

# 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊生长及抗氧化系统的影响

鲜靖苹

(新乡学院 生命科学技术学院, 河南新乡 453000)

**摘 要:**以波斯菊种子和幼苗为试验材料, 采用滤纸上发芽和叶面喷施盆栽幼苗的方法, 探讨不同浓度(0、0.5、1.0、5.0、10.0 和 25.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )茉莉酸甲酯(MeJA)对镉( $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}^{2+}$ )胁迫下波斯菊种子萌发、幼苗生长以及抗氧化系统的影响。结果表明, 镉胁迫条件下, 波斯菊的生长受到严重抑制, 施加低浓度 MeJA(1.0~5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )可以促进波斯菊种子萌发, 增加波斯菊幼苗叶绿素含量, 促进叶片干物质含量的积累和叶片相对含水量增加, 提高叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)的活性, 增加氧化型谷胱甘肽(GSH)含量和氧化型谷胱甘肽/还原型谷胱甘肽(GSH/GSSG)比值, 降低游离脯氨酸(Pro)和丙二醛(MDA)含量; 而高浓度的 MeJA(大于 10  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )则表现出相反的抑制作用, 影响镉胁迫下波斯菊种子萌发和幼苗的相关代谢。研究发现, 适宜浓度的外源 MeJA, 在镉胁迫条件下可通过降低渗透调节物质的含量, 诱导增强抗氧化酶活性, 增加氧化型谷胱甘肽(GSH)含量, 调整 GSH/GSSG 比例等途径促进波斯菊种子萌发和幼苗的生长, 有效缓解镉胁迫对波斯菊的伤害, 从而提高波斯菊幼苗的耐镉性能。

**关键词:** 重金属; 茉莉酸甲酯; 波斯菊; 种子萌发; 生理特性

**中图分类号:** Q945.78

**文献标志码:** A

## Effect of Exogenous Methyl Jasmonate on Growth and Antioxidant System of *Coreopsis* under Cadmium Stress

XIAN Jingping

(School of Science and Technology, Xinxiang University, Xinxiang, Henan 453000, China)

**Abstract:** In this study, the effects of methyl jasmonate (MeJA) with various concentrations (0, 0.5, 1.0, 5.0, 10.0, 25.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) on seed germination and seedling growth and antioxidant system of *Coreopsis* has been explored. Seeds were germinated on filter paper bedding and leaf spray of potted seedlings. The results showed that the growth of *Coreopsis* was severely inhibited when the cadmium ion concentration is  $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ . The application of MeJA (1.0–5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) promoted the germination and increase the chlorophyll content of *Coreopsis* seedlings, promoted leaf dry matter accumulation and increased relative leaf water content, increased the activities of antioxidantase, increased the contents of oxidized glutathione and the rate of oxidized glutathione/reduced glutathione values, reduced the contents of malondialdehyde and proline. The low concentration of MeJA could effectively alleviate the damage of cadmium stress. However, high concentration of MeJA (above 10  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) exhibited inhibitory effects on the metabolism of *Coreopsis* seedlings. Overall, appropriate concentration of exogenous MeJA could promote the growth and cadmium tolerance of *Coreopsis*, through decreasing osmotic adjustment substance contents, enhancing antioxidant enzyme activities, increasing GSH content and adjusting GSH/GSSG ratio.

收稿日期: 2019-04-09; 修改稿收到日期: 2019-06-26

基金项目: 河南省教育厅项目(19A180025)

作者简介: 鲜靖苹(1979–), 女, 讲师, 在读博士研究生, 主要从事重金属的植物修复研究。E-mail: 63386780@qq.com

**Key words:** heavy metal; methyl jasmonate; coreopsis; seed sprouting; physiological characteristics

茉莉素(JAs)是一种来自于亚麻酸并具有环戊烷酮结构的新型植物激素,其中最具代表性的就是茉莉酸甲酯(Methyl jasmonate, MeJA)和茉莉酸(Jasmonic acid, JA),JAs 在植物应对非生物胁迫中起着重要作用<sup>[1-2]</sup>。外源 MeJA 通常通过增加抗坏血酸/脱氢抗坏血酸(AsA/DHA)和还原型谷胱甘肽/氧化型谷胱甘肽(GSH/GSSG)的比率,以及提高抗氧化酶的活性来缓解植物的非生物胁迫,比如适宜浓度的外源 MeJA 可缓解豇豆(*Vigna sinensis*)的盐胁迫<sup>[3]</sup>,番茄(*Solanum lycopersicum*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、小球藻(*Chlorella vulgaris*)<sup>[4]</sup>的干旱胁迫以及香蕉(*Musa nana*)<sup>[5-6]</sup>、柠檬(*Citrus limon*)<sup>[7]</sup>的低温胁迫。其在缓解重金属胁迫方面的应用也逐渐受到关注。重金属胁迫能刺激草本植物拟南芥、水稻等内源 JA 的合成<sup>[8-9]</sup>,龙葵在镉胁迫下<sup>[10]</sup>、海榄雌(*Avicennia marina*)在铜和镉复合胁迫下<sup>[11]</sup>均会引起内源 JA 含量增加,表明重金属胁迫下植物的抗逆反应和植物激素 JA 有某种关联。外源 MeJA 可通过减少植物体内活性氧的合成、增强抗氧化酶活性,以及提高植物体内 AsA 的浓度来缓解秋茄(*Kandelia obovata*)镉胁迫,减轻镉和铜对红树幼苗的复合胁迫<sup>[12]</sup>。MeJA 还可以缓解镉胁迫对波斯菊(*Cosmos bipinnatus* Cav.)种子萌发的影响<sup>[1]</sup>。

近年来,人类大量使用农药和发展工业对我们生活环境周边的土壤造成了严重的镉污染<sup>[13-14]</sup>。波斯菊是近年来被广泛种植的草本花卉植物,具有耐贫瘠、耐干旱、适应性强、分布广泛、花期长等优点,在路旁、田埂、溪岸也常自生<sup>[15-16]</sup>。已有研究表明,波斯菊作为观赏植物对于重金属污染土壤有一定的抗性<sup>[17-19]</sup>。然而,有关外源 MeJA 缓解波斯菊镉胁迫的研究报道甚少。因此,探讨外源 MeJA 缓解波斯菊镉胁迫和促进植物生长的效应,对于重金属污染土壤的修复具有重要意义,也为植物修复污染土壤提供了新思路。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验材料

试验材料波斯菊种子购于北京神州克劳沃园艺技术有限责任公司。

## 1.2 试验设计与测定方法

### 1.2.1 种子萌发及指标测定

2018 年 3 月 5 日,仔细选取颗粒饱满且大小一致的健康波斯菊的种子若干,常温下用蒸馏水过夜浸泡,之后用 70% 的酒精浸泡 1 min,再用 20% 的次氯酸钠浸泡 15 min,最后用灭菌水冲洗 5~6 次,晾干种子表面水分后进行处理。参照国际种子检验规程,采用纸上发芽(TP)方法<sup>[20]</sup>。根据波斯菊镉胁迫的相关文献<sup>[1]</sup>和作者预实验结果,种子处理选用 100  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  镉离子(轻度胁迫)和浓度梯度为 0、0.5、1.0、5.0、10.0 和 25.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 溶液同时施入的方法,将经处理液润湿的滤纸平铺在直径 90 mm 玻璃培养皿中,把事先处理的种子整齐摆放在滤纸上,每个培养皿 50 粒种子,每个处理 4 次重复。每个培养皿称重记录后置于培养箱中在温度 25  $^{\circ}\text{C}$ 、16 h 光照/8 h 黑暗、光照度 2 000 lx 条件下培养。此后每天称重并添加减少的溶液。15 d 后测定胚芽长、胚根长和相关指标计算。

$$\text{发芽率}(\%) = \frac{\text{发芽终止期发芽种子粒数}}{\text{供试种子总粒数}} \times 100\%$$

$$\text{发芽势}(\%) = \frac{7 \text{ d 内发芽种子粒数}}{\text{供试种子总粒数}} \times 100\%$$

$$\text{发芽指数} = \sum \frac{G_t}{D_t}$$

$$\text{活力指数} = \sum \text{发芽指数} \times \text{芽长}$$

式中  $G_t$  为第  $t$  天的发芽种子数,  $D_t$  为对应的种子发芽天数,芽长取平均值。

**1.2.2 幼苗的培养及指标测定** 2018 年 4 月 5 日,选取颗粒饱满,大小一致的波斯菊种子若干,进行种子消毒,常温下用蒸馏水过夜浸泡,之后用 70% 的酒精浸泡 1 min,再用 20% 的次氯酸钠浸泡 15 min,最后用灭菌水冲洗 5~6 次,晾干种子表面水分后进行播种。将种子均匀撒播在填装了蛭石的育苗钵(直径 8 cm,高 10 cm)中,每天用蒸馏水喷洒浇灌,保持水分充足,室温培养,发芽后等到地上部分长度大致 1 cm 时间苗,每钵留 20 株整齐一致的幼苗,且幼苗大致分布均匀,不集中。之后改用 1/2 Hoagland 营养液培养至幼苗 3~4 片叶时,将  $\text{CdCl}_2 \cdot 1/2\text{H}_2\text{O}$  加入营养液中,配制成镉离子浓度为 100  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的营养液培养幼苗,CK 全过程用 1/2 Hoagland 营养液培养。同时配制 0、0.5、1.0、5.0、10.0 和 25.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 溶液,采用叶面喷施的方法将 MeJA 均匀喷洒在波斯菊幼苗叶片上,CK 叶片表面喷洒蒸馏水。处理 15 d 后进行采样,采样时剪掉叶尖和茎,采用中间部位一致的部分

作为试验测试材料。

叶片叶绿素含量测定先采用 95%乙醇在避光条件下浸泡 48 h,之后在 470 nm、649 nm、665 nm 波长下测定吸光度值,采用相关公式计算叶绿素含量。干物质含量的测定采用烘干法,将 10 株新鲜波斯菊叶片 55 ℃烘 4 h,再在 105 ℃烘至恒重,称取叶干重。相对含水量测定时先 100 ℃杀青 15 min,再 70 ℃烘至恒重,再用公式计算叶片相对含水量。超氧化物歧化酶(SOD)活性采用 NBT 光还原法测定<sup>[21]</sup>,过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定<sup>[21]</sup>,抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性的测定参照 Nakano 等<sup>[22]</sup>的方法,谷胱甘肽还原酶(GR)活性测定参照 Foyer<sup>[23]</sup>等的方法,过氧化氢酶(CAT)活性采用过氧化氢还原法测定<sup>[24]</sup>。丙二醛含量测定采用 TBA 显色法<sup>[21]</sup>,游离脯氨酸含量测定采用酸性茚三酮显色法测定<sup>[21]</sup>。非酶抗氧化物质氧化型谷胱甘肽(GSH)和还原型谷胱甘肽(GSSG)含量参照 Gossett 等<sup>[25]</sup>的方法测定。

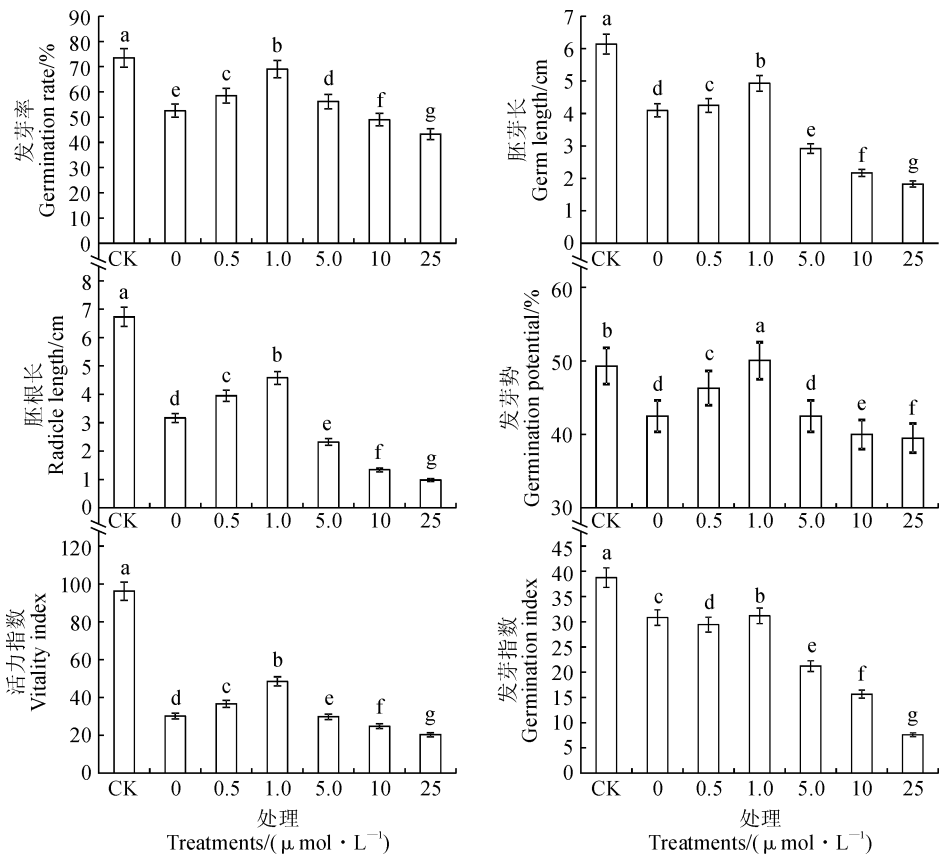
1.3 数据处理

采用 SPSS 19.0 分析数据并表示为“平均值±标准误”,用 Duncan 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊种子萌发的影响

2.1.1 对发芽率及胚根、胚芽长度 图 1 显示,各镉胁迫处理波斯菊种子的发芽率、胚芽长、胚根长均显著低于相应对照(CK),且均随着 MeJA 添加浓度的增加而呈先上升后下降的趋势,并都在添加浓度为 1.0 μmol·L<sup>-1</sup>时达到最大值;种子发芽率、胚芽长、胚根长在单独镉处理(0 μmol·L<sup>-1</sup> MeJA)下分别比 CK 显著降低了 28.5%、33.2%、52.9%,在添加 1.0 μmol·L<sup>-1</sup> MeJA 处理下分别比单独镉处理显著提高了 24.2%、11.4%和 44.5%(P<0.05),在施加 5.0~20.0 μmol·L<sup>-1</sup> MeJA 处理下比单独镉处理不同程度降低,且大多达到显著水平。以上



同一指标不同字母表示处理间在 0.05 水平差异显著(P<0.05);下同

图 1 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊种子萌发的影响

Different letters within the same index indicate significant differences among treatments

at 0.05 level (P<0.05); the same as below

Fig. 1 Effects of methyl jasmonate on seed germination of *Cosmos bipinnatus* under Cd stress

结果表明,低浓度的外源 MeJA 可以有效促进波斯菊种子的萌发,促进胚根和胚芽的生长,但浓度过高会严重抑制种子的萌发及生长。

**2.1.2 发芽势、活力指数、发芽指数** 发芽势可以比较直观地代表种子发芽速率的快慢,发芽指数则可以在一定程度上细化和深化发芽率指标,能够放大种子活力特征,而活力指数同时结合了发芽指数和胚芽或胚根的长度从而能更好反映了种子活力。图 1 还显示,各处理波斯菊种子的发芽势、活力指数、发芽指数表现与发芽率、胚芽长、胚根长相似,只是 0.5 和 1.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理种子的发芽势不仅比单独镉处理显著增加了 17.8%,还与 CK 无显著差异,其他浓度的处理则不同程度地降低了种子发芽势。可见,低浓度的 MeJA 可有效缓解镉胁迫对波斯菊种子活力的抑制,高浓度则反而加重镉胁迫抑制效应。

**2.2 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊幼苗叶片生长的影响**

相对含水量和干物质的积累可以直观反映植物的生长情况,以及气孔状况以及光合速率。不同浓度的 MeJA 处理显著影响镉胁迫下波斯菊幼苗干物质积累和相对含水量(图 2)。其中,除 CK 显著高于其他处理以外,随着 MeJA 浓度的增大,镉胁迫处理幼苗植株干物质质量和相对含水量都呈现先增后减的趋势,并均在 5  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下达到最大值,此时其干物质质量与 CK 差异不显著,而相对含水量显著低于 CK;与单独镉胁迫相比,干物质含量和相对含水量在 1.0~5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下都显著增加或者无显著变化,而在 25  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下则均显著降低( $P < 0.05$ )。以上结果表明,较低浓度范围的外源 MeJA 可以促进镉胁迫下波斯菊干物质的积累和相对含水量的增加,较高浓度表现出不同程度的抑制作用,且浓度越大,抑制

越严重。

**2.3 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊幼苗叶片光合色素含量的影响**

光合色素含量的多少直接决定其光合效率,叶绿素 a/b 反映植物类囊体的垛叠程度,垛叠程度越高就越难发生光抑制,则植物抵御逆境的能力越强<sup>[26]</sup>。从图 3 观察到,在 100  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  镉胁迫条件下,波斯菊幼苗叶片光合色素含量均比 CK 显著降低,而叶绿素 a/b 则比 CK 不同程度增加;于单独镉胁迫处理相比,施加 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 会显著提高幼苗叶片叶绿素 a、b 以及类胡萝卜素的含量,三者增幅分别为 25.0%、23.6% 和 10.7%。因此,镉胁迫可以显著抑制波斯菊的光合作用,低浓度(5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )的外源 MeJA 可以有效缓解这种胁迫。

**2.4 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊幼苗叶片抗氧化酶系统的影响**

图 4 显示,在 100  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  镉胁迫条件下,波斯菊幼苗叶片 SOD、POD、APX 和 GR 活性均随着施用外源 MeJA 浓度的增加而呈现先上升后降低的变化趋势,并均在 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理下达到各自的最高值,此时的各酶活性均显著高于单独镉胁迫处理,其中的 SOD、GR 活性甚至显著高于非镉胁迫对照水平。

**2.4.1 SOD 活性** 波斯菊幼苗叶片 SOD 活性在 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下显著高于 CK( $P < 0.05$ ),在 1.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下与 CK 相近,在其余浓度 MeJA 处理下显著低于 CK;与单独镉胁迫处理相比,比 1.0 和 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理 SOD 活性分别显著增加了 11.3% 和 23.8%( $P < 0.05$ ),10.0 和 25.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理则显著降低。可见,适宜浓度的外源 MeJA 可以极大提高镉胁迫下波斯菊幼苗叶片 SOD 的活性,浓度过高时却表现出抑制作用。

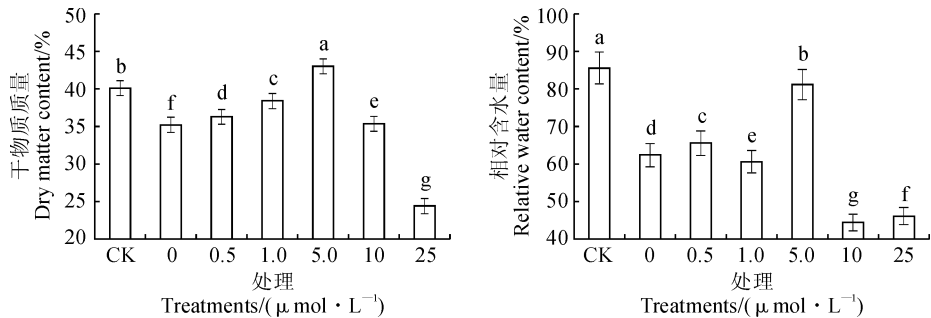


图 2 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊叶片干物质质量和相对含水量的影响  
Fig. 2 Effects of methyl jasmonate on dry matter content and relative water content of *C. bipinnatus* leaves under Cd stress

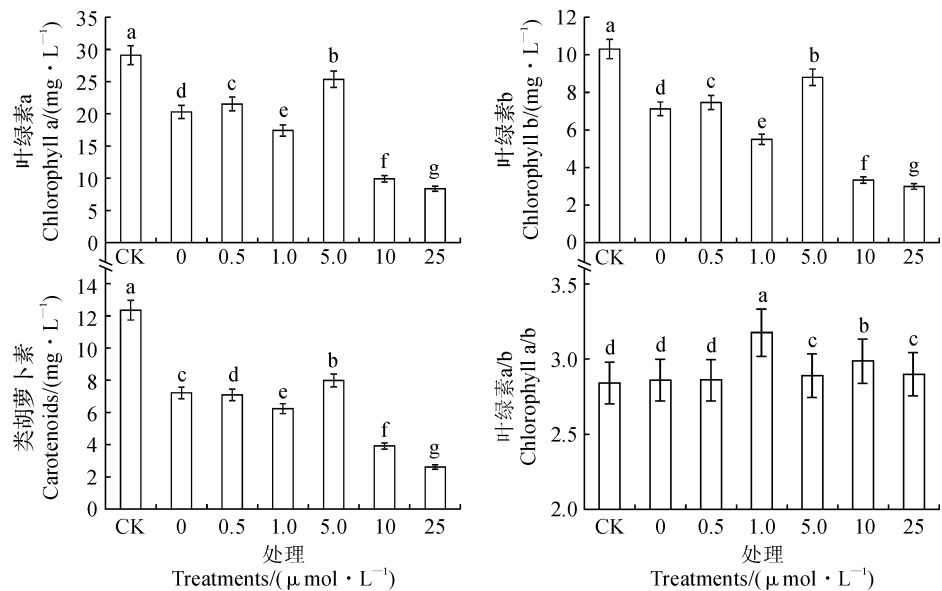


图 3 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊幼苗光合色素含量的影响

Fig. 3 Effects of methyl jasmonate on photosynthetic pigment contents in leaves of *C. bipinnatus* seedling under cadmium stress

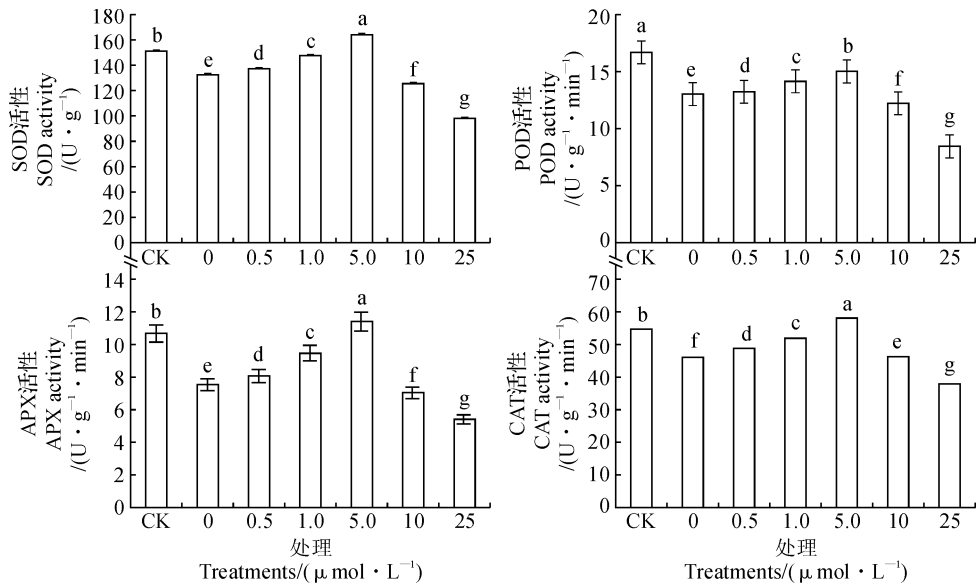


图 4 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 4 Effect of methyl jasmonate on antioxidant enzyme activities in leaves of *C. bipinnatus* seedling under Cd stress

**2.4.2 POD 活性** 各镉胁迫处理波斯菊幼苗叶片 POD 的活性均显著低于 CK;与单独镉胁迫处理相比,叶片 POD 活性在 1.0 和 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理下分别显著增加 8.6%和 15.3%,在 0.5 和 10  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下变化不显著,在 25  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理则显著下降,即 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理效果最显著。因此,低浓度的 MeJA 处理可以通过增强波斯菊幼苗过氧化物酶活性来缓解镉胁迫,过高浓度的 MeJA 反而降低 POD 活性,对植物产生伤害。

**2.4.3 APX 活性** 镉胁迫波斯菊幼苗叶片 APX 活性在 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下与 CK 相近,其余处理均显著低于对照;与单独镉胁迫处理相比较,幼苗叶片 APX 活性在添加 1.0 和 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 时分别显著增加了 25.7%和 51.3%,在 0.5 和 10  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理时没有显著变化,而在 25  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理时显著降低。因此,5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理可以显著提高镉胁迫下波斯菊幼苗叶片 APX 活性,MeJA 浓度过高反而抑制 APX 活性。

**2.4.4 CAT 活性** 波斯菊幼苗叶片的 CAT 活性在镉胁迫下显著下降,而当分别施加 1.0、5.0 和 10.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的外源 MeJA 后,其 CAT 活性均比单独镉胁迫显著升高,并以 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理最高,比单独镉胁迫显著升高了 26.0%,同时也显著高于 CK( $P<0.05$ )。但当施加 25.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 时,幼苗叶片的 CAT 活性比单独镉胁迫显著下降 17.9%。可见,适宜浓度的外源 MeJA 可以极大提高镉胁迫下波斯菊幼苗叶片 CAT 的活性,浓度过高时却表现出抑制作用。

**2.5 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊幼苗叶片 GSH 和 GSSG 含量及 GSH/ GSSG 的影响**

**2.5.1 GSH 含量** 图 5,A 显示,在镉胁迫条件下,5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理波斯菊幼苗叶片 GSH 含量显著高于 CK,1.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理与 CK 相近,其余处理均比 CK 显著降低;与单独镉胁迫处理相比,叶片 GSH 含量在 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下显著增加了 24.3%( $P<0.05$ ),而在 0.5 和 1.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理下增加不显著,在 10 和 25  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理下显著降低,已严重影响植物代谢。可见,适宜浓度的外源 MeJA 可以极大提高波斯菊幼苗叶片 GSH 含量,浓度过高时则表现出抑制 GSH 含量的作用。

**2.5.2 GSSG 含量** 在镉胁迫条件下,5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理波斯菊幼苗叶片 GSSH 含量显著高于 CK,0.5 和 1.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理与 CK 相

近,其余处理均比 CK 显著降低;与单独镉处理相比,叶片 GSSH 含量在添加低浓度 MeJA(0.5~5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )会不同程度的增加,其中 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理显著增加了 1.1 倍( $P<0.05$ ),0.5 和 1.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理时差异不显著,10 和 25  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理时显著降低,已对植物造成伤害(图 5,B)。因此,5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理可以显著提高波斯菊幼苗叶片 GSSH 含量,但 MeJA 浓度过高反而会抑制 GSSH 含量。

**2.5.3 GSH/GSSG** 从图 5,C 可知,波斯菊幼苗叶片 GSH/GSSG 值在镉处理下比 CK 显著升高 38.0%( $P<0.05$ );分别施加 0.5、1.0、5.0、10.0 和 25.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的外源 MeJA 后,叶片 GSH/GSSG 值比单独镉处理分别降低了 25.8%、10.2%、40.3%、56.4%和 50%,并以 1.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理降幅最小,且除此以外降幅均达到显著水平。可见,适当浓度的 MeJA 处理可以缓解镉胁迫对波斯菊幼苗叶片的氧化损伤。

**2.5.4 GR 活性** 各镉胁迫处理波斯菊幼苗叶片 GR 活性在施加 1.0 和 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 时显著高于对照,在施加其余浓度 MeJA 时均显著低于 CK;与单独镉胁迫处理相比,叶片 GR 活性仅在 25  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 MeJA 处理时降低,在其余浓度 MeJA 的处理时均显著增强,其中 1.0 和 5.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理时 GR 的活性分别显著增加 48.4%和 76.7%(图 5,D)。以上结果表明,中低浓

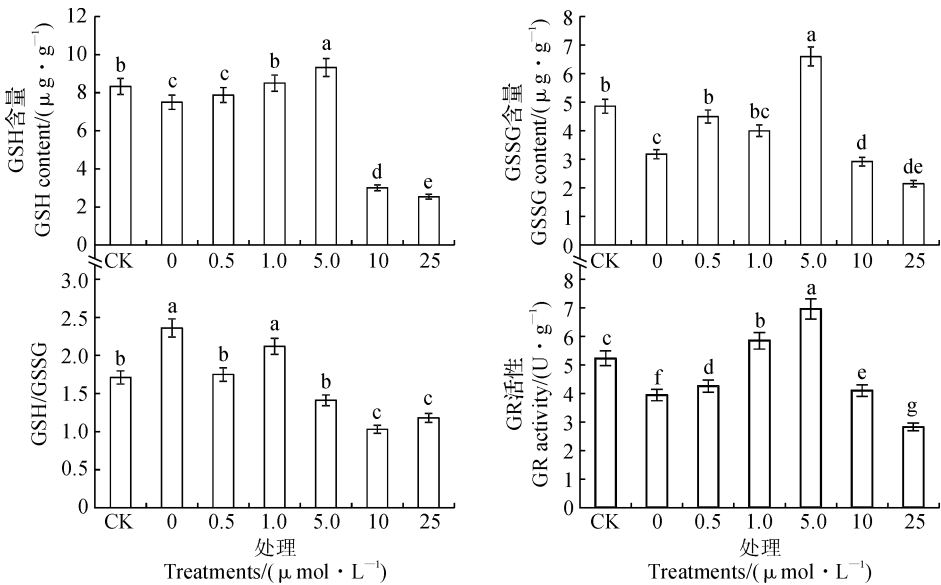


图 5 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊幼苗 GSH、GSSG 含量、GSH/GSSG 及 GR 活性的影响  
Fig. 5 Effects of methyl jasmonate on GSH, GSSG contents, GSH/GSSG and GR activity in leaves of *C. bipinnatus* seedling under cadmium stress

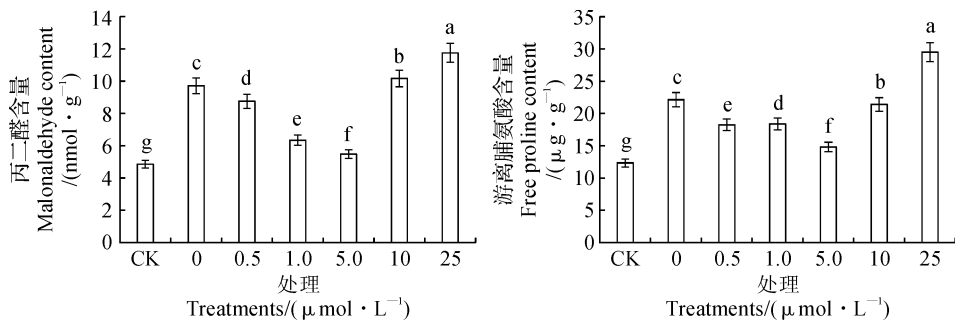


图 6 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊丙二醛和游离脯氨酸含量的影响

Fig. 6 Effect of methyl jasmonate on malondialdehyde and free proline contents in leaves of *C. bipinnatus* seedling under Cd stress

度的 MeJA 处理可以显著提高镉胁迫条件下波斯菊幼苗叶片 GR 活性,MeJA 浓度过高反而抑制 GR 的活性,并以  $5.0 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理效果最佳。

2.6 外源 MeJA 对镉胁迫下波斯菊幼苗叶片丙二醛、游离脯氨酸含量的影响

在镉胁迫条件下,各处理波斯菊幼苗叶片脯氨酸和丙二醛含量均比 CK 显著增加,并且随着外源 MeJA 浓度的增加而呈现先减后增的变化趋势(图 6);与单独镉胁迫处理相比,低浓度 MeJA 处理( $0.5 \sim 5.0 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )丙二醛和脯氨酸含量均显著降低,而  $5.0 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  MeJA 处理分别显著减少了 43.6% 和 33.2% ( $P < 0.05$ ),但高浓度(10 和  $25 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )处理丙二醛、游离脯氨酸含量均显著增加。以上结果表明,处于逆境中的波斯菊植株体内会大量累积丙二醛和游离脯氨酸,低浓度的外源 MeJA 可以显著降低丙二醛和游离脯氨酸累积,浓度过高则会促进受胁迫植株累积量进一步增加,反而不利于植物生长。

3 讨论

重金属镉会影响地播栽培的花卉种子萌发、幼苗建成和生长<sup>[27-28]</sup>,对植物造成严重危害。MeJA 作为植物激素和信号分子,在植物应对多种非生物胁迫中起到重要的保护效应<sup>[29]</sup>,可以有效缓解镉胁迫伤害,促进种子萌发,增加植物叶片叶绿素含量,增强抗氧化保护能力,保护光合色素以及降低丙二醛和过氧化氢含量等。

种子作为植物的繁殖器官之一,对于植物的繁衍和传播具有深远意义。本研究中,镉胁迫对波斯菊胚根生长的影响大于对植物种子发芽的影响,这可能是种皮阻挡了镉离子进入种子,随着种子开始萌发,胚根开始生长,镉离子会在生长点附近累积,从而伤害根部,这与刘宇婧等<sup>[1]</sup>的相关研究结果一

致。同时,本试验中外源 MeJA 可以在一定程度上促进种子萌发、提高种子活力,MeJA 对波斯菊的发芽率及胚芽长的积极促进作用,推测可能是因为 MeJA 诱导贮藏蛋白的积累,并减少植物体内镉的摄取量。在种子发芽阶段,贮藏蛋白是种子的主要成分,能够为种子正常发芽提供营养; $\text{Cd}^{2+}$  摄取量的减少,能够降低  $\text{Cd}^{2+}$  与植物组织接触的机会,减轻毒害作用。

叶绿素在光合作用中起着重要的作用,负责光能的转换和吸收。叶绿素含量可以在一定程度上反映植物的光合作用强度<sup>[30]</sup>。通常认为植物叶绿素酶活性在逆境条件下升高,加速叶绿素分解,导致叶片叶绿素含量下降。单独镉处理( $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )可显著降低植物光合色素含量,这可能与镉胁迫促使叶绿素酶活性升高,加速叶绿素分解,导致叶片叶绿素含量下降有关,也可能是 PSII 反应中心的钙离子被镉离子取代从而降低光能转化效率<sup>[30-31]</sup>。外源 MeJA 可以有效缓解镉胁迫对波斯菊幼苗光合作用的影响,增加叶绿素 a、b 和类胡萝卜素的含量,增强了植物抗镉能力,这可能是因为外源 MeJA 促进了类囊体膜蛋白的组装并提高了其稳定性<sup>[32]</sup>。抗氧化物质谷胱甘肽有氧化型(GSSG)和还原型(GSH)两种形式,GSSG 须被还原为 GSH 时才能清除  $\text{H}_2\text{O}_2$ 。GR 作为植物体内重要的抗氧化酶类,主要功能是将 GSSG 还原为 GSH,从而提供清除 ROS 的还原力<sup>[33]</sup>。在正常环境下,植物细胞内部 GSSG 始终维持相对稳定状态,以此保证细胞正常的生命活动<sup>[34]</sup>。作为机体重要氧化剂的活性氧(ROS),过量的产生和积累会对植物造成不同程度的氧化伤害,植物依据细胞内的 GSH/GSSG 比例调整可一定程度上减轻短时间内引起的氧化损伤<sup>[35]</sup>。

膜脂过氧化产生的丙二醛越多则表示逆境胁迫造成的氧化伤害越严重。脯氨酸作为理想的渗透调

节物质和自由基清除剂用,能调节植物细胞的渗透平衡和清除自由基,在一定的逆境条件下其含量越高则表示受到的逆境胁迫越强。为避免活性氧累积的伤害,植物通过提高抗氧化酶活性来清除活性氧<sup>[36]</sup>,较高浓度的镉胁迫会使 POD、SOD、APX 活性降低,这可能是因为这些酶的活性中心被镉离子占据使得酶失去了原有的功能<sup>[37]</sup>,造成 ROS 的累积并且产生大量的脯氨酸<sup>[38]</sup>。前人研究认为,重金属胁迫可能会影响茉莉酸的合成途径——octadecenoic 途径,引起内源 JA 含量的升高,JA 的生物合成及信号转导调控了植物对非生物胁迫方面的适应,而引起防御机制中多种表达基因的上调<sup>[12]</sup>,以及抗氧化酶系统诸如 CAT、POD 等活性的提升,使植物能够抵抗一部分外界胁迫<sup>[1]</sup>。而微量 MeJA 的加入,相

对于单 Cd<sup>2+</sup> 处理的植物,更进一步增加了内源 JA 的含量,强化了该途径的信号传导,加强抗氧化酶系统与氧化还原防御系统的活性,从而提高植物抗性。

综上所述,适宜浓度的外源 MeJA 可以通过促进波斯菊植株光合色素含量,减少丙二醛和脯氨酸的累积,提高 POD、SOD、APX、GR 活性,增加氧化型谷胱甘肽(GSH)含量、减轻细胞膜质损伤,调整 GSH/GSSG 比例等途径来减轻重金属镉的毒害作用,最终有效缓解镉胁迫对波斯菊种子萌发和幼苗生长造成的伤害。本试验的最终目的是揭示外源 MeJA 介导的镉胁迫下波斯菊解毒机制,为镉污染土壤的植物修复提供新的思路,虽然获得了一些初步结果,但外源激素诱导的植物抗重金属的机制以及信号途径较为复杂,今后仍需要进一步深入研究。

参考文献:

[1] 刘宇婧,冯艺玫,刘欣悦,等. 镉对波斯菊种子发芽的影响及外源 MeJA 的缓解作用[J]. 草业学报,2017,**26**(1): 122-130.  
LIU Y J, FENG Y M, LIU X Y, *et al.* The effect of cadmium on germination of *Cosmos bipinnatus* seeds and the alleviation effects of exogenous methyl jasmonate[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017,**26**(1): 122-130.

[2] 马晓寒,张 杰,张环纬,等. 通过外源 MeJA 抑制 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 积累提高烟草的耐冷性[J]. 作物学报,2019,**45**(3): 411-418.  
MA X H, ZHANG J, ZHANG H W, *et al.* Exogenous MeJA improves cold tolerance of tobacco by inhibiting H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> accumulation[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2019,**45**(3): 411-418.

[3] ISMAIL A, RIEMANN M, NICK P. The jasmonate pathway mediates salt tolerance in grapevines[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012,**63**(5): 2 127-2 139.

[4] SÁNCHEZ-ROMERA, BEATRIZ, RUIZ-LOZANO J M, *et al.* Enhancement of root hydraulic conductivity by methyl jasmonate and the role of calcium and abscisic acid in this process[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, **37**(4): 995-1 008.

[5] ZHAO M L, WANG J N, SHAN W, *et al.* Induction of jasmonate signalling regulators MaMYC2s and their physical interactions with MaICE1 in methyl jasmonate-induced chilling tolerance in banana fruit[J]. *Plant Cell & Environment*, 2012, **36**(1): 30-51.

[6] HE Q, HONG K, *et al.* The role of jasmonic acid and lipoxygenase in propylene-induced chilling tolerance on banana fruit[J]. *European Food Research & Technology*, 2014, **238**(1): 71-78.

[7] SIBOZA X I, ERTLING I, *et al.* Salicylic acid and methyl jasmonate improve chilling tolerance in cold-stored lemon fruit (*Citrus limon*) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, **171**(18): 1 722-1 731.

[8] KOEDUKA T, MATSUIK K, HASEGAWA M, *et al.* Rice fatty acid alpha-dioxygenase is induced by pathogen attack and heavy metal stress: activation through jasmonate signaling[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, **162**(8): 912-920.

[9] MAKSYMIEC W, WIANOWSKA D, DAWIDOWICZ A L, *et al.* The level of jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana* and *Phaseolus coccineus* plants under heavy metal stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, **162**(12): 1 338-1 346.

[10] YAN Z, ZHANG W, *et al.* Methyl jasmonate alleviates cadmium toxicity in *Solanum nigrum* by regulating metal uptake and antioxidative capacity[J]. *Biologia Plantarum*, 2015, **59**(2): 373-381.

[11] YAN Z, LI X, CHEN J, *et al.* Combined toxicity of cadmium and copper in *Avicennia marina* seedlings and the regulation of exogenous jasmonic acid[J]. *Ecotoxicology & Environmental Safety*, 2015, **113**(113C): 124-132.

[12] 陈 俊. 外源茉莉酸酮酯对红树幼苗重金属抗性的调控作用研究[D]. 上海:华东师范大学,2014.

[13] HAKEEM K R. Crop Production and Global Environmental Issues[M]. Heidelberg: Springer International Publishing, 2015.

[14] NIAZINK. Variability, speciation and phytoremediation of soil Arsenic at Cattle Dip sites in NSW, Australia[D]. Sydney:University of Sydney,2011.

[15] 赵 霞,胡自航,郑景明,等. 污泥与园林废弃物混合堆肥对波斯菊生长及重金属积累的影响[J]. 生态学杂志,2019,**38**(3): 810-817.  
ZHAO X, HU Z H, ZHENG J M, *et al.* Effects of mixed compost of sewage sludge and green waste on growth and heavy metal accumulation of *Cosmos bipinnatus* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019,**38**(3): 810-817.

[16] 吴晓凤,倪 沛,杨 涛,等. 10 种菊科植物的抗旱性与抗盐性评价[J]. 生态学杂志,2018,**37**(7): 1 959-1 968.  
WU X F, NI P, YANG T, *et al.* Evaluation of drought and salt resistance of 10 species from Asteraceae[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018,**37**(7): 1 959-1 968.

[17] 张长锋. 4 种花卉对镉的生理响应及富集特征研究[D]. 四川农业大学,2016.



- [18] 李翠兰, 邵泽强, 王玉军, 等. 几种花卉植物对铅富集特征的研究[J]. 水土保持学报, 2010, **24**(4): 127-130+134.  
LI C L, SHAO Z Q, WANG Y J, *et al.* Enrichment characteristics of Pb by several kinds of ornamental plants[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2010, **24**(4): 127-130+134.
- [19] 崔爽, 刘艺芸, 单新宇, 等. 几种菊科花卉植物对铅的富集特征[J]. 福建农业学报, 2014, **29**(4): 385-388.  
CUI S, LIU Y Y, SHAN X Y, *et al.* Pb accumulative characteristics of several lead accumulation of ornamental *Asteraceae*[J]. *Fujian Journal of Agricultural Science*, 2014, **29**(4): 385-388.
- [20] 董文科, 马晖玲, 马婷燕. 外源硅对逆境胁迫下多年生多年生黑麦草种子萌发和幼苗抗性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2017, **52**(6): 90-96.  
DONG W K, MA H L, MA T Y. Effects of exogenous silicon on *Loium perenne* seed germination and seedlings physiological characteristics under adversity stress[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2017, **52**(6): 90-96.
- [21] 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, 2000.
- [22] NAKANO Y, ASADAK. Hydrogen peroxide is chloroplasts[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, **22**(5): 867-880.
- [23] FOYER C H, HALLIWELL B. Presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts; a proposed role in ascorbic acid metabolism[J]. *Planta*, 1976, **133**(1): 21-25.
- [24] JR B R, SIZER I W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1952, **195**(1): 133-140.
- [25] GOSSETT D R, MILLHOLLON E P, LUCAS M C, *et al.* The effects of NaCl on antioxidant enzyme activities in callus tissue of salt-tolerant and salt-sensitive cotton cultivars (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. *Plant Cell Reports*, 1994, **13**(9): 498-503.
- [26] 刘建新, 王金成, 王瑞娟, 等. 外源一氧化氮对渗透胁迫下多年生黑麦草幼苗光合和生物发光特性的影响[J]. 草业学报, 2013, **22**(1): 210-216.  
LIU J X, WANG J C, WANG R J, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on photosynthetic and bioluminescent characteristics in ryegrass seedlings under osmotic stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, **22**(1): 210-216.
- [27] 高景慧, 张颖, 高春起, 等. 外源  $\text{Ca}^{2+}$  浸种对  $\text{Cd}^{2+}$  胁迫下红三叶种子萌发和幼苗生长及其生化特性的影响[J]. 西北植物学报, 2007, **27**(9): 1 814-1 819.  
GAO J H, ZHANG Y, GAO C Q, *et al.* Effects of seed-soaking with exogenous  $\text{Ca}^{2+}$  on seed germination and seedling growth and biochemical characteristics of *Trifolium pratense* under  $\text{Cd}^{2+}$  stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, **27**(9): 1 814-1 819.
- [28] 翟晶. 镉胁迫下增施氮对杨树生长和叶绿素合成的影响[D]. 成都: 四川农业大学, 2013.
- [29] WALIA H, WILSON C, CONDAMINE P, *et al.* Large-scale expression profiling and physiological characterization of jasmonic acid-mediated adaptation of barley to salinity stress[J]. *Plant Cell and Environment*, 2007, **30**(4): 410-421.
- [30] 段瑞军, 吴朝波, 王蕾, 等. 镉胁迫对海雀稗脯氨酸、可溶性糖和叶绿素含量及氮、磷、钾吸收的影响[J]. 江苏农业学报, 2016, **32**(2): 357-361.  
DUAN R J, WU Z B, WANG L, *et al.* Contents of proline, soluble sugar, and chlorophyll and accumulations of nitrogen, phosphorus and potassium in *Paspalum vaginatum* Sw. in response to Cd stress[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2016, **32**(2): 357-361.
- [31] FALLER P, KIENZLER K, *et al.* Mechanism of  $\text{Cd}^{2+}$  toxicity;  $\text{Cd}^{2+}$  inhibits photoactivation of photosystem II by competitive binding to the essential  $\text{Ca}^{2+}$  site[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2005, **1 706**(1): 158-164.
- [32] PER T S, KHAN M I R, *et al.* Jasmonates in plants under abiotic stresses: Crosstalk with other phytohormones matters[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2018, 145: 104-120.
- [33] 王逸筠, 胡美美, 崔秀敏, 等. 铜、镉胁迫下外源 NO 介导的番茄解毒途径[J]. 应用生态学报, 2018, 29(12): 4199-4207.  
WANG Y J, HU M M, CUI X M, *et al.* Tomato detoxification pathway mediated by exogenous NO under copper and cadmium stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(12): 4 199-4 207.
- [34] 熊愈辉, 杨肖娥. 镉对植物毒害与植物耐镉机理研究进展[J]. 安徽农业科学, 2006, (13): 2 969-2 971.  
XIONG Y H, YANG X E. Advances in studies on cadmium toxicity and cadmium tolerance mechanism in plants[J]. *Anhui Agricultural Sciences*, 2006, (13): 2 969-2 971.
- [35] 徐爱春, 陈益泰, 王树凤, 等. 镉胁迫下柳树 5 个无性系生理特性的变化[J]. 生态环境, 2007, (2): 410-415.  
XU A C, CHEN Y T, WANG S F, *et al.* Changes of physiological characteristics of five willow clones under cadmium stress[J]. *Ecological Environment*, 2007, (2): 410-415.
- [36] 林源秀, 顾欣听, 汤浩茹. 植物谷胱甘肽还原酶的生物化学特性及功能[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2013, **29**(6): 534-542.  
LIN Y X, GU X X, TANG H R. Biological characteristics and functions of glutathione reductase in plants[J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2013, **29**(6): 534-542.
- [37] DANIELA G, GRAZIANO C, *et al.* Assessment of glutathione/glutathione disulphide ratio and S-glutathionylated proteins in human blood, solid tissues, and cultured cells[J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2017, **112**(12): 360-375.
- [38] 李晓云, 王秀峰, 吕乐福, 等. 外源 NO 对铜胁迫下番茄幼苗根系抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响[J]. 应用生态学报, 2013, **24**(4): 1 023-1 030.  
LI X Y, WANG X F, LÜ L F, *et al.* Effects of exogenous NO on ascorbic acid-glutathione cycle in tomato seedlings under copper stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(4): 1 023-1 030.