

DOI: 10.11686/cyxb2025112

http://cyxb.magtech.com.cn

第乙林, 刘思甜, 刘欣影, 等. γ -氨基丁酸对镉胁迫下匍匐翦股颖耐受性及镉吸收转运的影响. 草业学报, 2026, 35(2): 208—220.

DI Yi-lin, LIU Si-tian, LIU Xin-ying, *et al.* Effects of γ -aminobutyric acid on cadmium stress tolerance and cadmium uptake and transport in creeping bentgrass. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(2): 208—220.

γ -氨基丁酸对镉胁迫下匍匐翦股颖耐受性及镉吸收转运的影响

第乙林, 刘思甜, 刘欣影, 杜泳, 李州*

(四川农业大学草业科技学院, 草坪科学与工程系, 四川 成都 611130)

摘要: 镉(Cd)是土壤中常见的重金属污染物,严重降低了草坪草的生长发育。 γ -氨基丁酸(GABA)是植物体内重要的生长调节物质,广泛参与调节植物非生物胁迫耐受性。本研究探讨了外施GABA对Cd胁迫下匍匐翦股颖叶片内源GABA含量、叶绿素荧光性能、细胞膜稳定性及不同部位Cd吸收和转运的影响。研究结果显示,Cd胁迫显著降低了匍匐翦股颖叶片相对含水量、叶绿素含量和光化学效率,导致膜脂过氧化伤害和细胞膜稳定性降低。外源添加 $0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA能显著提高Cd胁迫下叶片内源GABA积累、叶绿素含量和相对含水量,抑制丙二醛产生和电解质渗透率上升,并提高光化学效率(F_v/F_m)和叶片健康指数(PI_{Abs}),有效缓解了Cd胁迫对细胞造成的伤害。此外,Cd胁迫下匍匐翦股颖叶片和根系中Cd含量急剧升高,但Cd在根系中的富集量远远大于地上部分。外施GABA能显著降低叶片中Cd的积累,但提高了Cd在根系中的积累,表明GABA抑制了Cd从根系向地上部分的转运。这一过程可能与GABA显著上调了根系中 $AsZIP2$ 、 $AsNRAMP1$ 和 $AsNRAMP5$ 的表达量以及下调了叶片中 $AsNRAMP1$ 和 $AsNRAMP5$ 的表达量有关。GABA也显著上调了Cd胁迫下根系中 $AsHMA1$ 、 $AsHMA3$ 、 $AsABCC2$ 和 $AsABCC4$ 的表达量,有助于提高根系Cd离子区隔化到液泡中,降低根系Cd的毒性。这些研究结果不仅丰富了GABA在调节植物耐Cd性上的作用机理,也为冷季型草坪草耐Cd栽培管理提供了技术参考。

关键词: 匍匐翦股颖; γ -氨基丁酸; 镉胁迫; 镉离子吸收转运; 基因表达

Effects of γ -aminobutyric acid on cadmium stress tolerance and cadmium uptake and transport in creeping bentgrass

DI Yi-lin, LIU Si-tian, LIU Xin-ying, DU Yong, LI Zhou*

Department of Turf Science and Engineering, College of Grassland Science and Technology, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: Cadmium (Cd) is a common heavy metal pollutant in soil that seriously reduces the growth and development of turfgrasses. γ -Aminobutyric acid (GABA) is an important growth regulator in plants, and is involved in regulating tolerance to abiotic stress. In this study, we determined the effects of exogenous GABA on the endogenous GABA content, chlorophyll fluorescence parameters, cell membrane stability, and Cd uptake and transport in different organs of creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*). The results show that Cd stress significantly reduced the relative water content, chlorophyll content, and photochemical efficiency in leaves, leading to membrane lipid peroxidation and reduced cell membrane stability. The application of $0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA

收稿日期: 2025-03-21; 改回日期: 2025-05-06

基金项目: 四川农业大学双支计划资助。

作者简介: 第乙林(2000—), 女, 甘肃宁县人, 在读硕士。E-mail: 1435253814@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: lizhou1986814@163.com

significantly increased the endogenous GABA content, chlorophyll content, relative water content, photochemical efficiency (F_v/F_m), and performance index on an absorption basis (PI_{ABS}), and reduced the accumulation of malondialdehyde and electrolyte leakage in leaves of creeping bentgrass under Cd stress. The Cd content in leaves and roots increased sharply under Cd stress, but Cd accumulated to much higher levels in the roots than in the leaves. Exogenous application of GABA significantly reduced Cd accumulation in the leaves, but increased Cd accumulation in the roots, indicating that GABA inhibited the transport of Cd from roots to aboveground parts. This process may be related to changes in gene expression, because application of GABA resulted in significant upregulation of *AsZIP2*, *AsNRAMP1*, and *AsNRAMP5* in roots, and downregulation of *AsNRAMP1* and *AsNRAMP5* in leaves. In addition, GABA significantly upregulated *AsHMA1*, *AsHMA3*, *AsABCC2*, and *AsABCC4* in the roots of plants under Cd stress, which promoted the compartmentalization of Cd ions into vacuoles to reduce Cd toxicity. These results not only provide new information about the mechanism by which GABA regulates Cd tolerance in plants, but also provide a technical reference for the cultivation and management of cold-season turfgrass in Cd-polluted soils.

Key words: *Agrostis stolonifera*; γ -aminobutyric acid; cadmium stress; cadmium ion absorption and transport; gene expression

镉(cadmium, Cd)是环境中常见的重金属污染物,具有毒性强、易迁移且极易被植物吸收积累等特点。作为植物的非必需元素, Cd对植物生长发育的各个阶段均有毒害效应^[1]。高浓度的 Cd 会在植物体内引起一系列生理毒性反应,如抑制光合作用,减少叶绿素合成,加速蛋白质降解及引起营养失调等,轻则使植物生长发育受抑制,重则导致植株早衰和死亡^[2]。前人研究发现,玉米(*Zea mays*)叶片在 Cd 胁迫下叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均显著降低,初始荧光升高,最大光化学效率下降,表明 Cd 胁迫下光系统 II 的原初光能转换效率减弱,叶片光合能力受损^[3]。Guo 等^[4]的研究显示, Cd 胁迫下小麦(*Triticum aestivum*)叶片中丙二醛含量提高,细胞膜脂过氧化加剧,但耐 Cd 性强的材料通过更有效地激活抗氧化酶以缓解 Cd 胁迫诱导的细胞氧化伤害。此外, Cd 胁迫还导致离子毒害和营养缺乏^[5]。在漫长的进化过程中,植物已经发展出多种机制来应对 Cd 胁迫,包括抑制 Cd^{2+} 的吸收和运输,形成螯合剂—Cd 复合物进行解毒,将 Cd 隔离在液泡中,促进 Cd 与细胞壁结合并减少其在敏感组织中的分布等^[6]。植物 Cd 转运蛋白种类多且数量庞大,主要包括锌/铁转运蛋白家族(zinc-regulated transporters and iron-regulated transporter-like protein, ZIPs)、天然抗性巨噬细胞蛋白家族(natural resistance-associated macrophage protein, NRAMPs)、重金属 ATP 酶家族(heavy metal transporting ATPase, HMAs)及 ABC 转运蛋白家族(ATP-binding cassette transporter, ABCs)等。ZIPs 是根部主要的铁摄取载体,也参与 Cd 的运输^[7]。例如水稻(*Oryza sativa*)*OsZIP1*和*OsZIP3*参与调节 Cd 的吸收^[8]。NRAMPs 家族主要参与 Cd 从根到叶的运输^[9],过表达*OsNRAMP1*增加了水稻叶片中 Cd 的积累,参与植物内细胞 Cd 摄取和 Cd 转运^[10]。HMAs 基因编码重金属 ATP 酶,调节 Cd 在细胞器和细胞质之间的运输,也影响 Cd 从根到茎的转运效率^[11]。C 型 ABC 转运蛋白(ABCCs)是 ABCs 中参与植物 Cd 胁迫响应的主要亚家族成员,其大多数定位于液泡膜,负责将 Cd 螯合物转运至液泡内,以减少 Cd 对细胞质的毒害^[12]。植物螯合素(phytochelatin, PC)与细胞质中的 Cd 结合后形成 PC-Cd 复合物,后被转运到液泡中进行螯合,这一过程降低了 Cd 毒性^[13]。*AtABCC1*和*AtABCC2*是已知的主要液泡 PC 转运蛋白,在调节细胞质 Cd 的解毒功能上发挥积极作用^[14]。

γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)是一种广泛存在于植物、动物和微生物中的四碳非蛋白氨基酸^[15]。1950 年 GABA 首先在动物中被发现,被证实是哺乳动物脑脊液中一种重要的神经递质抑制剂^[16],后续研究表明 GABA 在植物生长发育和抗逆性中起着重要调节作用^[17]。GABA 的积累与植物应对重金属、盐胁迫、干旱和寒冷等各种不利环境条件的过程密切相关^[18]。研究发现, Cd 胁迫下两种菊科(Ageratum)植物根、茎和叶内源 GABA 的积累存在显著差异^[19]。250 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CdCl_2 胁迫处理条件下,生菜(*Lactuca sativa*)根系和叶片 Cd^{2+} 的

积累升高,导致根长明显缩短,光合作用降低,最终抑制植物生长和降低产量。然而,外源应用GABA显著提高了Cd胁迫下生菜的光合能力,有效缓解了生长抑制^[20]。Cd胁迫下,经外源GABA处理过的烟草(*Nicotiana tabacum*)叶中谷胱甘肽含量显著高于对照组,过氧化氢和丙二醛含量显著降低,表明GABA通过调节抗氧化防御能力提高烟草的耐Cd性^[21]。前人研究也表明,外源GABA主要通过降低活性氧水平以及缓解叶绿素荧光下降,从而显著降低了Cd对玉米的毒害效应^[22]。Ashraf等^[23]发现Cd的毒性加剧了香稻植株膜脂过氧化伤害,施用GABA降低了包括根在内的所有植物部分Cd的积累,有利于Cd胁迫下维持叶片细胞膜的稳定性。外源GABA也能显著提高Cd胁迫下单歧藻(*Monoraphidium* sp.)抗氧化能力并降低活性氧和Cd²⁺在细胞内的积累^[24]。Li等^[25]研究表明,外源GABA和过表达GABA生物合成关键基因*MdGAD1*都可以显著抑制苹果(*Malus pumila*)植株对Cd²⁺的吸收和积累,从而提高植株的耐Cd性。然而不同的是,GABA不仅可以显著减轻Cd胁迫对矮株龙葵(*Solanum nigrum* var. *humile*)的伤害,还可以显著提高龙葵对Cd的吸收和富集,从而提高其对Cd污染土壤的修复能力^[26]。这些研究表明GABA调节植物对Cd的吸收和转运会因植物物种不同而有所差异。

匍匐翦股颖(*Agrostis stolonifera*)是一种优良的多年生冷季型草坪草^[27],主要分布于欧亚大陆的温带、北美洲和我国东北、华北、西北、江西及浙江等地,具有生长速度快、耐冷、耐修剪和绿期长等特点^[28]。由于其具有能够形成高质量致密草坪的能力,广泛应用于高尔夫球场果岭、草地网球和草地保龄球等运动场草坪建植,也适用于庭院、园林绿化及边坡治理等^[29]。土壤Cd胁迫不仅抑制了匍匐翦股颖的生长,也极大地降低了草坪外观质量和运动功能。本研究以匍匐翦股颖为对象,初步揭示GABA通过调节细胞膜稳定性、光化学效率及Cd吸收和转运能力从而提高匍匐翦股颖对Cd胁迫的适应性,研究结果将有助于了解GABA调节多年生冷季型草坪草的耐Cd机制,也为匍匐翦股颖的耐Cd栽培管理提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 材料培养

选用匍匐翦股颖W6 6569作为供试材料。从四川农业大学崇州基地的资源圃采集草皮块后种植于方形育苗盘中,放置于温室大棚并培养成坪,于2024年8月开展试验。选取大小、长势相近的植株,使用1/2霍格兰(Hoagland)营养液(霍格兰营养液:硝酸钙、硝酸钾、磷酸铵、硫酸镁、铁盐溶液、微量元素)水培,放入培养箱培养14 d。光周期为14 h,白天23℃,夜晚19℃,光合有效辐射 $700 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,相对湿度70%。培养箱正常培养14 d后用于后续试验。

1.2 试验设计

试验共计4个处理,分别是:正常条件(CK),即使用1/2 Hoagland 营养液正常培养8 d;正常条件下外施GABA(CK+GABA),即使用加有 $0.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA的1/2 Hoagland 营养液培养8 d;Cd胁迫(Cd),即使用加有 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CdCl₂的1/2 Hoagland 营养液培养8 d。Cd胁迫下外施GABA(Cd+GABA),即使用加有 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CdCl₂和 $0.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA的1/2 Hoagland 营养液培养8 d。每个处理4盆重复,每盆装有35棵苗,培养液每2 d更换一次。胁迫结束后取样测定叶片叶绿素含量(chlorophyll content, Chl)、荧光参数、相对含水量(relative water content, RWC)、相对电导率(electrolyte leakage, EL)、丙二醛含量(malondialdehyde content, MDA)和内源GABA含量,以及根系和叶片中Cd²⁺含量和Cd离子吸收转运相关基因的相对表达量。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 生理生化指标测定 1) 叶绿素含量与叶绿素荧光参数的测定:叶绿素含量采用分光光度法测定^[30]。称取0.1 g叶片并剪碎,装入棕色具塞刻度试管中,加入二甲基亚砜(dimethyl sulfoxide, DMSO)5 mL,使叶片完全浸入液体中,加盖后放入暗处至叶片完全变白,取200 μL 浸提液,用UV-2102PC型紫外分光光度计(上海)在645和663 nm波长下测定其吸光值。倾出浸提液,将叶片放入烘箱烘干至恒重称取干重。使用Arnon^[30]研究中描述的公式计算总叶绿素、叶绿素a和叶绿素b含量。将植物叶片在黑暗中避光30 min后,采用叶绿素荧光效率仪(Pocket PEA, 英国)测定最大光化学效率(photochemical efficiency, F_v/F_m)和叶片健康指数(performance index on absorption basis, PI_{ABS}),每次处理测定12个重复。

2) 叶片相对含水量和相对电导率的测定: 植物相对含水量根据 Barr 等^[31]的方法测定。剪取叶片 0.1 g 左右, 用普通吸水纸将其包裹好, 放入装满 50 mL 水的离心管中, 拧紧管盖, 放置于避光处静置 24 h, 待叶片吸水饱和后, 轻轻取出叶片, 擦干表面水分, 称量饱和鲜重, 然后置于 105 °C 下杀青 45 min, 在 75 °C 下烘干至恒重, 称其干重, 重复 4 次, 取平均值。根据 $RWC(\%) = (\text{鲜重} - \text{干重}) / (\text{饱和鲜重} - \text{干重}) \times 100\%$ 计算叶片相对含水量。测定相对电导率^[32]时, 称取 0.1 g 叶片, 去离子水冲洗 4 次后用洁净滤纸吸去浮水, 然后加 10 mL 去离子水, 真空渗入 0.5 h 使叶片完全浸入, 于 25 °C 放置 24 h, 用 DDS-11A 型电导仪(上海)测其初始电导率, 然后在沸水浴中煮 15 min, 冷却至室温后测定煮后电导率。相对电导率 = (初始电导率/煮后电导率) × 100%。

3) 丙二醛和内源 GABA 含量的测定: 测定 MDA 含量^[32]时, 将 0.1 g 叶片放入 3 mL 磷酸缓冲液中研磨成匀浆, 8489 r·min⁻¹ 离心 20 min, 得到上清液。取 0.5 mL 上清液加入 1 mL 含有 20% 三氯乙酸和 0.5% 硫代巴比妥酸的反应液中, 95 °C 水浴 15 min 后将反应液在冰浴中快速冷却至室温, 轻微摇晃试管以防止气泡的产生。8500 r·min⁻¹ 下离心 10 min, 取上清液在 532 和 600 nm 处测定吸光值, 计算 MDA 含量。内源 GABA 含量使用试剂盒 (GABA-1-W, 微量法) 测定, 该测定试剂盒购于苏州科铭生物技术有限公司。

4) Cd²⁺ 含量测定: 将匍匐莠股颖地上茎叶与地下根系分开, 随机选取 4 株来测定地上部与地下部鲜重, 每个处理 4 个重复。将收集的材料装在牛皮纸袋中, 在电动恒温干燥箱 (LC-101-00B, 上海) 中 105 °C 下杀青 30 min, 75 °C 下烘干至恒重, 将干样 0.1 g (精确至 0.0001 g) 放于聚四氟乙烯消解内罐, 加硝酸 5 mL 浸泡过夜。盖好内盖, 旋紧不锈钢外套, 放入恒温干燥箱, 80 °C 保持 1~2 h, 120 °C 保持 1~2 h, 再升至 160 °C 保持 4 h, 在箱内自然冷却至室温, 打开后加热赶酸至近干, 将消化液洗入 25 mL 容量瓶中, 用少量硝酸溶液 (1%) 洗涤内罐和内盖 3 次, 洗液合并至容量瓶中并用 1% 硝酸定容至刻度, 混匀备用。试液上机测定 Cd²⁺ 含量。将植株地上部 Cd²⁺ 含量除以地下部 Cd²⁺ 含量计算 Cd²⁺ 转运系数, 将植株总 Cd²⁺ 含量除以水培营养液中 Cd²⁺ 含量计算整株 Cd 的生物富集系数^[5]。

1.3.2 基因表达分析 采用实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 检测基因转录水平。使用 RNAprep Pure Plant 试剂盒 (广州美基生物科技有限公司) 从新鲜的叶片或根中提取总 RNA, 然后用 cDNA 合成试剂盒 (莫纳反转录试剂) 将 mRNA 逆转录为 cDNA。所有基因的 PCR 反应条件如下: 94 °C 下 5 min, 95 °C 下 30 s (45 个重复), 54~58 °C 退火 45 s, 60~95 °C 扩增, 根据 Livak 等^[33]描述的公式 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 计算所有基因的转录水平。引物序列和退火温度参见表 1。

表 1 实时荧光定量 PCR 引物

Table 1 Real-time PCR primers

基因 Gene	上游引物 Forward primer (5'-3')	下游引物 Reverse primer (5'-3')	退火温度 Annealing temperature (T _m , °C)
<i>Asβ-actin</i>	CCTTTTCCAGCCATCTTCA	GAGGTCCTTCCTGATATCCA	54
<i>AsHMA1</i>	GGCTTGTCAGTCTATTGCTTT	GCTTCACTTTCACAGTTTGGT	54
<i>AsHMA3</i>	CTGGGAGACGGGAACAGAG	CAGCAGTGGCAGGCTTTATC	58
<i>AsZIP2</i>	ATCACTCCACGGCATCAAT	CTTTCGTTTCAGCGACTCC	54
<i>AsABCC2</i>	AGAGCTGTTTATTCCGATTCA	CTATTTGCCCTGAGGTATG	54
<i>AsABCC4</i>	AAAGGAGAGCGGACGAGTAA	GAAGCGTAGACACCAAGGAAC	56
<i>AsNRAMP1</i>	ACTCTTCAATCCGCACCTCT	TTCCTCACCCAGTTCTTCATC	56
<i>AsNRAMP5</i>	AGCAGCAGAAGCAAGATGG	CAGAGGGAAGACGACGATG	56

1.4 统计分析

使用 Excel 整理并统计数据, SPSS 26 软件进行方差分析, 通过双因素方差分析和 LSD 检验不同处理之间的显著性差异 ($P < 0.05$)。采用 Origin 2021 完成作图。

2 结果与分析

2.1 外源GABA对Cd胁迫下匍匐翦股颖生长、叶绿素含量及荧光参数的影响

正常条件和Cd胁迫下,外施GABA促进了匍匐翦股颖植株的生长(图1A)。正常条件下,外源GABA没有对叶片总叶绿素含量产生显著影响;Cd胁迫条件下,叶片总叶绿素含量显著下降,其中Cd处理组与CK相比下降了52.91%,Cd+GABA处理组与CK+GABA相比则只下降了22.33%(图1B)。Cd胁迫也显著降低了叶片叶绿素a和叶绿素b的含量,但与Cd处理组相比,Cd+GABA处理组维持了较高的叶绿素a和叶绿素b含量且差异显著(图1C,D)。正常条件下叶绿素a的含量不受GABA的显著影响,但外施GABA处理显著提高了正常条件下叶绿素b的含量(图1C,D)。如图1E所示,Cd胁迫条件下,GABA对叶绿素a/b没有显著影响,但在正常条件下外源GABA的应用显著降低了叶绿素a/b。Cd胁迫条件下 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 均下降(图2A,B)。在正常条件下,CK处理组与CK+GABA处理组植株的 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 没有显著性差异;Cd胁迫条件下,GABA处理的 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 显著高于未处理植株(图2A,B)。与Cd处理组相比,Cd+GABA处理组维持了较高的 F_v/F_m 和 PI_{ABS} ,分别增加了10.10%和28.87%(图2A,B)。

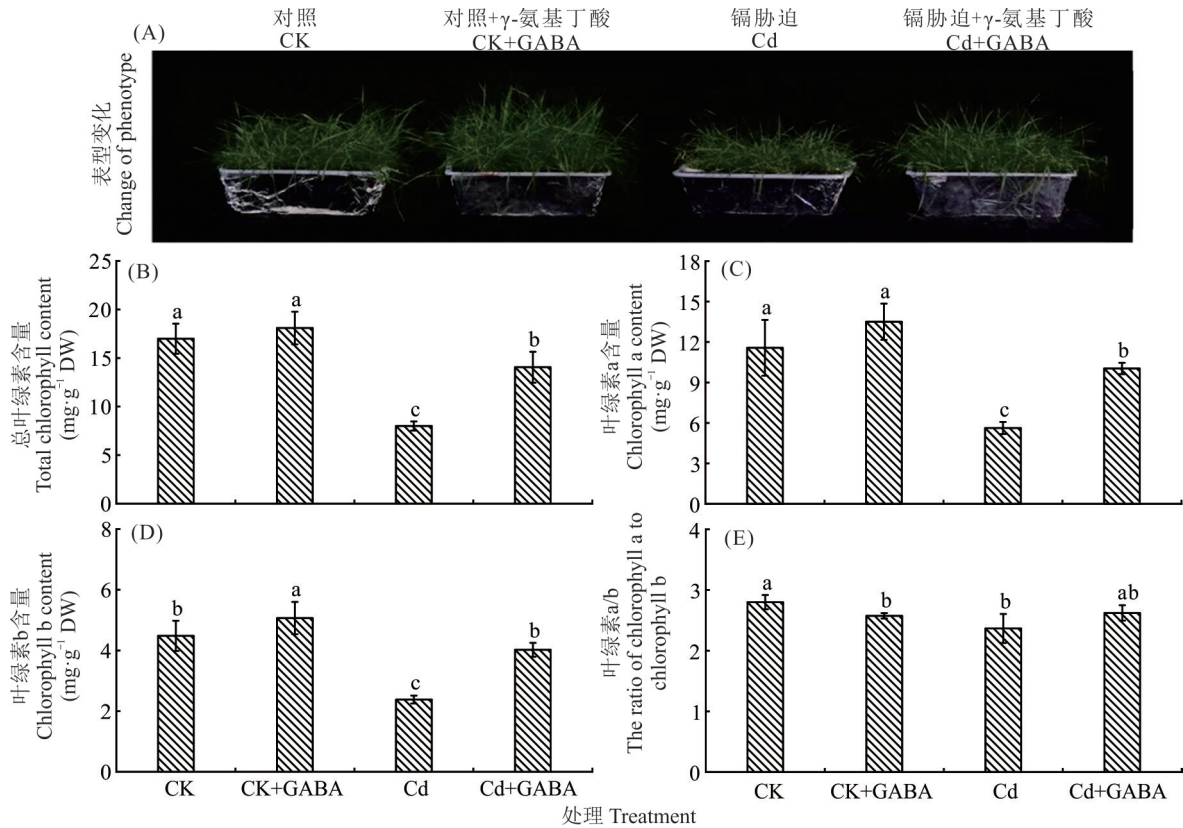


图1 外源 γ -氨基丁酸对CdCl₂胁迫下匍匐翦股颖生长和叶片叶绿素含量的影响

Fig. 1 Effects of exogenous γ -aminobutyric acid on growth and chlorophyll content in *A. stolonifera* under CdCl₂ stress

不同字母表示在0.05水平上差异显著($P < 0.05$)。下同。Different letters indicated significant difference at $P < 0.05$ level. The same below.

2.2 外源GABA对Cd胁迫下匍匐翦股颖膜稳定性、相对含水量及GABA积累的影响

正常条件和Cd胁迫条件下,外施GABA均显著降低了叶片相对电导率(图3A)。Cd胁迫后,植株的相对电导率显著上升,且Cd胁迫组比Cd+GABA处理组植株叶片的电导率高出18.24%(图3A)。与相对电导率趋势类似,Cd胁迫显著提升了MDA的积累,且外施GABA显著降低了Cd胁迫诱导的MDA积累(图3B)。如图3C所示,与CK+GABA处理组相比,Cd处理组的匍匐翦股颖叶片RWC显著下降,Cd+GABA处理较Cd处理显著提高了匍匐翦股颖植株叶片的RWC(图3C)。正常条件下GABA含量维持在较低水平,CK+GABA处理植株的

GABA 含量高于未处理植株,但两者之间无显著差异;Cd 胁迫条件下,不同处理植株的 GABA 含量显著积累,Cd+GABA 处理组与单独 Cd 处理组相比,内源 GABA 含量增加了 23%(图 3D)。

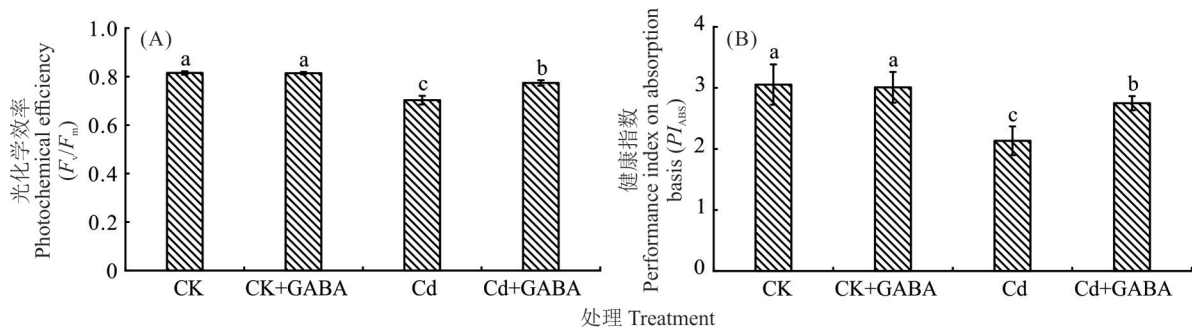


图 2 外源 γ -氨基丁酸对 $CdCl_2$ 胁迫下匍匐翦股颖叶片荧光参数的影响

Fig. 2 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on fluorescence parameters of *A. stolonifera* under $CdCl_2$ stress

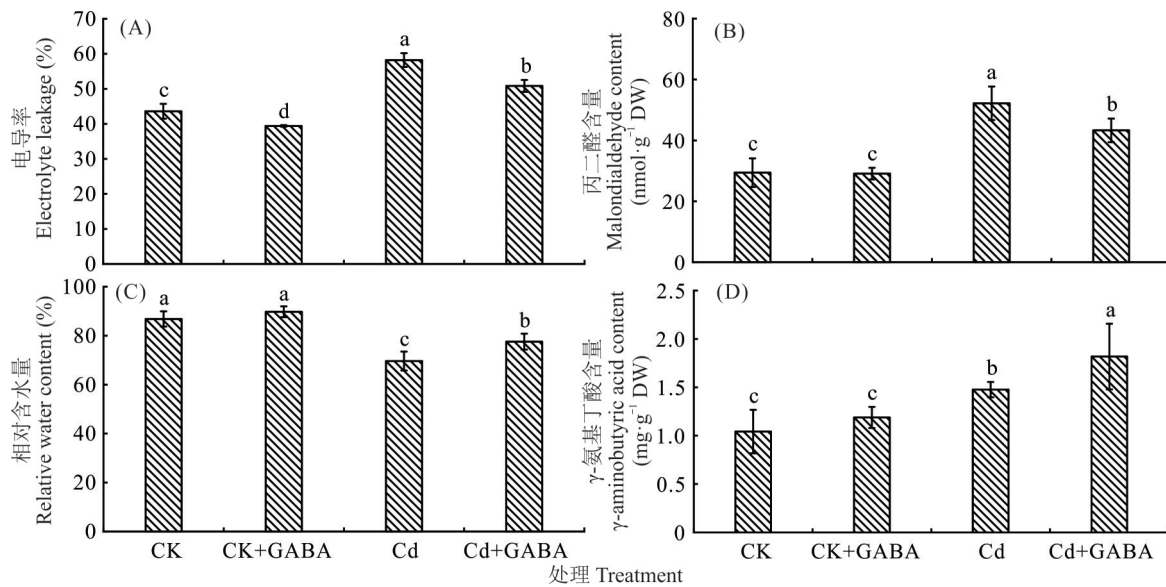


图 3 外源 γ -氨基丁酸对 $CdCl_2$ 胁迫下匍匐翦股颖膜透性、相对含水量及 γ -氨基丁酸合成的影响

Fig. 3 Effects of exogenous γ -aminobutyric acid on membrane permeability, relative water content and GABA synthesis of *A. stolonifera* under $CdCl_2$ stress

2.3 外源 GABA 对 Cd 胁迫下匍匐翦股颖 Cd 积累的影响

从图 4A 可以看出,正常条件下植株 Cd 积累水平非常低,且 CK 和 CK+GABA 处理间没有显著差异。Cd 胁迫下不同处理的匍匐翦股颖植株吸收了大量的 Cd,且绝大部分 Cd 积累在植株根部(图 4A)。对于地上部,Cd+GABA 处理 Cd 含量较 Cd 单独处理显著降低,地下部根系则刚好相反(图 4A)。正常条件下,外施 GABA 显著提高了 Cd 转运系数;Cd 胁迫条件下,外施 GABA 则显著降低了 Cd 转运系数(图 4B)。Cd 胁迫条件下,地上部和地下部 Cd 富集系数显著上升(图 4C,D)。对于地上部,Cd 胁迫下 GABA 处理较 Cd 处理显著降低了 Cd 富集系数(图 4C),而地下部与此相反,经 GABA 处理的植株 Cd 富集系数显著提高(图 4D)。

2.4 外源 GABA 对 Cd 胁迫下匍匐翦股颖 Cd 吸收转运关键基因转录水平的影响

在正常条件下 CK 和 CK+GABA 两个处理叶片中 *AsZIP2* 表达量没有显著性差异;Cd 胁迫显著上调了两个处理叶片中 *AsZIP2* 的表达水平,且 Cd+GABA 处理组显著高于 Cd 单独处理(图 5A)。正常条件下 CK 和 CK+GABA 两个处理根系中 *AsZIP2* 的表达水平没有显著性差异;与 CK 和 CK+GABA 处理相比较,镉胁迫条件下两

个处理组(Cd和Cd+GABA)根系中 *AsZIP2* 的表达量均显著升高,且Cd处理组 *AsZIP2* 的表达量显著低于Cd+GABA处理组(图5B)。正常条件下外施GABA没有显著影响叶片和根系中 *AsNRAMP1* 和 *AsNRAMP5* 的表达量(图6A~D)。Cd胁迫条件下,外施GABA较Cd处理显著降低了叶片中 *AsNRAMP1* 和 *AsNRAMP5* 的表达量(图6A,C)。在根系中,外施GABA在Cd胁迫条件下较Cd处理显著上调了 *AsNRAMP1* 和 *AsNRAMP5* 的表达量(图6B,D)。

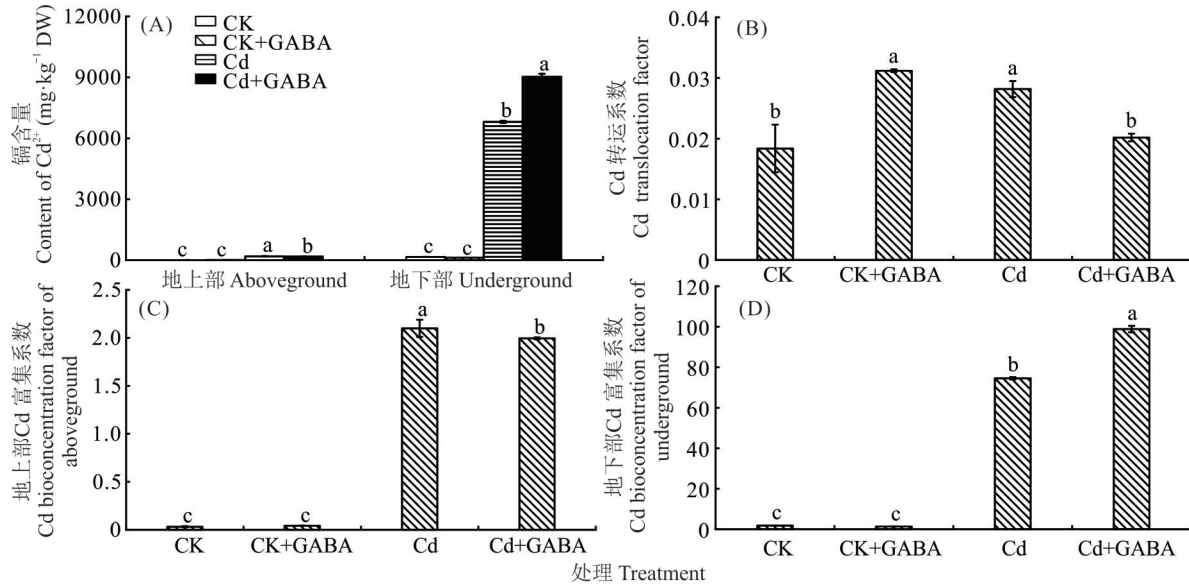


图4 外源 γ -氨基丁酸对CdCl₂胁迫下匍匐剪股颖Cd含量及离子分配的影响

Fig. 4 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on Cd²⁺ content and ion partitioning in *A. stolonifera* under CdCl₂ stress

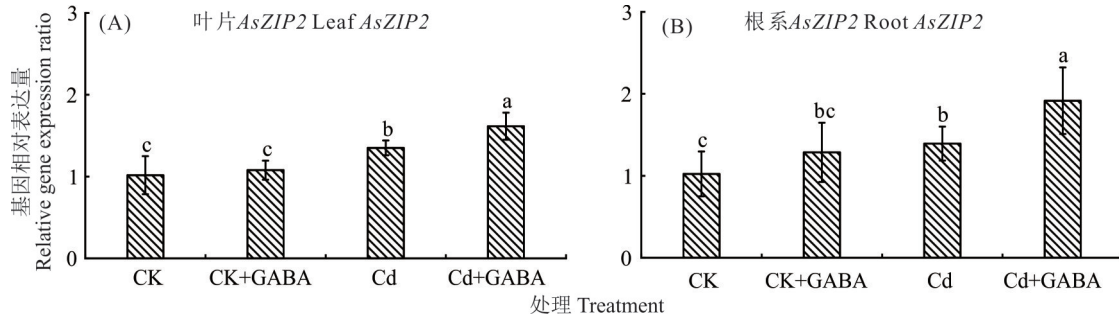


图5 外源 γ -氨基丁酸对CdCl₂胁迫下匍匐剪股颖ZIP基因家族表达的影响

Fig. 5 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on the expression of ZIP gene family in *A. stolonifera* under CdCl₂ stress

Cd胁迫显著诱导了 *AsHMA1* 在叶片中的表达,正常条件和Cd胁迫下外源GABA添加均显著降低了叶片中 *AsHMA1* 的表达量(图7A)。在根中,CK与CK+GABA处理组间 *AsHMA1* 的表达量没有显著差异,但Cd+GABA处理组中 *AsHMA1* 的表达量显著提高(图7B)。与正常条件相比,Cd胁迫也显著诱导了 *AsHMA3* 在叶和根系中的表达(图7C,D)。Cd胁迫下两个处理组(Cd和Cd+GABA)叶片中 *AsHMA3* 的表达量无显著差异(图7C),但Cd胁迫下外施GABA显著上调了根系中 *AsHMA3* 的表达量(图7D)。与正常对照CK相比,Cd胁迫显著上调了叶片和根系中 *AsABCC2* 基因家族的表达量(图8A,B)。在正常和Cd胁迫条件下,外源GABA均显著降低了叶片中 *AsABCC2* 的表达量(图8A),但在根系中外源GABA则显著提高了Cd胁迫下 *AsABCC2* 的相对表达量(图8B)。叶片中 *AsABCC4* 的相对表达量在CK与CK+GABA处理间没有显著差异,但Cd处理叶片中 *AsABCC4* 的表达量显著上升(图8C)。Cd胁迫显著提升了 *AsABCC4* 在根系中的表达,外施GABA在Cd胁迫下进一步提高了根系中 *AsABCC4* 的表达量(图8D)。

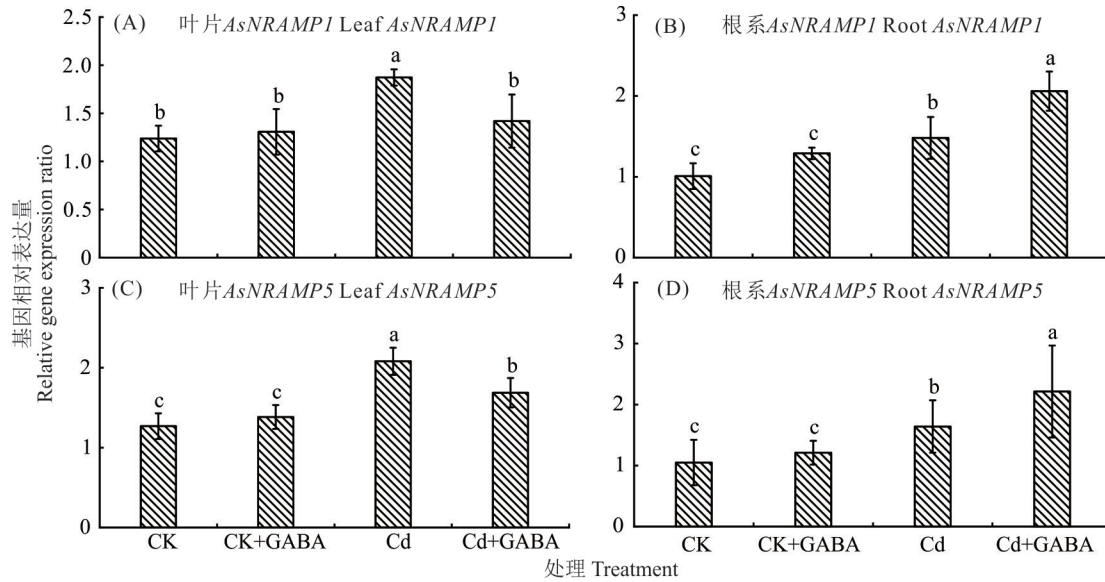


图 6 外源 γ -氨基丁酸对 CdCl_2 胁迫下匍匐剪股颖 *NRAMP* 基因家族表达的影响

Fig. 6 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on the expression of *NRAMP* gene family in *A. stolonifera* under CdCl_2 stress

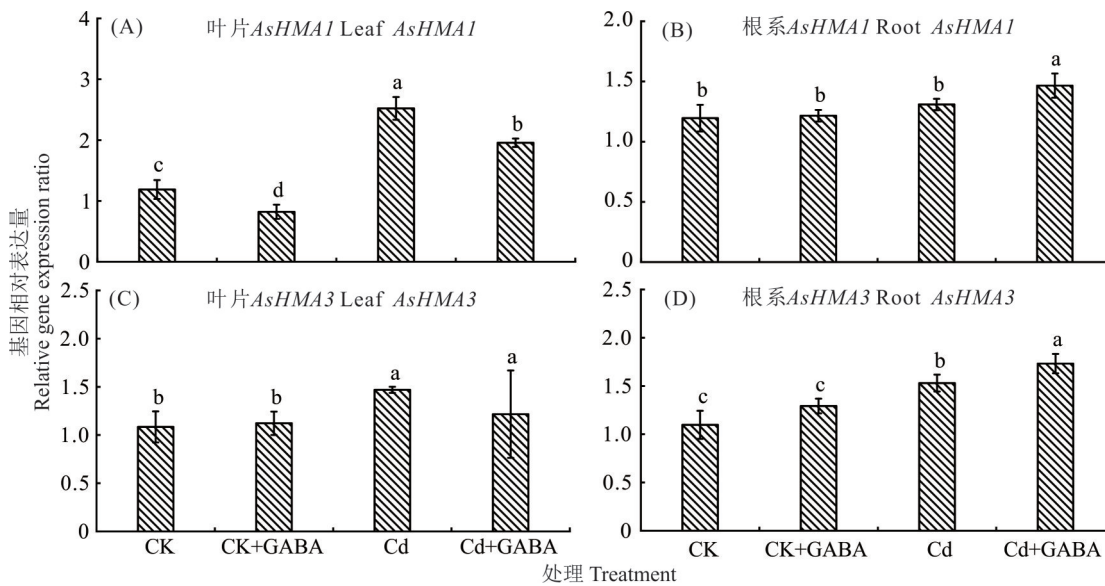


图 7 外源 γ -氨基丁酸对 CdCl_2 胁迫下匍匐剪股颖 *HMA* 基因家族表达的影响

Fig. 7 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on the expression of *HMA* gene family in *A. stolonifera* under CdCl_2 stress

3 讨论

植物暴露于过量的 Cd 胁迫下,常常表现出生长发育受限、植株萎黄及生物量下降等现象^[34]。光合作用是植物合成碳水化合物及获取能量的基础,植物中超过 95% 的干物质直接来自光合产物^[35]。Cd 会破坏植物叶绿体结构,也能抑制叶绿素的生物合成,导致植物光合作用减弱^[36-37]。Cd 对植物中光合电子传递的抑制主要是因为 Cd^{2+} 可以取代叶绿素中的 Mg^{2+} ,从而影响叶绿素合成并导致光系统 II (PS II) 活性降低^[38-39]。研究发现,Cd 胁迫下龙葵生长受到抑制,生物量显著降低,这与 Cd 胁迫下光合色素(叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素)含量降低呈正相关关系。然而,通过外源 GABA 的施用可以显著提高 Cd 胁迫下龙葵的生物量和光合色素含量,说明外源 GABA 可以通过缓解叶绿素损失来维持 Cd 胁迫下植物的光合能力^[26]。本研究也获得了类似的结果,外施 GABA 显著提高了 Cd 胁迫下匍匐剪股颖叶片中叶绿素的含量。此外,由于金属胁迫下叶绿素含量的降低及叶绿素结构的破坏,从而直接抑制了植物叶片对光能的捕获、传递和转化,降低了 PS II 的光化学效率^[40]。叶绿

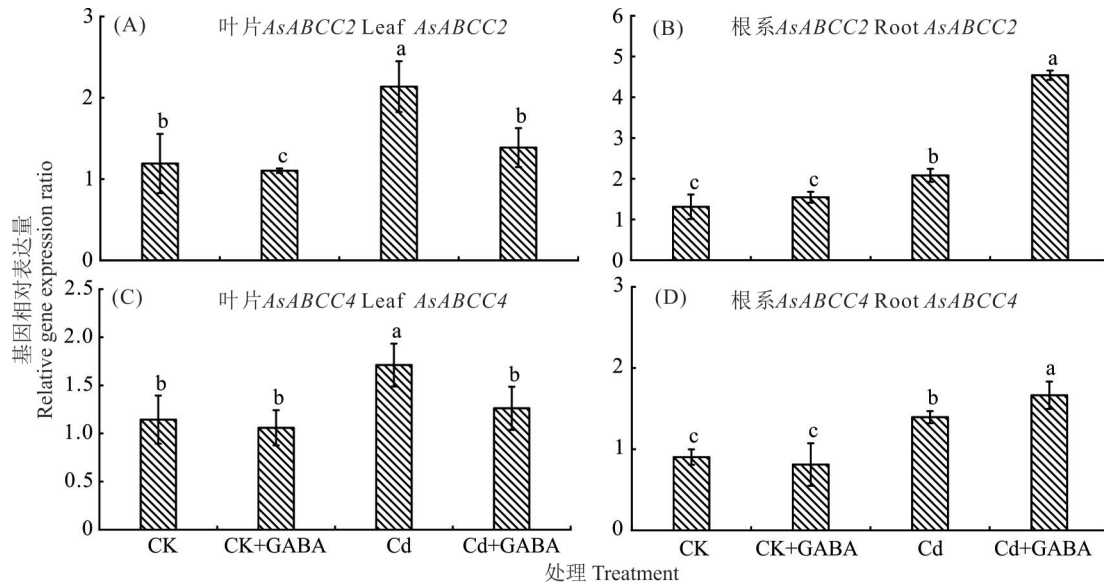


图8 外源 γ -氨基丁酸对CdCl₂胁迫下匍匐剪股颖ABCC基因家族表达的影响

Fig. 8 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on the expression of ABCC gene family in *A. stolonifera* under CdCl₂ stress

素荧光反映光化学反应、光能吸收和激发能传递等光合作用的原初反应过程^[41],是衡量植物光合作用能力和环境适应能力的重要指标^[42]。 F_v/F_m 是反映PS II反应中心光能转换效率的重要指标, F_v/F_m 越大,PS II最大光化学量子产量越大,植物对环境的适应性越好^[43]。 PI_{ABS} 又称为光化学性能指数, PI_{ABS} 相较于 F_v/F_m 更加敏感,能够更好地反映出叶片的光合作用性能,常用于评估植物在非生物胁迫下的健康情况^[44]。本研究发现,Cd胁迫下匍匐剪股颖叶片的 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 显著降低,但外源GABA处理后得到显著缓解,说明GABA可以有效减轻Cd胁迫对PS II的光抑制作用,使植株在Cd胁迫下维持更好的光合性能。

GABA作为一种小分子有机渗透调节剂,具有降低细胞渗透势、调节水分平衡及维持细胞膜稳定性等功能^[45]。Waris等^[20]研究发现,与Cd胁迫植物相比,在Cd和外源GABA联合施用下卷心莴苣(*Lactuca sativa*)叶片RWC增加了45%,生菜叶片RWC增加了50%,GABA在缓解Cd胁迫引起的叶片水分损失中效果显著。Qin等^[46]的研究也显示,耐Cd紫花苜蓿(*Medicago sativa*)品种Zhaodong在Cd胁迫下叶片中GABA水平及叶片保水能力显著高于不耐Cd品种Zhongmu No. 1。本研究发现,Cd胁迫下外源GABA的施用使内源GABA含量增加,植株保水能力也得到增强,表明GABA积累在匍匐剪股颖适应Cd胁迫中起关键作用。膜脂过氧化程度和细胞膜相对透性是衡量植物膜系统是否稳定的重要标志^[47]。Seifikalhor等^[22]的研究结果表明,外源GABA显著降低了Cd诱导的EL上升和MDA积累,有效改善了Cd胁迫下玉米叶片膜脂过氧化程度和细胞膜稳定性。施用100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA也显著降低了Cd胁迫下番茄(*Solanum lycopersicum*)体内MDA的积累,从而减轻了Cd胁迫对番茄种子的膜脂过氧化作用^[48]。此外,在Cd胁迫下,外源GABA处理后苹果幼苗根和叶的EL分别降低了12%和16%,细胞膜稳定性大大提升^[25]。本研究也得到了相似的结果,外施GABA后Cd胁迫下匍匐剪股颖叶片的EL和MDA含量显著降低,这表明GABA处理后的植株在Cd胁迫下能够维持较好的细胞膜完整性,膜脂过氧化程度更小,耐Cd性增强。

作为一种非必需营养元素,Cd在植物中没有特异性转运蛋白,必须依赖其他二价金属离子转运蛋白转运^[49]。因此,Cd胁迫下植物根系在吸收其他二价金属离子的同时被迫吸收过多的Cd离子,然后转运并富集于不同的组织中^[50]。有研究表明,外源GABA使Cd胁迫下藜麦(*Chenopodium quinoa*)幼苗叶和根系中的Cd含量降低了22%和28%^[51]。与未施GABA的Cd胁迫植株相比,外源GABA可以显著降低苹果幼苗根、茎和叶中Cd的积累,这可能与GABA调节了二价金属离子转运蛋白的基因表达有关^[25]。本研究结果显示,Cd胁迫显著诱导了Cd在匍匐剪股颖地上部和地下部的积累,但经过GABA处理后,植株地上部富集的Cd减少,这与GABA显著降低

Cd 的转运系数及地上部分 Cd 的富集系数有关。外施 GABA 处理可以使 Cd 更多地富集在匍匐翦股颖的根部,降低了 Cd 胁迫对地上部分光合器官的伤害。Cd 在植物中的运输是一个复杂的机制,涉及很多金属离子转运蛋白^[52]。其中,ZIPs 蛋白具有转运 Ca^{2+} 、 Fe^{2+} 和 Cd^{2+} 的功能^[53]。经研究发现,*AtZIP2*、*AtZIP5* 和 *AtZIP6* 均参与了 Cd 的吸收与转运^[54]。NRAMPs 家族进化相对保守,金属结合位点保守的甲硫氨酸序列能够提高 NRAMPs 对 Cd 转运的优先性和效率^[12]。OsNRAMP5 是水稻中负责 Cd 摄取的主要转运蛋白^[55]。Zhang 等^[56]在 Cd 超富集植物东南景天(*Sedum alfredii*)的研究中发现,*SaNRAMP1* 过表达显著增加了茎和叶中 Cd 的浓度。前人研究表明,将 *MhNRAMP1* 在烟草和苹果植株中过表达,Cd 胁迫下转基因烟草和苹果愈伤组织耐 Cd 性显著减弱,推测可能是因为 *MhNRAMP1* 通过介导 Cd 的吸收和积累加速 Cd 诱导的细胞死亡^[57]。本研究中,Cd 胁迫下外施 GABA 显著提高了根系中 *AsZIP2*、*NRAMP1* 和 *NRAMP5* 的表达量,但降低了 *NRAMP1* 和 *NRAMP5* 在叶片中的表达量。这与外施 GABA 后根系积累较多的 Cd,但由根系向地上部转移的 Cd 减少的结果相一致。这些结果表明,Cd 胁迫下外施 GABA 提高了匍匐翦股颖根系对 Cd 的富集能力,降低了 Cd 向地上部分光合器官的转移,缓解了叶片 Cd 的胁迫伤害。

调节 Cd 在细胞内不同细胞器间的运输和转移也是植物抵御 Cd 胁迫的重要适应性策略^[58]。ABCCs 和 HMAs 转运蛋白家族广泛参与植物细胞中金属离子、碳水化合物和脂类的运输^[59]。其中,HMAs 基因家族成员除了参与转运植物生长发育所必需的金属离子外,还能转运 Cd^{2+} 、 Pb^{2+} 和 Ag^{+} 等重金属离子^[60]。已有研究发现,*HvHMA1* 参与锌以及 Cd 向大麦(*Hordeum vulgare*)籽粒的转运^[61]。*TcHMA3* 在叶片和根系液泡中表达,负责将 Cd 从细胞质转运至液泡隔离起来,降低细胞质 Cd 离子浓度,增强植物对 Cd 的耐受性^[62]。水稻 *OsHMA3* 也定位于液泡膜上,主要负责将 Cd 转移至根系液泡,可以增强水稻对 Cd 胁迫的适应性^[11]。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中,Park 等^[63]发现 *AtABCC1* 和 *AtABCC2* 也是重要的液泡转运体,可以将 Cd 和 PC 的复合体 Cd-PC 转运至液泡,降低细胞质 Cd 的浓度以达到细胞解毒的效果。本研究发现,Cd 胁迫上调了匍匐翦股颖叶片和根系中 *AsHMA1*、*AsHMA3*、*AsABCC2* 和 *AsABCC4* 的表达量,表明匍匐翦股颖能通过上调这些 Cd 转运蛋白基因表达以加强 Cd 离子的液泡区隔化能力。外施 GABA 后,这些基因在 Cd 胁迫下匍匐翦股颖根系中的表达量进一步提高,这可能增强了根系 Cd 离子由细胞质向液泡的转移,从而降低了根系细胞质 Cd 的毒性。值得注意的是,在植物 Cd 的解毒机制中,ABCC 型转运蛋白通常与 PC 共同发挥作用。例如,在 PC 合成缺陷的拟南芥突变体 *cad1-3* 中过表达 *AtABCC3* 并不能使植株的耐 Cd 性增加^[63]。

4 结论

综上所述,Cd 胁迫显著降低了匍匐翦股颖叶片的相对含水量、叶绿素含量和光化学效率,导致细胞膜脂过氧化伤害和细胞膜稳定性降低。外施 GABA 则可以有效改善 Cd 胁迫导致的这些胁迫效应,减轻 Cd 胁迫对匍匐翦股颖的伤害。Cd 胁迫下,外源施用 GABA 处理后匍匐翦股颖叶片内源 GABA 含量显著上升,Cd 在根系中积累增加,叶片中 Cd 的积累降低,这与 GABA 显著上调了根系中 *AsZIP2*、*NRAMP1* 和 *NRAMP5* 的表达量有关。此外,GABA 也显著上调了 Cd 胁迫下根系中 *AsHMA1*、*AsHMA3*、*AsABCC2* 和 *AsABCC4* 的表达量,有助于提高根系 Cd 离子区隔化到液泡中,降低根系 Cd 的毒性。这些研究结果不仅丰富了 GABA 在调节植物耐 Cd 性上的作用机理,也为冷季性草坪草耐 Cd 栽培管理提供了技术参考。

参考文献 References:

- [1] Dradrach A, Karczewska A, Bogacz A, et al. Accumulation of potentially toxic metals in ryegrass (*Lolium perenne* L.) and other components of lawn vegetation in variously contaminated sites of urban areas. Sustainability, 2024, 16(18): 8040.
- [2] Gao L, Wang S F, Zou D C, et al. Physiological responses of low- and high-cadmium accumulating *Robinia pseudoacacia-rhizobium* symbioses to cadmium stress. Environmental Pollution, 2024, 345(6): 123456.
- [3] Anjum S A, Tanveer M, Hussain S, et al. Morpho-physiological growth and yield responses of two contrasting maize cultivars to cadmium exposure. Clean-Soil, Air, Water, 2016, 44(1): 29–36.
- [4] Guo J J, Qin S Y, Rengel Z, et al. Cadmium stress increases antioxidant enzyme activities and decreases endogenous hormone

- concentrations more in Cd-tolerant than Cd-sensitive wheat varieties. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 172(6): 380–387.
- [5] Lin J N, Lin L, Shi J A, *et al.* Growth and metabolic differences in the potential of phytoremediation between two hybrid bermudagrasses in roots, stems, and leaves under cadmium stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2024, 222(6): 105767.
- [6] Liu P, Sun L, Zhang Y, *et al.* The metal tolerance protein OsMTP11 facilitates cadmium sequestration in the vacuoles of leaf vascular cells for restricting its translocation into rice grains. *Molecular Plant*, 2024, 17(11): 1733–1752.
- [7] Wu X, Chen J H, Yue X M, *et al.* The zinc-regulated protein (ZIP) family genes and glutathione *s*-transferase (GST) family genes play roles in Cd resistance and accumulation of pak choi (*Brassica campestris* ssp. *chinensis*). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 183(17): 109571.
- [8] Zheng X, Chen L, Li X F. *Arabidopsis* and rice showed a distinct pattern in ZIPs genes expression profile in response to Cd stress. *Botanical Studies*, 2018, 59(22): 1–10.
- [9] Ishikawa S, Ishimaru Y, Igura M, *et al.* Ion-beam irradiation, gene identification, and marker-assisted breeding in the development of low-cadmium rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(47): 19166–19171.
- [10] Takahashi R, Ishimaru Y, Senoura T, *et al.* The *OsNRAMP1* iron transporter is involved in Cd accumulation in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(14): 4843–4850.
- [11] Miyadate H, Adachi S, Hiraizumi A, *et al.* *OsHMA3*, a P1B-type of ATPase affects root-to-shoot cadmium translocation in rice by mediating efflux into vacuoles. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 190–199.
- [12] Brunetti P, Zanella L, De Paolis A, *et al.* Cadmium-inducible expression of the ABC-type transporter *AtABCC3* increases phytochelatin-mediated cadmium tolerance in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(13): 3815–3829.
- [13] Faizan M, Alam P, Hussain A, *et al.* Phytochelatin: A key regulator against heavy metal toxicity in plants. *Plant Stress*, 2024, 11(1): 100355.
- [14] Song W Y, Park J, Mendoza-Cózatl D G, *et al.* Arsenic tolerance in *Arabidopsis* is mediated by two ABCC-type phytochelatin transporters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(49): 21187–21192.
- [15] Ramesh S A, Tyerman S D, Gilliam M, *et al.* γ -aminobutyric acid (GABA) signalling in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2017, 74(22): 1577–1603.
- [16] Deewatthanawong R, Rowell P, Watkins C B, *et al.* γ -aminobutyric acid (GABA) metabolism in CO₂ treated tomatoes. *Postharvest Biology and Technology*, 2010, 57(2): 97–105.
- [17] Dolphen R, Thiravetyan P. Exogenous γ -aminobutyric acid and *Bacillus pumilus* reduce arsenic uptake and toxicity in rice. *Environmental Science and Pollution Research*, 2024, 31(7): 10609–10620.
- [18] Kalhor M S, Aliniaiefard S, Seif M, *et al.* Enhanced salt tolerance and photosynthetic performance: Implication of γ -aminobutyric acid application in salt-exposed lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 130(9): 157–172.
- [19] Zhu G X, Xiao H Y, Guo Q J, *et al.* Effects of cadmium stress on growth and amino acid metabolism in two Compositae plants. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 158(12): 300–308.
- [20] Waris Z, Noreen Z, Shah A A, *et al.* Efficacy of γ -aminobutyric acid (GABA) on physio-biochemical attributes of lettuce (*Lactuca sativa* L.) under cadmium toxicity. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(8): 5041–5057.
- [21] He G Q, Zhang H B, Liu S Q, *et al.* Exogenous γ -glutamic acid (GABA) induces proline and glutathione synthesis in alleviating Cd-induced photosynthetic inhibition and oxidative damage in tobacco leaves. *Journal of Plant Interactions*, 2021, 16(1): 296–306.
- [22] Seifikalhor M, Aliniaiefard S, Bernard F, *et al.* γ -aminobutyric acid confers cadmium tolerance in maize plants by concerted regulation of polyamine metabolism and antioxidant defense systems. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 3356.
- [23] Ashraf U, Anjum S A, Rasul F, *et al.* GABA-mediated tolerance in fragrant rice to individual and interactive Pb and Cd stress. *Research Square*, 2024, 7(1): 30–45.
- [24] Zhao Y T, Song X T, Zhong D B, *et al.* γ -aminobutyric acid (GABA) regulates lipid production and cadmium uptake by *Monoraphidium* sp. QLY-1 under cadmium stress. *Bioresource Technology*, 2020, 297(3): 122500.
- [25] Li Y X, Li Y H, Cui Y L, *et al.* GABA-mediated inhibition of cadmium uptake and accumulation in apples. *Environmental*

- Pollution, 2022, 300(9): 118867.
- [26] Li W Z, Li X F, Zhou K X, *et al.* Exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) improves the cadmium phytoremediation capacity of *Solanum nigrum* var. *humile* under cadmium stress. *Environmental Progress & Sustainable Energy*, 2024, 43(4): e14364.
- [27] Ji C D, Zhang D G, Zhu J, *et al.* Effects of high temperature stress on some physiological characteristics and regeneration ability of *Agrostis stolonifera* green turfgrass. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(1): 221–224.
姬承东, 张德罡, 朱钧, 等. 高温对匍匐剪股颖果岭草坪草生理特性及再生性的影响. *中国农学通报*, 2007, 23(1): 221–224.
- [28] Wang H H. Effect of calcium salt on salt tolerance of creeping bentgrass under NaCl stress. Lanzhou: Lanzhou University, 2021.
王慧慧. 钙盐对 NaCl 胁迫下匍匐剪股颖耐盐性影响. 兰州: 兰州大学, 2021.
- [29] Li Z, Zhou M, Qi H Y, *et al.* Foliar application of diethyl aminoethyl hexanoate (DA-6) alleviated summer bentgrass decline and heat damage to creeping bentgrass. *Crop Science*, 2024, 64(2): 1039–1050.
- [30] Arnon D. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 1949, 24(1): 1–15.
- [31] Barr H D, Weatherley P E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1962, 15(3): 413–428.
- [32] Blum A, Ebercon A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Science*, 1981, 21(1): 43–47.
- [33] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. *Methods*, 2001, 25(4): 402–408.
- [34] Wu Z C, Zhao X H, Sun X C, *et al.* Antioxidant enzyme systems and the ascorbate-glutathione cycle as contributing factors to cadmium accumulation and tolerance in two oilseed rape cultivars (*Brassica napus* L.) under moderate cadmium stress. *Chemosphere*, 2015, 138(21): 526–536.
- [35] Deng G, Li M, Li H, *et al.* Exposure to cadmium causes declines in growth and photosynthesis in the endangered aquatic fern (*Ceratopteris pteridoides*). *Aquatic Botany*, 2014, 112(1): 23–32.
- [36] Santos L R, Batista B L, Lobato A K S. Brassinosteroids mitigate cadmium toxicity in cowpea plants. *Photosynthetica*, 2018, 56(2): 591–605.
- [37] Zhang H H, Xu Z S, Guo K W, *et al.* Toxic effects of heavy metal Cd and Zn on chlorophyll, carotenoid metabolism and photosynthetic function in tobacco leaves revealed by physiological and proteomics analysis. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 202(16): 110856.
- [38] Benavides M P, Gallego S M, Tomaro M L. Cadmium toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2005, 17(1): 21–34.
- [39] Wodala B, Eitel G, Gyula T N, *et al.* Monitoring moderate Cu and Cd toxicity by chlorophyll fluorescence and P_{700} absorbance in pea leaves. *Photosynthetica*, 2012, 50(2): 380–386.
- [40] Dhir B, Sharmila P, Saradhi P P. Photosynthetic performance of *Salvinia natans* exposed to chromium and zinc rich wastewater. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2008, 20(1): 61–70.
- [41] Feng Y Z, Zhao Y, Wang B P, *et al.* Effects of drought rehydration on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Paulownia catalpifolia* seedlings. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2020, 40(4): 1–8.
冯延芝, 赵阳, 王保平, 等. 干旱复水对楸叶泡桐幼苗光合和叶绿素荧光的影响. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(4): 1–8.
- [42] Xiang W, Cheng X R, Xu H D, *et al.* Effects of light and N:P ratio on photosynthetic characteristics of three typical tree species. *Forest Research*, 2023, 36(1): 179–190.
向旺, 成向荣, 徐海东, 等. 光照和氮磷供应比对 3 种典型乔木幼苗光合生理特性的影响. *林业科学研究*, 2023, 36(1): 179–190.
- [43] Jin C, Zha T S, Jia X, *et al.* Dynamics of chlorophyll fluorescence parameters under drought condition for three desert shrub species. *Journal of Beijing Forestry University*, 2020, 42(8): 72–80.
靳川, 查天山, 贾昕, 等. 干旱环境 3 种荒漠灌木叶绿素荧光参数动态. *北京林业大学学报*, 2020, 42(8): 72–80.
- [44] Yang H Z, Yuan Y, Liu X Y, *et al.* Phytohormonal homeostasis, chloroplast stability, and heat shock transcription pathways related to the adaptability of creeping bentgrass species to heat stress. *Protoplasma*, 2025, 262(1): 649–665.
- [45] Li D, Li L, Xiao G N, *et al.* Effects of elevated CO_2 on energy metabolism and γ -aminobutyric acid shunt pathway in

- postharvest strawberry fruit. *Food Chemistry*, 2018, 265(28): 281–289.
- [46] Qin B, Sun M L, Liu H Z, *et al.* Alfalfa *MsGAD2* induces γ -aminobutyric acid accumulation and enhances Cd resistance in transgenic tobacco. *Environmental and Experimental Botany*, 2025, 229(1): 106058.
- [47] Lin L, Lin J N, Zhou M, *et al.* Lipid remodelling and the conversion of lipids into sugars associated with tolerance to cadmium toxicity during white clover seed germination. *Physiologia Plantarum*, 2024, 176(4): e14433.
- [48] Lv Y Y, Zhao Y T S, He Y, *et al.* Synergistic effects of γ -aminobutyric acid and melatonin on seed germination and cadmium tolerance in tomato. *Plant Signaling & Behavior*, 2023, 18(1): 2216001.
- [49] Zhao F J, Tang Z, Song J J, *et al.* Toxic metals and metalloids: Uptake, transport, detoxification, phytoremediation, and crop improvement for safer food. *Molecular Plant*, 2022, 15(1): 27–44.
- [50] Cuypers A, Plusquin M, Remans T, *et al.* Cadmium stress: An oxidative challenge. *Biometals*, 2010, 23(2): 927–940.
- [51] Hao X H, Liu K X, Zhang M Y. Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on physiological property, antioxidant activity, and cadmium uptake of quinoa seedlings under cadmium stress. *Bioscience Reports*, 2024, 44(6): BSR20240215.
- [52] Gallego S M, Pena L B, Barcia R A, *et al.* Unravelling cadmium toxicity and tolerance in plants: Insight into regulatory mechanisms. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 83(9): 33–46.
- [53] Cao Y Q, Nie Q K, Gao Y, *et al.* The studies on cadmium and its chelate related transporters in plants. *Crops*, 2018, 3(3): 15–24.
- [54] Milner M J, Seamon J, Craft E, *et al.* Transport properties of members of the ZIP family in plants and their role in Zn and Mn homeostasis. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(1): 369–381.
- [55] Kanwal F, Riaz A, Ali S, *et al.* NRAMPs and manganese: Magic keys to reduce cadmium toxicity and accumulation in plants. *Science of the Total Environment*, 2024, 921(16): 171005.
- [56] Zhang J, Zhang M, Song H Y, *et al.* A novel plasma membrane-based *NRAMP* transporter contributes to Cd and Zn hyperaccumulation in *Sedum alfredii* Hance. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 176(8): 104121.
- [57] Zhang W W, Yue S Q, Song J F, *et al.* *MhNRAMP1* from *Malus hupehensis* exacerbates cell death by accelerating cd uptake in tobacco and apple calli. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11(7): 957.
- [58] Di Y L, Cao Y Q, Peng D D, *et al.* *AsGAD1* cloned from creeping bentgrass modulates cadmium tolerance of *Arabidopsis thaliana* by remodelling membrane lipids and cadmium uptake, transport and chelation. *Physiologia Plantarum*, 2025, 177(1): e70063.
- [59] Khan N, You F M, Datla R, *et al.* Genome-wide identification of ATP binding cassette (ABC) transporter and heavy metal associated (*HMA*) gene families in flax (*Linum usitatissimum* L.). *BMC Genomics*, 2020, 21(7): 1–14.
- [60] Argüello J M, Eren E, González-Guerrero M. The structure and function of heavy metal transport P 1B-ATPases. *Biometals*, 2007, 20(1): 233–248.
- [61] Mikkelsen M D, Pedas P, Schiller M, *et al.* Barley *HvHMA1* is a heavy metal pump involved in mobilizing organellar Zn and Cu and plays a role in metal loading into grains. *PLoS One*, 2012, 7(11): e49027.
- [62] Ueno D, Milner M J, Yamaji N, *et al.* Elevated expression of *TcHMA3* plays a key role in the extreme Cd tolerance in a Cd-hyperaccumulating ecotype of *Thlaspi caerulescens*. *The Plant Journal*, 2011, 66(5): 852–862.
- [63] Park J, Song W Y, Ko D, *et al.* The phytochelatin transporters *AtABCC1* and *AtABCC2* mediate tolerance to cadmium and mercury. *The Plant Journal*, 2012, 69(2): 278–288.