

茉莉酸甲酯对小麦幼苗生长及镉积累的影响

冯文静, 高巍, 孙苗苗, 赵鹏, 康国章, 刘红恩, 秦世玉, 李畅, 睢福庆

引用本文:

冯文静, 高巍, 孙苗苗, 赵鹏, 康国章, 刘红恩, 秦世玉, 李畅, 睢福庆. 茉莉酸甲酯对小麦幼苗生长及镉积累的影响[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(5): 933-05-1.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-1289>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同小麦品种灌浆期生长和镉积累的差异研究

潘建清, 陆敏, 杨肖娥

农业环境科学学报. 2021, 40(4): 756-765 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0967>

卤代阻燃剂和镉对旱稻种子萌发和生长的影响

江秀兰, 谢慧, 常晓云

农业环境科学学报. 2020, 39(7): 1460-1469 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0023>

海藻糖对镉胁迫下水稻幼苗生长的影响

李昉峻, 周其文, 漆新华, 宋正国

农业环境科学学报. 2019, 38(8): 1827-1834 <https://doi.org/10.11654/jaes.2019-0114>

镉抗性细菌的筛选及其生物矿化硫化镉去除溶液中的镉离子

徐韶足, 张美丽, 秦俊梅, 曹晓霞, 刘奋武

农业环境科学学报. 2021, 40(6): 1289-1296 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0191>

小麦幼苗根系形态对镉胁迫的响应

王效瑾, 高巍, 赵鹏, 于冲冲, 刘红恩, 聂兆君, 秦世玉, 李畅

农业环境科学学报. 2019, 38(6): 1218-1225 <https://doi.org/10.11654/jaes.2018-1407>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

冯文静, 高巍, 孙苗苗, 等. 茉莉酸甲酯对小麦幼苗生长及镉积累的影响[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(5): 933–942.

FENG W J, GAO W, SUN M M, et al. Effects of methyl jasmonate on the growth and cadmium accumulation of wheat seedlings[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(5): 933–942.



开放科学 OSID

茉莉酸甲酯对小麦幼苗生长及镉积累的影响

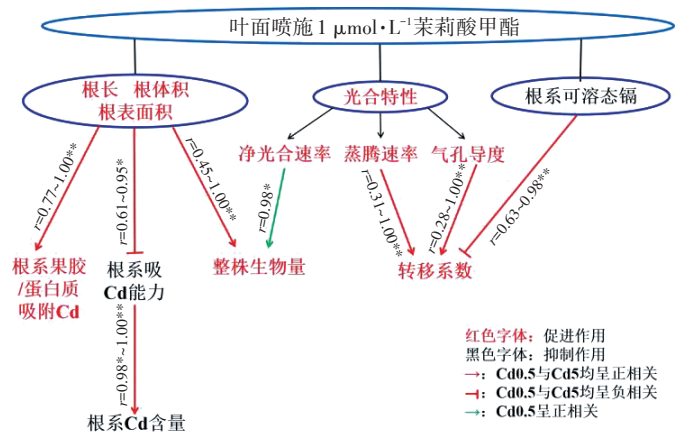
冯文静¹, 高巍^{1*}, 孙苗苗¹, 赵鹏^{1*}, 康国章², 刘红恩¹, 秦世玉¹, 李畅¹, 睢福庆¹

(1. 河南农业大学资源与环境学院, 郑州 450002; 2. 河南农业大学农学院, 郑州 450046)

摘要:为探讨茉莉酸甲酯(Methyl jasmonate, MeJA)对镉胁迫下小麦幼苗生长发育和镉积累的作用及可能机制, 本试验采用叶面喷施激素的水培方法, 分析 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 对镉胁迫下小麦幼苗生长、根系形态、光合特性及镉吸收分配的影响。结果表明, 相较于清水对照, $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 可以显著提高小麦幼苗生物量 15%~30%, 降低小麦整株镉含量 14%~43%。MeJA 可提高小麦幼苗的根长、根表面积和根体积, 以及净光合速率、气孔导度和蒸腾速率, 但降低胞间 CO_2 浓度。除此以外, $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 可以显著降低根系离子态镉、有机酸-镉所占比例, 提高果胶/蛋白质吸附镉和不溶性草酸镉所占比例。由此可见, 叶面喷施 MeJA 可以降低小麦幼苗根系镉吸收能力, 提高干物质积累, 降低幼苗镉含量, 促进活性态镉向惰性态镉的转化, 缓解镉毒害。

关键词: 重金属; 镉; 茉莉酸甲酯; 光合作用; 根系形态; 镉化学形态

中图分类号: X173; S512.1 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2022)05-0933-10 doi:10.11654/jaes.2021-1289



Effects of methyl jasmonate on the growth and cadmium accumulation of wheat seedlings

FENG Wenjing¹, GAO Wei^{1*}, SUN Miaomiao¹, ZHAO Peng^{1*}, KANG Guozhang², LIU Hongen¹, QIN Shiyu¹, LI Chang¹, SUI Fuqing¹

(1. College of Resources and Environment, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China)

Abstract: In order to explore the function and mechanism of methyl jasmonate (MeJA) on the growth and cadmium (Cd) accumulation of wheat seedlings under Cd stress, a hydroponic experiment with foliar spraying hormone was conducted. This experiment studied the effects of MeJA ($1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ and $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) on the dry matter accumulation, Cd concentration, root morphology, photosynthetic parameter characteristics, and Cd chemical speciation. Compared with the control group, $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA significantly increased the biomass of wheat seedlings by 15%~30%, and reduced the Cd concentration in the whole plant by 14%~43%. The treatment also increased root length, root surface area, root volume, net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate of the wheat seedlings, but

收稿日期: 2021-11-08 录用日期: 2022-01-28

作者简介: 冯文静 (1996—), 女, 河南商丘人, 硕士研究生, 从事农田重金属污染修复研究。E-mail: 1711032345@qq.com

*通信作者: 高巍 E-mail: gaowei_1126@163.com; 赵鹏 E-mail: zhpdly@163.com

基金项目: 中国博士后科学基金项目 (2017M622345); 河南省科技攻关项目 (192102110021); 国家自然科学基金联合基金项目 (U1504313)

Project supported: China Postdoctoral Science Foundation of China (2017M622345); Key Science and Technology Project of Henan Province, China (192102110021); Joint Funds of the National Natural Science Foundation of China (U1504313)

reduced intercellular CO_2 content. In addition, $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA significantly reduced the proportions of ionic Cd and organic acid-Cd in the roots, and increased the proportion of insoluble Cd oxalate and pectate/protein integrated Cd. It can be concluded that foliar spraying of MeJA can reduce Cd concentrations in seedlings through the inhibition of root Cd uptake ability and the enhancement of dry matter accumulation. It can also alleviate the toxicity of Cd through the improvement of transformation from active-Cd to inactive-Cd.

Keywords: heavy metal; cadmium; methyl jasmonate (MeJA); photosynthesis; root morphology; cadmium speciation

镉(Cadmium, Cd)是自然界中广泛存在的一种毒性较高的重金属。近几十年来,受工业“三废”长期排放、农业含镉污水的灌溉、化肥和农药的大量施用、重金属大气沉降不断增多等因素影响,重金属镉经过扩散、沉降并累积在农田中,导致农田土壤的镉污染情况日益严重^[1]。我国已有11个省份和25个地区涉及到了镉污染,污染面积达到 $2.8 \times 10^5 \text{ hm}^2$ ^[2]。植物有富集镉的能力,积累过量时会影响植株体内的各种生理生化代谢,如叶片叶绿素含量减少、细胞膜脂过氧化加剧、根系矿质营养元素吸收受到抑制等,阻碍农作物的正常生长发育^[3-4],而且镉通过食物链传递会对动物和人类健康造成严重威胁。小麦在我国是仅次于水稻的第二大粮食作物,当小麦植株中镉浓度过量时,也会对小麦造成毒害,如生长迟缓、产量下降等,严重时甚至导致作物死亡,所以研究重金属镉对小麦的影响具有重要意义^[5]。

茉莉酸盐(JAs)是由亚麻酸通过十八烷酸途径合成的一类环戊酮化合物,包括茉莉酸甲酯(MeJA)和茉莉酸(JA)。JAs在一些生物和非生物胁迫下的植物信号网络中有着重要作用^[6]。JAs的外源施用对作物生长具有浓度效应,高浓度JAs的外源施用会抑制植物生长和光合作用,加速衰老^[7],如高浓度MeJA的施用抑制了波斯菊在镉胁迫下干物质的积累,且浓度越大,抑制作用越严重^[8];而低浓度JAs的外源施用可以提高植物对非生物胁迫的抗性^[9],可以通过触发渗透压脯氨酸和抗氧化酶的积累,缓解植物受到的 Cu^{2+} 胁迫^[10]。KERAMAT等^[9]发现,向大豆喷洒 $0.01 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 或 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA可通过降低MDA和 H_2O_2 的含量以及增加抗氧化酶的活性来减轻镉诱导的损伤。 $0.01 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA也可以通过激活抗氧化系统和调节光合作用来缓解拟南芥镉和铜胁迫^[11]。此外, $0.01 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA还可以通过显著减少镉在龙葵茎和根中的转运/积累来减轻镉毒性^[12]。 $0.01 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA可以通过阻抗镉吸收/转移到叶片、增加抗坏血酸浓度以及提高CAT和APX活性,保护秋茄幼苗免受镉胁迫^[13]。MeJA通过增强抗氧化剂和次级代谢产物的酶活性和基因(如苯丙氨酸解氨酶、多

酚过氧化物酶、肉桂醇脱氢酶及溶氧酶基因)表达的增加缓解砷对甘蓝型油菜的氧化损伤^[14]。因此,外源施用JAs或者MeJA可以通过提高抗氧化酶活性、叶绿素含量和次生代谢产物以及降低MDA和ROS的含量等,有效减轻重金属对植物的伤害。

《土壤环境质量 农用地土壤污染风险管控标准(试行)》(GB 15618—2018)中土壤重金属镉污染风险筛选值为 $0.3 \sim 0.6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,水培试验中镉浓度的 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 约等于土培体系下的 $0.56 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,浓度较合理。前期试验也表明,该剂量可以产生轻中度毒害表型且不致死^[15],考虑到重金属镉对植物生长具有“低促高抑”的作用,本试验设置 $0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 两个镉浓度。MeJA对缓解植物逆境损伤、促进植物生长发育的有效浓度范围在 $0.01 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ^[16]。前期试验表明, $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA对缓解小麦镉毒害效果显著^[17],因此本试验设置 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 两个MeJA浓度。本试验主要从植物的光合特性、根系形态,以及镉在植物体内的赋存形态等方面,探究叶面喷施MeJA对镉胁迫下小麦幼苗生长发育及镉吸收转运的作用及机制,为进一步研究MeJA缓解小麦镉毒害的生理机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

供试材料选用百农207小麦(*Triticum aestivum* L.)种子,在蒸馏水中浸泡12 h,记为第0天,在育苗盆中培养7 d至两叶一心期,第8天移入Hoagland营养液中,第10天喷施含有0.05%吐温20的MeJA,MeJA浓度为0、 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (分别记作MeJA-0、MeJA-1和MeJA-100),第12天进行镉胁迫处理,镉以 CdCl_2 形式加入营养液,镉浓度为 $0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (分别记作Cd 0.5和Cd 5),第28天采样。试验处理期间,每隔3 d更换一次营养液、喷施一次MeJA,每个处理均喷至叶面滴水为止,约为20 mL。试验共6个处理,每个处理重复4次,每个重复种植10株小麦幼苗。

1.2 样品采集

培养28 d后,收获小麦植株,把地上部与根系分开,根系在 $2\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的MES(吗啉乙磺酸)溶液($0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ CaCl}_2$ 和 $2\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ MES, pH=5.4的混合溶液)中浸泡30 min,再用去离子水冲洗干净,吸干表面水分,一半植株样品在 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的烤箱中杀青30 min, $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 干燥至恒质量,测定干物质量、镉含量。另一半植株样品置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 超低温冰箱中保存,用于镉的化学形态分析。

1.3 测定指标

1.3.1 地上部及根系生物量

小麦根系在 $2\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ MES中浸泡30 min,根系与地上部用蒸馏水冲洗、擦干后,一起放至烘箱 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 杀青30 min,然后烘至质量恒定称干物质量。

1.3.2 光合参数的测定

镉处理后的第21天,在上午9:00—11:00之间使用光合作用-荧光测定系统(LI-6400XT, LI-COR, 美国)测定小麦顶端向下第二片完全展开叶的净光合速率(P_n ,以 CO_2 计)、气孔导度(G_s ,以 H_2O_2 计)、蒸腾速率(T_r ,以 H_2O_2 计)和胞间 CO_2 浓度(C_i ,以 CO_2 计)。光合测定仪光源为红蓝光源,有效辐射强度设置为 $500\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

1.3.3 根系扫描

第28天收获植株,将根系和地上部分开,根系用EPSON全自动扫描仪扫描记录小麦的根系形态并获取根系图像,然后采用WinRHIZO 2009根系扫描分析系统分析得出小麦幼苗的总根长、根表面积、根体积、平均根直径和根尖数等。

1.3.4 镉含量的测定

将烘干样品称取 0.20 g ,置于消煮管中,加入 10 mL 配制好的 $\text{HNO}_3\text{--HClO}_4$ ($V:V=4:1$)混合溶液进行消煮。消化后的样品用蒸馏水定容至 50 mL ,然后使用火焰原子吸收分光光度计(ZEEnit 700, Analytik Jena AG, 德国)测定样品镉含量,进而计算根系吸镉能力(整株镉积累量与根系生物量的比值)以及镉转移系数(地上与根部镉含量之比)。

1.3.5 镉的化学提取态含量测定

取小麦鲜样 0.25 g 于研钵中,加入少量提取剂研磨成匀浆,并用相应提取剂洗涤进离心管中($m:V=1:10$)。 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下振荡22 h, $3\text{ }000\text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 离心10 min,取上清液,向残渣中加入下一级提取剂进行提取^[10]。为提取完全,每一级提取重复3次,将3次提取的上清液收集在锥形瓶中,将其放在电热板上,在

$50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下加热液体至 $5\sim 10\text{ mL}$,再加入 $\text{HNO}_3\text{--HClO}_4$ ($V:V=4:1$)进行消化,并用火焰原子吸收分光光度法与石墨炉原子吸收分光光度法测定各种形态的镉含量。

不同的提取剂对应植株中不同形态的镉的情况如下:80%乙醇($\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$)对应硝酸/亚硝酸态镉、氯化镉、氨基酚镉;去离子水对应水溶态镉、有机酸配合态镉、 $\text{Cd}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$; $1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ NaCl}$ 对应果胶和蛋白质结合态镉;2%醋酸(CH_3COOH)对应不溶性磷酸镉; $0.6\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ HCl}$ 对应草酸态镉;其余为残渣态镉。

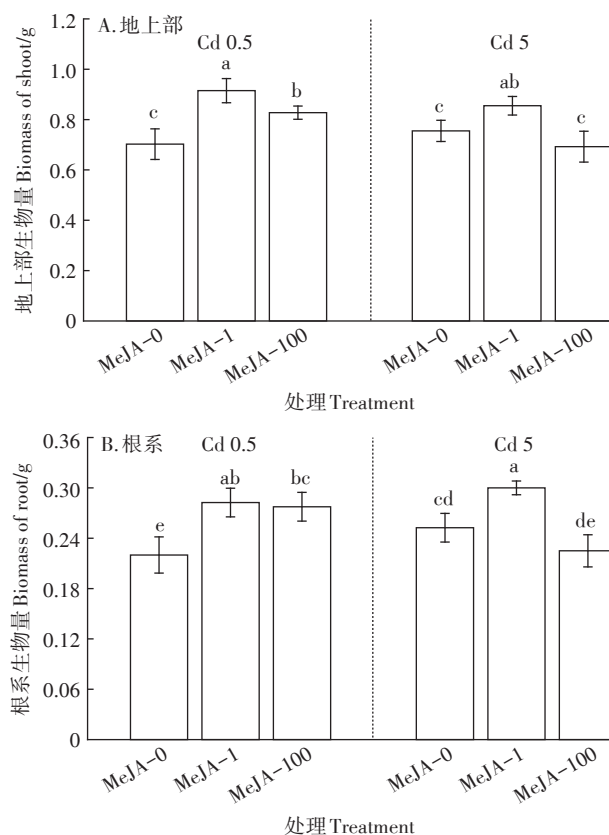
1.4 数据处理及分析方法

采用Excel 2010软件进行整理分析试验数据并绘制雷达图,采用DPS软件进行处理间差异显著分析,采用Origin 2018软件做图。

2 结果与分析

2.1 MeJA对镉胁迫下小麦生长的影响

如图1所示,Cd 0.5和Cd 5处理植株生物量没有



不同小写字母表示MeJA浓度处理间差异显著($P<0.05$)。下同
Different lowercase letters indicate significant differences among different MeJA treatments($P<0.05$). The same below

图1 MeJA对镉胁迫下小麦地上部与根系生物量的影响

Figure 1 Effects of MeJA on wheat growth and shoot and root biomass under Cd stress

显著差异。在Cd 0.5和Cd 5处理下,小麦地上部及根系生物量随着MeJA浓度的增大,呈现先增大后减小的趋势,且在MeJA浓度为 $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到峰值;与不喷施MeJA相比,地上部增幅分别为30.2%和13.2%,根系增幅分别为28.4%和18.8%。由此可见,镉胁迫下喷施 $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA可以显著提高小麦幼苗生物量。

2.2 MeJA对镉胁迫下小麦镉含量及吸收、转运的影响

如图2所示,Cd 5处理下地上部和根系镉含量以及根系吸镉能力均显著高于Cd 0.5处理。两个镉处理条件下,镉含量随MeJA浓度的提高呈现先减少后增加的趋势,在 $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到最小值。Cd 0.5处理下, $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA显著降低地上部和根系镉含量,降幅分别为40.0%和39.0%;Cd 5处理下, $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA降低根部镉含量达21.3%。

MeJA可以显著降低根系吸镉能力(图2C),但具有促进镉向地上部转移的趋势(图2D)。相关性分析结果显示,根系镉含量(Cd 0.5和Cd 5)和地上部镉含量(Cd 5)与根系吸镉能力呈极显著正相关,相关系数分别为1.00、0.98和0.97。综上,喷施 $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA可以通

过抑制小麦根系吸镉能力降低小麦植株镉含量。

2.3 MeJA对镉胁迫下小麦根系形态的影响

由表1可知,未喷施MeJA情况下,相较于Cd 0.5处理,Cd 5处理可以显著增加小麦根直径约12.0%,对根长、根表面积和根体积没有显著影响。Cd 0.5和Cd 5处理下,MeJA可增加根长、根表面积以及根体积,喷施浓度为 $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时效果最好。Cd 0.5和Cd 5处理下根长增幅分别为38.7%和13.7%,根体积增幅分别为50.8%和21.8%。这表明MeJA可以通过促进根系生长发育,缓解小麦镉毒害。

相关性分析结果表明,Cd 0.5处理下,根直径与根系吸镉能力($r=-1.00^{**}$)、地上部镉含量($r=-0.96^{**}$)和地下部镉含量($r=-1.00^{**}$)呈现负相关;Cd 5水平下,根长($r=-0.95^{*}$)和根体积($r=-0.95^{*}$)均与根系吸镉能力呈现负相关。表明MeJA可能通过影响幼苗根系形态建成为影响根系的吸镉能力,从而降低小麦幼苗镉含量。

2.4 MeJA对镉胁迫下小麦光合特性的影响

由表2可知,未喷施MeJA情况下,与Cd 0.5相比,Cd 5处理抑制小麦幼苗的净光合速率、气孔导度、

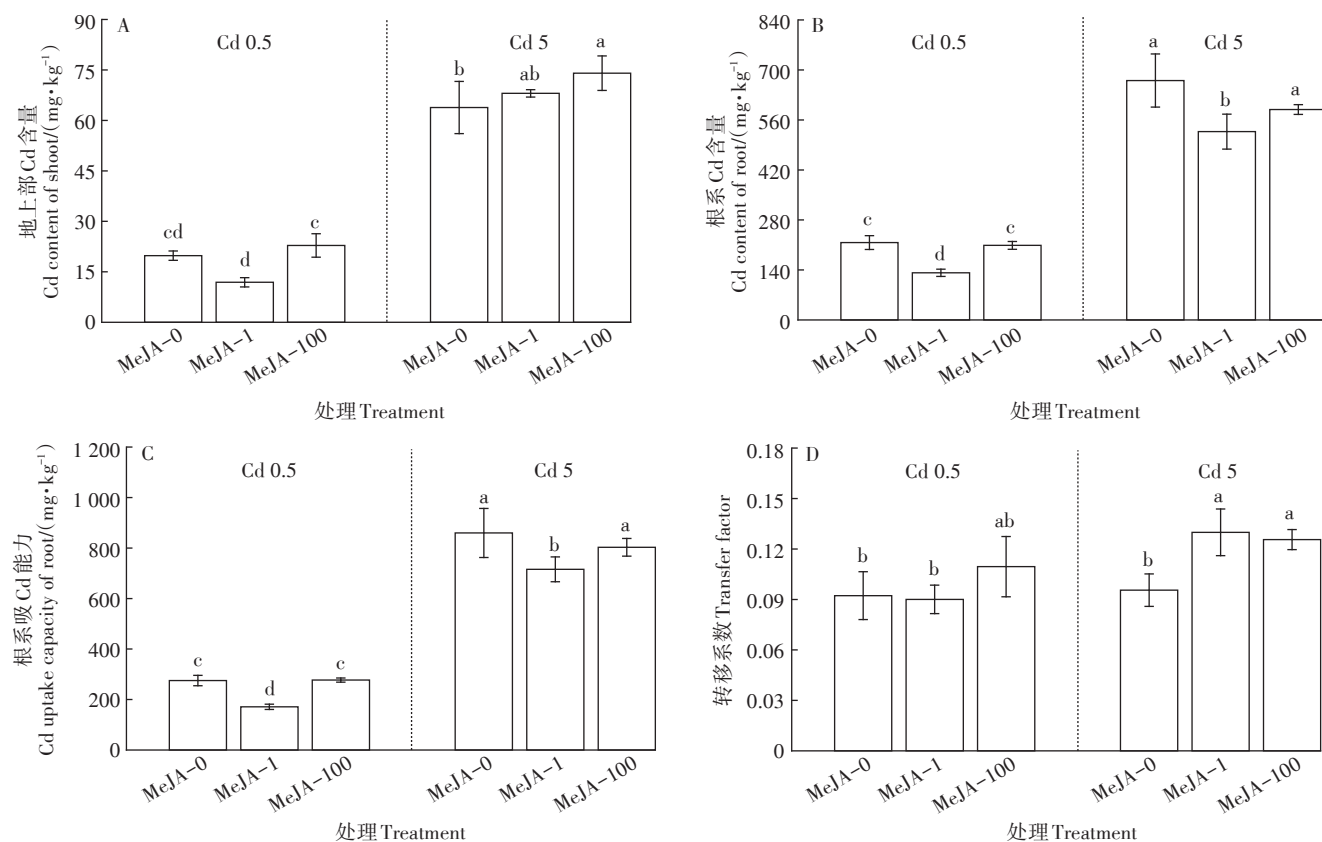


图2 MeJA对小麦地上部和根系镉含量、转移系数和根系吸镉能力的影响

Figure 2 Effects of MeJA on Cd concentrations in shoot and root, transfer factor and Cd uptake ability

胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率,分别降低了 11.0%、7.4%、17.3% 和 15.2%。喷施 MeJA 可提高 Cd 0.5 及 Cd 5 水平下幼苗的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率,降低胞间 CO_2 浓度。相关性分析结果表明,Cd 0.5 和 Cd 5 处理下,净光合速率与气孔导度 ($r=1.00^{**}$ 和 $r=0.79$) 和蒸腾速率 ($r=1.00^{**}$ 和 $r=0.81$) 呈正相关关系,与 CO_2 浓度 ($r=-0.95$ 和 $r=-0.85$) 呈负相关关系;且镉转移系数与气孔导度 ($r=0.28$ 和 $r=1.00^{**}$) 和蒸腾速率 ($r=0.25$ 和 $r=1.00^{**}$) 之间呈现正相关关系。结果表明,镉胁迫条件下,MeJA 可以通过提高气孔导度和蒸腾速率来提高幼苗的光合能力,但同时提高了镉从根系向地上部的迁移能力。

2.5 MeJA 对小麦不同化学形态镉分布的影响

如图 3 所示,小麦幼苗中镉主要的存在形态为氯化钠提取态、乙醇提取态、去离子水提取态和醋酸提取态,其余形态所占比例均小于 1%。未喷施 MeJA 情况下,Cd 0.5、Cd 5 处理下,地上部分氯化钠提取态镉 (95.2%、83.8%)>醋酸提取态镉 (1.8%、8.1%)>去离子水提取态镉 (1.6%、5.4%)>乙醇提取态镉 (0.9%、1.9%);Cd 0.5、Cd 5 处理下,根系中氯化钠提取态镉分别为 40.3%、31.3%,乙醇提取态镉分别为 47.6%、

14.1%,去离子水提取态镉分别为 10.5%、52.7%,醋酸提取态镉分别为 1.2%、1.0%。由此可见,果胶/蛋白质吸附镉是地上部镉的主要存在方式,根系镉则主要以游离镉、有机酸-镉复合物以及果胶/蛋白质吸附镉存在;相较于 Cd 0.5, Cd 5 胁迫显著增加幼苗中有机酸-镉复合物和不溶性磷酸镉的比例,尤其提高了根系有机酸-镉复合物的比例。

由图 3 可知,MeJA 可以显著影响在植物体内镉的化学形态,且存在剂量效应。MeJA 可以显著提高地上部乙醇+去离子水提取态镉比例,最高可提高 605%,提高醋酸提取态镉高达 149%,降低氯化钠提取态镉比例 20%,显著降低根系乙醇+去离子水提取态镉比例 44%,提高氯化钠和醋酸提取态镉比例,分别提高 94% 和 157%。如表 3 所示,相关性分析结果表明,MeJA 可以通过提高根系不溶性草酸镉和果胶/蛋白质吸附镉,缓解镉毒害,促进根系的生长和形态建成。除此以外,根据相关分析结果,Cd 0.5 处理下,镉的转移系数与根系有机酸-镉复合物比例呈显著正相关 ($r=0.96^{*}$),表明 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 显著降低了根系活性镉的比例,减少了镉从根系向地上部的转移。

表 1 MeJA 对镉胁迫下小麦根系形态的影响

Table 1 Effects of MeJA on root morphology of wheat under Cd stress

处理 Treatment		根长 Length/cm	根表面积 Surface area/cm ²	根直径 Diameter/mm	根体积 Volume/cm ³
Cd 0.5	MeJA-0	985±154b	78.0±10.1c	0.259 2±0.01b	0.498 5±0.06c
	MeJA-1	1 298±178a	110.7±13.6a	0.272 0±0.01b	0.751 8±0.09a
	MeJA-100	1 230±151a	102.6±16.3ab	0.264 7±0.01b	0.707 0±0.11ab
Cd 5	MeJA-0	814±74b	79.7±11.6c	0.290 2±0.01a	0.520 8±0.06bc
	MeJA-1	926±20b	85.9±8.8bc	0.295 3±0.01a	0.634 5±0.07ab
	MeJA-100	889±63b	79.9±12.6c	0.283 8±0.01a	0.531 8±0.06c

注:同一列的不同小写字母表示不同 MeJA 浓度处理间差异显著 ($P<0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters within the same column indicate significant differences among different MeJA treatments ($P<0.05$). The same below.

表 2 MeJA 对镉胁迫下小麦光合特性的影响

Table 2 Effects of MeJA on photosynthetic characteristics of wheat under Cd stress

处理 Treatment		净光合速率 Net photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal conductance/ ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	蒸腾速率 Transpiration rate/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
Cd 0.5	MeJA-0	22.0±1.64bc	0.297±0.008b	441±21.0a	5.67±0.653ab
	MeJA-1	25.2±1.96a	0.362±0.027a	366±38.1b	6.44±0.883a
	MeJA-100	24.8±1.15a	0.353±0.033a	346±31.0bc	6.24±0.672a
Cd 5	MeJA-0	19.6±1.47d	0.276±0.016b	364±19.2bc	5.10±0.630b
	MeJA-1	21.6±1.13cd	0.312±0.036b	329±32.7c	5.62±0.621ab
	MeJA-100	24.1±2.29ab	0.308±0.014b	328±12.5c	5.60±0.465ab

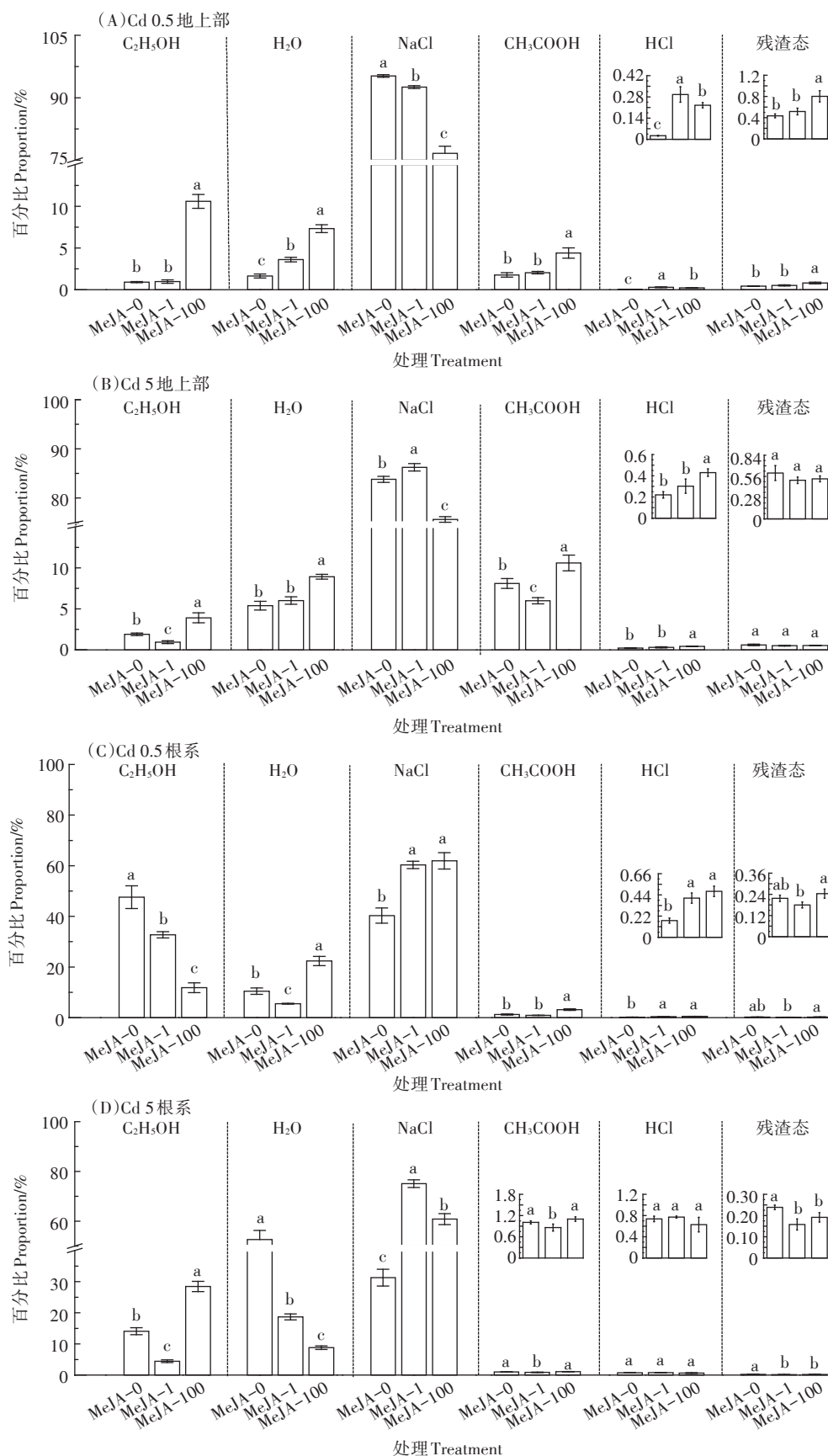


图3 MeJA对小麦不同化学形态镉分配比例的影响

Figure 3 Effects of MeJA on the distribution of different Cd speciations in wheat

表3 根系 NaCl 及 HCl 提取态镉占比与根系形态及根系生物量的相关性分析

Table 3 MeJA-induced correlation between the proportion of NaCl and HCl extraction Cd oxidate and morphology/biomass of root

指标 Index	Cd 0.5		Cd 5	
	根系 NaCl 提	根系 HCl 提	根系 NaCl 提	根系 HCl 提
	取态 Cd 占比	取态 Cd 占比	取态 Cd 占比	取态 Cd 占比
	NaCl	HCl	NaCl	HCl
	extraction of	extraction of	extraction of	extraction of
	Cd in root	Cd in root	Cd in root	Cd in root
根长/cm	0.97*	0.92	1.00**	0.01
根表面积/cm ²	0.95*	0.90	0.77	0.64
根直径/mm	0.44	0.30	0.26	0.97*
根体积/cm ³	0.98*	0.93	0.81	0.60
根系生物量/g	1.00**	0.98*	0.46	0.89

3 讨论

3.1 MeJA 对小麦幼苗根系形态及镉吸收的影响

根系是植物吸收、代谢营养物质及毒性成分的主要器官^[18],其形态关系到植物对养分、重金属的吸收能力,并表现出高度的响应环境变化的发育可塑性。镉胁迫对植物生长具有“低促高抑”的作用^[19-20],中重度镉胁迫会导致根长、根表面积、根体积和总根尖数的下降,增加根系平均直径,即植物受到镉胁迫后表现出根变短变粗、根毛缺乏、侧根分枝减少等症状^[21-22]。根系生长的抑制主要是由于镉胁迫抑制根尖分生细胞的有丝分裂,导致染色体畸变,形成了表皮和皮层细胞以及细胞间隙的不对称^[23]。轻中度镉胁迫会引起根系出现代偿性增生,导致作物的根长、根表面积、根直径、根体积增加,促进对营养或水分的吸收,以维持作物的生长^[22,24]。本试验结果表明,镉处理仅增加了根系直径,对其他根系形态参数无显著影响,与郭俊梅等^[20]的研究结果一致。镉胁迫诱导根直径增加,一方面由于镉诱导小麦根部皮层细胞数量增多,另一方面由于镉胁迫下根毛及侧根减少,主根在根系中相对比重增大,使得根系平均直径增加。

根系的吸镉能力是指单位质量根的镉积累量。结果表明 MeJA 能够通过促进小麦幼苗根系形态建成降低根系吸镉能力,原因可能是 MeJA 通过降低促进镉吸收的 *atr1* 基因的表达,减少根系对镉的吸收,导致整株镉积累量下降^[25],也可能是 MeJA 促进酚类化合物等有机化合物的积累/分泌。据报道,洋甘菊植株地上部分酚类化合物的大量产生可以显著抑制茎中镍和镉的积累^[26],MeJA 也可以通过增加倒卵形秋

茄幼苗中的酚类化合物,抑制叶片对镉的吸收^[27],因此 MeJA 可能通过促进根系形态的建成,促进根系中酚类化合物的增加或者促进了根系向营养液中分泌酚类化合物,导致根系对镉的吸收能力下降。此外,根系形态的良好建成可能会使根系细胞膜的选择透过性更强,导致进入根系中的镉减少,即降低了根系吸镉能力。

3.2 MeJA 对小麦幼苗气孔及镉吸收转运的影响

重金属胁迫会抑制植株的光合作用,进而影响干物质的积累^[28]。光合作用由气孔限制因子和非气孔限制因子共同控制,气孔促进 CO₂/H₂O 交换开放和关闭,其开关主要与保卫细胞、辅助细胞和表皮细胞的形态相关^[29];非气孔限制因子主要指 CO₂ 的同化反应,负责将光能转化为化学能。FARQUHAR 等^[30]提出胞间 CO₂ 浓度与净光合速率变化趋势的一致,可用于说明引起光合作用变化的主要原因为气孔限制因子,否则为非气孔限制因子导致,即叶肉细胞光合活性的改变。本试验结果表明,相对于 0.5 μmol·L⁻¹ 镉处理,5 μmol·L⁻¹ 镉处理显著降低了小麦幼苗净光合能力、气孔导度和胞间 CO₂ 浓度,表明镉胁迫主要是通过降低气孔导度影响了叶片光合能力。大量研究表明,重金属胁迫对植物光合作用的影响机制可能包括以下几个方面:引起 K⁺ 从保卫细胞流入辅助细胞,导致保卫细胞失去膨压,最终导致气孔关闭^[31-35];抑制叶绿素的生物合成和 Rubisco 活性^[36];增加叶片中可溶性己糖浓度,抑制光合基因,降低 CO₂ 同化速率。镉胁迫引发的 Rubisco 活性降低与镉取代碳酸酐酶的活性中心 Zn²⁺ 有关^[37]。碳酸酐酶是在细胞内催化 CO₂ 可逆水合反应的一种含锌金属酶,能够加速无机碳向羧化酶活性部位的扩散,提高羧化酶周围无机碳的浓度,从而增加 CO₂ 的固定速率^[38]。

植物激素在提高镉胁迫条件下小麦光合能力、缓解镉毒害的过程中具有重要作用^[17]。脱落酸是气孔运动过程的主要调控因子,并与茉莉酸和水杨酸等植物激素发生协同作用^[39]。大量试验表明,MeJA 可以通过调节气孔导度、蒸腾速率和叶绿素合成代谢等因素来参与植物的光合作用^[40-41],缓解镉对植物生长的抑制作用。如表 2 所示,0.5 μmol·L⁻¹ 镉胁迫下喷施 MeJA 显著提高了小麦幼苗的净光合速率、气孔导度,但显著降低胞间 CO₂ 浓度;5 μmol·L⁻¹ 镉胁迫下,喷施 MeJA 显著提高小麦叶片净光合速率,可能是由于小麦幼苗在较高镉浓度下培养周期较短,喷施 MeJA 对气孔导度、胞间 CO₂ 浓度及蒸腾速率的促进或抑制效

果并不显著,但气孔导度与蒸腾速率较清水对照有升高趋势,胞间 CO_2 浓度有下降趋势,可以说明镉胁迫下喷施 MeJA 主要是通过调节非气孔限制因素促进净光合速率的提高,其原因可能是 MeJA 提高了 Rubisco 活性,提高了 CO_2 与 RuBP 的羧合的同化速率,进而导致胞间 CO_2 浓度的降低。相似研究表明,镉胁迫条件下,外源 SA^[42]和 MeJA^[43]可以提高植物叶片的 Rubisco 活性,提高 CO_2 固定率。气孔行为不仅是维持光合作用的关键点,也会通过影响蒸腾速率,影响植物体内水分利用效率和植物体内矿质营养元素的转运^[44],同时土壤含水量也是影响蒸腾速率的重要原因之一^[45],本研究是基于营养液培养,水分充足,因此添加镉处理及喷施 MeJA 对蒸腾速率的影响均未达到显著。本试验研究表明,镉胁迫条件下,MeJA 可以通过提高气孔导度和蒸腾速率,提高幼苗的光合能力,但同时增加了镉从根系向地上部迁移的可能性。

3.3 MeJA 对小麦幼苗镉赋存形态及镉吸收转运的影响

MeJA 除了影响根系形态、光合作用、氧化,也可以通过影响重金属的赋存形态有效减轻重金属对植物的伤害(表2)。镉在植物体内的赋存形态会影响镉在植物体内的迁移转化特征,以及镉对植物的毒害程度。本试验采用分级提取的方式,乙醇主要提取无机态镉、氨基酸态镉等物质,去离子水主要提取水溶有机酸提取态镉等,氯化钠主要提取与蛋白质结合或吸附态以及果胶酸结合态镉等,醋酸主要提取难溶于水的磷酸镉,盐酸提取草酸态镉等。其中乙醇和去离子水提取态镉生物毒性和迁移活性显著高于不溶解的磷酸镉和草酸镉,易使植物受到毒害^[46]。

本试验结果表明,镉的化学形态分配特征具有显著的组织特异性。幼苗地上部分80%以上的镉可能主要与果胶上的羧基和蛋白质巯基发生结合,进而阻碍镉进入原生质;根系中的镉则主要以游离镉、有机酸-镉复合物以及果胶/蛋白质吸附镉的形式存在。地上部镉含量与不溶性磷酸镉比例($r=0.91^{**}$)、根系镉含量与残渣态镉比例($r=0.82^{**}$)呈显著正性相关,表明液泡中不溶性磷酸镉的形成可能是小麦幼苗应对镉胁迫的应答机制之一^[47-48]。磷肥的施用可以降低镉的转移系数^[49]。MeJA 可以通过改变根系中镉的赋存形态影响镉的迁移及毒害能力。 $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 能够显著降低根系活性镉的比例,抑制镉从根系向地上部的迁移,并通过提高不溶性草酸态镉和果胶/蛋白质吸附态镉的比例缓解根系毒害,有助于根系形态建成。

4 结论

(1)叶面喷施 $1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 茉莉酸甲酯可以提高小麦幼苗镉抗性,降低镉积累。

(2)茉莉酸甲酯主要通过促进小麦幼苗根系形态建成,间接抑制根系对镉的吸收能力;通过增强 CO_2 同化,提高幼苗的光合能力,促进干物质积累;通过促进可溶性镉向惰性镉的转化,缓解根系镉毒害,并平衡了由于气孔导度和蒸腾速率增强所引起的镉向地上部迁移。

参考文献:

- [1] 顾继光,周启星. Cd 污染土壤的治理及植物修复[J]. 生态科学, 2002, 21(4): 352-356. GU J G, ZHOU Q X. Cleaning of through phytoremediation: A review of Cd contaminated soils[J]. *Ecological Science*, 2002, 21(4): 352-356.
- [2] 张红振,骆永明,章海波,等. 土壤环境质量指导值与标准研究 V. 镉在土壤-作物系统中的富集规律与农产品质量安全[J]. 土壤学报, 2010, 47(4): 628-638. ZHANG H Z, LUO Y M, ZHANG H B, et al. Study on soil environmental quality guidelines and standards V. modeling of cadmium uptake in soil-crop systems for human food safety in China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2010, 47(4): 628-638.
- [3] MUHAMMAD R, SHAFATQAT A, MUHAMMAD A, et al. Cadmium stress in rice: Toxic effects, tolerance mechanisms, and management: A critical review[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(18): 17859-17879.
- [4] RIZWAN M, ALI S, ADREES M, et al. A critical review on effects, tolerance mechanisms and management of cadmium in vegetables[J]. *Chemosphere*, 2017, 182: 90-105.
- [5] WANG Z W, NAN Z R, WANG S L, et al. Accumulation and distribution of cadmium and lead in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown in contaminated soils from the oasis, north west China[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2011, 91(2): 377-384.
- [6] FUJITA M, FUJITA Y, NOUTOSHI Y, et al. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: A current view from the points of convergence in the stress signaling networks[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9: 436-442.
- [7] JUNG S. Effect of chlorophyll reduction in *Arabidopsis thaliana* by methyl jasmonate or norflurazon on antioxidant systems[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2004, 42: 225-231.
- [8] 鲜靖苹. 外源 MeJA 对 Cd 胁迫下波斯菊生长及抗氧化系统的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 39(9): 1627-1635. XIAN J P. Effect of exogenous methyl jasmonate on growth and antioxidant system of coreopsis under cadmium stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(9): 1627-1635.
- [9] KERAMAT B, KALANTARI K M, ARVIN M J. Effects of methyl jasmonate in regulating cadmium induced oxidative stress in soybean plant (*Glycine max* L.)[J]. *Afr J Microbiol Res*, 2009, 3: 240-244.
- [10] POONAM S, GEETIKA S, KAUR H. Effect of jasmonic acid on photo-

- synthetic pigments and stress markers in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. seedlings under copper stress[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2013, 4:817–823.
- [11] MAKSYMIEC W, KRUPA Z. Effects of methyl jasmonate and excess copper on root and leaf growth[J]. *Biologia Plantarum*, 2007, 51:322–326.
- [12] YAN Z, ZHANG W, CHEN J, et al. Methyl jasmonate alleviates cadmium toxicity in *Solanum nigrum*, by regulating metal uptake and antioxidative capacity[J]. *Biologia Plantarum*, 2015, 59:373–381.
- [13] CHEN J, YAN Z, LI X. Effect of methyl jasmonate on cadmium uptake and antioxidative capacity in *Kandelia obovata* seedlings under cadmium stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 104:349–356.
- [14] FAROOQ M, GILL R, ISLAM F, et al. Methyl jasmonate regulates antioxidant defense and suppresses arsenic uptake in *Brassica napus* L. [J]. *Frontiers of Plant Science*, 2016, 7:468–483.
- [15] 秦世玉, 郭文英, 程锦, 等. 不同浓度镉胁迫对冬小麦根系生长的影响[J]. 河南农业大学学报, 2019, 53(4): 519–530. QIN S Y, GUO W Y, CHENG J, et al. Effect of different cadmium stress on root system of winter wheat[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2019, 53(4):519–530.
- [16] YU X X, ZHANG W J, ZHANG Y, et al. The roles of methyl jasmonate to stress in plants[J]. *Functional Plant Biology*, 2019, 46(3): 197–212.
- [17] 冯文静, 高巍, 刘红恩, 等. 植物生长调节剂促进小麦幼苗生长及降低 Cd 吸收转运的研究[J]. 河南农业大学学报, 2019, 53(4): 519–530. FENG W J, GAO W, LIU H E, et al. Effects of plant growth regulator on growth and cadmium uptake and accumulation in wheat seedlings[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2019, 53(4):519–530.
- [18] 王效瑾, 高巍, 赵鹏, 等. 小麦幼苗根系形态对 Cd 胁迫的响应[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(6): 1218–1225. WANG X J, GAO W, ZHAO P, et al. Changes to wheat seedling root morphology in response to cadmium stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(6): 1218–1225.
- [19] 秦丽, 祖艳群, 李元. Cd 对超累积植物续断菊生长生理的影响[J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(增刊1): 48–52. QIN L, ZU Y Q, LI Y. Effect of Cd on the physiological characteristics and growth of *Sonchus asper* L. [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2010, 29(Suppl 1):48–52.
- [20] 郭俊梅, 杨俊兴, 杨军. Cd、Zn 交互作用对三七景天根系形态和重金属吸收积累的影响[J]. 环境科学, 2019, 40(1): 470–479. GUO J M, YANG J X, YANG J. Interaction of Cd and Zn affecting the root morphology and accumulation of heavy metal in *Sedum aizoon* [J]. *Environmental Science*, 2019, 40(1): 470–479.
- [21] 杜志敏, 向凌云, 杜凯敏. 磷灰石、石灰对 Cd 胁迫下黑麦草根形态及 Cd 吸收影响研究[J]. 农业环境科学学报, 2021, 40(1): 92–101. DU Z M, XIANG L Y, DU K M, et al. Effects of apatite and lime on root morphology and cadmium uptake by ryegrass under cadmium stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2021, 40(1): 92–101.
- [22] 张传玲, 江红生, 李长江. 纳米银与 Cd 的复合毒性对拟南芥根系形态及叶片生理指标的影响[J]. 中国环境科学, 2018, 38(5): 1951–1960. ZHANG C L, JIANG H S, LI C J, et al. Effects of Ag NPs and cadmium on root morphology and leaves physiological indexes of *Arabidopsis thaliana* [J]. *China Environmental Science*, 2018, 38(5): 1951–1960.
- [23] 叶亚新, 金进, 王金虎, 等. 稀土镧对 Cd 胁迫小麦遗传学防护效应的研究[J]. 中国生态农业学报, 2007(3): 97–99. YE Y X, JIN J, WANG J H, et al. Genetic effects of lanthanum on wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings under cadmium stress[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2007(3): 97–99.
- [24] 魏倩, 周际海, 程双怀. 黑麦草生长及根系形态对土壤 Cd、Pb 与石油污染的响应[J]. 水土保持通报, 2021, 41(2): 84–91. WEI Q, ZHOU J H, CHENG S H. Response of ryegrass growth and root morphology to soil Cd, Pb and petroleum pollution[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2021, 41(2): 84–91.
- [25] GUI J L, LI S, SUN Y, et al. Jasmonic acid alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis* via suppression of cadmium uptake and translocation [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(2): 218–227.
- [26] KOVÁČIK J, KLEJDUS B, ŠTORK F, et al. Nitrate deficiency reduces cadmium and nickel accumulation in chamomile plants[J]. *J Agric Food Chem*, 2011, 59:5139–5149.
- [27] CHEN J, YAN Z Z, LI X Z. Effect of methyl jasmonate on cadmium uptake and antioxidative capacity in *Kandelia obovata* seedlings under cadmium stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 104:349–356.
- [28] 郭振, 汪怡珂. Cd 在环境中的分布、迁移及转化研究进展[J]. 环境前沿, 2019(3): 365–370. GUO Z, WANG Y K. Research advances on the distribution, migration and transformation of cadmium in the environment[J]. *Advances in Environmental Protection*, 2019(3): 365–370.
- [29] LAETITIA P, BARBEOCH, NATHALIE L, et al. Heavy metal toxicity: Cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status[J]. *The Plant Journal*, 2002, 32(4): 539–548.
- [30] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, 33(1): 317–345.
- [31] AGNIHOTRI A, SETH C S. Does jasmonic acid regulate photosynthesis, clastogenecity, and phytochelators in *Brassica juncea* L. in response to Pb-subcellular distribution? [J]. *Chemosphere*, 2019, 243: 125361.
- [32] BERNARDINI A, SALVATORI E, GUERRINI V, et al. Effects of high Zn and Pb concentrations on *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex. Steudel: Photosynthetic performance and metal accumulation capacity under controlled conditions[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2016, 18(1): 16–24.
- [33] PER T S, MASOOD A, KHAN N A. Nitric oxide improves S-assimilation and GSH production to prevent inhibitory effects of cadmium stress on photosynthesis in mustard (*Brassica juncea* L.) [J]. *Nitric Oxide*, 2017, 68: 111–124.
- [34] ZOUARI M, AHMED C B, ELLOUMI N, et al. Impact of proline application on cadmium accumulation, mineral nutrition and enzymatic antioxidant defense system of *Olea europaea* L. cv Chemlali exposed

- to cadmium stress[J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2016, 128: 195–205.
- [35] YANG Y, HAN X, LIANG Y, et al. The combined effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and lead (Pb) stress on Pb accumulation, plant growth parameters, photosynthesis, and antioxidant enzymes in *Robinia pseudoacacia* L.[J]. *PLoS One*, 2015, 10(12): e0145726.
- [36] KHAN N A, ASGHER M, PER T S, et al. Ethylene potentiates sulfur-mediated reversal of cadmium inhibited photosynthetic responses in mustard[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7(94): 1628.
- [37] 宋瑜, 金樑, 曹宗英, 等. 植物对重金属 Cd 的响应及其耐受机理[J]. 草业学报, 2008(5): 84–91. SONG Y, JIN L, CAO Z Y, et al. Response and resistance mechanisms of plants to cadmium[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2008(5): 84–91.
- [38] 蒋春云, 马秀灵, 沈晓艳, 等. 植物碳酸酐酶的研究进展[J]. 植物生理学报, 2013, 49(6): 545–550. JIANG C Y, MA X L, SHEN X Y, et al. Progress in research on plant carbonic anhydrase[J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49(6): 545–550.
- [39] SAVCHENKO T, KOLLA V A, WANG C Q, et al. Functional convergence of oxylipin and abscisic acid pathways controls stomatal closure in response to drought[J]. *Plant Physiology*, 2014, 164(3): 1151–1160.
- [40] 蒋科技, 皮妍, 侯嵘, 等. 植物内源茉莉酸类物质的生物合成途径及其生物学意义[J]. 植物学报, 2010, 45(2): 137–148. JIANG K J, PI Y, HOU R, et al. Jamsmonate biosynthetic pathway: Its physiological role and potential application in plant secondary metabolic engineering[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2010, 45(2): 137–148.
- [41] 曾晶, 荣湘民, 张振华, 等. Cd 胁迫下茉莉酸甲酯对水稻根系和光合作用的影响[J]. 现代化农业, 2020, 486(1): 34–36. ZENG J, RONG X M, ZHANG Z H, et al. Effects of methyl jasmonate on root system and photosynthesis of rice under cadmium stress[J]. *Modernizing Agriculture*, 2020, 486(1): 34–36.
- [42] AHMAD B, JALEEL H, SADIQ Y, et al. Response of exogenous salicylic acid on cadmium induced photosynthetic damage, antioxidant metabolism and essential oil production in peppermint[J]. *Plant Growth Regul*, 2018, 86(2): 273–286.
- [43] VELITCHKOVA M, FEDINA I. Response of photosynthesis of *Pisum sativum* to salt stress as affected by methyl jasmonate[J]. *Photosynthesis*, 1998, 35(1): 89–97.
- [44] ANTUNES W C, DALOSO D D, PINHEIRO D P, et al. Guard cell-specific down-regulation of the sucrose transporter SUT1 leads to improved water use efficiency and reveals the interplay between carbohydrate metabolism and K⁺ accumulation in the regulation of stomatal opening[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 135: 73–85.
- [45] 刘英, 雷少刚, 程林森, 等. 采煤塌陷影响下土壤含水量变化对柠条气孔导度、蒸腾与光合作用速率的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(9): 3069–3077. LIU Y, LEI S G, CHENG L S, et al. Effects of soil water content on stomatal conductance, transpiration, and photosynthetic rate of *Caragana korshinskii* under the influence of coal mining subsidence[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(9): 3069–3077.
- [46] 杨素勤, 程海宽, 景鑫鑫, 等. 不同铅吸收特性小麦 Pb 的亚细胞分布和化学提取态[J]. 中国农业科学, 2015, 48(14): 2848–2856. YANG S Q, CHENG H K, JING X X, et al. Subcellular distribution and chemical-extraction of lead in wheat with different characteristics of lead absorption[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(14): 2848–2856.
- [47] 李桃, 李军, 韩颖. 磷对水稻 Cd 的亚细胞分布及化学形态的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(9): 1712–1718. LI T, LI J, HAN Y. Effects of phosphorus on subcellular distribution and chemical speciation of cadmium in rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(9): 1712–1718.
- [48] 王岚, 戴闽玥, 严重玲. 磷 Cd 交互作用对白骨髓幼苗体内 Cd 的亚细胞分布和生理特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(4): 640–646. WANG L, DAI M Y, YAN C L. Effects of phosphorus and cadmium interaction on cadmium subcellular distribution and physiological characteristics in *Avicennia marina* (Forsk) vierh seedlings[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(4): 640–646.
- [49] 曹庭悦, 刘鸣达, 沃惜慧. 硅、磷配施对水稻 Cd 吸收转运的影响及其机制[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(1): 37–44. CAO T Y, LIU M D, WO X H, et al. Effects of combined application of silicon and phosphorus on cadmium uptake and transport in rice and its mechanisms[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, 39(1): 37–44.

(责任编辑:叶飞)