

IAA 与 KT 对菊芋镉富集和生理响应的影响

郭书亚¹, 唐可¹, 王燕燕¹, 杨颜裴¹, 陈虹宇¹,

倪晓菁¹, 张佩佩¹, 吴玉环^{2,3}, 刘鹏¹

(1.浙江师范大学植物学实验室,浙江 金华 321004;

2.杭州师范大学生命与环境科学学院,杭州 310036;3.中国科学院沈阳应用生态研究所,沈阳 110016)

摘要:为探究吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)和激动素(kinetin, KT)对镉胁迫下菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)生理响应及耐镉性的影响,以耐镉型榆林菊芋和镉敏感型成都菊芋为研究对象,设置 CK(空白对照,无 Cd)、T1(Cd₃₀₀ mg/kg)、T2(Cd₃₀₀ mg/kg + IAA₄ mg/L)、T3(Cd₃₀₀ mg/kg + KT₈ mg/L)及 T4(Cd₃₀₀ mg/kg + IAA₄ mg/L + KT₈ mg/L)5 个处理组,研究了 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋幼苗生长、抗氧化系统、叶绿素荧光特性及镉富集能力的影响。结果表明:2 个产地菊芋 T1 处理下的株高伸长率、叶面积、根系伸长率及干重较 CK 组均有所下降;激素喷施后可有效提高叶绿素含量,其中榆林菊芋 T4 处理最大增幅为 162.87%。各组脯氨酸(Pro)含量随处理时间呈上升趋势,2 个产地菊芋 T4 处理的最大增幅分别达 223.94%和 112.73%;而 T4 处理 MDA 降幅大于 T2、T3 处理。T1 处理的抗氧化酶活性总体低于 T2~T4 处理,各组酶活性随植株生长差距逐渐拉大,共同喷施下 3 种保护酶活性的增幅较为理想。喷施激素显著提升菊芋的根系活力($p < 0.05$),榆林菊芋、成都菊芋 T4 处理的根系活力分别提高 39.00%和 9.10%。T4 处理条件下菊芋茎髓部的气泡数目远大于 T1~T3 处理,2 个产地植株黑色区域分别扩增 142.59%,700.00%。植物激素单一或共同喷施均可促进菊芋根、茎、叶器官对镉的吸收,根部镉含量最高,茎次之,各器官的镉富集系数均大于 2,转运系数大于 1,菊芋 T4 处理的镉含量大于 T1~T3 处理。综上所述,4 mg/L IAA、8 mg/L KT 主要通过提升抗氧化酶活性和 Pro 含量,以维持活性氧自由基(ROS)产生与清除的动态平衡,减轻膜的过氧化并提高根系活力等途径帮助菊芋有效应对镉胁迫环境并强化其富集能力,这为菊芋在镉污染地区的栽培及植物修复土壤镉污染研究提供理论指导。

关键词: 吲哚乙酸; 激动素; 菊芋; 镉富集; 生理指标

中图分类号:Q945.78

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2022)04-0375-10

DOI:10.13870/j.cnki.stbcbxb.2022.04.046

Effects of IAA and KT on Cadmium Accumulation and Physiological Response of *Helianthus tuberosus* L.

GUO Shuya¹, TANG Ke¹, WANG Yanyan¹, YANG Yanpei¹,

CHEN Hongyu¹, NI Xiaojin¹, ZHANG Peipei¹, WU Yuhuan^{2,3}, LIU Peng¹

(1.Botany Laboratory, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004;

2.College of Life and Environmental Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036;

3.Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016)

Abstract: In order to explore the regulatory effects of indole-3-acetic acid (IAA) and kinetin (KT) on the physiological response and cadmium (Cd) tolerance of *Helianthus tuberosus* L. under Cd stress, taking *H. tuberosus* of Yulin and Chengdu as research objects, five treatment groups were set up, which were CK (no Cd), T1(Cd₃₀₀ mg/kg), T2(Cd₃₀₀ mg/kg + IAA₄ mg/L), T3(Cd₃₀₀ mg/kg + KT₈ mg/L) and T4(Cd₃₀₀ mg/kg + IAA₄ mg/L + KT₈ mg/L), respectively, to study the effects of IAA and KT on the growth, antioxidant system, Chlorophyll fluorescence properties and Cd accumulation ability of *H. tuberosus* seedlings under Cd stress. The results showed that the plant height elongation, leaf area, root elongation and dry weight of plants in the T1 group all decreased compared with CK. Spraying hormone could effectively increase chlorophyll II content, and the

收稿日期:2021-12-31

资助项目:国家自然科学基金项目(32001224,41702181,41571049)

第一作者:郭书亚(1997—),女,湖南湘西人,硕士研究生,主要从事植物逆境营养、植物生理生态研究。E-mail: gsy17649814854@163.com

通信作者:刘鹏(1965—),男,湖南冷水江人,博士,教授,主要从事植物逆境生理、环境污染与保护、植物生理生态研究。E-mail: sky79@zjnu.cn

maximum increase was 162.87% in the T4 group of Yulin *H. tuberosus*. The proline (Pro) content of each group increased with the treatment time, the maximum increase of *H. tuberosu* T4 group in two places was 223.94% and 112.73%, respectively, while the decrease of MDA in T4 group was greater than that in T2 and T3. The antioxidant enzyme activity of T1 group was generally lower than that of other groups, and the gap in enzyme activities between groups was gradually widening with the plant growth. The increase of the three protective enzyme activities in T4 group was ideal. Hormone spraying significantly improved the root vigor of *H. tuberosus* ($p < 0.05$), and the *H. tuberosus* T4 group in two places increased by 39.00% and 9.10%, respectively. In the treatment group of T4, the number of bubbles in the pith of *H. tuberosus* stem was much larger than that of T1 to T3, and the black area of plants from the two producing areas increased by 142.59% and 700.00%, respectively. Single or combined spraying of plant hormones could promote absorption of Cd in the root, stem and leaf organs of *H. tuberosus*, the content of Cd in root was the highest, followed by the stem. The Cd enrichment coefficient of each organ was all greater than 2, and transport coefficient was greater than 1. The Cd content of *H. tuberosus* T4 group was greater than T1 to T3. In summary, 4 mg/L IAA and 8 mg/L KT could help *H. tuberosus* effectively respond to the Cd stress environment and strengthen its accumulation capacity by increasing the antioxidant enzyme activity and Pro content, so as to maintain the dynamic balance of reactive oxygen species (ROS) production and removal, reduce membrane lipid peroxidation, and improve root vitality. The results could provide theoretical guidance for the cultivation of *H. tuberosus* in Cd-polluted areas and phytoremediation of soil Cd pollution.

Keywords: indole-3-acetic acid; kinetin; *Helianthus tuberosus* L.; Cd bioaccumulation; physiological index

镉(cadmium, Cd)是常见的重金属污染物,随着工业现代化的不断推进,燃煤、冶炼、矿业开采等工程使大量镉进入水体和土壤^[1],造成局部地区镉污染形势严峻^[2]。土壤中镉的迁移性、化学活性较强,易被植物吸收并产生毒害,其毒害作用表现在多个方面,如抑制根系生长、破坏叶绿体结构、打破自由基产生与清除的动态平衡、损伤染色体、抑制细胞的有丝分裂等^[3]。不同植物的耐镉性存在差异,耐性较强的植株可通过多种机制来抵抗或削弱镉胁迫程度,从而维持正常生长,如提高抗性酶活、螯合镉离子,将细胞内镉离子区域化等^[4]。改善土壤镉污染刻不容缓,目前镉污染修复主要有物理、化学、植物、微生物等多种修复技术,植物修复技术近年来获得广泛关注,具有成本低、原位、不破坏土壤结构等优点。因此,耐镉性强、富集能力强的植物在修复重金属污染方面具有较大的潜力。

吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)和激动素(kinetin, KT)是植物激素的典型代表,前者可以调节生长发育和生理代谢过程,后者则在促进细胞扩增、诱导分化及延缓衰老中起着关键作用^[5-6]。外源激素的作用不只是单一调节,而是依赖于相互作用的复杂调控网络^[7-8]。目前,利用植物激素调控作物非生物胁迫下的耐受性已经展开大量研究,在耐盐性、抗旱性、耐重金属等方面均有报道。Bao 等^[9]研究发现,IAA 有效调节了镉胁迫下东南景天(*Sedum alfredii* Hance)植株的地上部生物量、叶片叶绿素含量

和酶活性,增强植株对镉的吸收和转运;Aldequay 等^[10]研究证明,KT 缓解了高粱(*Sorghum bicolor* (L.) Moench)遭受的镉毒,提高叶片中光合色素含量和光合活性,且增加谷物的生物量。可知植物激素在作物生长发育中起着必要的调控作用,可以增强对金属胁迫的耐受性并促进吸收。

菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)是菊科(Asteraceae)向日葵属(*Helianthus* L.)多年生宿根性草本植物,其生态适应性高,具有较强的耐旱能力。菊芋还具有药用价值,提取出的菊糖可治疗糖尿病;块茎香甜可口,能作为蔬菜食用;其根系具有牢固的抓沙能力,在流动沙丘上长势良好;同时发达的根系可编织成一层防护网络,牢固保持地表层的水土^[11]。此外,菊芋也是一种能源植物,地上茎燃点高、热量大,是农村可利用的燃料,其块茎经微生物发酵可转化为乙醇和碳氢燃料,同时,能够作为原料制备氢能及多种化学品^[12]。菊芋具有镉积累的潜力,虽然关于菊芋镉富集的研究不少,但通过 IAA 和 KT 来增强菊芋对镉胁迫的耐受性及其对镉富集能力的研究还未见相关报道。因此,本项目以耐镉型榆林菊芋和镉敏感型成都菊芋作为试验材料,通过预试验,得到 IAA 和 KT 施用浓度,设置不同激素处理组,通过测定菊芋生长、生理生化及荧光特性等指标的变化,并分析不同条件下菊芋镉富集能力,以期探明 IAA 与 KT 配合施用促进菊芋吸收镉的作用机理及其内部解毒机制,为多种外源激素协同改良植物修复镉污染土壤

技术的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验于 2019 年 7 月 1 日至 2021 年 5 月 30 日在浙江师范大学化学与生命科学学院植物逆境生物学实验室进行。以前期筛选出耐镉性差异大的 2 个产地菊芋为试验对比材料,分别对耐镉型榆林菊芋和镉敏感型成都菊芋进行镉胁迫并外源喷施 IAA 和 KT。

1.2 试验设计

将 2 个产地菊芋块茎用蒸馏水进行冲洗,选择大小一致且芽眼较多的菊芋种于装有石英砂的育苗穴盆中,1 孔 1 块,放置到恒温光照培养箱进行萌发,白天温度 22 ℃,夜晚温度 18 ℃,光照 12 000 lx,湿度调节至 50%,每日上午 8:00 和下午 5:00,各组沿着植物根部浇灌 1/2 Hoagland 营养液,待菊芋幼苗茎长至 5~7 cm 时,选取长势相近的幼苗移盆至镉含量为 300 mg/kg 的石英砂中,花盆高为 16.5 cm,外口直径 25 cm,盆底垫滤纸防石英砂漏出,待菊芋幼苗长至 4 叶期时,叶片喷施外源 IAA、KT,浓度分别对应 4,8 mg/L,由二因素四水平正交试验确定激素浓度。共设置 5 个处理组:CK(空白对照,无 Cd)、T1(Cd₃₀₀ mg/kg)、T2(Cd₃₀₀ mg/kg + IAA₄ mg/L)、T3(Cd₃₀₀ mg/kg + KT₈ mg/L)及 T4(Cd₃₀₀ mg/kg + IAA₄ mg/L + KT₈ mg/L),每盆定植 4 株幼苗,每处理组设置 3 个重复,试验重复 3 次。喷施后第 10,20,30 天进行相关生理指标的检测,并在终期进行根系活力、切片观察及镉含量的测定,每个指标均重复测定 3 次。

1.3 项目测定与方法

1.3.1 生长特性测定 采用精度为 0.05 cm 的直尺测量幼苗株高,用蒸馏水洗去叶、根部残留的沙子并吸干水分,然后用直尺测定主根长度;每株选择多片功能叶,CanoScan4400F 扫描仪扫描植物叶片,获得 TIF 格式的叶面积图,将其导入图形分析软件 WinFOLIA 中,直接读取总叶面积参数。

1.3.2 光合指标测定

(1)丙酮浸提比色法测定叶绿素含量^[13];(2)PAM-210 叶绿素荧光测定仪检测叶绿素荧光参数^[14],晚上 7:00 后进行试验,黑暗条件下放置 20 min,随后测定获得 F_0 (初始荧光)、 qN (非光化学猝灭系数)、 F_v/F_m (PSII 最大光化学量子产量或 PSII 原初光能转化效率)、 qP (光化学猝灭系数)以及 ETR(表观电子传递速率)。

1.3.3 生理指标测定^[15]

(1)NBT 光化还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性。各组取叶片 0.2 g,放置于预冷的研钵中研磨成匀浆,并加入适当的磷酸缓冲液(PBS),4 ℃下离

心 20 min 以获得酶提取液,按照一定比例和浓度配置反应混合液(甲硫氨酸、核黄素、EDTA-Na₂、氮蓝四唑),将酶提取液与反应液在温度为 25 ℃、光照 4 000 lx 的培养箱中反应 20 min,随后在 560 nm 波长下测定 OD 值;愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,酶液提取方法同上,取 0.2 g 愈创木酚,用中性的 PBS 定容至 100 mL,加热搅拌使其溶解即得到反应混合液,470 nm 波长下测定 OD 值;紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性,酶液提取方法同上,取适量 30% 的过氧化氢,PBS 定容至 100 mL 并摇匀,240 nm 测定 OD 值。SOD、POD、CAT 均 40 s 测 1 次,测定 3 次,严格控制反应时间。

(2)硫代巴比妥酸(TBA)法测量 MDA 含量^[16]。各组取叶片 0.5 g,放置于预冷的研钵中研磨成匀浆并加入 5 mL 三氯乙酸(TCA)溶液,质量分数为 10%,4 ℃下离心 10 min 获取上清液,取等体积的 0.67% TBA 与之反应,在 450,532,600 nm 波长下测定 OD 值。

(3)茚三酮显色法测量 Pro 含量^[17]。各组取叶片 0.2 g,研磨成匀浆并加入 5 mL 磺基水杨酸,质量分数为 3%,100 ℃水浴加热 10 min 获取 Pro 提取液,上清液、水、冰乙酸、2.5%茚三酮按照 1:1:1:2 进行混合,水浴加热 40 min,冷却后加入甲苯 2 mL,振荡后静置分层,取上层液体于 520 nm 波长下测定。

(4)甲烯蓝法检测根系活力^[15],用排水法测定根系体积,约 10 倍根系体积的 0.000 2 mol/L 甲烯蓝溶液倒入烧杯中,洗净擦干的根系并浸入烧杯中,放置约 1.5 min,随后取出根系并让甲烯蓝溶液回流至烧杯,各组吸取 1 mL 甲烯蓝溶液且稀释 10 倍,660 nm 下测定吸光度,由标准曲线计算甲烯蓝浓度。

1.3.4 切片观察 荧光倒置显微镜观察茎横切片^[18],各组均取茎的相同部位置于试管中,加入 FAA 固定液(70%酒精 90 mL+冰醋酸 5 mL+甲醛 5 mL),固定 24 h 并使材料完全沉浸,不同质量分数的酒精、二甲苯将其进行脱水,随后在小纸盒中倒入纯蜡进行包埋,粘有蜡块的小木块至于切片机进行切片,厚度控制为 12 μm,然后依次用番红染色 3 h,固绿染色 30 s,最后切片置于荧光倒置显微镜观察,并获取图片。

1.3.5 镉含量测定 各组菊芋植株的根、茎、叶分别进行烘干,加入液氮使之研磨充分,各器官取 0.2 g 样品,用硝酸—氢氟酸进行消解,体积比为 5:1,原子荧光光谱仪测定镉含量。富集系数=植物组织中镉含量/石英砂中镉含量;植物镉提取效率=植物组织中镉的累积量/(石英砂中镉含量×石英砂质量);镉转运系数=叶与茎中的镉含量/根部镉含量^[19]。

1.4 数据处理

试验数据采用 SPSS 21.0 统计软件进行处理,通过单因素方差分析(one-way ANOVA)和 Duncan 法计算平均值和标准误,分析显著性差异($\alpha=0.05$ 及 $\alpha=0.01$),利用 Origin 8.5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋生长的影响

由表 1 可知,2 个产地菊芋 T1 组($Cd_{300\text{ mg/kg}}$)的株高伸长率、叶面积、根系伸长率及干重较 CK 处理均有所下降,榆林菊芋各指标降幅分别为 61.75%,9.02%,8.16%,30.14%,成都菊芋降幅分别为 30.51%,7.72%,53.38%,32.27%,表明镉处理后 2 个产地植株的生长均受到抑制,但各指标的降幅存在明显差异。将 T2 ($Cd_{300\text{ mg/kg}}$ + IAA₄ mg/L)、T3 ($Cd_{300\text{ mg/kg}}$ +

KT₈ mg/L)处理与 T1 处理对比得出,IAA 与 KT 单独喷施时可缓解菊芋镉胁迫,2 个产地菊芋在 T2 处理下的 4 个指标值高于 T1 处理,榆林菊芋增幅分别为 185.60%,5.72%,214.64%,31.83%,成都菊芋增幅分别为 48.93%,7.80%,219.82%,21.80%;T3 处理各指标值高于 T1 处理,榆林菊芋 4 个生长指标的增幅分别为 86.62%,3.62%,174.39%,13.12%,成都菊芋分别为 188.90%,15.19%,386.77%,43.15%。可以看出,IAA 对榆林菊芋的缓解效果较好,而 KT 则有利于镉胁迫下成都菊芋的生长。IAA 和 KT 同时喷施(T4)处理对镉胁迫下植物的缓解效果最为理想,成都菊芋各指标增幅(与 T1 处理比较)分别为 242.53%,23.87%,898.44%,55.73%,是榆林菊芋的 1.21,2.47,2.19,1.19 倍,外源激素 IAA 和 KT 更加适用于镉敏感型成都菊芋。

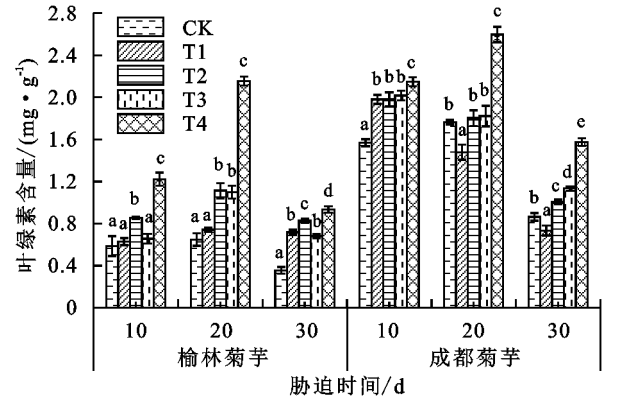
表 1 不同激素处理对镉胁迫下菊芋生长的影响

菊芋类型	处理	株高伸长率/%	叶面积/cm ²	根系伸长率/%	干重/g
榆林菊芋	CK	74.46±0.65c	19.41±0.19c	28.79±1.14b	9.49±0.28d
	T1	28.48±0.32a	17.66±0.21a	26.44±1.16a	6.63±0.27a
	T2	81.34±0.85d	18.67±0.29b	83.19±0.43d	8.74±0.17c
	T3	53.15±0.89b	18.30±0.22b	72.55±0.73c	7.50±0.21b
	T4	85.56±0.64e	19.37±0.11c	134.96±0.81e	9.73±0.16d
成都菊芋	CK	22.94±0.02b	13.48±0.13b	35.82±0.86b	6.57±0.11c
	T1	15.94±0.42a	12.44±0.17a	16.70±0.47a	4.45±0.29a
	T2	23.74±0.19b	13.41±0.23b	53.41±1.15c	5.42±0.22b
	T3	46.05±0.64c	14.33±0.25c	81.29±0.67d	6.37±0.17c
	T4	54.60±0.84d	15.41±0.29d	166.74±0.81e	6.93±0.13d

注:表中数据为平均值±标准误差;同列不同字母表示不同处理差异显著($p<0.05$)。下同。

2.2 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋光合特性的影响

2.2.1 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋叶绿素含量的影响 叶绿素是植物进行光合作用的重要色素,其含量的高低直接反映植株光合能力的强弱。由图 1 可知,随着胁迫时间的延长,榆林菊芋 T4~T2 处理的叶绿素含量先升后降,镉敏感型成都菊芋 T3~T2 处理呈下降趋势,其 T1 处理较 CK 降幅可达 16.26%;而耐镉型榆林菊芋能通过内调节提高叶绿素的含量来缓解毒害,其 T1 处理较 CK 的增幅可达 101.86%。处理 30 天时,榆林菊芋 T2 处理的叶绿素含量较 CK 增加 132.52%,成都菊芋 T2 处理的叶绿素含量较 CK 增加 16.45%;T4 处理 30 天时,2 个产地菊芋叶绿素含量较 T1 处理增幅分别为 162.87%,82.36%。同时间下,IAA 与 KT 共同喷施的缓解效果优于单一喷施,榆林菊芋 T4 处理叶绿素含量较 T1 处理增长 30.22%,成都菊芋 T4 处理叶绿素含量较 T1 处理增长 114.39%。2 个产地菊芋的叶绿素含量均在 IAA、KT 共同喷施 20 天时最高。因此,需要合理控制激素的作用时间。



注:图中不同字母表示不同处理间差异显著($p<0.05$)。下同。

图 1 不同处理下菊芋叶绿素含量的变化

2.2.2 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋叶绿素荧光特性的影响 单镉处理 10 天时,2 个产地菊芋 T1 组的 F_0 (初始荧光)、 qN (非光化学猝灭系数)、ETR(表观电子传递速率)较 CK 显著升高($p<0.05$),而 F_v/F_m (PSII 最大光化学量子产量或 PSII 原初光能转化效率)、 qP (光化学猝灭系数)明显下降(表 2)。30 天时,榆林菊芋 T1 处理对应的 5 种荧光参数较 CK 处理变化不同, F_0 增加 10.53%、 F_v/F_m 、 qP 、 qN 及

ETR 的下降程度依次为 3.14%, 15.95%, 7.22%, 18.47%, 表明镉胁迫下植物进行了热耗散, PSII 结构受到破坏, 电子传递效率降低。外源 IAA、KT 同时喷施 30 天的缓解效果优于单独喷施, 2 个产地菊芋在 T4~T2 处理所测 F_o 值均高于 T1 处理。T4 处理条件下, 榆林菊芋 F_o 较 T1 处理增加 46.03%, 成都菊芋增加 9.52%; 榆林 T4 处理的 F_v/F_m 与 ETR 较

T1 处理分别增加 6.73%, 24.06%, 成都菊芋分别增加 5.29%, 7.92%, 且 T4 处理的 2 个指标值总体高于 T3~T1 处理。可以看出, 镉破坏菊芋叶片 PSII 结构, 抑制电子传递效率, 促进植物的热耗散, 外源激素可增强植物的逆境耐受能力, 且 IAA 与 KT 共同喷施对镉胁迫下榆林菊芋荧光特性的缓解效果优于成都菊芋。

表 2 不同激素处理对镉胁迫下菊芋叶绿素荧光特性的影响

测定指标	处理	榆林菊芋			成都菊芋		
		10 天	20 天	30 天	10 天	20 天	30 天
F_o	CK	0.095±0.005b	0.071±0.004a	0.057±0.002a	0.074±0.001a	0.056±0.006a	0.070±0.004a
	T1	0.100±0.005c	0.086±0.003c	0.063±0.004b	0.088±0.000b	0.065±0.012c	0.084±0.003c
	T2	0.131±0.003c	0.093±0.011c	0.078±0.003c	0.098±0.007c	0.063±0.003b	0.078±0.003b
	T3	0.097±0.004b	0.079±0.011b	0.073±0.004c	0.115±0.002d	0.052±0.002a	0.068±0.002a
	T4	0.081±0.005a	0.104±0.016d	0.092±0.004d	0.083±0.007b	0.065±0.007c	0.092±0.002d
F_v/F_m	CK	0.803±0.009c	0.833±0.009c	0.828±0.006b	0.803±0.040b	0.844±0.029a	0.844±0.007b
	T1	0.775±0.020b	0.814±0.016b	0.802±0.006a	0.764±0.002a	0.851±0.011b	0.851±0.005b
	T2	0.769±0.004a	0.814±0.004b	0.806±0.005ab	0.788±0.013a	0.836±0.031a	0.836±0.005a
	T3	0.772±0.026b	0.805±0.012a	0.799±0.005a	0.779±0.013a	0.853±0.015b	0.853±0.003b
	T4	0.802±0.006c	0.863±0.004d	0.856±0.005c	0.791±0.007ab	0.876±0.023c	0.896±0.007c
qP	CK	0.445±0.006c	0.338±0.003d	0.257±0.008c	0.291±0.005a	0.315±0.011b	0.267±0.008b
	T1	0.407±0.005b	0.276±0.014a	0.216±0.006a	0.406±0.009b	0.304±0.012a	0.258±0.004a
	T2	0.455±0.003c	0.297±0.007b	0.222±0.005a	0.369±0.009ab	0.346±0.010c	0.286±0.005c
	T3	0.231±0.016a	0.276±0.009a	0.219±0.005a	0.295±0.006a	0.290±0.011a	0.270±0.008b
	T4	0.241±0.006a	0.316±0.001c	0.241±0.008b	0.291±0.008a	0.311±0.010b	0.287±0.009c
qN	CK	0.533±0.015a	0.611±0.021c	0.568±0.008c	0.467±0.011b	0.634±0.028d	0.574±0.005c
	T1	0.587±0.019b	0.556±0.018a	0.527±0.008b	0.587±0.030c	0.455±0.018a	0.510±0.008a
	T2	0.513±0.005a	0.589±0.019b	0.549±0.010c	0.391±0.027a	0.597±0.022b	0.533±0.007b
	T3	0.666±0.021c	0.556±0.011a	0.454±0.005a	0.579±0.013c	0.589±0.021b	0.510±0.010a
	T4	0.537±0.014a	0.619±0.014c	0.562±0.007c	0.441±0.018b	0.619±0.015c	0.567±0.006c
ETR	CK	45.033±0.710c	38.300±1.147d	29.233±1.232d	35.100±0.154c	36.700±0.773d	27.200±1.001d
	T1	47.667±0.161d	31.200±0.381a	23.833±0.168a	37.600±0.735d	30.733±1.058a	24.833±0.203a
	T2	44.400±0.458c	32.833±1.294b	25.833±0.950b	39.833±0.358e	34.367±1.432c	26.133±0.628c
	T3	22.033±0.401a	34.633±0.487c	27.067±0.250c	30.900±0.856a	33.767±1.339b	25.233±0.546b
	T4	27.700±0.624b	37.033±0.950d	29.567±0.589d	31.500±0.744b	36.913±1.003d	26.800±0.702c

2.3 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋 Pro 含量和 MDA 含量的影响

植株自身具有一定抗逆性, Pro 和 MDA 含量是衡量其抗镉能力的重要指标之一。由表 3 可知, 激素喷施后镉胁迫下菊芋的 Pro 有所增加, 与 T1 处理相比, T2、T3 处理中成都菊芋 Pro 含量均在处理 30 天时的增幅最大, 分别为 67.21%, 90.08%, T4 处理中, 榆林菊芋在 20 天时增幅可达 223.94%, 成都菊芋为 112.73%。镉胁迫 30 天时, 榆林菊芋 T4~T2 处理的 Pro 含量较 T1 处理的增长率分别为 106.47%, 70.82%, 57.31%, 成都菊芋分别为 192.38%, 90.08%, 67.21%, 后者的增长幅度明显更大。此外, 单镉胁迫

下 MDA 含量始终维持在较高水平, 激素喷施后榆林菊芋、成都菊芋的降幅分别可达 39.13%, 38.35%, 且在 T4 条件下处理 30 天时出现。MDA 含量的变化趋势与 Pro 相反, 镉处理 30 天后, 榆林菊芋 T4~T2 处理降幅分别为 39.13%, 26.09% 和 28.26%, 成都菊芋降幅分别为 38.39%, 33.93%, 33.93%。综上, 适当 IAA 和 KT 处理能通过增加植株体内 Pro 含量并减少 MDA 含量缓解镉毒, 以二者共同喷施使菊芋获得更强的抗逆性。

2.4 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋抗氧化酶的影响
抗氧化酶系统能有效抵抗胁迫下由活性氧自由基所造成的伤害, 与植物抗逆性密切相关。由图 2~

图 4 可以看出,激素喷施后 2 个产地菊芋的抗氧化酶活性出现不同程度的变化,这与菊芋对镉的耐受性有关。处理 30 天后,榆林菊芋 T3、T2 处理 SOD 活性的变化趋势相同,较 T1 处理分别下降 11.15%,11.04%,POD 活性则分别增长 42.54%,83.57%,CAT 分别上升 0.87%和 1.65%;成都菊芋 T3、T2 处理的 SOD 活性分别提升 13.81%,17.47%,POD 活性分别增加 30.99%,13.87%,CAT 活性的增幅分别为 12.05%,

14.98%。受镉毒害 30 天后,T3、T2 处理中只有榆林菊芋的 SOD 活性降低,2 个产地植株的 CAT、POD 活性均增加。榆林菊芋 POD、CAT 活性在 T4 处理下的增幅分别可达 315.12%和 400.72%,成都菊芋则分别为 16.24%和 368.91%。

由此可得,IAA 和 KT 共同喷施能提升菊芋清除自由基的能力,且不同产地菊芋在耐受性方面存在差异。

表 3 不同激素处理对镉胁迫下菊芋 Pro 和 MDA 含量的影响

单位:μmol/g

测定指标	处理	榆林菊芋			成都菊芋		
		10 天	20 天	30 天	10 天	20 天	30 天
Pro	CK	0.0405±0.0009a	0.1009±0.0022a	0.2216±0.0077a	0.0775±0.0069a	0.0677±0.0058a	0.1187±0.0348a
	T1	0.0504±0.0035b	0.1249±0.0057b	0.5175±0.0334b	0.0822±0.0037ab	0.2192±0.0087b	0.2007±0.0257b
	T2	0.0659±0.0075c	0.2001±0.0042c	0.8144±0.0296c	0.0874±0.0041b	0.3160±0.0118c	0.3356±0.0293c
	T3	0.0550±0.0066b	0.2096±0.0201c	0.8840±0.0298d	0.0961±0.0064bc	0.3771±0.0049d	0.3815±0.0521d
	T4	0.0970±0.0069d	0.4046±0.0069d	1.0685±0.0474e	0.1901±0.0047c	0.4663±0.0078e	0.5868±0.0354e
MDA	CK	0.0050±0.0001a	0.0056±0.0003a	0.0056±0.0001a	0.0061±0.0002a	0.0061±0.0002a	0.0062±0.0002a
	T1	0.0061±0.0001c	0.0075±0.0001c	0.0092±0.0002d	0.0078±0.0002d	0.0091±0.0001d	0.0112±0.0006c
	T2	0.0059±0.0006bc	0.0057±0.0001a	0.0066±0.0004b	0.0065±0.0001b	0.0068±0.0001b	0.0074±0.0003bc
	T3	0.0057±0.0004b	0.0060±0.0001b	0.0068±0.0001c	0.0074±0.0001c	0.0074±0.0005c	0.0074±0.0005bc
	T4	0.0057±0.0004b	0.0062±0.0005bc	0.0056±0.0003a	0.0076±0.0003c	0.0070±0.0003b	0.0069±0.0004b

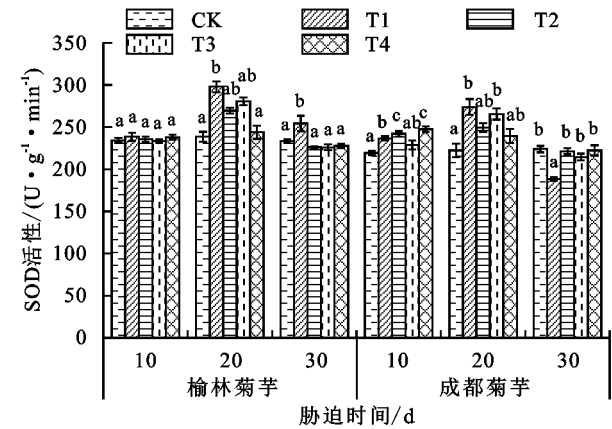


图 2 各处理下菊芋 SOD 活性

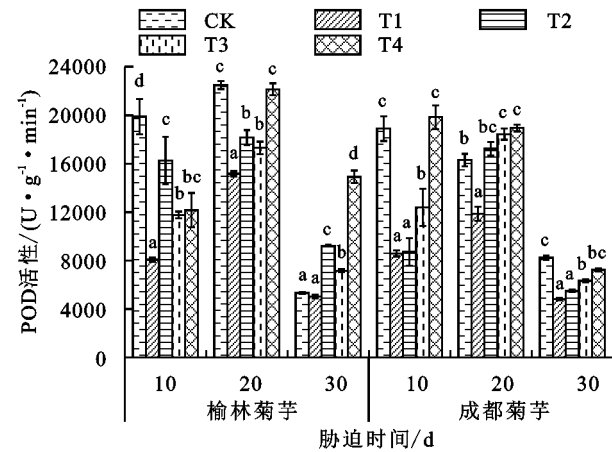


图 3 各处理下菊芋 POD 活性

2.5 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋根系活力的影响

植物根系是活跃的吸收合成器官,最先接受外界

胁迫信号,根系活力能够直接反映作物的生长情况和耐镉能力。由图 5 可知,T1 处理下,榆林菊芋的根系活力较 CK 处理增长 20.96%,成都菊芋的根系活力较 CK 处理下降 16.06%;在 T3、T2 处理下榆林菊芋的根系活力最大增幅为 31.14%,成都菊芋的根系活力最大降幅为 11.18%,成都菊芋受镉毒影响根系活力下降,单一激素喷施均能缓解根系损伤,且增强镉胁迫下榆林菊芋的根系活力;激素共同喷施后,2 个产地菊芋根系活力分别上涨 39.00%,9.10%。各处理组中榆林菊芋的根系活力始终高于成都菊芋,单镉胁迫下榆林菊芋的根系活力上升,成都菊芋的根系活力下降,IAA 对植株镉毒的缓解效果优于 KT。可见,IAA 和 KT 共同喷施能有效缓解镉对成都菊芋根系的毒害,且增强耐镉型榆林菊芋的根系活力。

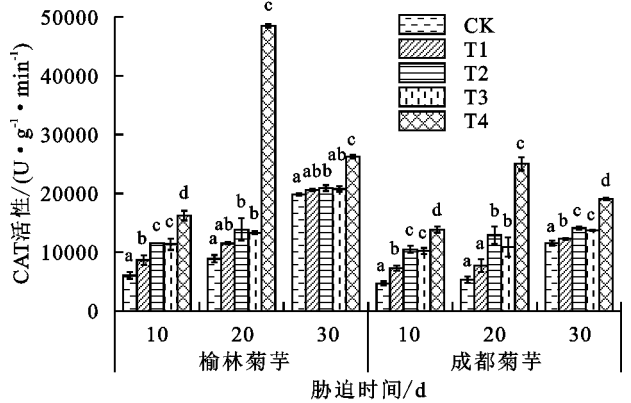


图 4 各处理下菊芋 CAT 活性

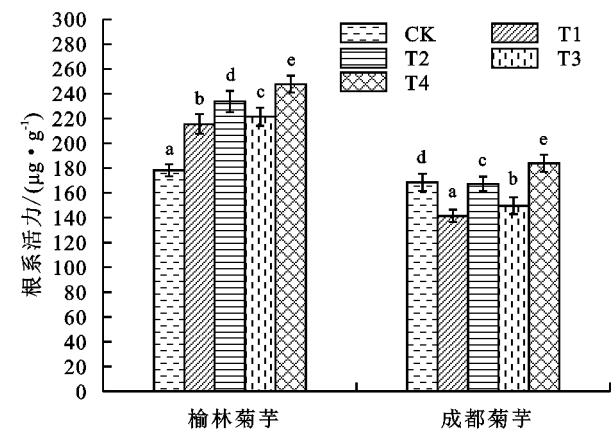


图 5 各处理下菊芋根系活力的变化

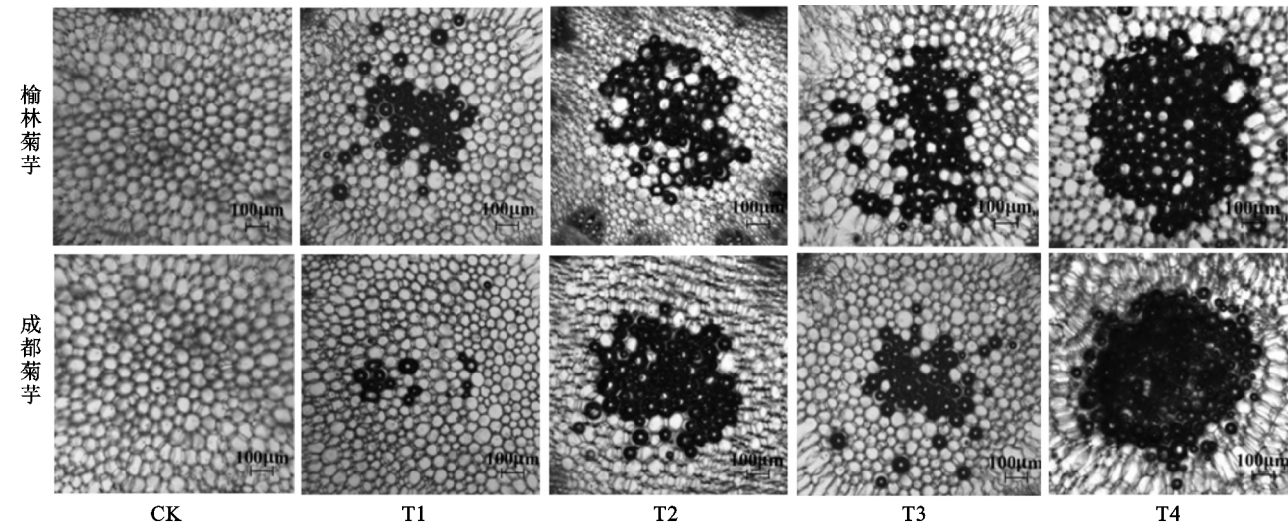


图 6 不同激素处理对镉胁迫下榆林菊芋、成都菊芋茎横切片的影响

2.7 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋镉富集效能的影响

富集系数和转运系数表示镉的累积和转运,镉提取效率则直观表明植株的镉富集能力。由表 4 可知,菊芋各器官镉含量的大小依次为根>茎>叶。T4 处理中,榆林菊芋镉含量较 T1 处理增幅为 21.05%~32.23%,成都菊芋镉含量较 T1 处理增幅为 20.29%~27.19%,均大于 T2、T3 处理。可见,外源激素增强菊芋的镉富集能力,IAA 与 KT 共同喷施后榆林菊芋的吸镉能力明显升高。T4 处理下,2 个产地菊芋

2.6 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋茎横切片的影响

茎是根和叶之间起输导和支持作用的重要营养器官,在逆境条件下根部镉含量增加使根系结构受损,造成堵塞,阻碍水分运输,因此,在显微镜下能观察到茎横切片髓部形成气泡。从图 6 可以看出,单一喷施外源激素后,榆林菊芋、成都菊芋黑色区域增幅可分别达 85.19%,343.75%;T4 处理下,2 个产地植株黑色区域较 T1 处理分别扩增 142.59%,700.00%,成都菊芋的扩增幅度远大于榆林菊芋。由此得出,IAA 和 KT 共同喷施后茎部水分运输受阻愈发严重,推测激素促进菊芋根部对镉的吸收,引起根系损伤,进而影响根系从环境中获取水分。

的镉富集系数分别为 5.24~7.51,4.10~6.83,转运系数均大于 1。2 个产地菊芋的镉提取效率均在 T4 处理出现最大值,与 T1~T3 处理相比达到显著水平 ($p<0.05$),分别为 6.05%,5.02%,榆林菊芋 T4 处理的镉提取效率分别是 T3~T1 处理的 2.52,1.70,3.29 倍,成都菊芋 T4 处理的镉提取效率分别是 T3~T1 处理的 2.52,1.79,3.72 倍。由此可知,IAA 和 KT 共同喷施可增强菊芋镉富集、转运能力及镉提取效率,且 2 种激素对 2 个产地菊芋的增强效果相近。

表 4 不同激素处理对镉胁迫下菊芋镉富集效能的影响

产地	处理	Cd 含量/(mg·L ⁻¹)				Cd 富集系数			转运系数	Cd 提取效率/%
		根	茎	叶	石英砂	根	茎	叶		
榆林菊芋	CK	0.55±0.03a	0.13±0.01a	0.06±0.03a	—	—	—	—	—	—
	T1	4.69±0.16b	3.42±0.32b	3.01±0.14b	0.99±0.0142a	4.74±0.06a	3.45±0.27a	3.04±0.03a	1.37±0.27a	1.84a
	T2	5.01±0.12c	3.61±0.78b	3.38±0.07c	0.85±0.0212a	5.89±0.19b	4.25±0.05c	3.98±0.09b	1.40±0.03a	3.56c
	T3	4.83±0.39b	3.54±0.45b	3.14±0.22b	0.88±0.0133a	5.49±0.04b	4.02±0.08b	3.57±0.21a	1.38±0.08a	2.40b
	T4	5.71±0.43d	4.14±0.04c	3.98±0.34d	0.76±0.0311a	7.51±0.13c	5.45±0.14d	5.24±0.32c	1.42±0.02a	6.05d
成都菊芋	CK	0.42±0.02a	0.07±0.05a	0.03±0.01a	—	—	—	—	—	—
	T1	4.59±0.91b	3.20±0.87b	2.76±0.19b	1.10±0.0367b	4.17±0.23a	2.91±0.34a	2.51±0.09a	1.30±0.13a	1.35a
	T2	4.78±0.28b	3.49±1.07c	3.04±0.47c	0.91±0.0233a	5.25±0.07b	3.84±0.45b	3.34±0.08b	1.37±0.29a	2.81c
	T3	4.67±0.45b	3.28±0.45b	2.84±0.85b	0.95±0.0133a	4.92±0.19a	3.45±0.06a	2.99±0.04a	1.31±0.05a	1.99b
	T4	5.53±1.01c	4.07±0.67d	3.32±0.09d	0.81±0.0256a	6.83±0.83c	5.02±0.04c	4.10±0.16c	1.34±0.45a	5.02d

3 讨论

3.1 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋生长特性及光合特性的影响

镉对植物的毒害作用直观表现为阻抑生长发育,同时破坏叶绿体膜,改变叶绿素含量和荧光参数,限制光合作用的进行^[20]。Alyemeni 等^[21]研究发现,镉对植株的生长具有负面影响,同时镉积累导致叶绿体结构受损,从源头遏制光合作用,阻碍有机物的合成,而外源激素能有效减轻毒害效果,本次试验也得出相似结果。T1 处理下菊芋的生长受到抑制,表现为株高伸长率、叶面积、根系伸长率及干重低于 CK 处理,叶片叶绿素含量降低,施用外源激素后则明显升高,且在共同喷施时达到最大。IAA 是植物体内的一种内源生长素,合成前体为色氨酸或非色氨酸物质,主要通过吡啶乙醛氧化产生,在植物组织中常以结合态形式存在,能够促进细胞伸长,其生理作用具有两重性,与其浓度大小有关^[22];KT 是细胞分裂素的一种,具有促进细胞分裂、增加气孔开度、延缓植物衰老的作用^[23],二者具有高度的生理活性。植物可从环境中吸收外源激素,以调控自身生长及提高逆境耐受能力。单镉胁迫下 F_0 、 qN 显著上升, F_v/F_m 、 qP 以及 ETR 呈降低趋势,说明菊芋以增加热耗散的方式释放过剩的激发能,同时非生物胁迫抑制光化学能力、PSII 反应中心的开放程度降低和电子传递链受阻;外源激素处理后, F_0 与 qN 下调, F_v/F_m 、 qP 以及 ETR 升高,并在激素共同喷施下达到最高,进一步表明 IAA 和 KT 可缓解镉胁迫,在一定程度上提升光合速率。荧光参数可用来分析光合速率在逆境下降低的原因,也能反映关于光合机构的信息,张婷婷等^[24]研究不同浓度 IAA 对镉胁迫下栝楼(*Trichosanthes kirilowii* Maxim.) 荧光参数的影响发现,35 $\mu\text{mol/L}$ 的 IAA 能有效缓解镉胁迫,提高光合电子传递效率及 PSII 反应中心的开放程度,这与本研究结果相同。综上所述,施加一定浓度的 IAA 和 KT 有利于削弱镉对叶片叶绿素浓度以及光系统的破坏和抑制程度,通过修复光反应中心活性,维持光合作用的正常进行,使菊芋长势保持良好,但 IAA 与 KT 的交互作用复杂,阐明镉胁迫下 2 种激素间的作用机制还有待研究。

3.2 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋抗氧化系统及渗透调节的影响

植物在逆境条件下,活性氧(ROS)产生与清除的动态平衡被打破,导致细胞内的过氧化氢、羟自由基、超氧阴离子等 ROS 大量爆发并积累,为了减少其

对细胞结构造成的氧化损伤,植物体内演化出了一套抗氧化酶系统以清除过量的氧离子、过氧化物及含氧自由基^[25]。植物在逆境下可增强抗氧化酶基因的表达,王艳等^[26]研究发现,水稻能够提高保护性酶活的表达水平以应对高温胁迫,该响应机制与本研究相似,即镉胁迫下 SOD 与 CAT 活性均有不同程度的提高,2 种酶扮演的角色不同,SOD 负责歧化超氧阴离子,生成过氧化氢,CAT 则将过氧化氢催化分解为水和氧气,从而清除 ROS。本试验中,镉抑制菊芋的抗氧化酶活性,2 种激素共同喷施后 3 种保护酶活性的增幅优于单独喷施,且 2 个产地菊芋变化幅度也存在明显差异,这与植株对非生物胁迫的耐受性有关。此外,在镉胁迫环境下,IAA 与 KT 共同处理可激活 SOD、POD 和 CAT 活性,并使其生长状况更快接近 CK 水平,这与吴东墨等^[27]在蜈蚣草(*Eremochloa ciliaris* (Linn.) Merr.) 上的试验结果相一致。菊芋叶片游离 Pro 和 MDA 含量的变化情况再次验证了上述结论。已有研究^[28]发现,Pro 在植物细胞体内具有多种功能,可通过清除活性氧、保护抗氧化酶系统、维持水分平衡等多种方式缓解镉毒,其含量积累有利于提高植株的非生物胁迫耐受性;MDA 是膜脂过氧化的产物之一,它的产生能进一步加剧膜损伤。本试验证明,菊芋在遭受镉胁迫时,体内 Pro 和 MDA 含量均大幅提升,在加入外源激素后 MDA 下降,而 Pro 则仍呈上升趋势,2 个指标在激素共同喷施下均达到最佳,且其效果随着周期延长愈发明显。综上可知,IAA 和 KT 可通过维持相对较高的 Pro 含量并启动抗氧化系统以减弱细胞脂膜过氧化损伤程度来保护细胞完整,维持细胞正常生理活动,提高作物耐镉性。

3.3 外源 IAA、KT 对镉胁迫下菊芋根尖损伤及镉富集、转运的影响

根系活力与植株生长密切相关,是反映根部活性和植株耐受性的重要参考指标^[29]。李萍等^[30]研究发现,喷施 KT 能增强玉米幼苗的根系活力和生物量,提升其对土壤中镉的提取效率。本次试验也呈现出相似结果,IAA 和 KT 使镉胁迫下菊芋的根系活力上升,较单一施用效果更佳。茎具有输导营养物质和水分的功能,根系直接与外界环境接触,其结构受损将导致茎部缺水,从而影响植物的正常生长。Shen 等^[31]研究指出,植物在非生物胁迫下导管发生栓塞,形成大量气泡,此时植物处于缺水状态,重新湿润切片可使气泡先伸展,然后塌陷消失,从而修复导管栓塞。本研究得出,4 mg/L IAA、8 mg/L KT 共同喷施使得菊芋茎横切片的气泡数目明显增多,这说

明植物激素共同喷施不能修复镉毒对菊芋茎部造成的栓塞,但能改善根系统,以增强吸收重金属的能力,从而帮助菊芋有效应对镉胁迫环境并强化其富集能力,这很可能是超富集植物在重金属污染地区生存的内部保护机制。

已有研究^[32]发现,苕麻(*Boehmerianivea* (L.) Gaudich.)、狼把草(*Bidenstripartita* L.)、杨树(*Populus* spp.)等植物耐镉性强,且它们的镉吸收能力存在差异,这与其自身的遗传特性有关。根部较其他器官往往吸收更多重金属,菊芋具有根系发达、生物量大、易种植等特点,因此,选择 2 个耐镉差异大的植株进行对比试验,结果得出,2 个产地菊芋各组的镉含量情况都表现为根>茎>叶,根部直接吸收营养物质和水分,其镉含量最高,茎次之。榆林菊芋各器官的镉含量、富集系数、转运系数和提取效率均高于成都菊芋,这也进一步证明该地区植株的镉富集能力和耐镉性强,且外源 IAA、KT 喷施后榆林菊芋植株根、茎、叶的镉含量、富集系数等均达到最大值,这与 Liang 等^[33]探索得出 IAA 和草酸(OA)联合施用有效增强植物对镉、铅吸收的结论相似,该文也指出,植物激素共同处理效果大于单一喷施。植物能调节自身的内源激素水平以缓解重金属胁迫,外源喷施激素同样可提高植物的逆境耐受性,IAA 和 KT 通过保护菊芋根系,提高抗氧化能力,减少 MDA 含量,促进 Pro 生成及光合系统修复等途径,以维持菊芋在镉环境中生长并达到吸附目的,但 IAA、KT 单独及共同作用下提高菊芋耐受镉毒的相关机制及其对植物修复效率的影响还需要更为深入的研究。菊芋具有食用、药用和饲用价值,是一种人畜共用作物。此外,菊芋还是一种能源植物,从中提取出的菊糖加工后发酵可产生酒精,同时地上茎晒干后燃点高,是农村地区很好的燃料。综上可知,在镉污染地区种植能源植物菊芋,同时施用 IAA、KT(浓度对应 4,8 mg/L)以促进菊芋的镉富集能力,这不仅改善重金属污染环境,而且还兼具经济效益。

4 结论

(1)300 mg/kg 镉胁迫下,2 个产地菊芋生长特性、光合特性均受到不同程度的抑制,株高伸长率、叶面积、根系伸长率及干重显著降低($p < 0.05$)。4 mg/L IAA、8 mg/L KT 最适配比喷施可有效缓解植株受到的镉胁迫,生长 30 天后,成都菊芋各指标普遍高于榆林菊芋;榆林菊芋植株 F_v/F_m 与 ETR 增幅分别是成都菊芋的 1.29,3.04 倍;榆林菊芋和成都菊芋的叶绿素增长率分别为 30.22%,114.39%,从生长

情况及叶绿素含量变化来看,IAA 与 KT 对成都菊芋的缓解效果优于榆林菊芋。

(2)抗氧化酶系统与植物的抗逆性密切相关,可清除 ROS 以减少其对细胞造成的氧化损伤,Pro 同样具有此功能。镉胁迫 30 天后,榆林菊芋、成都菊芋 T2、T3 处理的 CAT、POD 活性均增加,T4 处理下,2 个指标均可达最大值,且 2 个产地菊芋相差 298.88%,31.81%。Pro 在 T4 处理达最大增幅;而 MDA 在 T4 处理的降幅大于 T2、T3 处理,说明 IAA 和 KT 可通过维持相对较高的 Pro 含量,并启动抗氧化系统以减弱细胞脂膜过氧化损伤程度来保护细胞完整,维持细胞正常生理活动,提高作物耐镉性。

(3)镉胁迫造成菊芋根系损伤,阻碍水分运输,2 个产地菊芋 T4 处理的根系活力分别提高 39.00%,9.10%,增幅大于 T2、T3 处理;镉含量均表现为根>茎>叶,IAA 与 KT 单独使用均可促进菊芋对镉的吸收,但两者共同喷施的效果更佳,且 T4 处理的富集系数、转运系数及提取效率均高于其他处理,进一步表明外源激素能够通过增强根系活力等途径,帮助菊芋有效应对逆境并强化其富集和转运能力。

参考文献:

- [1] Mou H Y, Chen W Q, Xue Z, et al. Effect of irrigation water system's distribution on rice cadmium accumulation in large mild cadmium contaminated paddy field areas of Southwest China[J]. Science of the Total Environment, 2020,746:e141248.
- [2] Chen Z Q, Liu X, Ai Y W, et al. Effects and mechanisms of revegetation modes on cadmium and lead pollution in artificial soil on railway rock-cut slopes[J]. Science of the Total Environment, 2018,644:1602-1611.
- [3] Chen L, Yuan S K, Liu X G, et al. Genotoxicity response of *Vicia faba* seedlings to cadmium in soils as characterized by direct soil exposure and micronucleus test [J]. Ecotoxicology, 2020, 29(1): 65-74.
- [4] Seth C S, Chaturvedi P K, Misra V. The role of phytochelators and antioxidants in tolerance to Cd accumulation in *Brassica juncea* L.[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2008,71(1):76-85.
- [5] 赵书晗,王海娟,王宏镡. 砷胁迫下吡啶乙酸对不同砷富集能力植物光合作用的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017,36(6):1093-1101.
- [6] Zhou J H, Cheng K, Huang G M, et al. Effects of exogenous 3-indoleacetic acid and cadmium stress on the physiological and biochemical characteristics of *Cinnamomum camphora* [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020,191:e109998.

- [7] Feng L, Yan H L, Dai C H, et al. The systematic exploration of cadmium-accumulation characteristics of maize kernel in acidic soil with different pollution levels in China[J]. Science of the Total Environment, 2020, 729: e138972.
- [8] 孔垂华. 中国植物化感作用研究 16 年[J]. 应用生态学报, 2020, 31(7): 2139-2140.
- [9] Bao C, Sha L, Wu Y J, et al. The effects of the endophytic bacterium *Pseudomonas fluorescens* Sasm05 and IAA on the plant growth and cadmium uptake of *Sedum alfredii* Hance [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: e2538.
- [10] Aldesuquy H S, Haroun S A, Abo-Hamed S A, et al. Ameliorating effect of kinetin on pigments, photosynthetic characteristics, carbohydrate contents and productivity of cadmium treated *Sorghum bicolor* plants [J]. Acta Botanica Hungarica, 2004, 46(1/2): 1-21.
- [11] 韩丽, 张金梅, 卢新雄, 等. 菊芋耐性胁迫及种质保存研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(5): 999-1005.
- [12] Kosaric N, Cosentino G P, Wiczeorek A, et al. The Jerusalem artichoke as an agricultural crop [J]. Biomass, 1984, 5(1): 1-36.
- [13] 舒展, 张晓素, 陈娟, 等. 叶绿素含量测定的简化[J]. 植物生理学报, 2010, 46(4): 399-402.
- [14] Kalaji H M, Schansker G, Brestic M, et al. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel[J]. Photosynthesis Research, 2016, 132(1): 13-66.
- [15] 李小方, 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 5 版. 北京: 高等教育出版社, 2016.
- [16] 李子英, 丛日春, 杨庆山, 等. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8511-8517.
- [17] Mi R L, Cheol S K, Tusan P, et al. Optimization of the ninhydrin reaction and development of a multiwell plate-based high-throughput proline detection assay[J]. Analytical Biochemistry, 2018, 556: 57-62.
- [18] 李建霞, 张出兰, 夏晓飞, 等. 植物冰冻切片条件的优化及其与石蜡切片在组织化学应用中的比较[J]. 植物学报, 2013, 48(6): 643-650.
- [19] 王丽英, 高树林, 李志华. 火焰原子荧光光谱法快速测定饲料中的镉[J]. 食品安全质量检测学报, 2020, 11(9): 2856-2860.
- [20] Marco L, Alessia D L, Valeria P, et al. Early responses to cadmium exposure in barley plants: Effects on biometric and physiological parameters[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2018, 40(10): 1-11.
- [21] Alyemeni M N, Ahanger M A, Wijaya L, et al. Selenium mitigates cadmium-induced oxidative stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants by modulating chlorophyll fluorescence, osmolyte accumulation, and antioxidant system [J]. Protoplasma, 2018, 255(2): 459-469.
- [22] 王家利, 刘冬成, 郭小丽, 等. 生长素合成途径的研究进展[J]. 植物学报, 2012, 47(3): 292-301.
- [23] 宋松泉, 刘军, 杨华, 等. 细胞分裂素调控种子发育、休眠与萌发的研究进展[J]. 植物学报, 2021, 56(2): 218-231.
- [24] 张婷婷, 朱叶心怡, 吴玉环, 等. 镉胁迫下外源 IAA 对栝楼生理变化和耐镉性的影响[J]. 水土保持学报, 2019, 33(4): 335-341.
- [25] 张星雨, 叶志彪, 张余洋. 植物响应镉胁迫的生理与分子机制研究进展[J]. 植物生理学报, 2021, 57(7): 1437-1450.
- [26] 王艳, 高鹏, 黄敏, 等. 高温对水稻开花期剑叶抗氧化酶活性及基因表达的影响[J]. 植物科学学报, 2015, 33(3): 355-361.
- [27] 吴东墨, 王宏斌, 王海娟, 等. 吡啶乙酸和激动素配合施用对蜈蚣草土壤砷提取效率的影响[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(8): 1705-1715.
- [28] Xu J, Yin H X, Li X. Protective effects of proline against cadmium toxicity in micropropagated hyperaccumulator *Solanum nigrum* L. [J]. Plant Cell Reports, 2009, 28: 325-333.
- [29] Tian L X, Li J. The effects of exogenous ABA applied to maize (*Zea mays* L.) roots on plant responses to chilling stress [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2018, 40(4): 77-78.
- [30] 李萍, 郭喜丰, 徐莉莉, 等. 细胞分裂素类物质对玉米幼苗镉吸收和转运的影响[J]. 水土保持学报, 2011, 25(1): 119-122.
- [31] Shen F Y, Guo R, Sun Q, et al. Possible causes for embolism repair in xylem [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 62(2): 139-144.
- [32] 徐爱春, 陈益泰. 镉污染土壤根际环境的调节与植物修复研究进展[J]. 中国土壤与肥料, 2007(2): 1-6.
- [33] Liang Y Q, Xiao X Y, Guo Z H, et al. Co-application of indole-3-acetic acid/gibberellin and oxalic acid for phytoextraction of cadmium and lead with *Sedum alfredii* Hance from contaminated soil [J]. Chemosphere, 2021, 285: e131420.