

张丽萍, 刘志强, 金竹萍, 等. H_2S 对镉胁迫下白菜幼苗根系渗透胁迫的调节作用[J]. 农业环境科学学报, 2016, 35(2):247–252.

ZHANG Li-ping, LIU Zhi-qiang, JIN Zhu-ping, et al. Regulation of H_2S on Cd-induced osmotic stress in roots of Chinese cabbage seedling[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2016, 35(2):247–252.

H_2S 对镉胁迫下白菜幼苗根系渗透胁迫的调节作用

张丽萍, 刘志强, 金竹萍, 刘旦梅, 乔增杰, 方慧慧, 杜鑫哲, 裴雁曦*

(山西大学生命科学学院, 太原 030006)

摘要:以水培白菜幼苗为材料,研究了气体信号分子 H_2S 对重金属镉胁迫下白菜幼苗根系细胞膜透性和渗透调节物质的影响。结果表明,在 $2.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CdCl_2 胁迫下,随处理时间的增加,白菜根系的膜脂过氧化产物丙二醛含量增加,白菜幼苗根细胞的相对电导率增大,细胞膜透性增大; H_2S 的外源供体 NaHS (1 、 5 、 $10\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)预处理,均使镉胁迫引起的白菜根细胞相对电导率显著下降并提高根部的相对含水量; $5\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaHS 预处理可增加镉胁迫下白菜幼苗根部可溶性糖和脯氨酸的含量,可溶性蛋白和甜菜碱含量则无明显变化, $1\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 羟胺(H_2S 生成抑制剂)处理降低了镉胁迫下可溶性糖和脯氨酸含量。因此, H_2S 可以通过调节白菜幼苗根的渗透调节物质可溶性糖和脯氨酸的合成来降低镉对根系的伤害。

关键词: H_2S ; 镉; 渗透调节物质; 脯氨酸; 可溶性糖

中图分类号: X503.23 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2016)02-0247-06 doi:10.11654/jaes.2016.02.006

Regulation of H_2S on Cd-induced osmotic stress in roots of Chinese cabbage seedling

ZHANG Li-ping, LIU Zhi-qiang, JIN Zhu-ping, LIU Dan-mei, QIAO Zeng-jie, FANG Hui-hui, DU Xin-zhe, PEI Yan-xi*

(School of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract: Hydrogen sulfide has showed the potential to enhance the resistance of plants to environmental stresses. In this study, regulation of gas transmitter H_2S on the cell membrane permeability and the osmoticum in roots of Chinese cabbage seedlings under Cd stresses was investigated. Cadmium stresses caused lipid peroxidation excessive accumulation in a time- and concentration-dependent manner, leading to higher relative conductivity and greater membrane permeability in cabbage root cells. Pretreatments with 1 , 5 , and $10\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaHS , donor of H_2S , significantly reduced the relative conductivity increased by Cd stresses and increased water content in the roots. Under Cd stresses, the content of soluble sugar and proline was improved by the fumigation with NaHS , but was reduced by H_2S synthesis inhibitor HA pretreatment. The present finding indicate that H_2S alleviates Cd toxicity mainly through promoting the synthesis of soluble sugar and proline and then balancing the Cd-induced osmotic stress in cabbage seedling roots.

Keywords: H_2S ; cadmium; osmoticum; proline; soluble sugar

重金属镉(Cd)是植物生长的非必需元素,容易被植物吸收富集,具有极强的生物毒性。2011年的统计结果显示,随着世界范围内环境污染的加剧,每年进入土壤的镉有 2.2 万 t,被镉污染的耕地超过 $1.3\times$

10^4 hm^2 。植物首先通过根系吸收土壤中的镉,然后转运到植株的地上部,所以植物根系是最先受到镉毒害的部位,也是损伤最严重的器官之一。高浓度的 Cd 处理能对大麦根系造成严重氧化损伤,膜脂过氧化产物(丙二醛)积累,进而使根部的细胞膜透性增加,而长时间的 Cd 胁迫会导致植物根部的渗透调节物质如脯氨酸、可溶性糖含量下降。杨颖丽等对 Cd 影响小麦叶片渗透调节物质的研究也表明,低浓度 Cd 处理时,小麦叶片中脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋

收稿日期: 2015-09-08

基金项目: 国家自然科学基金(31372085, 31300236, 31400237); 山西省高等学校科技创新基金(2013103)

作者简介: 张丽萍(1974—),女,博士研究生,主要研究方向为植物分子与植物抗逆。E-mail: zhanglp7410@sxu.edu.cn

* 通信作者: 裴雁曦 E-mail: peiyanxi@sxu.edu.cn

白含量显著升高以维持细胞渗透势;随着 Cd 处理浓度继续升高,叶片中脯氨酸含量基本保持不变,可溶性糖持续积累,而可溶性蛋白含量降低。可见 Cd 胁迫过程中,为了应对胁迫造成的细胞膜透性增大、避免大量的电解质渗漏导致细胞死亡,植物细胞会通过改变渗透调节物的含量来维持细胞正常渗透压。

最近几年的研究表明, H_2S 作为一种气体信号分子,在植物抵抗各种环境胁迫过程中起到了重要的保护作用。关于 H_2S 对植物重金属胁迫的缓解作用已有一些报道,在植物受到重金属胁迫时,植物体内的 H_2S 合成增加,进而促进还原型谷胱甘肽、抗坏血酸的合成,并提高一系列抗氧化酶的活性来维持细胞内氧化还原状态的平衡,降低胁迫造成的氧化损伤^[5-7]。调控重金属离子的吸收和在植物体内的转运也是 H_2S 作为信号分子缓解重金属对植物毒害的一种方式。研究^[6-8]表明, H_2S 可通过提高 $Na^+-ATPase$ 、 $K^+-ATPase$ 和 $H^+-ATPase$ 的活性来抑制植物对重金属离子的吸收,同时增加植物对 S、P、Ca、Mg 和 Fe 的吸收。 H_2S 还可以抑制受 H_2O_2 调控的 Ca 通道来阻挡 Cd^{2+} 进入质膜,并且激活液泡膜上的转运通道,将胞质中 Cd^{2+} 转运至液泡,从而降低胞质内重金属离子的浓度^[9]。外源 H_2S 可通过提高油菜的叶绿素含量、光合作用强度,以及促进细胞内叶绿体内囊的发育,增加线粒体数目来缓解 Cd 胁迫^[10]。本实验室前期的研究还发现, H_2S 与其他信号分子和多种激素的相互作用可缓解重金属对植物造成的伤害^[11-12]。

本文以白菜 (*Brassica rapa pekinensis*) 幼苗为实验材料,探究 H_2S 能否减轻 Cd 胁迫对植物根系造成的损伤,增加植物的含水量,以及这种对根系透性的保护作用是否通过调节体内多种渗透调节物质的合成来实现,旨在完善 H_2S 抵抗重金属胁迫的生理机制,为提高农作物抗逆性的应用提供理论基础。

1 材料方法

1.1 白菜幼苗培养和处理

实验选用“津育 75 号”白菜,选择大小均匀、饱满的种子,浸种 24 h,摆于培养皿中,每皿 30 粒,黑暗萌发 2 d,然后在温度 23 ℃、相对湿度 60%、光照度 3000 lx、光周期 16 h/8 h (昼/夜)条件下生长,每皿每天补充 1/2 MS 培养液 2 mL。2 d 后进行实验处理,每一处理设三个重复。

1.1.1 $CdCl_2$ 处理

向培养皿中加 $CdCl_2$ 溶液使其终浓度分别为

2.5、5 $mmol \cdot L^{-1}$,分别处理 0、12、24、36、48 h,取根测定丙二醛(MDA)含量和相对电导率。

1.1.2 H_2S 熏蒸

以 NaHS 作为外源 H_2S 供体,将各组幼苗置于等体积的密闭玻璃罩内,用 ddH₂O 配制 1、5、10、50、100 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 浓度的 NaHS 溶液,置于玻璃罩内熏蒸幼苗 24 h,然后向培养皿中加 $CdCl_2$ 溶液使其终浓度为 5 $mmol \cdot L^{-1}$,48 h 后测定白菜幼苗根部的相对电导率。

1.1.3 NaHS+ $CdCl_2$ 处理

5 $\mu mol \cdot L^{-1}$ NaHS 熏蒸幼苗 24 h,向培养皿中加 $CdCl_2$ 溶液使其终浓度为 5 $mmol \cdot L^{-1}$, $CdCl_2$ 处理时间为 0、12、24、36、48 h,测定根部相对电导率、相对含水量,以及可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱含量。

1.1.4 HA(羟胺, H_2S 生成抑制剂)+ $CdCl_2$ 处理

在培养皿中加入 HA 溶液使其终浓度为 1 $mmol \cdot L^{-1}$,24 h 后向培养皿中加 $CdCl_2$ 溶液使其终浓度为 5 $mmol \cdot L^{-1}$ 。 $CdCl_2$ 处理时间为 0、12、24、36、48 h,取根测定脯氨酸和可溶性糖含量。

1.2 生理指标测定

MDA 的测定用硫代巴比妥酸法^[13];细胞膜透性、可溶性蛋白含量以及脯氨酸含量测定参考李合生^[14]的方法;可溶性糖含量测定参考文献[15];相对含水量测定参考 Coleman^[16]的方法;甜菜碱的测定参考崔艳红等^[17]的方法。

1.3 数据分析

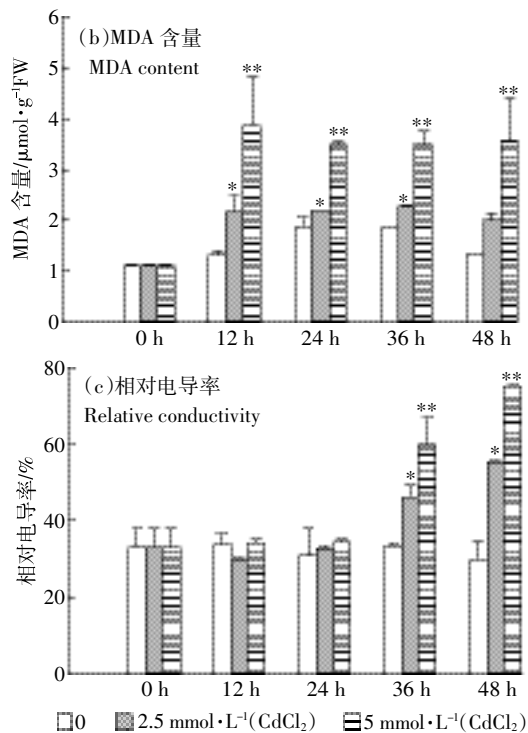
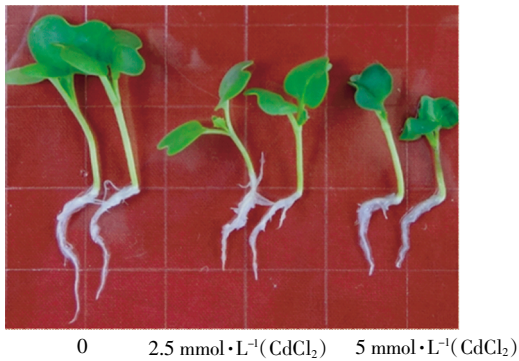
统计分析采用 SPSS 17.0 软件进行单因素方差分析,实验数据用平均值±标准误差表示,Duncan's 测验分析组间差异性。

2 结果与分析

2.1 Cd 胁迫下白菜幼苗根系的细胞膜透性

$CdCl_2$ 处理 48 h 后白菜幼苗的生长表型如图 1a 所示。MDA 是脂质过氧化的产物,同时也是膜脂氧化损伤的重要指标。结果显示(图 1b),2.5 $mmol \cdot L^{-1}$ 和 5 $mmol \cdot L^{-1}$ 的 $CdCl_2$ 处理 12 h 都能引起白菜幼苗根部的 MDA 含量升高,随着处理时间的延长,MDA 含量处于较高的水平,且 5 $mmol \cdot L^{-1}$ $CdCl_2$ 处理引起的 MDA 含量升高幅度大于 2.5 $mmol \cdot L^{-1}$ $CdCl_2$ 处理。 $CdCl_2$ 胁迫后造成白菜幼苗根中 MDA 的大量积累,表明 $CdCl_2$ 对细胞膜造成氧化损伤,导致细胞内的物质外渗,引起根部相对电导率的增加,所以可通过测定根部相对电导率来反映 Cd 胁迫对细胞膜透性的影响,结果如图 1c 所示。2.5 $mmol \cdot L^{-1}$ 和 5 $mmol \cdot L^{-1}$

(a)白菜幼苗生长表型(处理 48 h 后)
Phenotypes of cabbage seedlings(after 48 h)



* 和 ** 分别表示与同一处理时间的对照相比差异显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)

* and ** indicate significant difference at $P<0.05$ and $P<0.01$ compared to corresponding control, respectively

图 1 CdCl₂ 处理后白菜幼苗生长型以及根系 MDA 含量和细胞膜透性的变化

Figure 1 Effects of Cd on phenotypes of cabbage seedlings, and MDA content and cell membrane permeability in cabbage roots

CdCl₂ 处理 12 h 和 24 h, 白菜幼苗根部的相对电导率与对照相比没有显著变化; CdCl₂ 处理 36 h 和 48 h 引起白菜根部相对电导率增大, 且 5 mmol·L⁻¹ CdCl₂ 处理组的相对电导率增幅高于 2.5 mmol·L⁻¹ CdCl₂ 处理组。

2.2 外源 H₂S 对 Cd 胁迫下白菜幼苗根系的细胞膜透性和相对含水量的影响

如图 2a 所示, 1、5 μmol·L⁻¹ 和 10 μmol·L⁻¹ 的

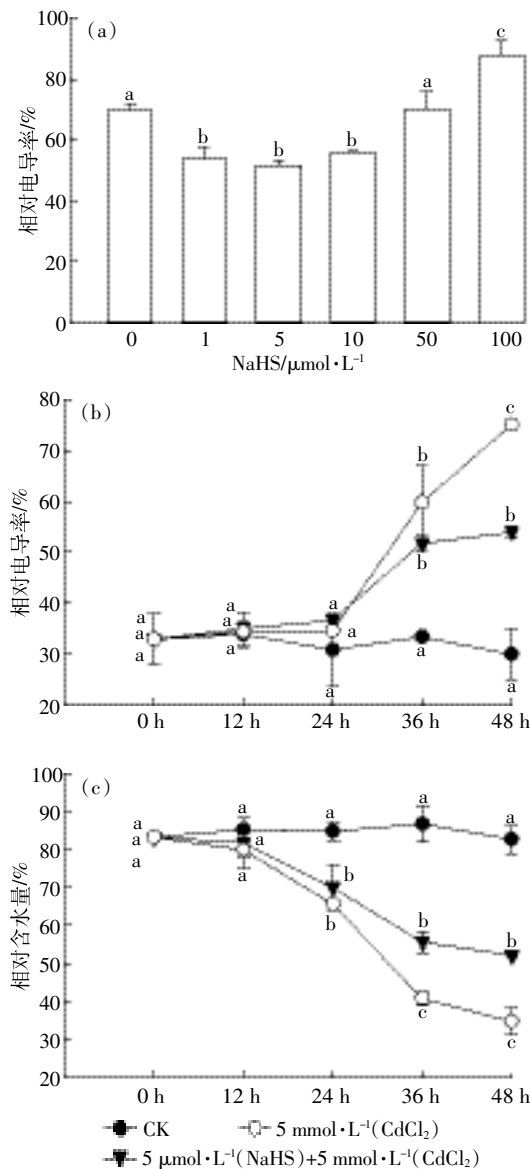
NaHS 预处理能够明显($P<0.05$)降低 Cd 造成的白菜根系相对电导率增加, 缓解 Cd 胁迫对根细胞的伤害; 50 μmol·L⁻¹ NaHS 预处理没有缓解作用, NaHS 浓度增加到 100 μmol·L⁻¹ 时, 相对电导率增加到 89.51%, 与单独 CdCl₂ 处理相比升高显著($P<0.05$), 即加重了 CdCl₂ 对细胞膜的损伤。根据以上结果, 选取 5 μmol·L⁻¹ 作为后续实验的 NaHS 预处理浓度, 以相对电导率和相对含水量作为衡量 H₂S 缓解 Cd 胁迫对根细胞膜透性影响的指标, 结果如图 2b 所示, CdCl₂ 胁迫时间为 36 h 和 48 h 时, 经 NaHS 预处理的 Cd 胁迫下的幼苗根部的相对电导率低于未经 NaHS 预处理的 Cd 胁迫幼苗, 即 H₂S 表现出缓解作用。NaHS 预处理组的相对含水量在 CdCl₂ 胁迫 36 h 和 48 h 的下降速度减缓, 与未经 NaHS 预处理组相比差异显著(图 2c)。以上结果表明 H₂S 能够缓解 Cd 胁迫引起的白菜幼苗根细胞膜透性升高。

2.3 外源 H₂S 对 Cd 胁迫下白菜幼苗根系可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱含量的影响

如图 3a、图 3b 所示, 单独 CdCl₂ 胁迫和经 NaHS 预处理的 CdCl₂ 处理组相比, 可溶性蛋白和甜菜碱含量均没有显著变化。图 3c 显示, CdCl₂ 胁迫 24 h 和 36 h 的白菜幼苗根部脯氨酸含量升高, 胁迫 48 h 的脯氨酸含量恢复到对照水平; NaHS 预处理后 CdCl₂ 胁迫 12、24、36、48 h 的白菜幼苗根部脯氨酸含量都高于对照组和未经 NaHS 预处理 CdCl₂ 胁迫下的幼苗。图 3d 显示, CdCl₂ 胁迫 12、24、36、48 h 白菜幼苗根部可溶性糖含量极显著下降; NaHS 预处理后, CdCl₂ 胁迫 36 h 下幼苗的可溶性糖含量有所回升, 在 48 h 恢复到对照水平, 高于未经 NaHS 预处理 CdCl₂ 胁迫下的幼苗。综合上述实验结果, H₂S 通过增加白菜幼苗根部脯氨酸和可溶性糖的含量来缓解 Cd 引起的渗透胁迫。

2.4 HA 对 Cd 胁迫下白菜幼苗根系脯氨酸和可溶性糖含量的影响

如图 4a 所示, CdCl₂ 胁迫 12、24、36 h 均引起白菜幼苗根部脯氨酸含量升高, 脯氨酸含量在 CdCl₂ 胁迫 48 h 恢复到对照水平; HA 预处理后 CdCl₂ 胁迫没有引起脯氨酸含量升高。图 4b 所示, CdCl₂ 胁迫和 HA 预处理后 CdCl₂ 胁迫都引起白菜幼苗根部可溶性糖含量的下降; HA 预处理后 CdCl₂ 胁迫 36 h 和 48 h 的白菜幼苗根部可溶性糖含量比单独 CdCl₂ 处理组下降 50% 左右。以上结果进一步表明, H₂S 通过增加白菜幼苗根部渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖的含



不同字母表示用 Duncan's 测验分析组间的显著性差异。下同
Different letters indicate significant difference between treatments. The same below

图 2 外源 H₂S 处理对 Cd 胁迫下白菜幼苗根系的细胞膜透性和相对含水量的影响

Figure 2 Effects of exogenous H₂S on cell membrane permeability and water content in cabbage roots under Cd stresses

量来缓解 Cd 引起的渗透胁迫。

3 讨论

植物在遇到干旱、高盐、低温以及重金属等逆境胁迫时,能够直接或间接地发生水分胁迫。植物为了适应逆境,会在短时间内迅速大量地合成如脯氨酸、可溶性糖、甜菜碱、可溶性蛋白、有机酸等一系列渗透调节物质,来增强其对渗透胁迫的防御能力,以提

高植物抗逆能力^[18]。重金属胁迫引起的植物体内各种渗透调节物质含量的变化,被认为是植物对重金属胁迫的解毒机制之一^[19-20]。本研究发现,H₂S 作为一种生理性的气体信号分子参与了白菜幼苗根部 Cd 诱导的渗透胁迫,一定范围内的外源 H₂S 能降低 Cd 胁迫时白菜根系的渗透性增加,提高保水能力,并且通过增加渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖的积累,降低胁迫造成的细胞膜透性增大。

随着 Cd 胁迫时间的持续和处理浓度的增加,MDA 含量和细胞膜透性均增大,而且二者的变化规律基本一致,MDA 含量在胁迫 12 h 后增加显著,但是 CdCl₂ 处理组的相对电导率在 12 h 和 24 h 时与对照相比没有显著差异,处理时间达到 36 h 时,才与对照组有显著的差异,表明细胞膜的损伤滞后于植物体内 MDA 含量的增加。推测可能是植物在细胞膜受到氧化损伤后,结构和功能遭到破坏,由于机体内存在渗透调节机制,可以帮助细胞维持一定的渗透压,暂时抵御细胞内物质的大量外渗。但是当植物受到的胁迫继续加重,超出这一作用的调节范围时,相对电导率则会增大。

众多的研究表明 H₂S 参与了植物抵抗重金属胁迫的过程^[5-12]。本研究用 NaHS 作为 H₂S 的供体预处理白菜幼苗时,发现 1、5、10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NaHS 预处理后再经 Cd 胁迫,白菜幼苗根系的相对电导率会降低 ($P<0.05$),而浓度为 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时相对电导率与对照相比则没有差异;当 NaHS 浓度达到 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,相对电导率显著高于对照组 ($P<0.05$),表明 H₂S 在提高植物抵抗逆境时具有一定的浓度范围(图 2a)。尽管众多的结果显示不同实验材料、不同研究系统所确定的浓度范围不同,但这符合气体信号分子的特点,即在生理浓度下才具有明确的生理功能,而且也可以解释为什么 H₂S 对生物体具有生理和毒理的双重作用^[21-22]。

脯氨酸是一种水溶性的氨基酸、渗透调节物质和细胞质渗透物质,可保持植物受环境胁迫时的膨压^[23]。可溶性糖作为一种小分子溶质也参与了植物抵抗渗透胁迫,还可能在维持植物蛋白质稳定方面起到重要作用^[24]。从实验结果可以看出,NaHS 预处理没有改变 Cd 胁迫后脯氨酸先升后降的变化趋势,但是增加了白菜根系中脯氨酸的含量。白菜根系中可溶性糖在处理的 0~24 h 期间受到 Cd 的影响急剧下降,与张义贤等^[3]的研究结果相符。但是 NaHS 预处理组根系中脯氨酸含量下降以后可溶性糖却迅速积累,说明 H₂S 在

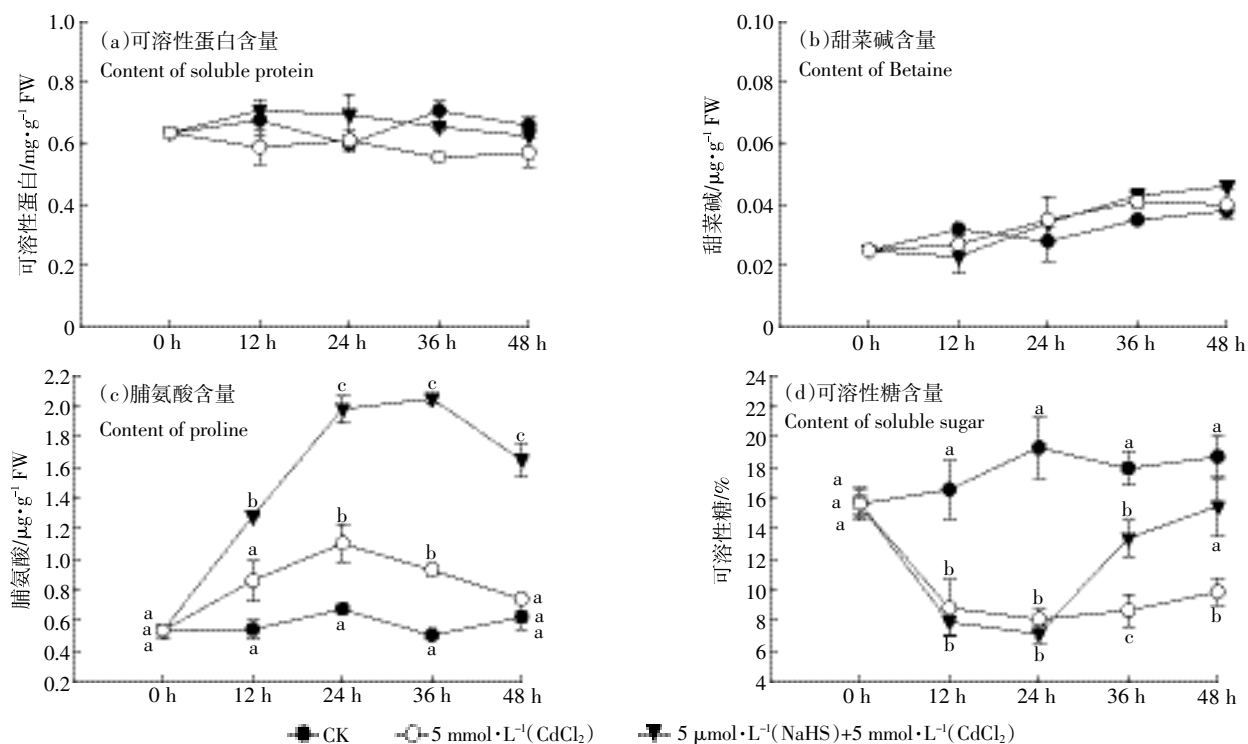
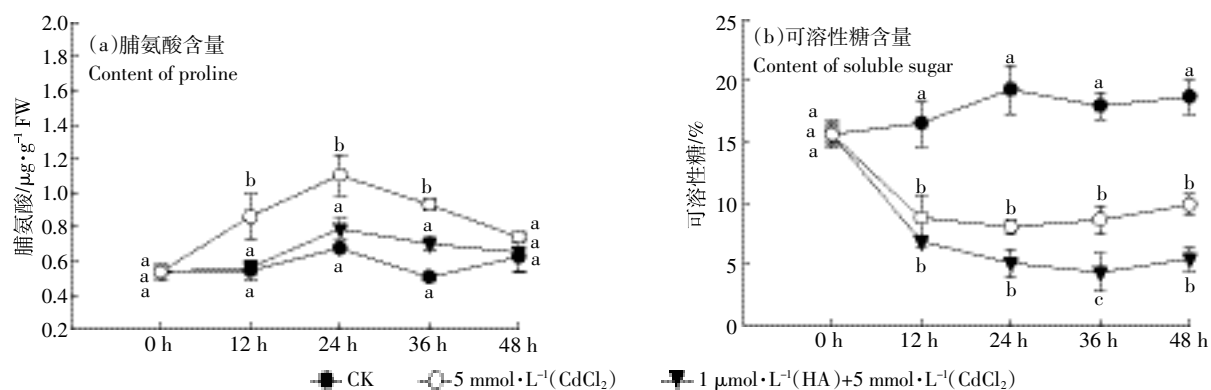
图3 外源H₂S对Cd胁迫下白菜幼苗根系渗透调节物质含量的影响Figure 3 Effects of exogenous H₂S on osmoticum in cabbage roots under Cd stresses

图4 HA处理对Cd胁迫下白菜幼苗根系脯氨酸和可溶性糖含量的影响

Figure 4 Effects of HA on proline and soluble sugar in cabbage roots under Cd stresses

Cd胁迫早期主要促进了脯氨酸的生成,而到了胁迫后期则主要引起可溶性糖的积累,这时可溶性糖代替脯氨酸成为主要的渗透调节物质,保护细胞免受伤害。

综上所述,H₂S对Cd胁迫下植物体内脯氨酸和可溶性糖含量有调节作用,对提高植物的抗逆能力是有益的。但是这种调节作用是通过何种途径,何种方式实现的,将作为我们后续的研究内容。

4 结论

(1) 1、5、10 μmol·L⁻¹的NaHS预处理后再经Cd

胁迫,白菜根系的相对电导率降低,含水量增加,而较高浓度NaHS和Cd则可对白菜根系造成双重伤害。因此,通过外施H₂S提高植物的抗逆能力时,要注意施用浓度的选择。

(2) H₂S提高Cd胁迫下白菜根系抵抗渗透胁迫的能力,主要是通过增加根部渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖的积累来实现的。

参考文献:

[1] 徐良将, 张明礼, 杨浩. 土壤重金属镉污染的生物修复技术研究进展[J]. 南京师大学报, 2011, 34(1): 102-106.

XU Liang-jiang, ZHANG Ming-li, YANG Hao. Research progress of

- bioremediation technology of cadmium polluted soil[J]. *Journal of Nan-jing Normal University*, 2011, 34(1):102-106.
- [2] 张金彪, 黄维南. 镉对植物的生理生态效应的研究进展[J]. *生态学报*, 2000, 20(3):514-523.
- ZHANG Jin-biao, HUANG Wei-nan. Advance on physiological and ecological effects of cadmium on plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3):514-523.
- [3] 张义贤, 张丽萍. 重金属对大麦幼苗膜脂过氧化及脯氨酸和可溶性糖含量的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2006, 25(4):857-860.
- ZHANG Yi-xian, ZHANG Li-ping. Effect of heavy metals on membrane lipid peroxidation, proline and soluble sugar in roots of *Hordeum vulgare* [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006, 25(4):857-860.
- [4] 杨颖丽, 王文瑞, 尤佳, 等. Cd²⁺胁迫对小麦种子萌发、幼苗生长及生理生化特性的影响[J]. *西北师范大学学报*, 2012, 48(3):88-94.
- YANG Ying-li, WANG Wen-rui, YOU Jia, et al. Effects of cadmium stress on the germination, growth of seedling and physiological and biochemical characters of wheat[J]. *Journal of Northwest Normal University*, 2012, 48(3):88-94.
- [5] Cui W T, Chen H P, Zhu K K, et al. Cadmium-induced hydrogen sulfide synthesis is involved in cadmium tolerance in *Medicago sativa* by reestablishment of reduced (Homo) glutathione and reactive oxygen species homeostases[J]. *PLoS one*, 2014, 9(3):e109669.
- [6] Zhang H, Zhu Q T, Lan Y H, et al. Hydrogen sulfide alleviates aluminum toxicity in germinating wheat seedlings[J]. *Plant and Soil*, 2013, 362:301-318.
- [7] Zhang H, Hu L Y, Kang D H, et al. Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination and alleviate oxidative damage against copper stress [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(12):1518-1529.
- [8] Dawood M, Cao F B, Jahangir M M, et al. Alleviation of aluminum toxicity by hydrogen sulfide is related to elevated ATPase, and suppressed aluminum uptake and oxidative stress in barley[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2012, 209(30):121-128.
- [9] Sun J, Wang R G, Zhang X, et al. Hydrogen sulfide alleviates cadmium toxicity through regulations of cadmium transport across the plasma and vacuolar membranes in *Populus euphratica* cells[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 65:67-74.
- [10] Chen J, Wang W H, Wu F H, et al. Hydrogen sulfide alleviates aluminum toxicity in barley seedlings[J]. *Plant and Soil*, 2013, 362:301-318.
- [11] Fang H H, Jing T, Liu Z Q, et al. Hydrogen sulfide interacts with calcium signaling to enhance the chromium tolerance in *Setaria italica* [J]. *Cell Calcium*, 2015, 56:472-481.
- [12] Qiao Z, Jing T, Liu Z, et al. H₂S acting as a downstream signaling molecule of SA regulates Cd tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant and Soil*, 2015, 393:137-146.
- [13] Kosugi H, Kikugawa K. Thiobarbituric acid reaction of aldehydes and oxidized lipids in glacial acetic acid[J]. *Lipids*, 1985, 20:915-920.
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- LI He-sheng. Technology of plant physiological and biochemical[M]. Beijing: China Higher Education Press, 2006.
- [15] 中国科学院上海植物生理研究所. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999:127.
- Shanghai Institute of plant physiology. Experiment guide of modern plant physiology[M]. Beijing: Science Press, 1999:127.
- [16] Coleman W K. Evaluation of wild *Solanum* species for drought in *Solanum glandulosissimum* Cardenas[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62:221-230.
- [17] 崔艳红, 原霞, 黄怡, 等. 比色法测定糖蜜中甜菜碱的含量[J]. *饲料工业*, 2004, 25(2):50-51.
- CUI Yan-hong, YUAN Xia, HUANG Yi, et al. Determination of betaine from beet molasses with colorimetric method[J]. *Feed Industry*, 2004, 25(2):50-51.
- [18] 刘春, 曹丽敏, 周东升, 等. 干旱、盐分和温度胁迫诱导的植物代谢改变[J]. *生物技术通报*, 2013, 4:1-6.
- LIU Chun, CAO Li-min, ZHOU Dong-sheng, et al. Drought, salt and temperature stress-induced metabolic changes in plant[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2013, 4:1-6.
- [19] 吴桂容, 严重玲. 镉对桐花树幼苗生长及渗透调节的影响[J]. *生态环境*, 2006, 15(5):1003-1008.
- WU Gui-rong, YAN Chong-ling. Effects of Cd on the growth and osmotic adjustment regulation contents of *Aegiceras conrniculatum* seedlings[J]. *Ecology and Environment*, 2006, 15(5):1003-1008.
- [20] Hossain M A, Piyatida P, da Silva J A T, et al. Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: Central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation[J]. *Journal of Botany*, 2012. doi:10.1155/2012/872875.
- [21] Yang G D. H₂S in cell survival, a double edged sword[J]. *Expert Review of Clinical Pharmacology*, 2011, 4(1):33-47.
- [22] 金竹萍, 裴雁曦. 植物 H₂S 气体信号分子的生理功能研究进展[J]. *中国细胞生物学学报*, 2013, 35(6):880-888.
- JIN Zhu-ping, PEI Yan-xi. Research progress on hydrogen sulfide signaling in plants[J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2013, 35(6):880-888.
- [23] 焦蓉, 刘好宝, 刘贯山, 等. 论脯氨酸累积与植物抗渗透胁迫[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(7):216-221.
- JIAO Rong, LIU Hao-bao, LIU Guan-shan, et al. Discussion of accumulation of proline and its relationship with osmotic stress tolerance of plants[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(7):216-221.
- [24] 邵艳军, 山仑, 李广敏. 干旱胁迫与复水条件下高粱、玉米苗期渗透调节及抗氧化比较研究[J]. *中国生态农业学报*, 2006, 14(1):68-70.
- SHAO Yan-jun, SHAN Lun, LI Guang-min. Comparison of osmotic regulation and antioxidation between sorghum and maize seedling under soil drought stress and water recovering condition[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(1):68-70.