

外源油菜素内酯对铅胁迫下花生幼苗的缓解效应

史沉鱼^{1,2,3}, 阳月¹, 陈月萍¹, 李梦婷¹, 牙小盼¹, 覃兰丽^{1,2,3}

(1. 河池学院 广西蚕桑生态学与智能化技术应用重点实验室, 广西 河池 546300; 2. 河池学院 广西现代蚕桑丝绸协同创新中心, 广西 河池 546300; 3. 河池学院 微生物及植物资源开发利用广西高校重点实验室, 广西 河池 546300)

摘要: 油菜素内酯(EBR)作为第六大植物激素,具有缓解植物抗逆性的效应。为探究EBR对Pb胁迫下植物生理特征的缓解效应,试验以花生为材料,采用土壤盆栽法,测定了不同质量浓度Pb胁迫下花生种子萌发、形态指标,以筛选出最适Pb胁迫质量浓度,研究在该质量浓度下外源施加EBR(0、0.01、0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L)对花生的种子萌发、幼苗形态指标和生理指标的影响。结果表明,在单一Pb(NO₃)₂胁迫下,花生的发芽势、发芽率、胚根长、株高和根长均在大于300 mg/L时显著降低。与单一300 mg/L Pb(NO₃)₂胁迫处理相比,外源添加0.10 mg/L EBR后,花生的发芽势、发芽率、胚根长、株高和根长分别增加28.95%、11.76%、27.96%、6.18%、15.96%,总叶绿素含量增加67.34%,可溶性蛋白、可溶性糖含量分别增加19.48%、13.33%,抗氧化酶SOD、POD活性分别增加51.98%、58.62%,丙二醛、游离脯氨酸含量分别降低1.67%、20.73%,超氧阴离子自由基(O₂^{·-})积累量减少。说明施加0.10 mg/L外源EBR对Pb胁迫下花生幼苗具有缓解作用,能降低Pb胁迫对花生幼苗的伤害,提高其抗逆性。

关键词: 花生幼苗;缓解;铅胁迫;油菜素内酯;生理特征

中图分类号: S565.2 文献标识码: A 文章编号: 1002-2481(2024)04-0058-10

Alleviating Effect of Exogenous Brassinosteroids on Seedlings of *Arachis hypogaea* L. under Pb Stress

SHI Chenyu^{1,2,3}, YANG Yue¹, CHEN Yueping¹, LI Mengting¹, YA Xiaopan¹, QIN Lanli^{1,2,3}

(1. Guangxi Key Laboratory of Sericulture Ecology and Applied Intelligent Technology, Hechi University, Hechi 546300, China; 2. Guangxi Collaborative Innovation Center of Modern Sericulture and Silk, Hechi University, Hechi 546300, China; 3. Guangxi Colleges Universities Key Laboratory of Exploitation and Utilization of Microbial and Botanical Resources, Hechi University, Hechi 546300, China)

Abstract: As the sixth largest plant hormone, brassinolide (EBR) has the effect of alleviating plant stress resistance. To investigate the alleviating effect of EBR on plant physiological characteristics under Pb stress, in this experiment, *Arachis hypogaea* L. was used as materials and soil pot cultivation method was applied to measure the germination and morphological indicators of *Arachis hypogaea* L. seeds under different mass concentrations of Pb stress. The optimal mass concentration of Pb stress was selected, and the effects of exogenous application of (0, 0.01, 0.05, 0.10, 0.50, and 1.00 mg/L) EBR at this mass concentration on *Arachis hypogaea* L. seed germination, seedling morphological indicators, and physiological indicators were studied. The results showed that under single Pb(NO₃)₂ stress, the germination potential, germination rate, embryonic root length, plant height, and root length of *Arachis hypogaea* L. were significantly reduced when the mass concentration was greater than 300 mg/L. Compared with the single 300 mg/L of Pb(NO₃)₂ stress treatment, the exogenous addition of 0.1 mg/L of EBR increased the germination potential, germination rate, embryonic root length, plant height, and root length of *Arachis hypogaea* L. by 28.95%, 11.76%, 27.96%, 6.18%, and 15.96%, respectively. The total chlorophyll increased by 67.34%, and the content of soluble protein and soluble sugar increased by 19.48% and 13.33%, respectively. The activity of antioxidant enzymes (SOD, POD) increased by 51.98% and 58.62%, while the content of malondialdehyde and free proline decreased by 1.67% and 20.73%, respectively. The accumulation of superoxide anion free radicals (O₂^{·-}) decreased, indicating that exogenous EBR at 0.1 mg/L had an alleviating effect on *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress, could reduce the damage of Pb stress to *Arachis hypogaea* L. seedlings and improve their stress resistance.

Key words: *Arachis hypogaea* L. seedlings; alleviate; Pb stress; brassinolide; physiological characteristics

收稿日期: 2024-02-20

基金项目: 广西自然科学基金项目(2024GXNSFAA010145); 广西教育厅科研项目(2021KY0623; 河池学院科研项目(2021GCC023, 2023XJYB011); 桂西北特色植物资源开发与功能研究中心研究平台

作者简介: 史沉鱼(1982-), 女, 陕西咸阳市人, 副教授, 博士, 主要从事植物生理生态研究工作。史沉鱼、覃兰丽为同等贡献作者。

土壤重金属污染问题,特别是蔬菜等作物种植的耕地重金属污染日益受到人们的关注,部分地区蔬菜重金属污染已构成食品安全问题,严重威胁到人体健康^[1]。在重金属污染中,Pb是最普遍及对环境影响最严重的元素之一,对人体的危害主要表现在影响中枢神经,导致大脑的发育迟缓或病变^[2-3]。研究表明,重金属对植物的生长表现出抑制作用,影响作物的品质和产量^[4]。大量研究表明,重金属Pb进入植物体内,对植物的各项生理指标造成了一定的影响,如对植物种子的发芽率、发芽势表现出负相关关系^[6-7],对胚根的抑制程度显著大于芽^[8]。

油菜素内酯(EBR)作为第六大植物激素,可以参与新陈代谢,促进幼苗长成,提高作物品质。有研究表明,外源EBR在提高植物对逆境胁迫的抗性和耐受性方面也起着积极作用^[9-10]。EBR能够通过增强酶的活性,清除因逆境胁迫产生多余的活性氧(ROS),保护植物细胞免受氧化伤害,维持膜系统的稳定性和完整性^[11]。

禰维言^[12]研究了花生在不同时期添加EBR的生长情况,结果表明,油菜素内酯可以促进花生生长,提高果实产量。赵红等^[13]研究添加不同浓度2,4-表油菜素内酯对镉胁迫下黄瓜幼苗生长和生理指标的影响,结果表明,其对重金属胁迫下黄瓜抑制起到了缓解作用。石欣隆等^[14]研究了2,4-表油菜素内酯对低温胁迫下花生幼苗生长及生理特性的调控机制,结果表明,低温胁迫处理下,适宜浓度的EBR能够对花生幼苗的生长起到缓解作用,从而提高植株的低温耐受性,为构建壮苗奠定基础。

花生(*Arachis hypogaea* L.)作为广西最主要的油料作物,在各地市均有种植^[15],而种植区有不少为矿石区,这些地区土壤重金属污染严重,严重影响了花生的生长^[16]。目前,关于花生逆境胁迫的研究报道多集中在干旱胁迫、盐胁迫、低温胁迫等方面^[15-16],而EBR用于缓解番茄、玉米、黄瓜等植物逆境胁迫的研究也较多^[15,17],但EBR在缓解花生重金属胁迫下的作用还未见报道。

笔者以鲁花8号花生为试验材料,采用盆栽模拟铅胁迫,初步探索外源EBR对缓解植物在重金属Pb对花生幼苗的长势、抗氧化系统和渗透调节物质等的影响,为解决重金属Pb污染环境植物激素EBR对花生胁迫生理等问题提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料鲁花8号花生种子由河南省开封市生产;Pb试剂为等于或大于99%的 $Pb(NO_3)_2$ 溶液(西陇科学股份有限公司),EBR为有效成分含量0.01%的油菜素内酯(河南比赛尔农业科技有限公司)。

1.2 试验方法

试验于2021年7月至2022年6月在河池学院植物培养室进行。

1.2.1 Pb的胁迫浓度筛选 挑选颗粒饱满且大小一致、完整无损的花生种子,用0.5%高锰酸钾消毒10 min后用蒸馏水反复冲洗3~4次。用 $Pb(NO_3)_2$ 配制不同的处理液(100、300、400、500、600 mg/L)共5个处理,对照是用清水处理。取6个烧杯,在烧杯中倒入不同质量浓度的 $Pb(NO_3)_2$ 溶液,对照组的烧杯倒入蒸馏水进行浸种处理,每个处理组30粒花生,1 d后放入培养皿中进行催芽,培养皿内垫2层滤纸,每天光照12 h,且每天添加对应的铅处理液10 mL,对照组每天添加10 mL蒸馏水,共3次重复。每天观察种子发芽情况并做好记录,计算种子的发芽势、发芽率,7 d后测定种子的胚根长。

将发芽的花生种子放入口径10 cm、高8 cm、底径7 cm的黑方10号塑料花盆中进行室内培养,营养土种植,培养条件为26℃,每日光照12 h。土培16 d后测定形态指标(株高、根长),以确定Pb的最适胁迫浓度。

1.2.2 EBR缓解Pb胁迫试验 在1.2.1试验的基础上,选定适宜的Pb胁迫浓度。试验设6个EBR处理,分别为0、0.01、0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L,每个处理3次重复。取7个烧杯,每个烧杯中放入30粒消毒过的花生种子,倒入不同质量浓度的EBR浸种24 h。将种子放入培养皿中,添加10 mL 300 mg/L $Pb(NO_3)_2$ 溶液进行催芽处理(每天都添加),清水对照组(CK1,用清水浸种,培养皿中不添加 $Pb(NO_3)_2$ 溶液催芽)和Pb胁迫组(CK2,用清水浸种,培养皿中也同样添加 $Pb(NO_3)_2$ 溶液催芽)。同1.2.1试验方法测定发芽势、发芽率及株高、根长及各项生理指标。

1.3 花生幼苗生理指标测定

在花生幼苗4叶期,采集叶片测定幼苗生理指标。采用丙酮-乙醇提取法测定叶绿素和类胡萝

卜素含量^[18],采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量^[19],采用酸性茚三酮显色法测定游离脯氨酸(Pro)含量^[18],采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量^[18],采用硫代巴比妥酸比色法测定MDA含量^[19];采用氮蓝四唑光化还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性^[18],采用愈创木酚法测定过氧化物歧化酶(POD)活性^[18];采用氮蓝四唑(NBT)叶片染色法,根据染色结果判断超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)积累量^[20]。

1.4 数据处理

采用 Excel 2016 软件作图,同时运用 SPSS 18.0 软件进行单因素方差分析,采用 Duncan's 在 0.05 水平上进行显著性分析,对 EBR、Pb 胁迫以及二者的交互效应进行双因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 Pb 胁迫对花生种子萌发和幼苗形态的影响

2.1.1 Pb 胁迫对花生种子萌发的影响 由表 1 可知,在不同质量浓度 Pb 胁迫下,花生种子的发芽势、发芽率和胚根长都受到一定的影响。从发芽势来看,与 CK 相比,高于 300 mg/L Pb(NO_3)₂胁迫条件下,花生种子的发芽势降低,其中 600 mg/L Pb(NO_3)₂胁迫时对种子的发芽势抑制作用最为显著,发芽势降至最低,较 CK 显著降低了 16.79% ($P < 0.05$);在各 Pb 胁迫处理下,花生种子的发芽率均表现出抑制作用;在不同质量浓度 Pb 处理下,花生种子的胚根长度均受到抑制,随 Pb 质量浓度的上升胚根长度缩短(图 1),100、300、400、500、600 mg/L Pb(NO_3)₂处理较 CK 分别降低了 20.03%、64.53%、70.28%、74.22%、76.85%,且差异均达显著水平 ($P < 0.05$)。

表 1 Pb(NO_3)₂胁迫对花生种子萌发指标的影响
Tab.1 Effects of Pb(NO_3)₂ stress on seed germination indicators of *Arachis hypogaea* L.

Pb 质量浓度/ (mg/L) Lead mass con- centration	发芽势/% Germination po- tential	发芽率/% Germination rate	胚根长度/cm Embryonic root length
0(CK)	85.33±2.89a	93.33±2.89a	6.09±1.36a
100	76.33±2.89ab	86.67±2.89b	4.87±1.24b
300	73.33±5.77c	85.00±5.00b	2.16±0.23c
400	72.00±5.00c	86.00±5.00b	1.81±0.52d
500	71.67±2.89c	83.33±7.64c	1.57±0.19e
600	71.00±5.00c	84.00±5.00c	1.41±0.21e

注:同列不同小写字母表示 0.05 水平上差异显著。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column were significant differences at the 0.05 level. The same as below.



图 1 Pb(NO_3)₂对花生种子萌发的影响
Fig.1 Effects of Pb(NO_3)₂ on *Arachis hypogaea* L. seed germination

2.1.2 Pb 胁迫对花生幼苗形态指标的影响 根据植物的株高和根长,能够很直观看出植物的生长状况。从表 2 可以看出,在 Pb 质量浓度 ≥ 100 mg/L 时,花生幼苗的株高和根长受到抑制,与 CK 相比均显著降低 ($P < 0.05$);在 500 mg/L Pb(NO_3)₂时,花生幼苗的株高最矮,较 CK 显著降低 20.33% ($P < 0.05$)。Pb 胁迫下,花生幼苗的根长受到明显影响,均表现出抑制作用,与 CK 相比,花生幼苗的根长均显著降低 ($P < 0.05$),其中,当 Pb(NO_3)₂质量浓度为 500 mg/L 时,花生幼苗根长最短,较 CK 显著降低 46.84% ($P < 0.05$)。

表 2 Pb(NO_3)₂胁迫对花生幼苗形态指标的影响
Tab.2 Effects of Pb(NO_3)₂ stress on morphological indicators of of *Arachis hypogaea* L. seedlings

Pb 质量浓度/(mg/L) Lead mass concentration	株高/cm Plant height	根长/cm Root length
0(CK)	17.56±0.30a	19.45±2.32a
100	15.19±0.80b	15.23±3.26b
300	14.95±1.47b	14.09±0.36bc
400	14.60±0.76b	13.89±0.63c
500	13.99±1.56c	10.34±2.11d
600	14.11±1.33c	10.61±3.51d

综上所述,Pb 胁迫质量浓度高于 300 mg/L 时,花生幼苗的发芽势均降低,与 CK 间差异显著 ($P < 0.05$);胚根长在 600 mg/L Pb(NO_3)₂胁迫下达到最短,与 500 mg/L 相比差异不显著。花生幼苗的发芽势、发芽率、胚根长、株高和根长均在大于 300 mg/L Pb(NO_3)₂胁迫时显著降低。因此,本试验选择的 Pb(NO_3)₂质量浓度为 300 mg/L。

2.2 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗的缓解效应

2.2.1 EBR 对 Pb 胁迫下花生种子萌发的影响 根据花生种子的萌发情况(图 2),计算和测定花生种子的发芽势、发芽率和胚根长度,从中判断种子活力的高低,以了解 EBR 对 Pb 胁迫下花生种子萌发的影响。

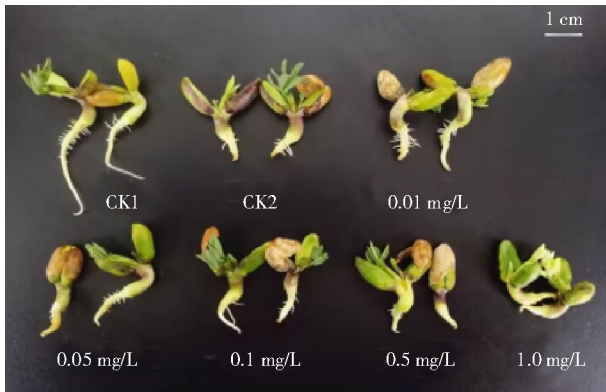


图2 EBR对Pb胁迫下花生种子萌发的影响
Fig.2 Effects of EBR on *Arachis hypogaea* L. seed germination under Pb stress

从表3可以看出,5个EBR处理组对Pb胁迫下花生幼苗的发芽势均起到了促进作用,花生种子的发芽势在0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L EBR处理下,与CK2相比,分别显著提高了26.32%、28.95%、23.68%、18.42% ($P < 0.05$),0.10 mg/L EBR对发芽势的促进作用最高。EBR对花生种子的发芽率也起到了促进作用,但差异均未达显著水平,0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L EBR处理下,较CK2分别提高了7.85%、11.76%、9.80%、3.92%,0.10 mg/L EBR对发芽率的促进效果最大。EBR对花生种子的胚根长度也具有一定的促进作用,0.01、0.05、0.10、0.50 mg/L EBR处理下,较CK2分别增长了12.90%、2.15%、27.96%、1.07%,但差异未到显著水平,0.10 mg/L EBR对胚根长度的促进作用最大。说明用EBR处理花生种子,对其在Pb胁迫条件下的发芽率、发芽势、胚根长度均有一定促进作用,有利于花生种子在Pb胁迫下萌发。

表3 EBR对Pb胁迫下花生种子萌发的影响
Tab.3 Effects of EBR on *Arachis hypogaea* L. seed germination under Pb stress

EBR质量浓度/ (mg/L) EBR mass con- centration	发芽势/% Germination po- tential	发芽率/% Germination rate	胚根长度/cm Embryonic root length
0(CK1)	83.33±7.64a	96.67±2.89a	5.15±0.46a
0(CK2)	63.33±7.64d	85.00±5.00b	1.86±0.42b
0.01	70.00±5.00bd	85.00±5.00b	2.10±0.40b
0.05	80.00±5.00ab	91.67±7.64ab	1.90±0.35b
0.10	81.67±5.77a	95.00±5.00ab	2.38±0.34b
0.50	78.33±2.89ab	93.33±2.89ab	1.88±0.23b
1.00	75.00±5.00ab	88.33±7.64ab	1.73±0.17b

2.2.2 EBR对Pb胁迫下花生幼苗形态指标的影响 植物的形态指标株高、根长的变化更能够直观

地反映出植物的生长状态。表4结果显示,EBR浸种对花生幼苗的株高、根长的增长都具有一定的促进作用,其中,花生幼苗的株高在0.10 mg/L EBR处理时最高,较CK2显著增加了6.18% ($P < 0.05$);在0.05 mg/L EBR处理时,花生幼苗的根长最长,较CK2显著增加了15.96% ($P < 0.05$)。说明外源EBR对Pb胁迫下花生幼苗株高、根长具有一定的促进作用。

表4 EBR对Pb胁迫下花生幼苗形态指标的影响
Tab.4 Effects of EBR on morphological indicators of of *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress

EBR质量浓度/(mg/L) EBR mass concentration	株高/cm Plant height	根长/cm Root length
0(CK1)	21.82±1.15a	12.24±0.88a
0(CK2)	19.09±0.49b	9.71±1.29b
0.01	19.21±1.33b	9.99±1.29b
0.05	19.64±1.67b	11.26±1.45a
0.10	20.27±0.84a	9.74±0.20b
0.50	19.13±0.67b	9.93±1.27b
1.00	19.09±0.62b	9.38±1.31b

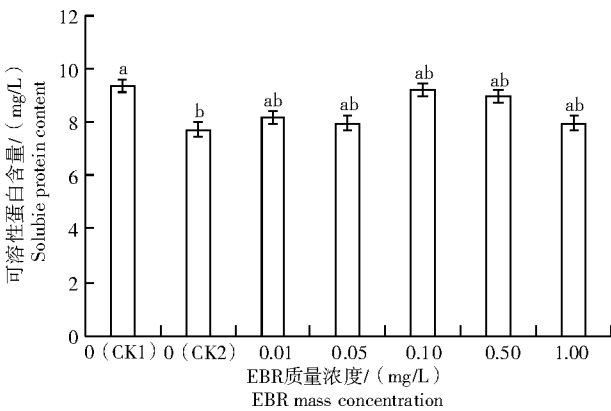
2.2.3 EBR对Pb胁迫下花生幼苗叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响 由表5可知,CK2与CK1相比,花生幼苗的叶绿素和类胡萝卜素含量有所变化,单一Pb处理条件下,叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素和类胡萝卜素分别显著下降了27.51%、34.00%、28.95%、25.80% ($P < 0.05$),表明在单一Pb胁迫下花生幼苗的叶绿素合成受到了抑制。外源添加不同质量浓度的EBR时,花生幼苗的叶绿素和类胡萝卜素都有所增长。其中,叶绿素a含量在0.05、0.10、0.50 mg/L EBR处理下,较CK2分别显著增加48.73%、61.50%、37.07% ($P < 0.05$),0.10 mg/L EBR处理的叶绿素a含量达到最大。EBR质量浓度为0.05 mg/L时,对花生幼苗叶绿素b含量的促进效果最为明显,较CK2显著增长91.77% ($P < 0.05$)。总叶绿素含量在0.05、0.10、0.50 mg/L EBR处理下,较CK2分别增长57.59%、67.34%、41.00%,且差异显著 ($P < 0.05$),EBR质量浓度为0.10 mg/L时总叶绿素含量最大。EBR各处理下,类胡萝卜素含量较CK2都有所增加,EBR质量浓度为0.10 mg/L时,较CK2增长44.29%,且差异显著 ($P < 0.05$)。Pb胁迫下,外源添加EBR可以提高花生幼苗叶绿素和类胡萝卜素含量,0.10 mg/L EBR更有利于增加叶绿素a、总叶绿素以及类胡萝卜素含量,0.05 mg/L EBR更有利于促进叶绿素b含量增加,总体来看,

随 EBR 质量浓度的增加,叶绿素和类胡萝卜素含量 均呈现先上升后下降的趋势。

表 5 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗叶绿素和类胡萝卜素的影响
Tab.5 Effects of EBR on chlorophyll and carotenoids of *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress mg/g

EBR 质量浓度/(mg/L) EBR mass concentration	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content	叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content	总叶绿素含量 Total chlorophyll content	类胡萝卜素含量 Carotenoid content
0(CK1)	12.54±0.11ab	3.50±0.19bc	16.03±0.08ab	2.83±0.12ab
0(CK2)	9.09±0.60c	2.31±0.05d	11.39±0.65c	2.10±0.11b
0.01	11.39±0.26bc	3.05±0.11c	14.44±0.15bc	2.49±0.08ab
0.05	13.52±2.54ab	4.43±0.08a	17.95±2.46a	2.83±0.68ab
0.10	14.68±1.88a	4.39±0.22a	19.06±2.10a	3.03±0.54a
0.50	12.46±0.75ab	3.59±0.42b	16.06±1.16ab	2.67±0.20ab
1.00	11.42±0.48bc	3.11±0.09bc	14.53±0.39bc	2.39±0.15ab

2.2.4 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗可溶性蛋白含量的影响 由图 3 可知,CK2 与 CK1 相比,花生幼苗可溶性蛋白含量下降了 17.55%,且差异显著($P < 0.05$)。EBR 处理的花生幼苗可溶性蛋白含量较 CK2 均有所增加,0.01、0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L EBR 处理下较 CK2 分别增加 5.89%、3.27%、19.48%、16.04%、3.27%。说明外源 EBR 可以增加 Pb 胁迫下花生幼苗可溶性蛋白含量,从而缓解自身受到 Pb 胁迫的危害。



图中不同小写字母表示各处理间在 0.05 水平上显著性差异。下同
Different lowercase letters in the figure were significant differences at the 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below

图 3 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗可溶性蛋白含量的影响
Fig.3 Effects of EBR on soluble protein content of *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress

2.2.5 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗游离脯氨酸含量的影响 由图 4 可知,CK2 与 CK1 相比,游离脯氨酸含量显著上升 79.05% ($P < 0.05$)。外源添加 EBR 后,与 CK2 相比,0.01、0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L EBR 处理下,游离脯氨酸含量均显著下降 ($P < 0.05$),0.50 mg/L EBR 处理的游离脯氨酸含量下降最为显著,下降 20.73%。说明外源 EBR 能够缓解 Pb 胁迫下植物体内游离脯氨酸含量的提高,各 EBR

处理组游离脯氨酸含量降低不同,0.50 mg/L EBR 效果更好。

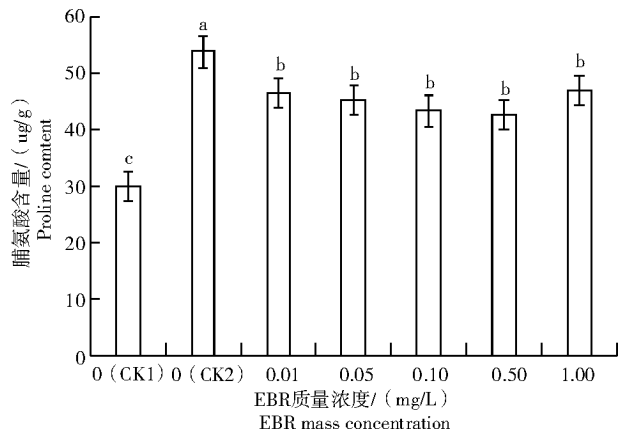


图 4 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗游离脯氨酸含量的影响
Fig.4 Effects of EBR on free proline content of *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress

2.2.6 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗可溶性糖含量的影响 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗可溶性糖含量的影响如图 5 所示。

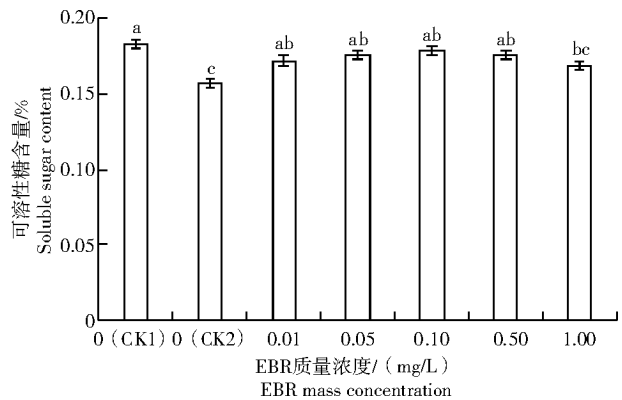


图 5 EBR 对 Pb 胁迫下花生幼苗可溶性糖含量的影响
Fig.5 Effects of EBR on soluble sugar content of *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress

从图 5 可以看出,在单一 Pb 处理(CK2)下,花

生幼苗可溶性糖含量较CK1下降了13.73%,且达显著差异水平($P<0.05$)。与CK2相比,外源0.01、0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L EBR,可溶性糖含量分别显著增加了9.20%、11.78%、13.33%、11.74%、7.32% ($P<0.05$),其中,外源0.10 mg/L EBR更有利于促进可溶性糖含量的增加。说明外源EBR能够提高Pb胁迫下植物体内可溶性糖含量,减少Pb胁迫危害。适宜浓度更有利于可溶性糖含量的增加。

2.2.7 EBR对Pb胁迫下花生幼苗丙二醛含量的影响 EBR对Pb胁迫下花生幼苗丙二醛含量的影响如图6所示。

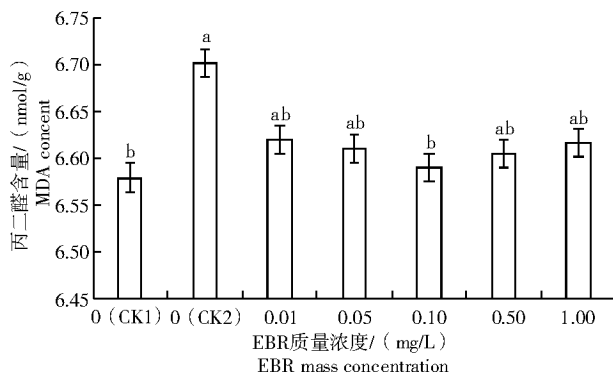
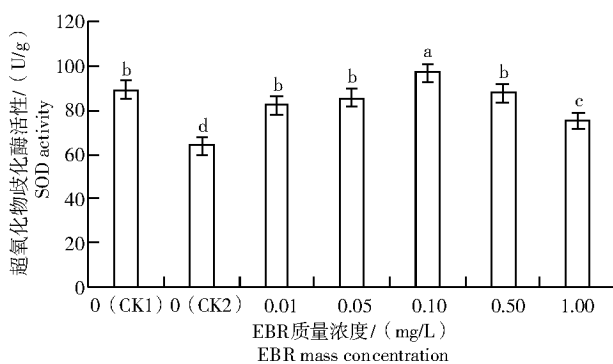


图6 EBR对Pb胁迫下花生幼苗丙二醛含量的影响
Fig.6 Effects of EBR on MDA content of *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress

从图6可以看出,在单一Pb胁迫(CK2)下,花生幼苗的丙二醛(MDA)含量较清水对照(CK1)增加了1.87%,且达显著差异水平($P<0.05$)。0.01、0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L EBR处理下,与(CK2)



相比,MDA含量分别降低1.23%、1.38%、1.67%、1.45%、1.28%,但只有0.10 mg/L EBR存在显著差异($P<0.05$),其MDA含量更接近CK1,该浓度处理条件对花生幼苗MDA含量的降低效果最为显著。说明在Pb胁迫条件下,MDA含量的积累对细胞膜造成了一定的伤害,外源EBR能够降低植物体内MDA含量,从而保证细胞膜的完整性,减少对花生幼苗细胞膜的破坏,可以缓解Pb胁迫对花生幼苗的危害。

2.2.8 EBR对Pb胁迫下花生幼苗抗氧化酶活性的影响 在正常情况下,植物体内活性氧产生与清除处于平衡状态。由图7可知,单一Pb胁迫(CK2)下,酶活性受到一定程度影响,SOD、POD活性较CK1分别显著下降28.42%、57.35% ($P<0.05$)。外源添加EBR后,SOD、POD活性与CK2相比都有所提高,0.01、0.05、0.10、0.50、1.00 mg/L EBR处理下,对SOD、POD的活性具有促进作用,SOD活性分别显著提高了29.11%、34.09%、51.98%、37.63%、17.87% ($P<0.05$);POD活性分别提高了20.69%、58.62%、172.41%、58.62%、20.69%,且在0.05、0.10、0.50 mg/L EBR处理下达到显著差异($P<0.05$)。其中,SOD、POD活性均在0.10 mg/L EBR时达到最大值。随着EBR质量浓度的增加SOD、POD活性均呈现先增高后降低的趋势,POD活性变化更为明显。因此,外源EBR可以提高Pb胁迫下花生幼苗的SOD、POD活性,有利于缓解Pb胁迫对花生幼苗的危害。

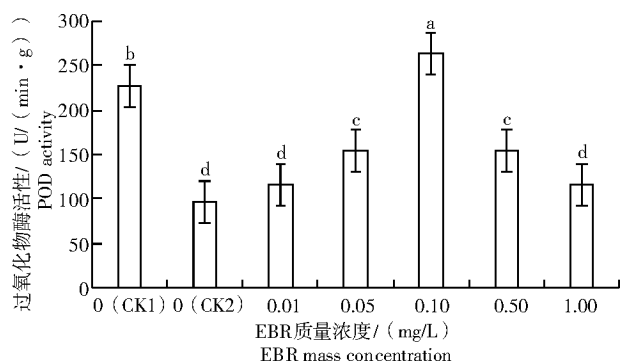


图7 EBR对Pb胁迫下花生幼苗抗氧化酶(SOD、POD)活性的影响
Fig.7 Effects of EBR on antioxidant enzyme (SOD, POD) activity of *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress

2.2.9 EBR对Pb胁迫下花生幼苗NBT染色的影响 当植物体受到逆境胁迫时,体内会积累活性氧(ROS)。从图8可以看出,经过NBT染色后,各组叶片蓝色斑点数量发生了一定变化,CK1花生幼苗叶片蓝色斑点数量最少,且颜色较浅。外源添加EBR后,蓝色斑点数量较Pb胁迫组(CK2)有所减

少,EBR质量浓度为0.05、0.10 mg/L时,叶片的蓝色斑点与CK2相比明显减少。说明该质量浓度下的超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)活力较小。结果表明,花生幼苗叶片中 $O_2^{\cdot-}$ 活力受到Pb胁迫的影响而有所升高,外源添加EBR可以使 $O_2^{\cdot-}$ 活力减少,从而减少Pb胁迫对细胞膜造成的伤害,有利于缓解Pb

胁迫对花生幼苗的危害。



图8 外源EBR对Pb胁迫下花生幼苗NBT染色的影响
Fig.8 Effects of exogenous EBR on NBT staining of *Arachis hypogaea* L. seedlings under Pb stress

3 结论与讨论

3.1 Pb胁迫对花生种子萌发和幼苗形态的影响

本试验表明,在单一Pb的胁迫下,花生幼苗的发芽势、发芽率、胚根长、株高和根长均在大于300 mg/L Pb(NO₃)₂时显著降低,在大于或等于500 mg/L Pb(NO₃)₂时这些指标降至最低。以往研究发现,单一Pb胁迫菊科花卉质量浓度为60 mg/L时,对种子萌发和幼苗生长就起到抑制作用^[21],胁迫浓度远小于本试验,可能与不同植物本身的生理特性和对重金属的耐受性调节机制有关。

3.2 外源EBR对Pb胁迫下花生的缓解效应

3.2.1 外源EBR对Pb胁迫下花生种子的萌发以及形态指标的影响 康云艳等^[22]研究表明,EBR能有效缓解低氧胁迫对黄瓜幼苗根系生长的抑制作用。石欣隆等^[14]研究发现,外源EBR处理增加了低温胁迫下花生幼苗的主根长度、株高。本试验用EBR对花生种子进行处理,结果表明,花生种子的发芽率和发芽势会受到EBR处理的影响,EBR对Pb胁迫下种子胚根长度以及花生幼苗的株高和根长都具有一定的促进作用,其中0.10 mg/L EBR对Pb胁迫下花生种子的发芽势、发芽率和胚根长度以及花生幼苗的株高的促进效果最佳,这与张爱敏等^[23]研究浸种法对黄瓜种子萌发的结果一致,0.05 mg/L EBR对Pb胁迫下花生幼苗根长的促进作用最佳。

3.2.2 外源EBR对Pb胁迫下花生幼苗光合色素含量的影响 植物在重金属Pb胁迫条件下,叶绿素和类胡萝卜素含量会下降,这可能是在逆境胁迫下,抑制了叶绿素前体的合成,促进叶绿素分解或

直接破坏叶绿体结构,从而降低叶绿素含量及组成^[24]。有研究表明,外源EBR的添加会提高重金属胁迫下植物光合色素的水平及植物光合参数,从而缓解重金属胁迫对植物光合作用的不利影响^[25]。在本试验中,与对照相比,花生幼苗在Pb胁迫下叶绿素和类胡萝卜素含量显著下降,而外源EBR可以提高Pb胁迫下花生幼苗的叶绿素和类胡萝卜素含量,这与王舒甜等^[26-28]研究EBR缓解逆境胁迫的结果一致。总体来说,0.10 mg/L EBR对花生幼苗叶绿素和胡萝卜素含量的增加效果最好,该浓度可有效缓解Pb胁迫对花生幼苗的抑制。

3.2.3 外源EBR对Pb胁迫下花生幼苗的可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响 在Pb胁迫下,相关酶的合成及代谢系统紊乱,引起植物的自身防御系统遭到破坏,可溶性蛋白含量下降^[29]。从本试验结果来看,在单一Pb胁迫处理下,花生幼苗的可溶性蛋白含量减少,这可能是植物为了降低自身的毒害,Pb离子进入植物体内与相关蛋白发生了结合,引起合成酶系统被破坏。外源EBR增加了Pb胁迫下花生幼苗的可溶性蛋白含量,缓解Pb胁迫对花生幼苗的影响,增强了抵抗力,这与寇江涛等^[30-31]的研究结果一致。且与Pb胁迫相比,外源添加0.10 mg/L EBR时可溶性蛋白含量达到最大,接近于清水对照。但也有较多的试验结果表明,在逆境胁迫下,植物可溶性蛋白含量会比清水处理高,这可能是由于试验材料不同。可溶性糖参与渗透调节,其可以通过降低细胞水势来抵抗胁迫环境^[32-33]。由本试验可知,在单一Pb胁迫的条件下,花生幼苗可溶性糖含量较清水处理有所减少,这可能是Pb离子进入了花生幼苗体内,花生幼苗体内的其他化合物与Pb离子结合,形成了螯合物或络合物^[34]。外源EBR能够增加花生幼苗可溶性糖含量,从而增强植物的渗透调节功能,缓解Pb胁迫对花生幼苗造成的伤害,提高花生幼苗在Pb胁迫下的耐受能力,这与赵红等^[13]的研究结果一致。

3.2.4 外源EBR对Pb胁迫下花生幼苗的游离脯氨酸和丙二醛含量的影响 游离脯氨酸在植物的生长和分化过程中起重要作用,其可作为渗透保护剂,在植物受到逆境胁迫时,体内会通过渗透调节来减轻伤害^[35-36]。本试验结果表明,花生幼苗在单一Pb胁迫下,体内的游离脯氨酸含量大量积累,较清水对照显著增加79.1%。说明Pb胁迫对花生幼苗的胁迫作用较大,外源EBR处理后,花生幼苗体内的游离脯氨酸含量较单一Pb胁迫组有所减少,在0.50 mg/L EBR时游离脯氨酸含量降到最低,接

近清水处理。说明外源EBR可以降低花生幼苗在Pb胁迫下积累的游离脯氨酸含量,从而缓解Pb胁迫对花生幼苗造成的伤害。这与乔琳等^[37-38]的研究结果一致。但也有大量研究表明,在逆境胁迫条件下,外源EBR处理后,脯氨酸含量会进一步增加,这可能与胁迫条件以及环境因素有关。本试验结果表明,在Pb胁迫下,花生幼苗的丙二醛含量会显著上升,经外源EBR处理后,丙二醛含量较单一Pb胁迫条件下有所降低,这与余燕等^[39]的研究结果一致。丙二醛在逆境胁迫的条件下含量会增加,原因可能是由于植物体内积累了大量的活性氧自由基,其得不到清除^[40-41]。本试验中,通过外源添加EBR,丙二醛含量与单独Pb胁迫相比有所下降,说明在外源物质EBR处理下,植物细胞通过减少活性氧自由基的积累,从而减少Pb胁迫对植物造成的毒害。表明EBR能够缓解脂膜过氧化作用发生,激活ROS清除机制,能使Pb胁迫下花生幼苗体内积累的氧自由基减少,从而降低对细胞膜的破坏^[42]。

3.2.5 外源EBR对Pb胁迫下花生幼苗抗氧化物酶活性的影响 一般情况下,植物体内的活性氧代谢是维持平衡的,但当植物受到逆境环境胁迫时,膜脂过氧化程度加剧,植物体内的代谢发生了紊乱,酶的活性受到影响,导致细胞膜系统受损,对植物造成伤害^[43]。SOD、POD在植物的体内发挥着重要的作用,本试验表明,在单一Pb胁迫下,花生幼苗的SOD活性较清水对照下降,这可能是因为重金属Pb对花生幼苗产生了毒害作用,抑制了SOD的生成,也降低了清除 $O_2^{\cdot-}$ 的能力,破坏了花生幼苗体内SOD与 $O_2^{\cdot-}$ 的平衡,使得 $O_2^{\cdot-}$ 得不到及时清除,在植物体内不断积累,从而抑制了花生幼苗的生长^[6]。在受到外界环境胁迫时, H_2O_2 也会在植物体内发生积累,对植物产生毒害作用,而POD可以清除植物体内积累的 H_2O_2 ,从而保护细胞膜的完整性,避免对植物造成伤害。SOD首先将 $O_2^{\cdot-}$ 歧化为 H_2O_2 和氧气,而POD对 H_2O_2 具有清除作用,可催化还原型辅酶代谢^[44-45]。本试验结果表明,在Pb胁迫下,花生幼苗的POD活性有所降低,说明Pb胁迫使花生幼苗细胞内的 H_2O_2 积累较多,可能对细胞膜造成了一定破坏。外源EBR处理下与单独Pb胁迫相比,SOD、POD活性都有了一定增强,这与赵红等^[13-14,46]的研究结果一致。本试验表明,在0.10 mg/L EBR处理条件下,SOD、POD活性与Pb胁迫组相比显著提高,说明在此浓度下更适合缓解重金属Pb对植物造成的氧化伤害。

3.2.6 外源EBR对Pb胁迫下花生幼苗NBT染色

的影响 活性氧作为植物在代谢过程中产生的一种物质,正常情况下,植物正常代谢产生的活性氧含量不足以对植物自身造成伤害。但在重金属Pb的胁迫下,植物体内的活性氧代谢失衡,会积累大量活性氧,从而破坏细胞蛋白、脂质分子等成分的稳定性,使得细胞代谢发生紊乱^[47-48]。氮蓝四唑叶片染色可以根据染色后叶片蓝色斑点的多少来判断 $O_2^{\cdot-}$ 的活力增加程度,颜色越深或斑点越多代表叶片活力越强^[20]。与Pb胁迫相比,外源EBR能够减少氮蓝四唑染色花生幼苗叶片的蓝色斑点数,说明其能够缓解Pb胁迫对花生幼苗的危害,其中,0.05、0.10 mg/L EBR的缓解效果较为明显。

参考文献:

- [1] 郭爱珍,陈斌,程曼,等. 我国蔬菜重金属污染现状及防控措施[J]. 山西农业科学,2016,44(4):560-564.
GUO A Z, CHEN B, CHENG M, et al. Present situation of heavy metal pollution of vegetables in China and its prevention and control measures[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2016, 44(4): 560-564.
- [2] 秦天才,吴玉树,王焕校,等. 镉、铅及其相互作用对小白菜根系生理生态效应的研究[J]. 生态学报,1998,18(3):320-325.
QIN T C, WU Y S, WANG H X, et al. Effect of cadmium, lead and their interactions on the physiological and ecological characteristics of root system of *Brassica chinensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(3): 320-325.
- [3] 许学宏,纪从亮. 江苏蔬菜产地土壤重金属污染现状调查与评价[J]. 农村生态环境,2005,21(1):35-37.
XU X H, JI C L. Investigation and evaluation of heavy metal pollution in the main soil of vegetable producing areas in Jiangsu province[J]. Rural Ecological Environment, 2005, 21(1): 35-37.
- [4] 王敬莹,王佳旭,陈丽娜,等. 埃洛石纳米管对铜胁迫下小麦幼苗生长的影响[J/OL]. 河南农业科学,2024:1-9. [2024-06-28]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/41.1092.S.20240619.1642.008.html>.
WANG J Y, WANG J X, CHEN L N, et al. Effect of halloysite nanotubes on growth of wheat under copper stress[J/OL]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2024: 1-9. [2024-06-28]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/41.1092.S.20240619.1642.008.html>.
- [5] 马往校,孙新涛,段敏. 西安市不同蔬菜中重金属污染分析[J]. 山西农业大学学报(自然科学版),2010,30(5):439-442.
MA W X, SUN X T, DUAN M. Analysis and control of heavy metal contamination in different vegetables in Xian[J]. Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2010, 30(5): 439-442.
- [6] 韩豫,曹莹,王绍斌,等. 铅胁迫对花生生理生化特性的影响[J]. 花生学报,2007,36(1):24-27.
HAN Y, CAO Y, WANG S B, et al. Effects of lead stress on the physiological and biochemical characteristics of peanut[J]. Journal of Peanut Science, 2007, 36(1): 24-27.
- [7] 董宁,李桂芳. 醋酸铅对小麦生长初期生理活性的影响[J]. 长沙大学学报,2012,26(5):45-47.
DONG N, LI G F. Effect of lead acetate on physiological activity of wheat in early growth stage[J]. Journal of Changsha Uni-

- versity, 2012, 26(5): 45-47.
- [8] 高菲菲. Cu、Zn、Cd、Pb 对三种豆科植物生长的影响及其吸附性能的研究[D]. 沈阳: 东北大学, 2008.
GAO F F. The effects of Cu, Zn, Cd and Pb on the growth of three Leguminous plants and the metal-absorption abilities of the Plants[D]. Shenyang: Northeastern University, 2008.
- [9] 杨艳君, 赵红梅, 王慧阳, 等. 外源油菜素内酯对谷子 2, 4-D 胁迫的缓解效应[J]. 山西农业科学, 2015, 43(9): 1165-1168.
YANG Y J, ZHAO H M, WANG H Y, et al. Exogenous EBR on alleviating 2, 4-D stress in foxtail millet seedlings[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2015, 43(9): 1165-1168.
- [10] BHANDARI S, NAILWAL T K. Role of brassinosteroids in mitigating abiotic stresses in plants[J]. Biologia, 2020, 75(12): 2203-2230.
- [11] 王丽君, 李冬, 申洪涛, 等. 油菜素内酯对干旱胁迫下烤烟幼苗生长生理及光合特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(11): 33-41.
WANG L J, LI D, SHEN H T, et al. Effects of brassinolide on growth, physiology and photosynthetic characteristics of flue-cured tobacco seedlings under drought stress[J]. Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition), 2020, 48(11): 33-41.
- [12] 禚维言. 油菜素内酯对花生生长发育的影响[D]. 南宁: 广西大学, 2002.
XUAN W Y. Effects of brassinoliude on the growth and development of peanut [D]. Nanning: Guangxi University, 2002.
- [13] 赵红, 徐芬芬, 余淑铃, 等. 2, 4-表油菜素内酯对镉胁迫下黄瓜幼苗的缓解效应[J]. 北方园艺, 2022(20): 35-41.
ZHAO H, XU F F, YU S L, et al. Mitigation effect of 2, 4-epibrassinolide on cucumber seedlings under cadmium stress[J]. Northern Horticulture, 2022(20): 35-41.
- [14] 石欣隆, 薛娟, 杨月琴, 等. 2, 4-表油菜素内酯对低温胁迫下花生幼苗生长及生理特性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2023, 45(2): 341-348.
SHI X L, XUE X, YANG Y Q, et al. Effects of 2, 4-epibrassinolide on growth and physiological characteristics of peanut seedlings under low temperature stress[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2023, 45(2): 341-348.
- [15] 蒋菁, 贺梁琼, 韩柱强, 等. 广西花生产业现状分析及其发展建议[J]. 南方农业学报, 2021, 52(6): 1460-1467.
JIANG J, HE L Q, HAN Z Q, et al. Development status and countermeasures of peanut industry in Guangxi[J]. Journal of Southern Agriculture, 2021, 52(6): 1460-1467.
- [16] 黄芳芳. 广西桂平锰矿露天矿区的生态环境与治理修复研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2012.
HUANG F F. Ecological environment and governance restoration of Guiping open-pit manganese mining area in Guangxi[D]. Guilin: Guangxi Normal University, 2012.
- [17] 陈凤玉, 宾郁泉, 何若韞. 油菜素内酯在花生上的应用效应[J]. 辽宁农业科学, 1988(5): 37-41.
CHEN F Y, BIN Y Q, HE R Y. Application effect of brassinoliude on peanut[J]. Liaoning Agricultural Sciences, 1988(5): 37-41.
- [18] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2006.
WANG X K. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [19] 刘新, 刘洪庆. 植物生理学实验[M]. 北京: 高等教育出版社, 2018.
LIU X, LIU H Q. Plant physiology experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2018.
- [20] 董亚茹, 张艳波, 赵东晓, 等. 外源 2, 4-表油菜素内酯对 NaCl 胁迫下桑树幼苗的缓解效应[J]. 核农学报, 2021, 35(6): 1466-1475.
DONG Y R, ZHANG Y B, ZHAO D X, et al. Alleviation effect of exogenous 2, 4-epigenolide on mulberry seedlings under NaCl stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2021, 35(6): 1466-1475.
- [21] 聂张涛, 阴妹彤, 李佳艺, 等. Pb²⁺ 胁迫对 3 种菊科花卉种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 现代园艺, 2024, 47(4): 1-3.
NIE Z T, YIN S T, LI J Y, et al. Effects of Pb²⁺ stress on seed germination and seedling growth of three Compositae flowers[J]. Contemporary Horticulture, 2024, 47(4): 1-3.
- [22] 康云艳, 郭世荣, 李娟, 等. 2, 4-表油菜素内酯对低氧胁迫下黄瓜幼苗根系抗氧化系统的影响[J]. 中国农业科学, 2008, 41(1): 153-161.
KANG Y Y, GUO S R, LI J, et al. Effects of 2, 4-epibrassinolide on antioxidant system in cucumber seedlings roots under hypoxia stress[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(1): 153-161.
- [23] 张爱敏, 周国顺, 付丽军, 等. 低温胁迫下油菜素内酯对黄瓜种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国瓜菜, 2019, 32(12): 31-36.
ZHANG A M, ZHOU G S, FU L J, et al. Effects of brassinosteroids on seed germination and seedling growth of cucumber under low temperature stress[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2019, 32(12): 31-36.
- [24] 王启明. 铅、镉及其复合胁迫对大豆幼苗生理生化特性的影响[J]. 河南农业科学, 2006, 35(7): 34-37.
WANG Q M. The effects of Pb²⁺, Cd²⁺ and their combined stress on physiological and biochemical parameters of soybean seedlings[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2006, 35(7): 34-37.
- [25] 宋雅娟, 李师翁. 油菜素内酯缓解植物重金属胁迫机制的研究[J]. 环境科学与技术, 2021, 44(8): 39-46.
SONG Y J, LI S W. Research progress in mechanism of brassinosteroids to mitigate stressed plants by heavy metals[J]. Environmental Science & Technology, 2021, 44(8): 39-46.
- [26] 王舒甜, 张金池, 张亮. 油菜素内酯对盐胁迫下香樟叶片光合色素以及叶绿素荧光的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2017, 43(1): 45-53.
WANG S T, ZHANG J C, ZHANG L. Effects of exogenous 24-epibrassinolide on chlorophyll content and chlorophyll fluorescence characteristics of camphor seedlings under salt stress [J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2017, 43(1): 45-53.
- [27] 岳健敏, 张金池, 尤焱煌, 等. 油菜素内酯对盐胁迫刺槐苗光合作用及叶绿体超微结构的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2017, 45(10): 56-66.
YUE J M, ZHANG J C, YOU Y H, et al. Effects of brassinosteroids on photosynthesis and ultrastructure of chloroplasts in *Robinia pseudoacacia* seedlings under salt stress[J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2017, 45(10): 56-66.
- [28] 安辉, 盛伟, 于玉凤, 等. 外源 2, 4-表油菜素内酯对盐胁迫下对水稻幼苗生理特性的影响[J]. 分子植物育种, 2021, 19(8):

- 2740-2746.
- AN H, SHENG W, YU Y F, et al. Effects of exogenous 2, 4-epibrassinolide on physiological characteristics of rice seedlings under salt stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(8): 2740-2746.
- [29] 史沉鱼, 韦云秀. 油菜素内酯对Pb胁迫下番茄幼苗生理特性的缓解效应[J]. *浙江农业科学*, 2021, 62(8): 1530-1535.
- SHI C Y, WEI Y X. Mitigative effect of brassinoids on physiological characteristics of tomato seedlings against Pb stress[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2021, 62(8): 1530-1535.
- [30] 寇江涛. 外源2,4-表油菜素内酯对NaCl胁迫下燕麦种子萌发和生理的影响[J]. *草地学报*, 2019, 27(6): 1562-1568.
- KOU J T. Effects of 2, 4-epibrassinolide on germination and physiological characteristics of *Avena sativa* L. seeds under NaCl stress[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(6): 1562-1568.
- [31] 王芳, 彭云玲, 方永丰, 等. 外源油菜素内酯对玉米幼苗镉毒害耐受性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2018, 36(5): 21-27.
- WANG F, PENG Y L, FANG Y F, et al. Effects of exogenous brassinolide on tolerance to cadmium toxicity in maize seedlings[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2018, 36(5): 21-27.
- [32] 孙彤彤. 外源SA、BR对黄瓜Ca(NO₃)₂胁迫逆境的诱抗作用及其机理研究[D]. 秦皇岛: 河北科技师范学院, 2019.
- SUN T T. Study on the induced resistance of exogenous SA and BR to cucumber Ca(NO₃)₂ stress and its mechanism[D]. Qinhuangdao: Hebei Normal University of Science & Technology, 2019.
- [33] ROSA M, PRADO C, PODAZZA G, et al. Soluble sugars: metabolism, sensing and abiotic stress: a complex network in the life of plants[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2009, 4(5): 388-393.
- [34] 廖岩, 彭友贵, 陈桂珠. 植物耐盐性机理研究进展[J]. *生态学报*, 2007, 27(5): 2077-2089.
- LIAO Y, PENG Y G, CHEN G Z. Research advances in plant salt-tolerance mechanism[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 2077-2089.
- [35] 万林, 李张开, 李素, 等. 外源独脚金内酯对油菜苗期干旱胁迫的缓解效应[J]. *中国油料作物学报*, 2020, 42(3): 461-471.
- WAN L, LI Z K, LI S, et al. Alleviation effects of exogenous strigolactone on growth of *Brassica napus* L. seedling under drought stress[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2020, 42(3): 461-471.
- [36] KAVI KISHOR P B, HIMA KUMARI P, SUNITA M S L, et al. Role of proline in cell wall synthesis and plant development and its implications in plant ontogeny[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 544.
- [37] 乔琳, 李杰, 胡春红, 等. 外施表油菜素内酯缓解玉米幼苗铅毒害机制研究[J]. *核农学报*, 2014, 28(11): 2126-2131.
- QIAO L, LI J, HU C H, et al. The study on the mechanism of external epibrassinolide relieving lead toxicity on maize seedlings[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2014, 28(11): 2126-2131.
- [38] 华智锐, 李小玲. 油菜素内酯对盐胁迫下黄芩幼苗生理生化特性的影响[J]. *江西农业学报*, 2021, 33(12): 21-26.
- HUA Z R, LI X L. Effects of brassinolide on physiological and biochemical characteristics of *Scutellaria baicalensis* seedlings under salt stress[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2021, 33(12): 21-26.
- [39] 余燕, 张雅婷, 赵雪, 等. H₂O₂浸种对低温胁迫下花生种子萌发的调控作用[J]. *中国油料作物学报*, 2020, 42(5): 860-868.
- YU Y, ZHANG Y T, ZHAO X, et al. Effects of seed soaking with H₂O₂ on seed germination of peanut under low temperature conditions[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2020, 42(5): 860-868.
- [40] 常博文, 钟鹏, 刘杰, 等. 低温胁迫和赤霉素对花生种子萌发和幼苗生理响应的影响[J]. *作物学报*, 2019, 45(1): 118-130.
- CHANG B W, ZHONG P, LIU J, et al. Effect of low-temperature stress and gibberellin on seed germination and seedling physiological responses in peanut[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(1): 118-130.
- [41] 王光正, 吕剑, 毛娟, 等. 油菜素内酯对低温胁迫下番茄幼苗生理指标的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2021, 56(4): 69-75.
- WANG G Z, LYU J, MAO J, et al. Effects of brassinolide on physiological characteristics of tomato seedlings under low temperature stress[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2021, 56(4): 69-75.
- [42] 范小玉, 张显. 油菜素内酯对低温弱光胁迫下西瓜幼苗耐冷性的影响[J]. *北方园艺*, 2012(7): 5-8.
- FAN X Y, ZHANG X. The effect of brassinolide on chilling resistance of watermelon seedlings under low temperature and poor light stress[J]. *Northern Horticulture*, 2012(7): 5-8.
- [43] LU S Y, ZHUO C L, WANG X H, et al. Nitrate reductase (NR)-dependent NO production mediates ABA- and H₂O₂-induced antioxidant enzymes[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 74: 9-15.
- [44] 王利英, 侯喜林, 刘琳, 等. 蓝链格孢菌侵染对白菜保护酶活性和H₂O₂含量的影响[J]. *园艺学报*, 2008, 35(7): 1065-1068.
- WANG L Y, HOU X L, LIU L, et al. Effects of *Alternaria brassicicola* (Berkeley) saccardo infection on activities of protective enzymes and H₂O₂ content in Non-heading Chinese cabbage[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2008, 35(7): 1065-1068.
- [45] 雷阳, 乔宁, 白扬, 等. 表油菜素内酯对重度镉胁迫下辣椒幼苗生理特性及抗逆基因的影响[J]. *华北农学报*, 2021, 36(5): 99-106.
- LEI Y, QIAO N, BAI Y, et al. Effects of epibrassinolide on physiological characteristics and resistance genes of pepper seedlings under severe cadmium stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2021, 36(5): 99-106.
- [46] 俞明宏, 王力明, 刘继, 等. 表油菜素内酯对镉胁迫下番茄幼苗生长及镉累积的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2020(3): 151-156.
- YU M H, WANG L M, LIU J, et al. Effects of epibrassinolide on the growth and cadmium accumulation of tomato seedlings under cadmium stress[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2020(3): 151-156.
- [47] 王会方, 於朝广, 王涛, 等. 硅缓解植物重金属毒害机理的研究进展[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2016, 31(3): 528-535.
- WANG H F, YU C G, WANG T, et al. The research progresses on mitigative mechanism of silicon on heavy metal toxicity in plant[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2016, 31(3): 528-535.
- [48] HAMED S M, ZINTA G, KLÖCK G, et al. Zinc-induced differential oxidative stress and antioxidant responses in *Chlorella sorokiniana* and *Scenedesmus acuminatus*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2017, 140: 256-263.