作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2021, 47(12): 2490–2500 http://zwxb.chinacrops.org/
ISSN 0496-3490; CN 11-1809/S; CODEN TSHPA9 E-mail: zwxb301@caas.cn

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.04246

外源茉莉酸对菊芋镉胁迫下光合特性及镉积累的影响

张 云[1] 王丹媚[1] 王孝源[1] 任晴雯[1] 唐 可[1] 张丽宇[1]
吴玉环[2,3] 刘 鹏[1,*]

[1] 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004; [2] 杭州师范大学生命与环境科学学院, 浙江杭州 310036; [3] 中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁沈阳 110016

摘 要: 镉(Cadmium, Cd)是一种有毒污染物, 揭示外源茉莉酸(jasmonic acid, JA)对菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)镉胁迫下光合特性及镉积累的影响, 为解决土壤重金属问题提供实践依据。以耐镉性强的榆林菊芋和耐镉性弱的成都菊芋为材料, 采用土培盆栽, 设置低、中、高 3 个镉浓度(75、150、300 mg kg^{-1}), 叶面喷施 25 μmol L^{-1} JA, 探究其对不同程度镉污染的缓解效果。结果表明, JA 缓解后, 成都菊芋株高在低镉组出现最大值, 为 CK 组的 1.26 倍, 榆林菊芋株高变化较小, 二者的叶面积、根长和干重均呈上升趋势。此外, 榆林菊芋的叶绿素含量在低镉组第 7 天最大, 为胁迫组的 1.27 倍, 成都菊芋第 21 天才达到峰值。二者的初始荧光(F_0)恢复正常, PSII 最大光能转化效率(F_v/F_m)大幅提升, 光化学淬灭系数(q_P)和电子传递速率(ETR)增加, 非光化学淬灭系数(q_N)下降至对照水平。并且净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)及蒸腾速率(T_r)均呈上升曲线, 胞间 CO_2 浓度(C_i)减小。各器官镉含量大小为根>叶>茎, 除茎部外其余组织生物富集系数都大于 1, 转移系数小于 1, 通过激光共聚焦显微观察发现气孔周围镉离子大量减少。综上, 施加外源 JA 能够提高菊芋的叶绿素含量, 保护叶绿体结构免遭破坏, 净光合速率及光合碳同化效率提升, 增加了干物质的积累, 增强植株抗镉性。JA 信号减少了镉的吸收和转移, 减轻了镉毒胁迫, 这为种植菊芋修复土壤镉污染提供理论指导。

关键词: 菊芋; 茉莉酸; 镉胁迫; 光合特性; 镉积累

Effects of exogenous jasmonic acid on photosynthetic characteristics and cadmium accumulation of *Helianthus tuberosus* L. under cadmium stress

ZHANG Yun[1], WANG Dan-Mei[1], WANG Xiao-Yuan[1], REN Qing-Wen[1], TANG Ke[1], ZHANG Li-Yu[1], WU Yu-Huan[2,3], and LIU Peng[1,*]

[1] College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University / Botany Laboratory, Jinhua 321004, Zhejiang, China; [2] College of Life and Environmental Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, Zhejiang, China; [3] Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, Liaoning, China

Abstract: Revealing the effects of exogenous jasmonic acid (JA) on the photosynthetic characteristics and Cadmium (Cd), a toxic pollutant, accumulation in *Helianthus tuberosus* L. under Cd stress can provide a practical basis for remedying soil heavy metal contamination. In this study, seedlings from Yulin (with strong Cd-tolerance) and Chengdu *Helianthus tuberosus* cultivars (with weak Cd-tolerance) were selected for pot culture experiments. These seedlings were treated with 25 μmol L^{-1} JA by foliar application to explore the alleviation effects of exogenous jasmonic acid under different degrees of Cd stress, with concentrations of low, medium, and high levels (75, 150, and 300 mg kg^{-1}). The results showed that compared with other groups, JA had improved the height of Chengdu seedlings under the low Cd stress group, which was 1.26 times higher than that in CK group and reached to its maximum. But the height of Yulin seedlings did not change to a great extent. In addition, the leaf area, root length, and dry weight of both groups allexhibited an upward trend. The chlorophyll content (SPAD value) of Yulin seedlings had reached the maximum

本研究由国家自然科学基金项目(32001224, 41571049)资助。
This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (32001224, 41571049).
* 通信作者(Corresponding author): 刘鹏, E-mail: sky79@zjnu.cn
第一作者联系方式: E-mail: 1139083486@qq.com
Received (收稿日期): 2020-11-13; Accepted (接受日期): 2021-03-19; Published online (网络出版日期): 2021-04-14.
URL: https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20210414.1410.004.html

value on the 7th day in JA relieved low Cd group, which was 1.27 times of Cd stress group, and Chengdu seedlings had cost 21 days to reach its peak value under the same conditions. Beyond that, the initial fluorescence (F_0) of each Cd group almost reduced to normal level, the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) rised up significantly, the photochemical quenching coefficient (q_P) and the electron transfer rate (ETR) increased obviously, but the non-photochemical quenching coefficient (q_N) decreased to CK group level. At the same time, the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), and transpiration rate (T_r) had maintained upward trends, but the intercellular CO_2 concentration (C_i) had decreased. The concentrations of Cd in each organ of these *Helianthus tuberosus* cultivars under the stress groups were in the order of root > leaf > stem. Except stem, the bioconcentration factors (BCF) of other tissues were all more than one, and the translocation factors (TF) were less than one. Through the laser confocal microscope, the fluorescence signal of Cd ions around the stomata was significantly faded. In conclusion, exogenous JA could increase the content of chlorophyll and prevent the structure of chloroplast from being damaged. The net photosynthetic rate and photosynthetic carbon assimilation efficiency were enhanced, which had increased the accumulation of dry matter and had improved the resistance of seedlings to Cd stress. JA signal had reduced the absorption and transportation of cadmium, which alleviated the Cd toxicity to the plants. This study provides the theoretical basis for planting *Helianthus tuberosus* to repair cadmium contaminated soil.

Keywords: *Helianthus tuberosus* L.; jasmonic acid; cadmium stress; photosynthetic characteristics; cadmium accumulation

镉(Cadmium, Cd)在环境中无法降解, 毒性强易迁移, 是重金属污染的研究热点[1]。随着城市化和工业化发展, 我国遭到破坏的农田已有近 2000 万公顷, 镉污染面积就达 56.65% [2]。植物对它的吸收主要依赖其土壤中的存在形态, 南方红壤酸度较低[3], 各类结合态和稳定态的镉易转变为活泼的交换态, 这大大增加了有效态镉的迁移[4]。被污染的农作物一旦随食物链进入人体, 则会严重危害生命健康[5]。现阶段, 生物修复技术存在超富集植物种类有限、生长周期长、生物量小等问题, 在实际应用中无法发挥优势[6]。正因如此, 发掘更多富集型作物以及寻找减轻镉对植物毒害的方法已经刻不容缓。

菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)别名洋姜, 菊科(Compositae)向日葵属(*Helianthus*)多年生草本植物, 具有生长繁殖快、生物量大等特点, 能生存于各种条件苛刻的自然环境[7]。辽宁沿海地区对其大面积种植改良辽南滩涂盐碱土地, 极大增加了土壤利用率; 此外, 当地企业采用深加工解决菊糖供不应求的问题, 积极带动了经济发展[8]。李俊凯等[9]在探究南京市某铅锌矿场内 14 种优势物种时发现, 它还能吸附镉、铬、铜、锰、铅和锌 6 种重金属。陈良等[2]也发现, 南芋 5 号具有较强的土壤镉修复能力。由此可见, 菊芋的开发潜力不可忽视, 其在改善土壤重金属污染问题中应用前景广阔。

茉莉酸(jasmonic acid, JA)是一类植物内源信号物质, 由 α-亚麻酸代谢, 具有环状结构[10], 能有效改善生物修复法中作物生长缓慢、产量低、修复周期长的缺点[11]。Ali 等[12]在提高油菜(*Brassica campestris* L.)镉耐受性时发现, 25 μmol L^{-1} 的 JA 是一种“胁迫改善分子”, 可以减少叶片对镉的吸收, 提高胁迫相关抗氧化酶活性, 保护叶绿体免受活性氧(reactive oxygen species, ROS)损伤, 植株光合产物增加, 对抗镉的能力得以增强。目前, 关于菊芋非生物胁迫的研究主要集中在耐盐碱和耐干旱领域, 有关其耐镉机制的涉足较少, 且尚未见使用 JA 缓解镉污染对菊芋幼苗生长毒害的相关报道。基于上述背景, 本研究选用耐镉性差异较大的 2 个品种菊芋作为试验对象, 设置低、中、高(75、150、300 mg kg^{-1}) 3 个水平的镉浓度, 模拟土培胁迫, 采用 25 μmol L^{-1} 的 JA 作为缓解因子, 探究该浓度 JA 对不同程度镉处理下菊芋的生长指标、光合特性以及镉积累的影响, 旨在为揭示外源 JA 提升植物抗镉机制奠定理论基础, 也为种植菊芋修复土壤镉污染提供参考。

1　材料与方法

1.1　试验概况

试验于 2018 年 6 月至 2020 年 7 月在浙江师范大学生物园和植物学实验室内进行, 前期以河南开封、四川成都、湖北咸宁、山东潍坊、四川资阳、重庆、江西宜春、陕西榆林、江苏徐州、河北保定 10 个不同地区的菊芋进行筛选, 植株块茎均在生物园内种植 1 年以上。最终经简单序列重复区间扩增(inter-simple sequence repeat, ISSR)鉴定遗传多样性和耐镉性分析, 选用亲缘关系较远且耐镉差异大的榆林菊芋和成都菊芋作为研究材料, 进行胁迫处理以及叶面喷施 JA 缓解试验。参照鲍士旦[13]的方法测定供试土壤基本理化性质: pH 5.83, 有机质 21.71 g kg^{-1}, 全氮 0.64 mg kg^{-1}, 碱解氮 26.13 mg kg^{-1}, 速效磷 58.47 mg kg^{-1}, 速效钾 144.79 mg kg^{-1}, 全镉 1.38 mg kg^{-1}, 有效镉 0.95 mg kg^{-1}。

1.2　试验设计

2019 年 8 月 30 日, 挑选大小相似且具有较多芽

眼的菊芋块茎, 流水洗净后用蒸馏水冲洗 3 遍, 采用 0.05%的多菌灵进行表面消毒。随后播种于沙盘中, 将环境温度设置为 25℃, 光照强度 125 μmol m^{-2} s^{-1}, 光暗交替时间为 12 h/12 h, 湿度为(60±5)%, 待幼苗长至 6 cm 大小时移栽入花盆进行胁迫试验。设置以下 8 个处理组: (1) CK 组(未加镉); (2) 75Cd 组(75 mg kg^{-1} Cd); (3) 150Cd 组(150 mg kg^{-1} Cd); (4) 300Cd 组(300 mg kg^{-1} Cd); (5) JA 组(25 μmol L^{-1} JA); (6) 75Cd+JA 组(75 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA); (7) 150Cd+JA 组(150 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA); (8) 300Cd+JA 组(300 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA)。镉离子的供给采用 $CdCl_2·2.5H_2O$ 水溶液形式, 浓度以纯镉计算。将 pH 调节至 4.5, 每盆施加 100 mL, 花盆底部流出的液体需倒回盆内。使用 25 μmol L^{-1} 的 JA 均匀喷洒叶片正反面, 直至有水珠形成, CK 组喷施等量蒸馏水。每组设 9 个重复, 每盆定植 1 株菊芋, 花盆(内径 15 cm, 高 10 cm)盛土量为 2 kg, 采用南方红壤作为育苗基质, 沙和土的比例为 2∶3。每天上午 9 时每盆喷施 JA 溶液 20 mL, 下午 5 时浇灌 50 mL 的 1/2 Hongland 营养液。胁迫的第 7、14 和 21 天测定菊芋的叶绿素含量和气体交换参数, 21 d 后测定生长指标、叶绿素荧光参数以及各器官的镉含量。试验所用镉浓度和 JA 浓度均由文献参考[2,7,10,12]及大量预试验所得。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 *形态学指标* 每个重复随机选取 3 株菊芋, 去离子水洗净后用滤纸将表面水分吸干。采用精度为 0.1 cm 的直尺测量主根长度, 根茎基部到最高顶部的绝对距离为其株高。选取生长点下 3~5 片功能叶, 随后使用 Li-3000C 叶面积仪测定叶面积, 最后再通过 ImageJ 软件进行分析计算。将植株置于 105℃杀青 20 min, 随后调节到 80℃烘干至质量恒定, 分析秤称量。各项结果以平均值为准。

1.3.2 *光合指标* 选取幼苗生长点下第 3 片新叶, 利用 SPAD-502PLUS 叶绿素仪测定其叶绿素的相对含量[14]。上午 8:00—11:00 光线充足期间, 采用 Li-6400 便携式光合作用测量仪测定叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)以及蒸腾速率(T_r), 叶室温度设置为 25℃, 光照强度 1500 μmol m^{-2} s^{-1}, CO_2 量浓度控制为(400±5) μmol mol^{-1}, 相对湿度为 70%左右[15]。植株进行暗处理 30 min, 随后使用叶绿素荧光仪 PAM-210 测定叶片的初始荧光(F_o), PSII 有效光化学电子产量(F_v/F_m), 光化学猝灭系数 q_P), 非光化学猝灭系数(q_N)以及光合相对电子传递速率(ETR), 每个处理至少选取 4 个叶片[16]。

1.3.3 *镉富集及转移系数* 取样后用蒸馏水洗净根、茎、叶, 恒温烘干研磨, 与土壤样品分别过 20 目筛(20 孔/645.16 mm^2), 采用 HNO_3-$HClO_4$ (体积比为 3∶1)进行湿法消解。各试样经水相针式滤器过滤, 使用火焰原子吸收分光光度计进行测定, 最后带入标准曲线计算镉含量, 每个样品重复 3 次。生物富集率(bioconcentration factor, BCF)=植物组织中 Cd 含量/土壤中的 Cd 含量。转移系数(translocation factor, TF)=叶或茎中 Cd 含量/根中 Cd 含量[15]。

1.3.4 *叶片镉离子分布* 将洗净的新鲜叶片浸泡于 2 mmol L^{-1} 荧光探针(Probe)与有机溶剂 DMSO 的混合液中 30 s, 迅速取出置于激光共聚焦显微镜下成像, 观察镉离子的分布情况[17]。

1.4 数据处理

利用 Microsoft Excel 2019 整理数据及绘制图表, 借助 SPSS 22.0 进行方差分析和显著性检验(P<0.05), 采用最小显著差异法(LSD)进行多重比较, 使用 Origin 9.0 软件绘图以及 Photoshop 进行图像调整。

2 结果与分析

2.1 外源 JA 对菊芋镉胁迫下生长特性的影响

叶面喷施 25 μmol L^{-1} JA 不仅有利于植株生长, 而且对镉胁迫下菊芋各形态学指标的恢复具有促进作用(表 1)。无镉条件下, 2 个品种菊芋 JA 组株高出现一定程度增加, 成都菊芋的叶面积和根长显著提升(P<0.05), 其干重为 CK 组的 1.23 倍, 榆林菊芋上述指标变化不明显。胁迫组中, 低镉刺激了根系生长; 中高镉组, 成都菊芋株高较对照组下降 10.40%和 24.45%, 榆林菊芋下降 6.03%和 15.46%; 两干重均随镉浓度的增大不断减小, 叶面积则呈先升后降趋势。喷施 JA 后, 成都菊芋的叶面积在中高镉下分别较胁迫组提升 15.23%和 10.68%; 根长同样为中高镉组缓解效果最佳; 其干重在 3 个水平下分别为胁迫组的 1.21、1.17 和 1.26 倍。榆林菊芋株高虽有所增长, 但未达到显著水平; 叶面积在低中镉组效果明显, 根长则在中镉下改善最突出。说明, 即便在高浓度镉胁迫下, 这 2 个品种的菊芋仍能存活, 但二者长势严重受损, JA 能有效减轻不同程度镉污染对植株的毒害, 并且对耐镉性弱的成都菊芋缓解效果优于耐镉性强的榆林菊芋。

表 1　外源 JA 对镉胁迫下菊芋生长特性的影响
Table 1　Effects of exogenous JA on growth characteristics of *Helianthus tuberosus* L. under cadmium stress

品种 Cultivar	处理组 Treatment	株高 Plant height (cm)	叶面积 Leaf area (cm^2)	根长 Root length (cm)	干重 Dry weight (g)
成都菊芋 Chengdu artichoke	CK	17.40±0.38 bc	13.40±0.28 c	24.23±0.24 c	5.98±0.84 b
	JA	19.63±0.34 ab	15.39±0.69 b	28.33±0.67 b	7.37±1.41 a
	75Cd	18.63±0.33 b	15.87±0.97 b	33.50±0.95 ab	6.00±0.32 b
	150Cd	15.59±0.71 c	15.17±0.99 bc	24.06±0.73 c	5.84±0.67 b
	300Cd	13.13±0.35 d	14.14±0.69 c	23.60±1.04 c	4.98±0.15 b
	75Cd+JA	21.86±0.13 a	16.45±0.54 ab	35.16±0.78 a	7.24±0.02 ab
	150Cd+JA	19.93±0.93 ab	17.48±0.64 a	30.13±0.87 b	6.81±0.95 ab
	300Cd+JA	16.23±0.81 bc	15.65±0.53 b	28.26±0.46 b	6.27±0.13 ab
榆林菊芋 Yulin artichoke	CK	19.40±0.69 a	18.50±0.62 b	28.00±0.62 bc	8.91±0.77 ab
	JA	21.20±0.85 a	18.69±0.63 b	29.70±0.35 abc	9.66±1.51 a
	75Cd	19.30±1.02 a	17.07±0.29 c	30.40±0.18 abc	8.64±1.47 ab
	150Cd	18.23±0.42 ab	18.93±1.49 a	27.83±0.57 cd	7.33±0.44 bc
	300Cd	16.40±0.60 b	17.65±0.91 bc	26.80±0.46 cd	6.94±0.09 bc
	75Cd+JA	20.96±0.95 a	18.80±0.51 ab	38.36±0.06 ab	9.98±0.33 a
	150Cd+JA	18.46±0.33 ab	20.11±0.35 a	35.46±0.46 ab	8.47±0.58 ab
	300Cd+JA	16.70±0.30 ab	17.88±0.58 b	30.90±0.58 abc	8.01±0.79 b

同列不同小写字母表示同一品种处理间差异显著($P < 0.05$)。CK: 未作处理, 即对照; JA: 25 μmol L^{-1} JA; 75Cd: 75 mg kg^{-1} Cd; 150Cd: 150 mg kg^{-1} Cd; 300Cd: 300 mg kg^{-1} Cd; 75Cd+JA: 75 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA; 150Cd+JA: 150 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA; 300Cd+JA: 300 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA。

Different lowercase letters within a column indicate significant difference among treatments at the 0.05 probability level in the same cultivar. CK: without Cd, control; JA: 25 μmol L^{-1} JA; 75Cd: 75 mg kg^{-1} Cd; 150Cd: 150 mg kg^{-1} Cd; 300Cd: 300 mg kg^{-1} Cd; 75Cd+JA: 75 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA; 150Cd+JA: 150 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA; 300Cd+JA: 300 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA.

2.2　外源 JA 对菊芋镉胁迫下叶绿素含量的影响

叶绿素是光合作用的重要场所, 植物光合能力强弱与其含量有着密切联系。由图 1 可知, 各时间段两菊芋品种 JA 组的 SPAD 值明显高于 CK 组。胁迫处理时, 成都菊芋第 7 天和第 14 天的叶绿素含量仅在高镉组下降到显著水平(P<0.05), 分别较对照组减少 27.16%和 30.37%, 第 21 天时, 其低中高镉组的 SPAD 值均大幅降低, 榆林菊芋各组的下降趋势与其一致。JA 缓解后, 二者的叶绿素含量持续增加, 榆林菊芋在 75 mg kg^{-1} Cd+25 μmol L^{-1} JA 处理的第 7 天达到最大值, 为胁迫组的 1.27 倍, 相同条件下, 成都菊芋在第 21 天才达到最大增长量。表明, 随着镉浓度升高以及胁迫时间延长, 植株叶绿素含量会受到较大影响, 外源 JA 能有效缓解镉胁迫下叶绿素合成障碍, 并对各时间段 3 个镉浓度下两品种菊芋的促生效应均较为显著。

2.3　外源 JA 对菊芋镉胁迫下叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光参数的变化, 能反映重金属对植物光合生理的抑制程度。由表 2 可知, JA 组 2 个品种菊芋的初始荧光(F_o)、光化学淬灭系数(q_P)以及电子传递速率(ETR)无显著变化(P>0.05)。胁迫组中, 随着镉浓度升高, 二者的 PSII 最大光化学量子产量(F_v/F_o)显著降低, 并在 300Cd 组出现最小值; 成都菊芋 F_o 在低中高镉组分别较对照组增加 22.60%、53.11%和 91.53%, 榆林菊芋增加 13.97%、34.93%和 67.25%; 高镉下, 成都菊芋 q_N (非光化学淬灭系数)为 CK 组的 1.55 倍, 榆林菊芋为 1.40 倍, 且二者 q_P 最低。JA 作用后, F_o 恢复至正常水平, F_v/F_m 及 q_P 大幅回升; 除低镉处理组, 榆林菊芋中高胁迫组的 q_N 持续减小; 成都菊芋 ETR 在低高浓度镉处理下缓解效果最好, 分别较胁迫组提升 16.32%和 5.53%。说明, 除 F_o 和 q_N 与镉浓度呈正比关系, 其余各指标均随胁迫程度的加重不断减小, 外源 JA 减轻了重金属镉对菊芋光合生理的抑制作用, 且以高镉胁迫下的缓解效应更佳。

2.4　外源 JA 对菊芋镉胁迫下气体交换参数的影响

JA 可以促进 2 个品种菊芋净光合速率(P_n)以及

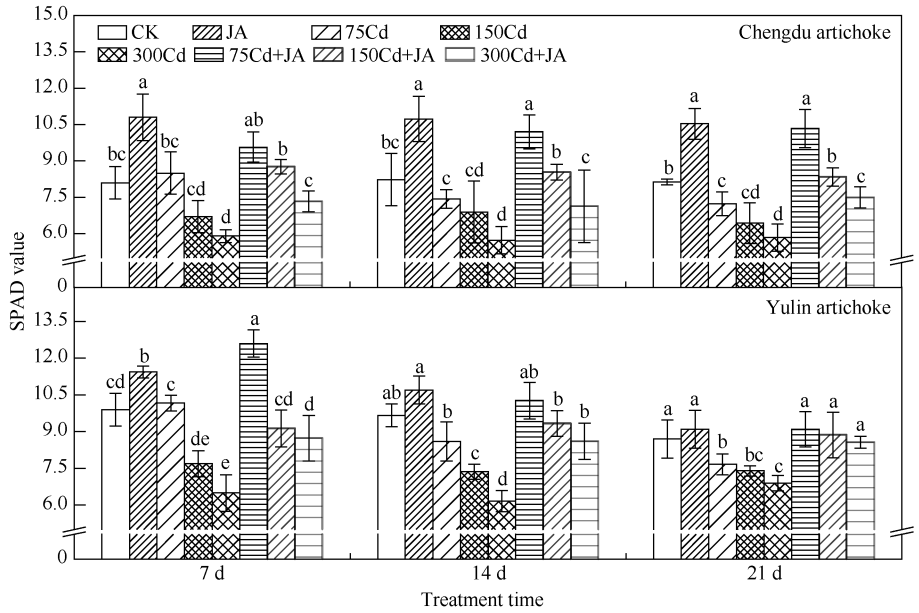


图 1 外源 JA 对成都菊芋和榆林菊芋 SPAD 值的影响

Fig. 1 Effects of exogenous JA on SPAD values of Chengdu and Yulin *Helianthus tuberosus* L. under cadmium stress

误差线表示标准差。不同小写字母表示同一生育期内处理间差异显著($P < 0.05$)。处理同表 1。

The error line represents the standard deviation. The bars followed by different lowercase letters represent the significant difference among treatments in the same reproductive period at $P < 0.05$. Treatments are the same as those given in Table 1.

表 2 外源 JA 对菊芋镉胁迫下叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of exogenous JA on chlorophyll fluorescence parameters of *Helianthus tuberosus* L. under cadmium stress

品种 Cultivar	处理组 Treatment	初始荧光 F_o	PSII 最大光化学量子产量 F_v/F_m	光化学淬灭系数 q_P	非光化学淬灭系数 q_N	电子传递速率 ETR
成都菊芋 Chengdu artichoke	CK	0.177±0.016 b	0.813±0.0073 bc	0.697±0.971 ab	0.417±0.010 de	15.867±0.330 a
	JA	0.180±0.004 b	0.828±0.005 a	0.738±0.059 a	0.404±0.020 de	15.784±0.498 a
	75Cd	0.217±0.201 ab	0.806±0.003 c	0.529±0.036 c	0.484±0.027 c	11.400±0.252 c
	150Cd	0.271±0.007 ab	0.765±0.006 d	0.481±0.013 c	0.525±0.005 b	13.333±1.506 b
	300Cd	0.339±0.021 a	0.683±0.009 e	0.442±0.010 d	0.647±0.020 a	10.900±0.500 c
	75Cd+JA	0.190±0.024 b	0.825±0.003 ab	0.626±0.031 b	0.432±0.012 d	13.260±0.460 b
	150Cd+JA	0.199±0.010 b	0.817±0.002 b	0.534±0.055 c	0.414±0.026 de	14.067±0.811 b
	300Cd+JA	0.201±0.038 b	0.814±0.006 bc	0.532±0.036 c	0.396±0.030 e	13.006±0.575 b
榆林菊芋 Yulin artichoke	CK	0.229±0.042 b	0.816±0.004 b	0.661±0.059 a	0.509±0.028 d	22.400±1.400 a
	JA	0.210±0.201 b	0.826±0.001 a	0.647±0.008 ab	0.587±0.011 c	20.733±0.607 ab
	75Cd	0.261±0.015 ab	0.815±0.004 b	0.605±0.021 b	0.619±0.028 bc	19.140±0.748 b
	150Cd	0.309±0.010 ab	0.802±0.006 c	0.563±0.049 b	0.687±0.011 ab	20.530±1.809 ab
	300Cd	0.383±0.004 a	0.738±0.009 d	0.502±0.023 c	0.714±0.020 a	18.611±0.966 b
	75Cd+JA	0.191±0.095 b	0.824±0.005 a	0.646±0.010 ab	0.544±0.026 cd	20.630±1.213 ab
	150Cd+JA	0.224±0.024 b	0.820±0.004 ab	0.638±0.022 ab	0.581±0.038 c	22.180±1.139 a
	300Cd+JA	0.282±0.014 ab	0.815±0.005 b	0.631±0.020 ab	0.656±0.058 b	21.460±0.650 a

同列不同小写字母表示同一品种处理间差异显著($P < 0.05$)。处理同表 1。

Different lowercase letters within a column indicate significant difference among the treatments at the 0.05 probability level in the same cultivar at $P < 0.05$. Treatments are the same as those given in Table 1.

蒸腾速率(T_r)的提升, 并随处理时间的延长不断增大, 胞间 CO_2 浓度(C_i)下降不显著(P>0.05), 气孔导度(G_s)未呈现出上升曲线, 推测 JA 对这 2 个指标的效能存在一定阈值(图 2)。胁迫组 P_n 在高镉后期出现最小值, 成都菊芋为 CK 组的 58.15%, 榆林菊芋为 60.50%; 此外, 榆林菊芋 T_r 降幅明显小于成都菊芋, 说明其耐镉性高于成都菊芋; 二者 C_i 都随镉浓度的增加表现出先升后降的趋势, 暗示重金属镉对菊芋光合作用的抑制为非气孔限制型。JA 缓解后, 成都菊芋 P_n 除第 14 天中镉组未达显著水平, 其余各组的缓解效果均较为显著; 榆林菊芋 G_s 在 75 mg kg^{-1} Cd+JA 处理的第 7 天、第 14 天以及第 21 天时, 分别为胁迫组的 111.82%、121.76%和 114.05%; 成都菊芋 C_i 在后期中镉组减少 9.66%, 榆林菊芋处理中后期均为高镉组效果最佳; 两菊芋品种的 T_r 值在各处理组各时间段的提升效果均较为显著。说明, 镉胁迫减小了 2 个耐受性不同菊芋的 P_n、G_s和 T_r值, 而 C_i呈上升趋势, 外源 JA 能有效促进植株的气体交换参数恢复至正常水平。

2.5　外源 JA 对菊芋生物富集和镉转运的影响

从表 3 可知, 2 个不同菊芋品种各器官镉含量大小为根>叶>茎, 且耐镉性强的榆林菊芋生物富集系数(BCF)明显高于耐镉性弱的成都菊芋。高镉胁迫下, 二者各器官镉含量都达到了峰值, 成都菊芋 BCF 与土壤镉浓度成正比, 转移系数(TF)变化曲线与榆林菊芋相同, 均呈先增大后减小的趋势; 榆林菊芋各器官镉含量与胁迫程度无直接关联, 其根部表现为先降后升, 而叶部与之相反, 茎部则呈持续下降趋势。JA 缓解组中, 2 个品种菊芋各部位的镉含量持续减少, BCF 显著降低(P<0.05)。二者各器官镉含量显著下降, 除茎部外, 其余组织的 BCF 仍大于 1, TF 小于 1。表明, 菊芋的镉吸附能力较强, 且体内的镉多贮存于根部, 外源 JA 通过减少镉离子的向上转移, 从而减轻光合作用的抑制效应, 以此加强植株对镉毒的耐受能力。

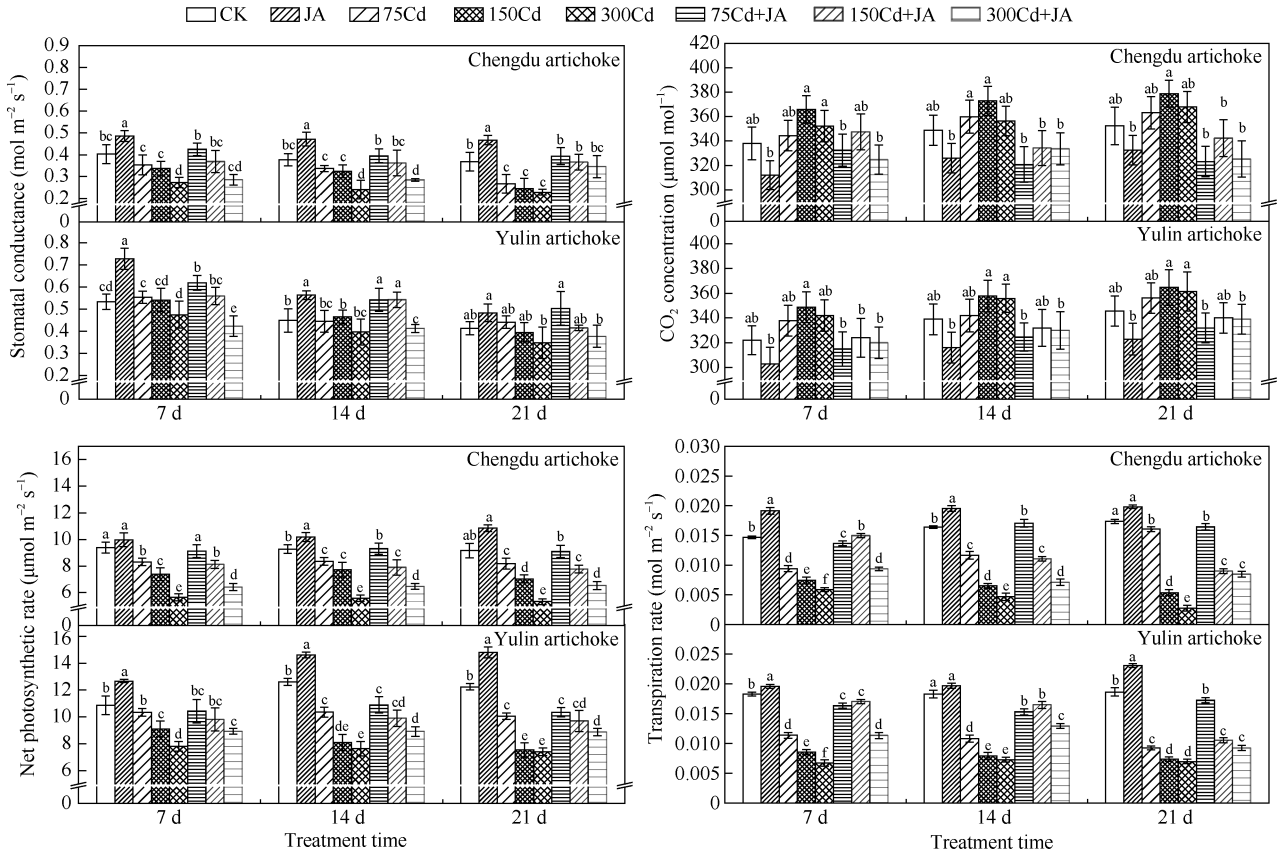


图 2　外源 JA 对成都菊芋和榆林菊芋镉胁迫下气体交换参数的影响

Fig. 2　Effects of exogenous JA on gas exchange parameters of Chengdu and Yulin *Helianthus tuberosus* L. under cadmium stress

误差线表示标准差。不同小写字母表示同一生育期内处理间差异显著(P < 0.05)。处理同表 1。

The error line represents the standard deviation. The bars followed by different lowercase letters represent the significant difference among treatments in the same reproductive period at P < 0.05. Treatments are the same as those given in Table 1.

表 3 外源 JA 对菊芋根茎叶中镉含量的影响

Table 3 Effect of exogenous JA on cadmium content in root stem and leaves of *Helianthus tuberosus* L. under cadmium stress

品种 Cultivar	处理组 Treatment	器官镉含量 Organ cadmium content (mg kg^{-1})			生物富集系数 Biological concentration factor			转移系数 Translocation factor (%)
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	
成都菊芋 Chengdu artichoke	75Cd	263.53±35.42 e	92.17±3.01 d	112.06±13.01 e	3.51±0.47 b	1.23±0.04 b	1.49±0.17 c	0.43±0.15 ab
	150Cd	516.58±26.61 c	184.77±5.16 b	317.83±5.03 b	3.44±0.18 b	1.96±0.03 b	2.12±0.03 b	0.62±0.23 a
	300Cd	1343.41±42.54 a	413.73±8.34 a	725.16±3.05 a	4.48±0.14 a	1.38±0.03 a	2.42±0.01 a	0.54±0.03 ab
	75Cd+JA	182.96±11.33 f	41.45±2.04 e	62.38±2.04 f	2.44±0.15 d	0.55±0.03 c	0.83±0.03 e	0.34±0.21 b
	150Cd+JA	356.66±21.53 d	83.87±2.05 d	156.48±7.35 d	2.38±0.14 d	0.56±0.01 c	1.04±0.05 d	0.44±0.07 ab
	300Cd+JA	867.79±30.18 b	124.94±6.47 c	438.56±14.10 c	2.89±0.10 c	0.42±0.02 d	1.46±0.05 c	0.51±0.14 ab
榆林菊芋 Yulin artichoke	75Cd	947.25±22.45 c	201.83±4.03 d	312.69±3.01 c	12.63±0.30 b	2.69±0.05 a	4.17±0.19 c	0.33±0.02 b
	150Cd	1786.47±41.71 b	378.20±7.13 b	720.99±5.45 b	11.91±0.28 c	2.52±0.05 b	4.81±0.04 a	0.40±0.24 ab
	300Cd	5213.37±53.19 a	413.97±5.04 a	1328.56±2.45 a	17.38±0.18 a	1.38±0.02 c	4.43±0.01 b	0.25±0.02 b
	75Cd+JA	320.31±24.41 e	57.94±3.02 f	82.92±4.26 f	4.27±0.33 d	0.77±0.04 d	1.11±0.06 f	0.26±0.05 b
	150Cd+JA	560.99±20.71 d	104.03±6.27 e	325.77±11.19 d	3.74±0.14 e	0.69±0.04 e	2.17±0.07 d	0.58±0.11 a
	300Cd+JA	895.69±21.09 c	235.48±2.02 c	410.48±3.47 c	2.99±0.07 f	0.78±0.01 d	1.37±0.01 e	0.46±0.06 ab

同列不同小写字母表示同一品种处理间差异显著($P < 0.05$)。处理同表 1。

Different lowercase letters within a column indicate significant difference among the treatments at the 0.05 probability level in the same cultivar at $P < 0.05$. Treatments are the same as those given in Table 1.

2.6 外源 JA 对菊芋叶片中镉离子分布的影响

采用荧光探针(probe)能更直观地判断叶片中镉离子的分布情况。从图 3 可知，激光共聚焦显微镜下 DMSO 无法激发出荧光信号，但溶解于其中的探针可以，叶片中镉离子激发的荧光在气孔处聚集，并呈现出一定的规律。CK 组和单独 JA 处理组均未出现任何荧光信号；而胁迫组中，随着镉浓度升高，气孔周围散发的绿色荧光愈加明显；此外，叶片气孔开合度显著减小，保卫细胞也变得皱缩干瘪。比较 2 个品种菊芋发现，不同程度镉胁迫下，榆林菊

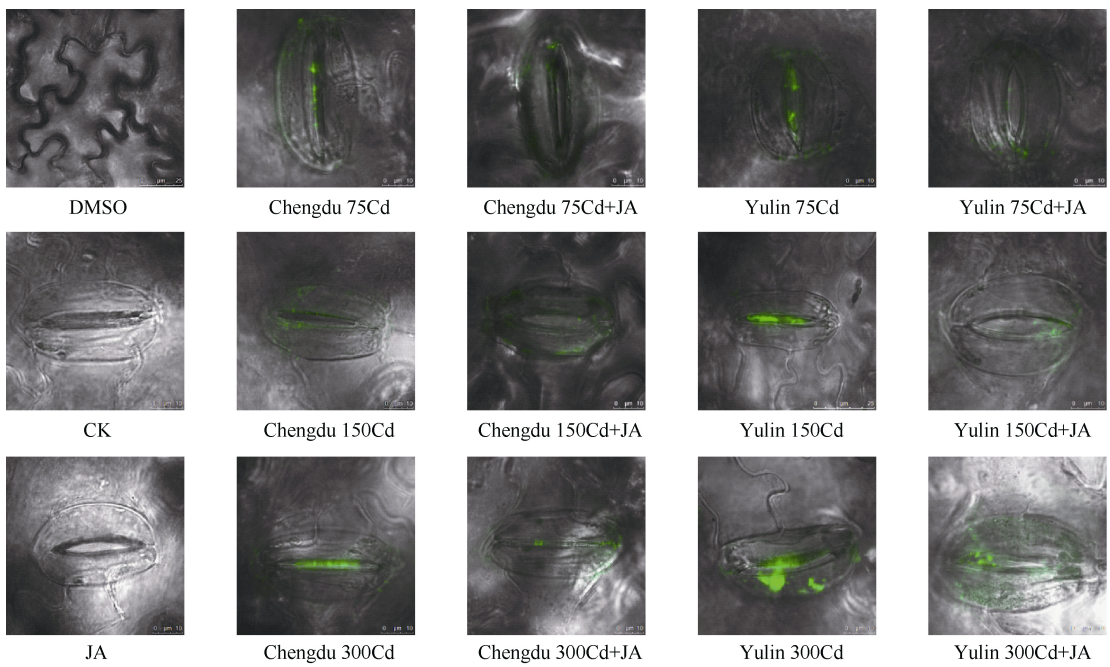


图 3 外源 JA 对菊芋叶片中镉离子分布的影响

Fig. 3 Effects of exogenous JA on cadmium ion distribution in *Helianthus tuberosus* L. leaves under cadmium stress

处理同表 1。Treatments are the same as those given in Table 1.

芋激发的荧光信号明显强于成都菊芋; 喷施 JA 后, 二者叶片中镉离子激发的荧光信号逐渐向保卫细胞中扩散, 并在胞内形成星星点点的光斑; 与此同时, 气孔开合度有了一定程度的增大, 保卫细胞也恢复到充盈状态。综上, 镉离子随着蒸腾作用大量积聚在气孔处, 这不仅限制了保卫细胞的开合, 还严重影响了植株的气体交换, JA 信号减少了根系对镉的吸收, 减轻镉毒胁迫。

3　讨论

3.1　JA 对镉胁迫下菊芋生长特性的影响

植株生长特性受多种因素影响, 是评价环境质量和重金属胁迫的关键指征。镉污染危害巨大, 根系将其转运至叶肉细胞, 导致叶绿体受损, 叶绿素合成障碍, 气孔开放减小, 光合作用随之减弱, 植株表现为失绿发黄, 生物量和生产量严重降低[18]。菊芋生长快, 生物量大, 在土壤修复中具有广阔前景[9]。本研究 2 个品种菊芋在 300 mg kg^{-1} 重镉污染下仍能存活, 但株高、根长、叶面积和干重均随胁迫程度的加重不断下降, 高会玲等[7]同样发现镉胁迫下南芋 2 号和南芋 5 号生长受限。本试验中, 低镉组榆林菊芋的根长较 CK 组增长 8.57%, 成都菊芋增长 38.26%, 蒋汉明等[19]也论述了低镉刺激互花米草(*Spartina alterniflora* Loisel.)、小麦(*Triticum aestivum* L.)、小白菜(*Brassica chinensis* L.)等根系的生长。随着镉浓度增加, 二者的叶面积呈先升后降趋势, 说明在一定范围内, 植株通过增大叶面积维持光合产物供给, 但胁迫加剧会超出植株生理可调节范围, 这也许是该指标后期下降的原因[20]。喷施 25 μmol L^{-1} JA 后, 成都菊芋的株高在低镉组达到峰值, 为 CK 组的 1.26 倍, 榆林菊芋变化不显著(P>0.05)。二者的根长、叶面积和干重均以耐镉性弱的成都菊芋缓解效果更突出。综上, JA 可以通过增大叶面积增加光合产物积累, 维持根系生长确保水分和营养物质供给, 从而增强菊芋耐镉性, 但品种间的效果存在差异。

3.2　JA 对镉胁迫下菊芋叶绿素及光合特性的影响

叶绿素是光合作用的重要色素, 其含量高低反映了叶片对光的吸收和转化能力[21]。本试验中, 镉抑制了菊芋叶绿素合成, JA 缓解后 SPAD 值大幅提升, 榆林菊芋低镉组第 7 天达到最大值, 为胁迫组的 1.27 倍, 成都菊芋第 21 天才达到峰值。根据郑黎明等[20]对镉胁迫下荻叶绿素合成受阻的论述, 分析这是因为不同品种对 JA 信号的响应存在差异, 诱导叶绿素合成相关酶的时间不同。通常植株的 F_v/F_m 较为恒定, 而逆境下显著减小[22]。随着镉浓度升高, 该值和 q_P 减小, F_o 和 q_N 增大, ETR 先升后降, 刘星星[23]在镉胁迫下菊芋的生理响应中也有相似发现。可见, 高镉抑制了叶片对光的捕获能力, 电子传递受阻, 光能无法转换, 植株以热能形式耗散剩余能量以防光损伤。喷施 JA 后, 两品种菊芋的 F_v/F_m 及 ETR 明显增大, F_o 和 q_N 恢复至 CK 组水平, 推测 JA 保护了类囊体膜的完整性, 电子传递速率加快, 促进了光化学转化效率, 这为暗反应的光合碳同化积累更多物质能量, NADPH 减少, 避免了超氧阴离子造成的器官损害[24]。由此可知, JA 可能直接或间接地参与了菊芋叶片对光能的吸收、转化和传递, 而其对 $NADPH/NADP^+$ 的比例以及光合碳同化的影响还需更深入的研究。

3.3　JA 对镉胁迫下菊芋气体交换的影响

胞间 CO_2 是植物光合碳同化的物质来源, 气体交换参数也是评价光合作用的重要指标。本试验中, 2 个品种菊芋胁迫组的 G_s 及 T_r 较 CK 组明显减小, P_n 在高镉后期出现最低值, 成都菊芋为 CK 组的 58.15%, 榆林菊芋为 60.50%, 说明叶片单位面积光合同化能力受损, 这与叶绿素含量下降、光摄取能力以及电子传递速率减弱等结果对应。G_s 减小会导致 CO_2 供应不足, 造成光合速率减慢。成都菊芋胁迫组的 G_s 大幅下降, 榆林菊芋各处理组虽不断减小, 但未达显著水平。二者的 C_i 并未随气孔导度的下降出现趋同变化, 判断镉对菊芋光合作用的抑制是由非气孔因素造成, 陈良等[2]和高会玲等[7]对菊芋耐镉性的研究也证实了这一点。研究表明, 外源 JA 能有效减轻镉胁迫下水稻(*Oryza sativa* L.)[25]、玉米(*Zea mays* L.)[26]的光损伤。本试验以叶面喷施 25 μmol L^{-1} JA 的方式对镉胁迫下的菊芋进行处理, 结果显示各品种菊芋的 P_n、G_s 以及 T_r 逐渐升高, 而 C_i 明显下降(图 2), 表明叶片的气体扩散阻力减小, 蒸腾速率增快, 胞间 CO_2 浓度随之降低, 植株的光合碳同化能力得以恢复。麻云霞等[27]在 H_2O_2 对酸枣幼苗镉胁迫下生长及生理特性的相关研究中得出, C_i 下降可能是 H_2O_2 通过调节光合碳同化关键酶活性, 保证 CO_2 的稳定和运输, 从而减少胞间 CO_2 所占的份额, 推测 JA 对菊芋也存在类似的作用。

3.4　JA 对菊芋镉积累的影响

应用富集型植物解决土壤镉污染是生态保护的

关键, 植株耐受性决定了体内的重金属含量。龙葵(*Solanum nigrum* L.)、马兰(*Kalimeris indica* (L.) Sch. Bip.)、鬼针草(*Bidens pilosa* L.)对镉的吸收存在差异, 这是它们的遗传特性所致[28]。选取耐镉性不同且亲缘关系较远的 2 个品种菊芋作为试验对象, 结果具有代表性。二者各器官镉含量大小为根>叶>茎, 猜测根部细胞壁固定限制了镉离子迁移, 蒸腾作用减弱, 木质部的运输量减少, 进而减轻地上部损伤[29]。方继宇等[30]在马缨丹(*Lantana camara* L.)镉胁迫下的生长响应中发现, 植株地上部的镉主要储存于茎内, 叶片中的含量相对较低。李志贤等[14]观察龙葵地上部的镉聚集在叶片, 本试验菊芋地上部镉富集的器官同样为叶片。喷施 JA 后, 2 个品种菊芋的镉含量降低, BCF 和 TF 明显减小, Lei 等[31]证实 JA 能使拟南芥地上部和地下部的镉含量减少。激光共聚焦显微观察可知, 镉离子主要聚集在保卫细胞周围, 气孔开合受限, 这与镉对菊芋光合作用的抑制属于非气孔限制型契合, 暗示镉离子可能通过质外体或共质体途径向上转移。JA 缓解后, 明显看到气孔处的荧光信号减弱, 保卫细胞恢复饱满, 植株镉富集和转移系数下降, G_s 和 T_r 有所回升。推测外源 JA 一方面促进了根尖细胞分泌有机酸, 络合游离镉离子, 减少植株对镉的吸收和转移, 另一方面也可能是 JA 信号调控了离子通道蛋白以及气孔的开合, 镉离子被转运至胞内, 通过液泡区室化等作用进行解毒, 具体机制还需进一步的研究加以验证。

4 结论

高镉污染下, 菊芋生长受限, 喷施 25 μmol L^{-1} JA 增强了植株抗镉性。榆林菊芋的叶绿素含量在低镉组第 7 天最大, 成都菊芋第 21 天才达到峰值, 推测它们对 JA 信号的响应存在差异, 适当地延长处理时间, 对耐镉性较弱的菊芋具有一定意义。二者的叶绿素荧光参数、气体交换参数显著提升(P<0.05), 各器官镉含量大小为根>叶>茎, 除茎部外其余组织 BCF 均大于 1, TF 小于 1。气孔周围的荧光信号减弱, 保卫细胞恢复充盈。综上, 25 μmol L^{-1} 的 JA 能减少菊芋对镉的吸收和转运, 减轻气体交换以及光合速率的抑制, 并对耐镉性差异较大的两个品种菊芋低中高镉污染下各具有一定作用。

References

[1] 綦峥, 齐越, 杨红, 张铁林, 凌娜. 土壤重金属镉污染现状、危害及治理措施. 食品安全质量检测学报, 2020, 11: 2286–2294.
Qi Z, Qi Y, Yang H, Zhang T L, Ling N. Status, harm and treatment measures of heavy metal cadmium pollution in soil. *J Food Safety Quality*, 2020, 11: 2286–2294 (in Chinese with English abstract).

[2] 陈良, 隆小华, 郑晓涛, 刘兆普. 镉胁迫下两种菊芋幼苗的光合作用特征及镉吸收转运差异的研究. 草业学报, 2011, 20(6): 60–67.
Chen L, Long X H, Zheng X T, Liu Z P. Effect on the photosynthetic characteristics of Cd uptake and translocation in seedlings of two *Helianthus tuberosus* varieties. *Acta Pratac Sin*, 2011, 20(6): 60–67 (in Chinese with English abstract).

[3] 周晓阳, 徐明岗, 周世伟, Colinet G. 长期施肥下我国南方典型农田土壤的酸化特征. 植物营养与肥料学报, 2015, 21: 1615–1621.
Zhou X Y, Xu M G, Zhou S W, Colinet G. Soil acidification characteristics in southern China's croplands under long-term fertilization. *J Plant Nutr Fert*, 2015, 21: 1615–1621 (in Chinese with English abstract).

[4] 陈明, 杨涛, 徐慧, 蔡忠萍, 赵玲. 赣南某钨矿区土壤中 Cd、Pb 的形态特征及生态风险评价. 环境化学, 2015, 34: 2257–2262.
Chen M, Yang T, Xu H, Cai Z P, Zhao L. Distribution characteristics and ecological risk assessment of heavy metals Cd and Pb in soils around a tungsten mine of Gannan. *Environ Chem*, 2015, 34: 2257–2262 (in Chinese with English abstract).

[5] Wang Z C. Effects and prevention of cadmium pollution on crops. *Front Soc Sci Technol*, 2020, 2: 21–23.

[6] 王松良, 郑金贵. 土壤重金属污染的植物修复与金属超富集植物及其遗传工程研究. 中国生态农业学报, 2007, 15: 190–194.
Wang S L, Zheng J G. Phytoremediation for heavy metal contamination in soil, metal hyperaccumulator and their genetic engineering. *Chin J Eco-Agric*, 2007, 15: 190–194 (in Chinese with English abstract).

[7] 高会玲, 刘金隆, 郑青松, 洪立洲, 王长海, 马梅, 赵世训, 郑春芳. 外源油菜素内酯对镉胁迫下菊芋幼苗光合作用及镉富集的调控效应. 生态学报, 2013, 33: 1935–1943.
Gao H L, Liu J L, Zheng Q S, Hong L Z, Wang C H, Ma M, Zhao S X, Zheng C F. Regulation of exogenous brassinosteroid on growth and photosynthesis of *Helianthus tuberosus* seedlings and cadmium biological enrichment under cadmium stress. *Acta Ecol Sin*, 2013, 33: 1935–1943 (in Chinese with English abstract).

[8] 柳金库, 王云跃. 水土保持优良植物菊芋在生态修复领域的研究进展. 水土保持应用技术, 2018, (6): 21–25.
Liu J K, Wang Y Y. Research progress of *Helianthus tuberosus* in the field of ecological restoration of soil and water conservation. *Technol Soil Water*, 2018, (6): 21–25 (in Chinese).

[9] 李俊凯, 张丹, 周培, 刘群录. 南京市铅锌矿采矿场土壤重金属污染评价及优势植物重金属富集特征. 环境科学, 2018, 39: 3845–3853.
Li J K, Zhang D, Zhou P, Liu Q L. Assessment of heavy metal pollution in soil and its bioaccumulation by dominant plants in a lead-zinc mining area, Nanjing. *Environ Sci*, 2018, 39: 3845–3853 (in Chinese with English abstract).

[10] 包金玉, 张聪聪, 马绍英, 张秀民, 张晓玲, 田鹏, 李胜. 茉莉

酸甲酯和水杨酸对西兰花毛状根增殖和萝卜硫素及信号分子含量的影响. 植物生理学报, 2020, 56: 1305–1312.
Bao J Y, Zhang C C, Ma S Y, Zhang X M, Zhang X L, Tian P, Li S. Effects of MeJA and SA on hairy root proliferation and sulphur content in *Brassia oleracea* var. *italica*. *Plant Physiol J*, 2020, 56: 1305–1312 (in Chinese with English abstract).

[11] 张知晓, 泽桑梓, 户连荣, 刘凌, 季梅. 茉莉酸甲酯生物活性研究进展. 河南农业科学, 2018, 47(11): 1–7.
Zhang Z X, Ze S Z, Hu L R, Liu L, Ji M. Research advance in biological activities of methyl jasmonate. *J Henan Agric Sci*, 2018, 47(11): 1–7 (in Chinese with English abstract).

[12] Ali E, Hussain N, Shamsi I H, Jabeen Z, Siddiqui M H, Jiang L X. Role of jasmonic acid in improving tolerance of rapeseed (*Brassica napus* L.) to Cd toxicity. *J Zhejiang Univ Sci B*, 2018, 19: 130–146.

[13] 鲍士旦. 土壤农化分析(第 3 版). 北京: 中国农业出版社, 2000. pp 39–114.
Bao S D. Soil Agrochemical Analysis, 3rd edn. Beijing: China Agriculture Press, 2000. pp 39–114 (in Chinese).

[14] 宋慧, 黄芸萍, 臧全宇, 张凌霄, 张香琴. 甜瓜幼苗不同叶位 SPAD 值与叶绿素含量的变化规律及相关性. 华北农学报, 2019, 34(增刊 1): 99–104.
Song H, Huang Y P, Zang Q Y, Zhang L X, Zhang X Q. Variation and correlation analysis of SPAD value and chlorophyll content of leaves at different position in melon seedling. *Acta Agric Boreali Sin*, 2019, 34(S1): 99–104 (in Chinese with English abstract).

[15] 李志贤, 冯涛, 陈章, 陈国梁, 陈远其, 向言词, 刘庆龙, 刘顺. 镉胁迫对龙葵镉的吸收积累及生理响应的影响. 水土保持学报, 2017, 31(5): 328–333.
Li Z X, Feng T, Chen Z, Chen G L, Chen Y Q, Xiang Y C, Liu Q L, Liu S. Effects of different levels Cd Stress on Cd uptake and physiological response of *Solanum nigrum* L. *J Soil Water Conserv*, 2017, 31(5): 328–333 (in Chinese with English abstract).

[16] Simões P S, Carbonari C A, Nascentes R F, Stasievski A, Velini E D. Selectivity of herbicides inhibitors of photosystem II for sugarcane cultivars. *Planta Daninha*, 2016, 34: 803–814 (in Portuguese with English abstract).

[17] 黄文斌. 基于生物应用的镉离子荧光探针的设计制备及检测性能研究. 浙江大学硕士学位论文, 浙江杭州, 2019.
Huang W B. Design, Synthesis and Sensing Properties of Fluorescent Cd^{2+} Probe for Biological Application. MS Thesis of Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang, China, 2019 (in Chinese with English abstract).

[18] Shi G R, Cai Q S, Liu C F, Wu L. Silicon alleviates cadmium toxicity in peanut plants in relation to cadmium distribution and stimulation of antioxidative enzymes. *Environ Exp Bot*, 2007, 60: 468–476.

[19] 蒋汉明, 李书启, 韩希凤, 王华, 郭剑霞. 镉对植物生长的影响及植物耐镉机理研究进展. 广东微量元素科学, 2012, 19(5): 1–6.
Jiang H M, Li S Q, Han X F, Wang H, Guo J X. Progress on the effect for plant and their tolerant mechanism. *Guangdong Trace Elem*, 2012, 19(5): 1–6 (in Chinese with English abstract).

[20] 郑黎明, 张杰, 杨红飞, 李全发, 袁静. 镉胁迫对荻生长、镉富集和土壤酶活性的影响. 水土保持学报, 2017, 31(5): 334–339.
Zheng L M, Zhang J, Yang H F, Li Q F, Yuan J. Effects of Cd stress on the growth, Cd accumulation and soil enzyme activities of *Miscanthus sacchariflorus*. *J Soil Water Conserv*, 2017, 31(5): 334–339 (in Chinese with English abstract).

[21] 杨彪, 杜荣宇, 杨玉, 朱德宽, 郭文川, 朱新华. 便携式植物叶片叶绿素含量无损检测仪设计与试验. 农业机械学报, 2019, 50(12): 180–186.
Yang B, Du R Y, Yang Y, Zhu D K, Guo W C, Zhu X H. Design of portable nondestructive detector for chlorophyll content of plant leaves. *Trans CSAM*, 2019, 50(12): 180–186 (in Chinese with English abstract).

[22] 唐星林, 金洪平, 周晨, 刘光正, 王丽艳. 镉胁迫对龙葵叶绿素荧光和光合生化特性的影响. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(9): 102–108.
Tang X L, Jin H P, Zhou C, Liu G Z, Wang L Y. Effects of cadmium stress on chlorophyll fluorescence and photosynthetic biochemical characteristics in leaves of *Solanum nigrum*. *J Central South Univ For*, 2019, 39(9): 102–108 (in Chinese with English abstract).

[23] 刘星星. 镉胁迫下菊芋的生理响应及污染红壤改良的探究. 浙江师范大学硕士学位论文, 浙江金华, 2018.
Liu X X. Physiological Response of *Helianthus tuberosus* L. under Cadmium Stress and Improvement of Polluted Red Soil. MS Thesis of Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang, China, 2018 (in Chinese with English abstract).

[24] Xiong B, Wang Y, Zhang Y, Ma M M, Gao Y F, Zhou Z Y, Wang B Z, Wang T, Lv X L, Wang X, Wang J, Deng H H, Wang Z H. Alleviation of drought stress and the physiological mechanisms in Citrus cultivar (Huangguogan) treated with methyl jasmonate. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2020, 84: 1958–1965.

[25] 邵君伟. 茉莉酸和赤霉素在水稻幼苗响应镉毒害中的调控作用. 华中农业大学硕士学位论文, 湖北武汉, 2015.
Shao J W. The Regulation of Jasmonic Acid and Gibberellin in Response to Cadmium Toxicity in Rice Seedlings. MS Thesis of Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei, China, 2015 (in Chinese with English abstract).

[26] 单长卷, 徐新娟, 孙海丽, 马艳华. 茉莉酸对镉胁迫下玉米幼苗叶片生理特性的影响. 玉米科学, 2016, 24(3): 99–102.
Shan C J, Xu X J, Sun H L, Ma Y H. Effects of jasmonic acid on the leaf physiological characteristics of maize seedlings under cadmium stress. *J Maize Sci*, 2016, 24(3): 99–102 (in Chinese with English abstract).

[27] 麻云霞, 李钢铁, 梁田雨, 马媛, 闫晶秋子, 杨超. 外源 H_2O_2 对镉胁迫下酸枣幼苗生长及生理特性的缓解效应. 水土保持学报, 2019, 33(6): 361–369.
Ma Y X, Li G T, Liang T Y, Ma Y, Yan J Q Z, Yang C. Alleviative effects of exogenous H_2O_2 on growth and physiological characteristics of *Zizyphus jujuba* seedlings under cadmium stress. *J Soil Water Conserv*, 2019, 33(6): 361–369 (in Chinese with English abstract).

[28] 任秀娟, 朱东海, 吴海卿, 吴大付. 镉富集植物筛选研究. 资源开发与市场, 2014, 30: 961–962.
Ren X J, Zhu D H, Wu H Q, Wu D F. Screening of cadmium enrichment plants. *Resour Dev Market*, 2014, 30: 961–962 (in Chinese with English abstract).

[29] 王晓娟, 王文斌, 杨龙, 金梁, 宋瑜, 姜少俊, 秦兰兰. 重金属

镉(Cd)在植物体内的转运途径及其调控机制. 生态学报, 2015, 35: 7921–7929.
Wang X J, Wang W B, Yang L, Jin L, Song Y, Jiang S J, Qin L L. Transport pathways of cadmium (Cd) and its regulatory mechanisms in plant. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35: 7921–7929 (in Chinese with English abstract).

[30] 方继宇, 贾永霞, 张春梅, 张世熔, 徐小逊, 蒲玉琳, 李婷, 李云. 马缨丹对镉的生长响应及其富集、转运和亚细胞分布特点研究. 生态环境学报, 2014, 23: 1677–1682.
Fang J Y, Jia Y X, Zhang C M, Zhang S R, Xu X X, Pu Y L, Li T, Li Y. Effects of cadmium on growth response of *Lantana camara* L. and its accumulation, translocation and subcellular distribution of Cd. *Ecol Environ Sci*, 2014, 23: 1677–1682 (in Chinese with English abstract).

[31] Lei G J, Sun L, Sun Y, Zhu X F, Li G X, Zheng S J. Jasmonic acid alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis via* suppression of cadmium uptake and translocation. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62: 218–227.