.230	0.056	0.675	0.053	0.270	0.068
叶绿体色素 Chloroplast pigment	0.417	0.015	0.662	0.015	0.395	0.015	0.500	0.016
类胡萝卜素 Carotenoid	0.410	0.036	0.284	0.040	0.656	0.046	0.400	0.046
根系活力 Root activity	0.261	0.034	0.541	0.052	0.285	0.073	0.349	0.069
地上生物量 Above ground biomass	0.077	0.043	0.156	0.052	0.237	0.056	0.611	0.060
地下生物量 Underground biomass	0.125	0.050	0.203	0.059	0.767	0.050	0.518	0.054
根冠比 Root-shoot ratio	0.221	0.026	0.228	0.096	0.901	0.035	0.179	0.035
可溶性糖 Soluble sugar	0.229	0.013	0.479	0.022	0.309	0.026	0.288	0.029
可溶性蛋白 Soluble protein	0.290	0.028	0.419	0.018	0.557	0.027	0.653	0.034
脯氨酸 Proline	0.062	0.025	0.217	0.025	0.687	0.022	0.445	0.024
丙二醛 Malondialdehyde	0.657	0.039	0.514	0.041	0.323	0.046	0.452	0.049
超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase	0.436	0.025	0.718	0.031	0.631	0.027	0.606	0.033
过氧化物酶 Peroxidase	0.267	0.024	0.395	0.024	0.481	0.026	0.557	0.025
过氧化氢酶 Catalase	0.405	0.026	0.466	0.029	0.432	0.030	0.638	0.030
铜离子 Cu^{2+}	0.648	0.131	0.538	0.169	0.718	0.079	0.704	0.070
镍离子 Ni^{2+}	0.655	0.230	0.600	0.156	0.931	0.174	0.929	0.156
综合得分 Comprehensive score	0.448		0.449		0.565		0.538	
排名 Ranking	4		3		1		2	

3 讨论

重金属胁迫会阻碍植物的正常生长和生理生化反应,引起植株根系活力下降、株高和生物量降低、组织脱水、叶绿素减少、呼吸光合作用减弱、代谢紊乱等变化,这些变化均可导致植物体蛋白质性能和抗氧化系统酶功能的改变^[13]。

根系作为直接接触土壤的植物器官,会最先受到重金属胁迫毒害,造成根系主根长度变短、一级侧根和根毛数量减少、根系活力下降等,最终表现为地下生物量降低^[20],影响根系对土壤养分和水分的吸收,进而导致植物株高、叶片相对含水量、地上

生物量等降低^[13]。因此根系形态可作为植物受重金属胁迫的主要特征指标。赵娜等^[21]研究显示,玉米根系受镍胁迫后生长变缓、根须变短、根毛变少、根系发达程度降低,最终表现为地下鲜质量下降。本研究表明,铜镍胁迫下 4 种供试植物均表现为根系活力下降,地下生物量、株高、地上生物量、叶片相对含水量降低,根冠比也发生相应变化;此外,回归分析得出地下生物量对植物耐铜镍性能贡献较大。因此,地下生物量可作为评价植物耐铜镍性能强弱指标之一。

Cu 是植物叶绿体色素的重要组成成分,可参与植物光合电子的传递,同时也是叶绿素合成过程中

部分酶的催化剂,过量的 Cu 会抑制叶绿素合成和破坏光合器官,从而影响光合速率;而 Ni 可以延缓植物叶片衰老,使叶片保持较高的叶绿素水平^[22]。因此,Cu²⁺含量可表征植物受重金属污染时的光合特性^[13]。本研究显示,随着铜镍胁迫浓度的增加,4种植物叶片的叶绿素 a 和叶绿素 b 含量逐渐下降,类胡萝卜素含量逐渐增加,叶绿体色素含量均降低。究其原因可能是植物体内高浓度的 Cu 破坏了叶片组织中的叶绿体结构,使叶绿素合成受阻,从而导致叶绿素 a 和叶绿素 b 含量降低;叶黄素是一种类胡萝卜素,也是优异的抗氧化剂^[23],其在铜镍胁迫下会为阻止细胞氧化而不断增加,使类胡萝卜素含量上升,但这不足以抵抗细胞衰老和氧化,叶绿素的降解大于抗氧化色素的合成,进而导致叶绿体色素含量下降。因此,植物体内 Cu²⁺含量也可作为植物耐铜镍性能的评价指标。

重金属胁迫时,植物会通过积累渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸)维持细胞渗透压以减少伤害,其中可溶性糖可提高细胞保水和吸水能力,增加植物原生质的弹性;可溶性蛋白具有维持细胞渗透压、调节代谢和提高抗性的作用^[24]。张诗雯等^[25]研究显示,千屈菜(*Lythrum salicaria* Linnaeus)在重金属铜和铬胁迫下,可溶性糖和可溶性蛋白表现出一定的渗透调节抗性。本试验中,4种供试植物可溶性糖和可溶性蛋白含量均随铜镍浓度增加呈先升后降趋势,且均高于 CK,说明植物为保护自身不受伤害而积累了可溶性糖和可溶性蛋白;此外,紫花苜蓿和鹰嘴紫云英表现出更好的耐铜镍特性,其体内可溶性糖含量显著增加时的胁迫浓度高于早熟禾和黑麦草,其可溶性蛋白总含量高于早熟禾和黑麦草。脯氨酸含量增加可增强植物对逆境的抵御作用,4种植物的脯氨酸含量随铜镍胁迫浓度增加而增加,且在高浓度时显著增加,可能是可溶性糖和可溶性蛋白合成量减小所致,通过三者含量平衡消除重金属对细胞的氧化损伤或维持胞内外渗透势,表明脯氨酸有效抵御了铜镍胁迫对植物的伤害^[26]。结合线性回归分析结果可知,可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量可作为植物耐铜镍性能强弱的评价指标。

SOD 是维持植物细胞氧化还原稳定的关键酶,其催化细胞内强氧化离子发生歧化反应生成氧化性较弱的 H₂O₂,H₂O₂又在 POD 和 CAT 的作用下形成 H₂O,以减少氧化胁迫对植物的毒害作用,因此 SOD 起着抵御重金属胁迫的先导作用^[27]。赵会君等^[28]研究显示,Cu、Zn、Mn 胁迫处理显著增加了

SOD 同工酶条带数量和 SOD 活性,SOD 可作为植物耐受重金属污染的重要生理指标。本研究表明,4种供试植物的 SOD、POD 和 CAT 活性均随铜镍胁迫浓度增加呈先升后降趋势,其中 POD 和 CAT 活性峰值变化相同;而 SOD 活性峰值有所不同,表现为早熟禾、紫花苜蓿和鹰嘴紫云英 SOD 活性先于黑麦草达到峰值,说明 4 种植物的抗氧化系统产生适应性诱导反应的时间节点不同,有较好耐铜镍胁迫能力植物的 SOD 活性增加时间早于耐受能力差的植物^[29]。

土壤重金属污染的植物修复是指富累积植物将金属污染物吸收于自身体内,通过对其不断地刈割和集中处理,将重金属带出土壤的过程^[30]。重金属胁迫下,植物各器官对重金属元素的吸收能力有所不同,周婷等^[31]研究表明,芹菜对镍的富集能力表现为根系>地上部植株,李媛等^[32]研究表明,Cu 在小麦各器官中的质量分数表现为根须>麦叶>麦壳>籽粒>茎秆,Ni 表现为根须>麦叶>麦壳>茎秆>籽粒。本研究表明,Cu²⁺含量在黑麦草、早熟禾体内表现为根>茎>叶,在紫花苜蓿、鹰嘴紫云英体内表现为叶>茎>根;Ni²⁺含量在黑麦草、早熟禾体内分别表现为茎>叶>根、茎>根>叶,在紫花苜蓿、鹰嘴紫云英体内表现为叶>茎>根,可见紫花苜蓿、鹰嘴紫云英对铜镍具有较好的转移能力。

4 结 论

植物耐铜镍性与其形态特征和生理指标密切相关。回归分析表明,地下生物量、可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、超氧化物歧化酶和 Cu²⁺对 4 种供试植物耐铜镍性影响较大;隶属函数综合评价发现,4种植物的耐铜镍性强弱表现为:紫花苜蓿>鹰嘴紫云英>草地早熟禾>多年生黑麦草。本结果可为耐铜镍或超富集植物的筛选及铜镍污染土壤的生物修复提供材料并进行推广和应用。

参 考 文 献:

- [1] 陈展,吴育林,张刚.上海市某大型再开发场地土壤重金属污染特征、评价及来源分析[J].水土保持通报,2021,41(1):227-236.
CHEN Z, WU Y L, ZHANG G. Pollution characteristics, assessment, and source analysis of soil heavy metals in large-scale redevelopment site in Shanghai city[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2021, 41(1): 227-236.
- [2] 李婷,吴明辉,王越,等.人类扰动对重金属元素的生物地球化学过程的影响与修复研究进展[J].生态学报,2020,40(13):4679-4688.
LI T, WU M H, WANG Y, et al. Advances in research on the effects of human disturbance on biogeochemical processes of heavy metals and remediation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(13): 4679-4688.

- [3] 郑江平, 肖长峰, 李复煌. 重金属元素对动物和生态环境的影响研究[J]. 饲料研究, 2020, 43(8): 152-157.
ZHENG J P, XIAO C F, LI F H. Study on the effects of heavy metal elements on animals and ecological environment[J]. Feed Research, 2020, 43(8): 152-157.
- [4] 刘星, 刘晓文, 吴颖欣, 等. 农用地重金属污染植物提取修复技术研究进展[J]. 环境污染与防治, 2020, 42(4): 507-513.
LIU X, LIU X W, WU Y X, et al. Review on phytoextraction of heavy metals from contaminated agricultural land[J]. Environmental Pollution & Control, 2020, 42(4): 507-513.
- [5] 刘家华, 陈克诚, 程娟, 等. 铜胁迫下大藻对铜的吸收特征与生理响应[J]. 环境科学与技术, 2022, 45(8): 61-68.
LIU J H, CHEN K C, CHENG J, et al. Absorption characteristics and physiological responses of water lettuce under copper stress[J]. Environmental Science & Technology, 2022, 45(8): 61-68.
- [6] 张晓宇, 王椰, 张功领, 等. 镍胁迫对紫花苜蓿种子萌发及生长生理的影响[J]. 北方园艺, 2021, (17): 59-65.
ZHANG X Y, WANG Y, ZHANG G L, et al. Effects of nickel stress on seed germination and growth physiology of *Medicago sativa* L.[J]. Northern Horticulture, 2021, (17): 59-65.
- [7] 王娜. 土壤重金属铜污染现状分析[J]. 土壤科学, 2019, 7(3): 181-185.
WANG N. Status of heavy metalcopper pollution in soil[J]. Hans Journal of Soil Science, 2019, 7(3): 181-185.
- [8] DRAZKIEWICZ M, SKÓRZYŃSKA-POLIT E, KRUPA Z. Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana* [J]. BioMetals, 2004, 17(4): 379-387.
- [9] 张刚, 翁悦, 李德香, 等. 铜胁迫对黑麦草种子萌发及幼苗生理生态的影响[J]. 东北师大学报(自然科学版), 2019, 51(1): 119-124.
ZHANG G, WENG Y, LI D X, et al. Growth and physiology responses of *Perennial Ryegrass* to Cu²⁺ stress[J]. Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition), 2019, 51(1): 119-124.
- [10] 李芹梅, 李文祥, 曹孟会, 等. 铜离子对滇水金凤花色变化的生理生化研究[J]. 福建农业学报, 2021, 36(11): 1323-1329.
LI Q M, LI W X, CAO M H, et al. Physiological and biochemical correlations between color of *Impatiens uliginosa* flower and nutrient supply oncopper[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2021, 36(11): 1323-1329.
- [11] 刘丽杰, 刘凯, 孙玉婷, 等. 车前草对重金属铜和镍的积累及生理响应[J]. 甘肃农业大学学报, 2020, 55(5): 171-179.
LIU L J, LIU K, SUN Y T, et al. Accumulation copper and nickel (II) ions by *Herba plantaginis* and its physiological responses[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2020, 55(5): 171-179.
- [12] 朱成豪, 唐健民, 高丽梅, 等. 重金属铜、锌、镉复合胁迫对麻疯树幼苗生理生化的影响[J]. 广西植物, 2019, 39(6): 752-760.
ZHU C H, TANG J M, GAO L M, et al. Effects of combined stress of heavy metals Cu, Zn and Cd on physiology and biochemistry of *Jatropha curcas* seedlings[J]. Guihaia, 2019, 39(6): 752-760.
- [13] 王子诚, 陈梦霞, 杨毓贤, 等. 铜胁迫对植物生长发育影响与植物耐铜机制的研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(10): 1849-1863.
WANG Z C, CHEN M X, YANG Y X, et al. Effects of copper stress on plant growth and advances in the mechanisms of plant tolerance research[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2021, 27(10): 1849-1863.
- [14] 李景峰, 郭全恩, 魏少萍, 等. 铜镍复合胁迫下不同植物形态和生理响应差异[J]. 中国草地学报, 2022, 44(4): 48-59.
LI J F, GUO Q E, WEI S P, et al. Differences in morphological and physiological responses of different plants under copper-nickel compound stress[J]. Chinese Journal of Grassland, 2022, 44(4): 48-59.
- [15] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 110-174.
ZOU Q. Experimental guidance on plant physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 110-174.
- [16] 康志娇, 赵志友, 袁河, 等. 原子吸收分光光度计测定槟榔中钙元素含量的不确定度评定[J]. 食品与机械, 2019, 35(5): 107-110.
KANG Z J, ZHAO Z Y, YUAN H, et al. Uncertainty evaluation in determination of Ca in *Areca* by atomic absorption spectrophotometer [J]. Food & Machinery, 2019, 35(5): 107-110.
- [17] 袁闯, 许兴, 毛桂莲, 等. 甜高粱成熟期抗旱性指标筛选与评价方法[J]. 干旱地区农业研究, 2020, 38(1): 280-289.
YUAN C, XU X, MAO G L, et al. Screening and evaluation methods of drought resistance index of sweet sorghum at maturity[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2020, 38(1): 280-289.
- [18] 刘文瑜, 杨发荣, 谢志军, 等. 不同品种藜麦幼苗对干旱胁迫的生理响应及耐旱性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(6): 10-18.
LIU W Y, YANG F R, XIE Z J, et al. Evaluation of drought tolerance and physiological response to drought stress of different varieties of *Quinoa* seedlings [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(6): 10-18.
- [19] 孙丰磊, 张玻, 曲延英, 等. 花铃期干旱胁迫对不同棉花品种光合特性影响及抗旱性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2018, 36(5): 7-13, 20.
SUN F L, ZHANG B, QU Y Y, et al. Effects of drought stress during the blooming period on photosynthetic characteristics and assessment drought resistance of different cotton varieties [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2018, 36(5): 7-13, 20.
- [20] 田胜尼, 刘登义, 王峥峰, 等. 铜尾矿对 5 种豆科植物根系生长的影响[J]. 生态环境, 2005, 14(2): 199-203.
TIAN S N, LIU D Y, WANG Z F, et al. Effects of copper tailings on the growth of roots of five legume species [J]. Ecology and Environment, 2005, 14(2): 199-203.
- [21] 赵娜, 周米平. 镍胁迫对玉米苗根系生长及膜保护系统的影响[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(10): 5821-5823.
ZHAO N, ZHOU M P. Effects of Ni²⁺ stress on the growth and membrane protective system of *Z.mays* L. seedlings root [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2011, 39(10): 5821-5823.
- [22] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 50-158.
LI H S. Modern plant physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2002: 50-158.
- [23] 汪雨茜, 李大婧, 何伟伟, 等. 高等植物叶黄素合成代谢与调控机制[J]. 食品工业科技, 2018, 39(15): 322-328.
WANG Y X, LI D J, HE W W, et al. Biosynthesis metabolism and regulation mechanism of Lutein in higher plants [J]. Science and Technology of Food Industry, 2018, 39(15): 322-328.
- [24] 陈珂. 四种木本植物对冬涝夏旱的适应性比较研究[D]. 重庆: 西南大学, 2017: 4-5.
CHEN K. Comparative evaluation of adaptability of four woody plants against winter flooding and summer drought [D]. Chongqing: Southwest University, 2017: 4-5.
- [25] 张诗雯, 刘畅子, 母丹丹, 等. 千屈菜无茵苗对重金属铜和铬的

- 生理生化响应[J]. 水生生物学报, 2021, 45(5): 1074-1081.
- ZHANG S W, LIU C Z, MU D D, et al. Physiological and biochemical responses of *Lythrum salicaria* aseptic seedlings to copper and chromium[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2021, 45(5): 1074-1081.
- [26] 杜欢, 马彤彤, 郭帅, 等. 大麦近等基因系苗期根系形态及叶片渗透调节物质对 PEG 胁迫的响应[J]. 中国农业科学, 2017, 50(13): 2423-2432.
- DU H, MA T T, GUO S, et al. Response of root morphology and leaf osmoregulation substances of seedling in barley genotypes with different heights to PEG stress[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(13): 2423-2432.
- [27] MENG Y, ZHANG L, WANG L Q, et al. Antioxidative enzymes activity and thiol metabolism in three leafy vegetables under Cd stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 173: 214-224.
- [28] 赵会君, 梁昕昕, 魏玉清. 不同浓度的 Cu、Mn、Zn 胁迫对商陆叶片光合系统参数及抗氧化酶系统的影响[J]. 北方园艺, 2020, (3): 120-127.
- ZHAO H J, LIANG X X, WEI Y Q. Effect of different concentrations of Cu, Zn and Mn on the photosynthetic and antioxidative system of *Phytolacca americana* [J]. Northern Horticulture, 2020, (3): 120-127.
- [29] 满向甜, 林华, 林志毅, 等. 李氏禾耐铜胁迫的积累特征及生理响应[J]. 环境工程, 2019, 37(9): 97-102.
- MAN X T, LIN H, LIN Z Y, et al. Accumulation characteristics and physiological response of copper uptake by *Leersia Hexandra* Swartz [J]. Environmental Engineering, 2019, 37(9): 97-102.
- [30] 杨启良, 武振中, 陈金陵, 等. 植物修复重金属污染土壤的研究现状及其水肥调控技术展望[J]. 生态环境学报, 2015, 24(6): 1075-1084.
- YANG Q L, WU Z Z, CHEN J L, et al. Research status of phytoremediation of heavy metals contaminated soil and prospects of water and fertilizer regulating technology [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2015, 24(6): 1075-1084.
- [31] 周婷, 王胜利, 南忠仁, 等. 干旱区绿洲土壤中 Ni 在芹菜中的富集迁移[J]. 干旱区资源与环境, 2011, 25(12): 171-176.
- ZHOU T, WANG S L, NAN Z R, et al. Enrichment and transfer of Ni in celery in arid oasis soil[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2011, 25(12): 171-176.
- [32] 李媛, 南忠仁, 刘晓文, 等. 金昌市市郊农田土壤-小麦系统 Cu、Zn、Ni 行为特性[J]. 西北农业学报, 2008, 17(6): 298-302.
- LI Y, NAN Z R, LIU X W, et al. Behavior of heavy metals (Cu, Zn, Ni) in soil-wheat system of the suburb in Jinchang[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2008, 17(6): 298-302.
-
- (上接第 166 页)
- [28] 李玲, 李俊, 张春雷, 等. 外源 ABA 和 BR 在提高油菜幼苗耐渍性中的作用[J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(5): 489-495.
- LI L, LI J, ZHANG C L, et al. Effects of exogenous ABA and BR on waterlogging resistance of juvenile rapeseed [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2012, 34(5): 489-495.
- [29] 何小双, 蒋晓琪, 彭丹丹, 等. H₂S 对干旱胁迫下白三叶幼苗抗氧化防御能力的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(1): 88-96.
- HE X S, JIANG X Q, PENG D D, et al. Effects of hydrogen sulfide on antioxidant defense of white clover leaves in response to drought stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(1): 88-96.
- [30] 孙晓莉, 付莹, 田寿乐, 等. 干旱胁迫下 H₂S 对板栗幼苗叶片抗氧化特性的影响[J]. 山东农业科学, 2019, 51(11): 35-39.
- SUN X L, FU Y, TIAN S L, et al. Effect of exogenous hydrogen sulfide on antioxidant characteristics in leaves of chestnut seedlings under drought stress [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2019, 51(11): 35-39.
- [31] 张杰, 马晓寒, 陈彪, 等. 外源硫化氢对干旱胁迫下烟草幼苗生理生化特性的影响[J]. 中国农业科技导报, 2018, 20(11): 112-119.
- ZHANG J, MA X H, CHEN B, et al. Effects of exogenous hydrogen sulfide on physiological and biochemical characteristics of tobacco seedlings under drought stress [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2018, 20(11): 112-119.
- [32] 李冬, 王艳芳, 申洪涛, 等. 外源 MT 和 EBR 对干旱胁迫下烤烟幼苗的缓解效应[J]. 中国烟草学报, 2019, 25(5): 77-85.
- LI D, WANG Y F, SHEN H T, et al. Alleviation effects of exogenous melatonin and 2, 4-epibrassinolide on flue-cured tobacco seedlings under drought stress [J]. Acta Tabacaria Sinica, 2019, 25(5): 77-85.
- [33] 何凤, 刘攀峰, 王璐, 等. 干旱胁迫及复水对杜仲苗生理特性的影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(3): 661-671.
- HE F, LIU P F, WANG L, et al. Effect of drought stress and rewetting on physiological characteristics of *Eucommia ulmoides* seedling [J]. Plant Physiology Journal, 2021, 57(3): 661-671.
- [34] 秦彬, 张明聪, 何松榆, 等. 褪黑素浸种对大豆种子萌发过程中干旱胁迫的缓解效应[J]. 干旱地区农业研究, 2020, 38(2): 192-198.
- QIN B, ZHANG M C, HE S Y, et al. Alleviating effect of melatonin soaking on drought stress during soybean seed germination [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2020, 38(2): 192-198.
- [35] 王雨婷, 王智真, 赵婷, 等. 24-表油菜素内酯预处理对干旱胁迫下葡萄幼苗抗氧化系统和渗透调节物质的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 39(3): 489-497.
- WANG Y T, WANG Z Z, ZHAO T, et al. Effect of 24-epibrassinolide pretreatments on the antioxidant system and osmotic adjustment substance in *Vitis vinifera* seedlings under drought stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019, 39(3): 489-497.
- [36] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651-681.
- [37] 方静, 史功赋, 魏淑丽, 等. 干旱胁迫对春小麦旗叶生理特征及其根系抗旱基因表达特征的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(3): 46-55.
- FANG J, SHI G F, WEI S L, et al. Effects of drought stress on physiological characteristics of flag leaves and expression characteristics of drought-resistant genes in roots of spring wheat [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2022, 40(3): 46-55.