

◆ 专论:农药创制(特约稿) ◆

氟苄硫缩诱醚诱导植物抗镉活性研究

赵志超,陈世杰,陈顺红,吴 剑*

(贵州大学绿色农药全国重点实验室,贵阳 550025)

摘要:镉(Cd)污染严重威胁农作物安全生产,而植物自身抗镉机制常不足以应对环境胁迫。本研究以新型植物免疫诱抗剂氟苄硫缩诱醚为对象,通过多物种(烟草、拟南芥、水稻)实验探究其在镉胁迫下的调控作用。结果表明:在镉胁迫下,氟苄硫缩诱醚可以缓解烟草叶片黄化,使色值从145.64降低至110.06。拟南芥实验中,氟苄硫缩诱醚逆转镉胁迫导致的鲜重下降,并特异性上调了抗镉基因*AtIRT1*,而茉莉酸甲酯(MeJA)则上调了抗镉基因*AtHMA4*,揭示了二者在茉莉酸信号通路中的差异调控。水稻实验显示,5 $\mu\text{mol/L}$ 氟苄硫缩诱醚缓解镉对株高的抑制,并调控节间伸长。与MeJA相比,氟苄硫缩诱醚在高浓度下无毒性,且在镉胁迫中表现出更好的生物安全性。研究表明,氟苄硫缩诱醚可以实现植物生长和抗逆的协同调控,其广谱有效性为植物生产提供了新策略。

关键词:氟苄硫缩诱醚;非生物胁迫;植物生长调节剂;茉莉酸

中图分类号:TQ 452 文献标志码:A doi:10.3969/j.issn.1671-5284.2025.02.005

Study on flubendithioacetal-induced cadmium resistance in plants

ZHAO Zhichao, CHEN Shijie, CHEN Shunhong, WU Jian*

(State Key Laboratory of Green Pesticides, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: Cadmium (Cd) contamination poses a severe threat to agricultural safety, while plants' intrinsic cadmium resistance mechanisms are often insufficient to counteract environmental stress. This study investigated the regulatory effects of flubendithioacetal, a novel plant immune inducer, under cadmium stress through multi-species experiments (tobacco, *Arabidopsis*, and rice). The results demonstrated that flubendithioacetal alleviated cadmium-induced leaf chlorosis in tobacco, reducing the Green Value from 145.64 to 110.06. In *Arabidopsis*, flubendithioacetal reversed cadmium-triggered fresh weight loss and specifically upregulated the cadmium resistance gene *AtIRT1*, whereas methyl jasmonate (MeJA) activated *AtHMA4*, revealing differential regulation within the jasmonic acid (JA) signaling pathway. Rice experiments showed that 5 $\mu\text{mol/L}$ flubendithioacetal mitigated cadmium-induced suppression of plant height and regulated internode elongation. Compared to MeJA, flubendithioacetal exhibited no toxicity at high concentrations and demonstrated superior biosafety under cadmium stress. This study highlighted that flubendithioacetal coordinate plant growth and stress resistance through selective pathway modulation, with its broad-spectrum efficacy offering a novel strategy for crop production.

Key words: flubendithioacetal; abiotic stress; plant growth regulator; jasmonic acid

全球气候变暖引发的综合性环境问题正使农作物面临日益严峻的环境压力,而人口增长对粮食生产力的需求进一步加剧了这一挑战,导致对抗逆

作物的需求空前旺盛^[1]。非生物胁迫,如水分、盐度、温度、光照和养分的缺乏或过量,会显著抑制植物的生长和生产力,甚至危及其生存^[2]。在众多环境胁

收稿日期:2025-04-07

基金项目:贵州省科技支撑计划项目(黔科合支撑[2024]一般084)

作者简介:赵志超(1995—),男,河南安阳人,硕士研究生,主要从事植物生长调节剂研究。E-mail:zhaozc21@163.com

通信作者:吴剑(1981—),男,贵州毕节人,博士,教授,主要从事绿色农药创制研究。E-mail:jwu6@gzu.edu.cn

迫因素中,重金属胁迫因其独特的毒性和持久性而备受关注。重金属污染主要源于人类工业活动,如采矿、冶炼和化肥施用等^[3]。尽管土壤中的重金属元素(如镉、铅、砷、镍、汞、铬等)在自然环境中含量很低,但它们被植物吸收后很容易通过食物链富集,最终对人类健康造成严重危害^[4]。

镉(Cd)是对生物体毒性最强的重金属之一,属于第一类致癌物^[5-6]。镉通过食物链进入人体后,主要积累于肾脏,导致肺气肿、肾小管损伤、肾结石,以及造成严重的肝损伤^[7-8]。和其他重金属相比,镉具有较高的溶解性,使其更容易被植物吸收并转运至各个组织,从而对植物生长和代谢造成损害^[9-10]。为应对镉胁迫,植物进化出一系列防御机制,包括上调抗氧化酶(如超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶等)以减轻活性氧(ROS)引起的氧化损伤^[11]。此外,抗坏血酸和谷胱甘肽等非酶抗氧化剂不仅参与氧化应激的调控,还能通过螯合作用降低镉对植物的直接毒性^[12-13]。金属硫蛋白也在重金属解毒过程中发挥了重要作用^[14]。

然而,植物自身的抗镉能力通常有限,环境中的镉浓度往往超过其耐受阈值。因此,研究者们积极探索外源物质在增强植物抗镉能力中的应用潜力^[15]。例如,部分无机物(如钙、硫酸亚铁、硫化氢、硫磺、一氧化氮、氧化锌纳米颗粒和硅等)可以通过提高植物抗氧化系统和稳定光合系统的方式减缓镉胁迫^[16-22]。抗坏血酸和谷胱甘肽等有机物质也被证明能够增强植物的镉解毒能力^[23]。此外,一些有机酸(如柠檬酸、苹果酸、草酸、苯甲酸钠等)物质通过调节抗氧化系统减轻镉对植物的损害^[24-27]。近年来,基于植物对异源物质的特异性识别所激发的免疫反应也受到广泛关注。例如,甘草根部提取物和辣木种子提取物可以通过增强抗氧化系统来减轻重金属和盐双重胁迫对胡椒的氧化损伤^[28]。黄果茄(*Solanum virginianum* L.)根系分泌物中的内生菌菌株(*Penicillium roqueforti* Thom. strain CGF1)能够通过提高植物叶绿素含量和根系生物量来促进植物生长,增强矿物质的吸收和光合作用,减少重金属积累,并增强抗氧化酶活性^[29]。此外,肠杆菌菌株A11(*Enterobacter* sp. strain A11)和单胞菌菌株A23(*Comamonas* sp. strain A23)可以进入水稻根部的维管组织和胞间组织中,通过激活水稻的超敏反应和防御反应增强水稻对镉的抵抗能力^[30]。炭疽芽孢杆菌PM21和3种土壤细菌(MA3、LA22和SN36)可以通过影响植物的抗氧化酶活性、光化学系统和重金

属含量来减轻镉应激^[31-32]。因此,可以激发植物免疫反应的物质在诱导植物抗镉活性方面具有很大的应用潜力。

氟苄硫缩诱醚(flubendithioacetal, 开发代码GZU-001, CAS登录号2088490-68-8)是贵州大学基于天然产物香草醛开发得到的新一代植物免疫诱抗剂(图1)。前期研究表明,氟苄硫缩诱醚可以提高烟草对病毒病的抵抗能力,但对烟草病毒没有直接的破坏作用^[33-34]。同时,它也具有一定的植物生长调节活性^[35]。基于上述原因,本研究首次将氟苄硫缩诱醚应用于镉胁迫调控,探讨了氟苄硫缩诱醚对胁迫状态下的拟南芥、烟草和水稻的生长影响,以期和田间应用提供支撑。

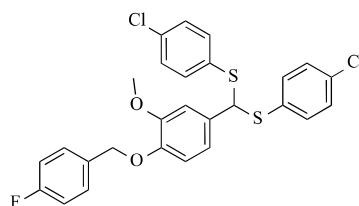


图1 氟苄硫缩诱醚的化学结构

1 材料与方法

1.1 主要仪器与试剂

所用实验仪器包括:超净工作台(BBS-SDC), 济南鑫贝西生物技术有限公司;微量离心机(Centrifuge 5417 R), 德国Eppendorf公司;PCR热循环仪(CFX96™ System), 美国Bio-rad公司;RT-qPCR(QuantStudio 6 Flex)、分光光度计(Nanodrop One), 美国Thermo Fisher Scientific公司;压力蒸汽灭菌锅(BKQ-B7511), 山东博科消毒设备有限公司;智能人工气候箱(RXM-508C-3), 宁波江南仪器厂。

所用试剂包括二甲基亚砜(DMSO)、茉莉酸甲酯(MeJA)、氯化镉(CdCl_2), 均为市售AR或CP级, 购买于上海源叶生物科技有限公司、上海麦克林生化科技股份有限公司, 可直接使用。

1.2 实验方法

1.2.1 烟草离体叶片实验

将十字期的心叶烟(*Nicotiana glutinosa* L.)移栽至小花盆内, 在14 h光照(28°C): 10 h黑暗(20°C)的人工气候室内培养, 备用。实验按照镉胁迫和氟苄硫缩诱醚2个条件进行交叉设计。 CdCl_2 的使用浓度为 $100\ \mu\text{mol/L}$, 氟苄硫缩诱醚的使用浓度为 0.005 、 0.05 、 0.5 、 5 、 50 、 $500\ \mu\text{mol/L}$ 。

将盆栽烟草叶片沿叶柄处剪下, 放入蒸馏水

中备用。使用DMSO溶解氟苄硫缩诱醚,分别配制2.5 μmol/L、25 μmol/L、250 μmol/L、2.5 mmol/L、25 mmol/L、250 mmol/L的母液,CdCl₂母液浓度为50 mmol/L。配制0.8%琼脂溶液,高压灭菌后,在融化状态下分装,每瓶50 mL。按照处理设计,每个分装瓶中加入100 μL对应的氟苄硫缩诱醚母液或CdCl₂母液,摇匀后倒入边长为10 cm的方形培养皿中。待培养基冷却后,将烟草叶片移入培养基内,之后转入人工气候箱内培养,7 d后使用固定机位拍照留样。

1.2.2 烟草盆栽实验

将十字期的烟草K326移栽至小花盆内,在14 h光照(28℃):10 h黑暗(20℃)的人工气候室内培养,备用。实验共设4个处理,分别为:CK、20 mmol/L CdCl₂、500 μmol/L 氟苄硫缩诱醚、20 mmol/L CdCl₂+500 μmol/L 氟苄硫缩诱醚。每个处理3个重复。

将盆栽烟草的基部黄化叶片去除后,使用毛笔将氟苄硫缩诱醚溶液均匀地涂布在叶片表面,之后将烟草转移至人工气候室内。1 d后使用40 mL CdCl₂溶液进行淋溶。处理完成后在人工气候室内继续培养,7 d后使用固定机位对烟草拍照取样,使用白色A4纸进行白平衡处理。使用ImageJ对图像进行色值识别计算。

1.2.3 拟南芥实验

使用70%酒精对拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)种子消毒5 min,再用2.6% NaClO消毒液消毒30 s,然后用灭菌水对消毒完成的拟南芥冲洗5次。将拟南芥种子挑种在1/2 Murashige & Skoog(MS)培养基上,4℃春化2 d,然后转移至人工气候箱中培育3 d。人工气候箱设置条件为16 h光照(22℃):8 h黑暗(20℃),光照强度为6 000 lx。种子发芽后将长势一致的幼苗转移至含有不同浓度药液处理的1/2 MS试管内培养30 d。使用固定机位对拟南芥进行拍照,并使用ImageJ软件测量根的长度。使用吸水纸吸干拟南芥表面水分,将地上部分剪下并测量鲜重。

1.2.4 水稻盆栽实验

每个黑色盒子内装入1 kg腐叶土。对于镉处理,每盆加入250 mL的400 μmol/L CdCl₂溶液,对照组加入250 mL清水。拌匀后静置7 d。之后将三叶一心期的日本晴(*Oryza sativa* L. ssp. *japonica* cv. Nipponbare)幼苗移栽至盆内,每盆3株,每个处理3盆。移栽完成后转移至人工气候室内培养。移栽7 d后,分别使用5、50、500 μmol/L的氟苄硫缩诱醚溶液对水稻进行整株喷施。施药间隔期为15 d,共施药4次,分别于药

后30 d和60 d进行拍照,测量节间高度和株高。

1.2.5 RT-qPCR分析

3周龄的野生型拟南芥植株分别使用mock、10 μmol/L 茉莉酸甲酯和10 μmol/L 氟苄硫缩诱醚处理30 s,之后转移至1/2 MS培养基中生长1 h。使用Trizol试剂盒提取全株总RNA,并在1%琼脂糖凝胶上检测RNA的降解和污染情况。以ACTIN8作为内参基因,对提取的RNA进行逆转录和实时定量PCR分析^[36]。采用2^{-ΔΔC_t}方法对数据结果进行分析。引物的设计和合成由上海生工生物工程有限公司完成,相关序列如表1所示。

表 1 RT-qPCR 引物序列

引物名称		序列(5'至3')
ACTIN8 (At1g49240)	正向	ATCCTCCGTCTCGACCTTGCTG
	反向	TTCCCGTTCTGCTGTTGTGGTG
IRT1 (At4g19690)	正向	CCACGAGCCTATACACCAGCAAG
	反向	TGGCAATGACTCGGTATCGCAAG
HMA4 (At2g19110)	正向	CAGAGCGAAGCGTCACAGTGG
	反向	GGTGGTGGTGGTGATGATGATGG

1.2.6 数据处理

使用SPSS26.0和Graph Prism 10对数据进行处理。使用Duncan新复极差法进行显著性分析,小写字母代表显著差异,大写字母代表极显著差异。

2 结果与分析

2.1 烟草镉胁迫实验

首先使用烟草离体叶片对氟苄硫缩诱醚的镉胁迫作用进行初步的判断。如图2所示,在正常条件下,与对照相比,氟苄硫缩诱醚在0.005~500 μmol/L的浓度区间内对烟草叶片无显著毒性。在镉胁迫条件下,烟草叶片出现黄化现象。氟苄硫缩诱醚在0.005~5 μmol/L时仍可以观察到叶片变黄;在50 μmol/L和500 μmol/L的条件下,叶片黄化特征显著减弱,在500 μmol/L时,未见黄化特征。

与此相反,在正常条件下,0.005 μmol/L和0.05 μmol/L MeJA处理未见明显的黄化特征,但从0.5 μmol/L开始,MeJA所诱导的叶片黄化特征随着浓度的升高愈加明显(图3)。而在镉胁迫条件下,MeJA在0.005~5 μmol/L时则表现出对叶片黄化的缓解作用。相比正常条件下MeJA在0.5 μmol/L和5 μmol/L时的表现,镉胁迫处理减弱了MeJA诱导的叶片黄化特征。

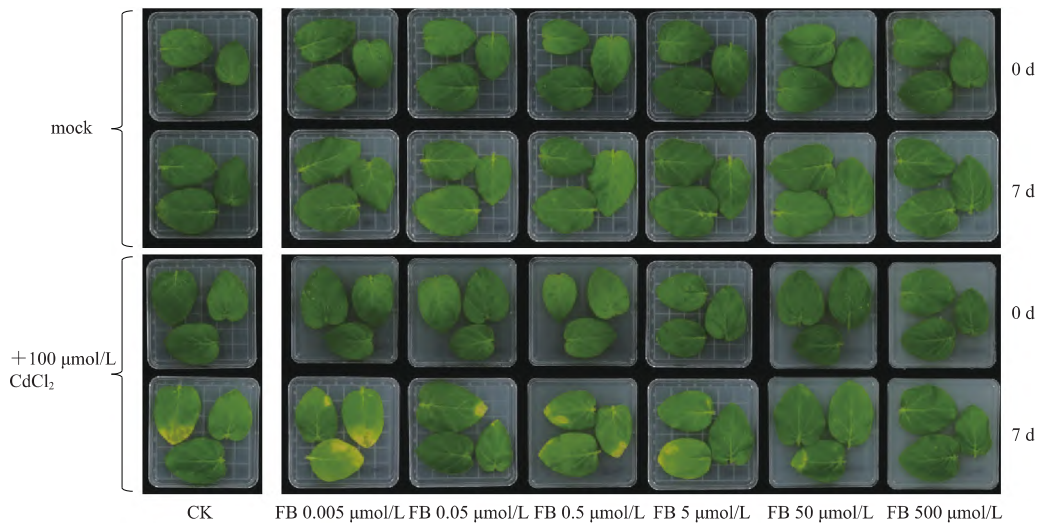


图 2 镉胁迫条件下,氟苄硫缩诱醚(FB)处理后烟草叶片生长情况比较

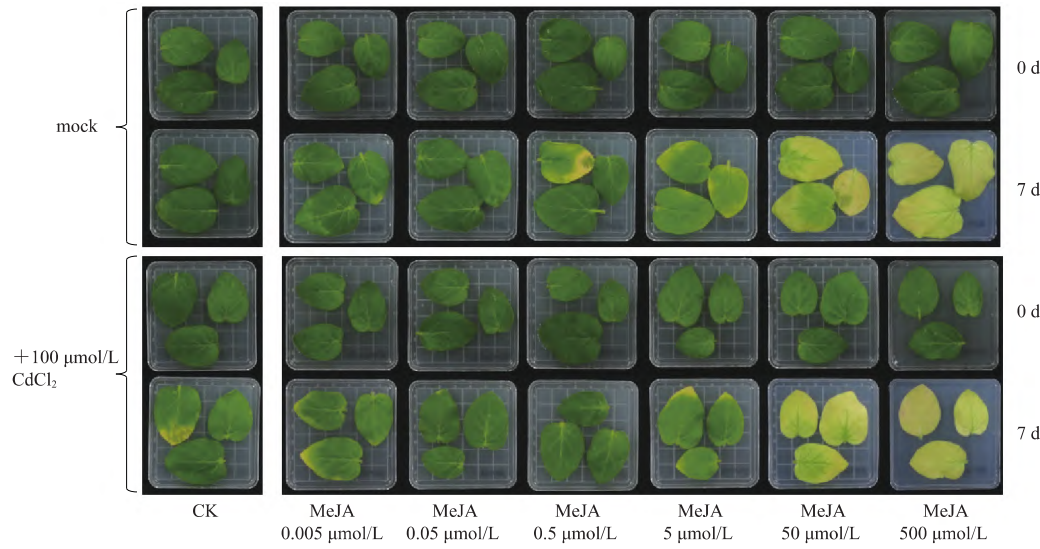


图 3 镉胁迫条件下,茉莉酸甲酯(MeJA)处理后烟草叶片生长情况比较

基于上述初步特征,使用盆栽实验对氟苄硫缩诱醚诱导的镉胁迫抗性进行进一步的确认。如图4所示,和对照相比,镉胁迫处理会导致烟草K326叶片绿色变淡并向黄色过渡。同样在镉胁迫下,氟苄硫缩诱醚处理后的叶片呈深绿色。在绿色通道下分离出各个处理的色值,从0至255代表绿色程度从深变浅。如图5所示,对照组色值的均值为132.14,镉胁迫处理则导致叶片色值的均值升高至145.64(即颜色变浅)。正常条件下氟苄硫缩诱醚处理的烟草叶片色值的均值为130.82,与对照相比无显著差异。而在镉胁迫条件下,氟苄硫缩诱醚则使得烟草叶片向深绿色转变,色值的均值降低至110.06。图6反映了灰度值的变化情况。灰度值从0至255代表颜色从暗变亮。在本实验中,叶片黄化会导致更高的灰度值。

对照组灰度值为82.02,氟苄硫缩诱醚处理的灰度值为83.65,镉胁迫处理的灰度值为93.35,两者联合处理的灰度值则降至66.93。灰度值反映的结果与色值保持一致。因此,氟苄硫缩诱醚可以减弱镉胁迫诱导的叶片黄化。

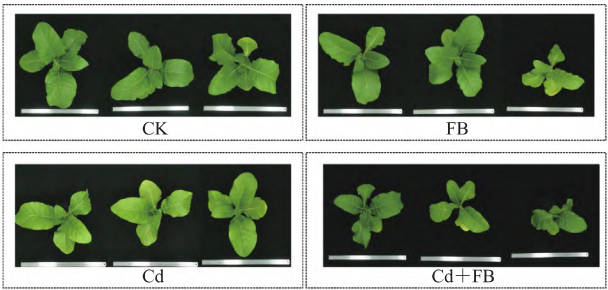


图 4 镉胁迫条件下的烟草生长情况比较

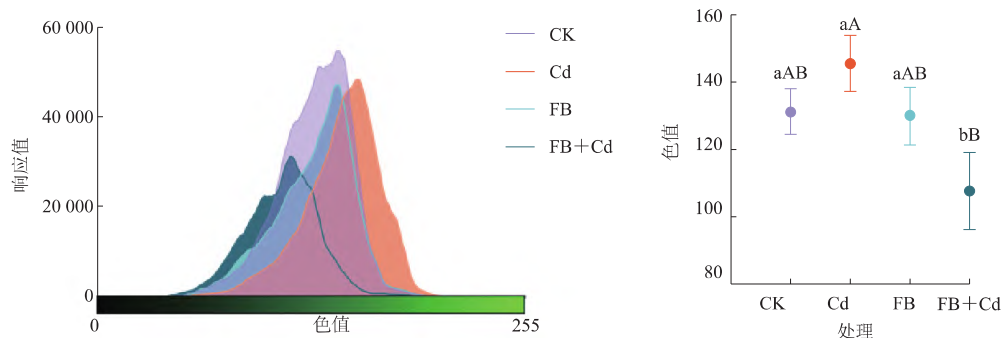


图5 不同条件下的色值

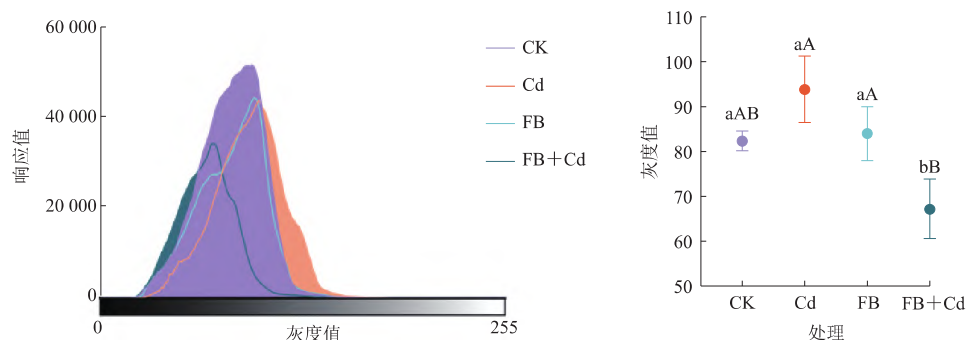


图6 不同条件下的灰度值

2.2 拟南芥镉胁迫实验

较长时间暴露在镉胁迫环境中会对拟南芥的生长产生负面影响,导致拟南芥鲜重的下降。如图7所示,在正常条件下拟南芥单株鲜重为34.10 mg,镉胁迫使其鲜重降低至27.10 mg,较对照降低20.5%。氟苄硫缩诱醚处理逆转此趋势,鲜重恢复至36.03 mg,

较镉胁迫组提高32.9%。

MeJA单独处理抑制拟南芥生长,单株鲜重均值仅为17.30 mg,但镉胁迫下鲜重反而提高至24.70 mg,可见胁迫条件会促使MeJA从抑制生长转变为提高抗性,表明了茉莉酸在植物生长-防御权衡机制中的重要作用。

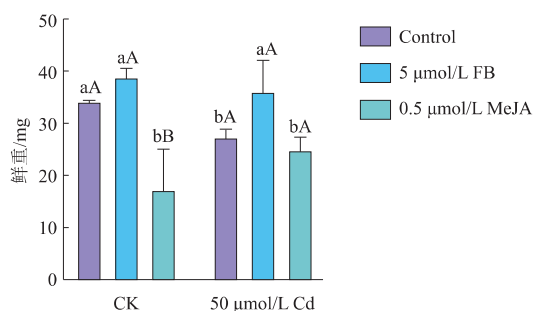
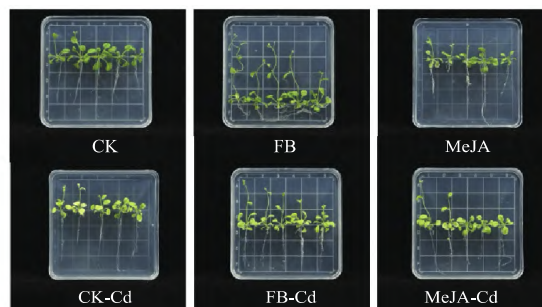


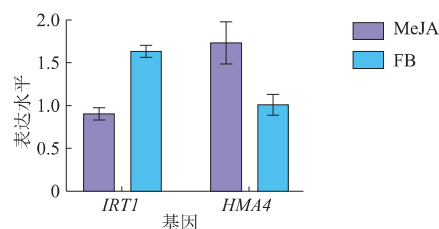
图7 处理30 d后拟南芥生长情况比较



2.3 拟南芥IRT1和HMA4基因表达

外源MeJA可以降低根细胞SAP和芽中的Cd浓度,降低具有促进Cd摄取和转运的*AtIRT1*和*AtHMA4*基因的表达,进而减轻Cd胁迫危害^[37]。为了规避由于表型差异对基因水平的影响,对使用氟苄硫缩诱醚或MeJA处理1 h之后的拟南芥进行基因表达分析。在非应激条件下,MeJA和氟苄硫缩诱醚对茉莉酸通路上的2个抗镉基因影响不同。MeJA上调了*HMA4*,而氟苄硫缩诱醚则上调了*IRT1*(图8)。这

反映了在植物茉莉酸响应范围内,氟苄硫缩诱醚和MeJA之间的差异。

图8 拟南芥 *IRT1* 和 *HMA4* 基因的表达

2.4 水稻镉胁迫实验

使用水稻对氟苄硫缩诱醚的作用进行更长周期的评估。如图9所示,在实验时间范围内,氟苄硫缩诱醚使用4次未见明显药害。镉胁迫会对水稻株高产生影响,从正常的90.84 cm降低至82.46 cm。5 $\mu\text{mol/L}$ 的氟苄硫缩诱醚可以缓解镉胁迫对株高的抑制,株高提高至85.14 cm。随着浓度升高,这种缓解作用反而被减弱,50 $\mu\text{mol/L}$ 的氟苄硫缩诱醚处理

与镉处理无显著差异。

值得注意的是,镉胁迫处理会导致节间高度有微弱的提高,从正常条件下的25.92 cm增加至26.87 cm。而5 $\mu\text{mol/L}$ 氟苄硫缩诱醚则将镉胁迫条件下的节间高度降至24.07 cm。高浓度的氟苄硫缩诱醚处理与正常条件下的水稻节间高度无显著差异。表明在镉胁迫条件下,5 $\mu\text{mol/L}$ 氟苄硫缩诱醚处理可以使水稻具有更大的生物量。

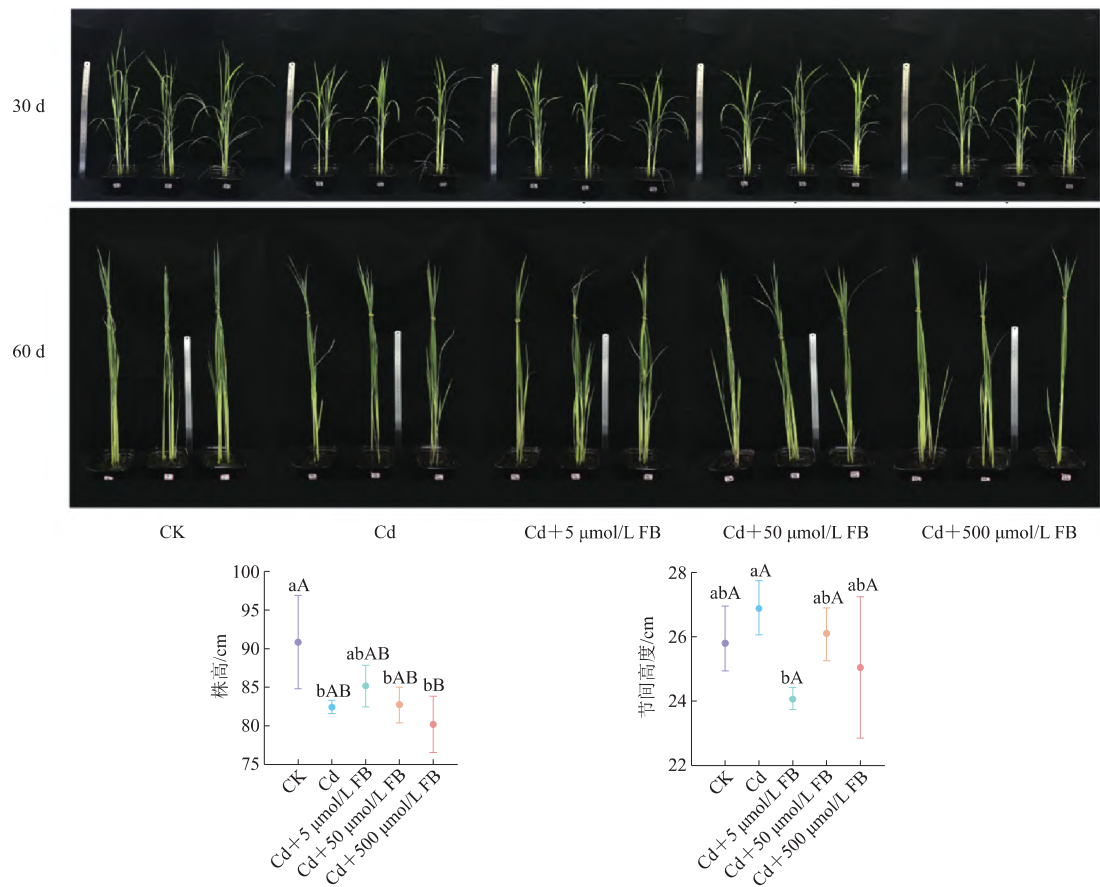


图9 氟苄硫缩诱醚对镉胁迫条件下水稻生长的影响

3 讨论

叶片黄化和生长受抑制是植物遭受镉胁迫时的典型表现。镉对植物造成生长损害的主要原因是植物的光合作用受到了破坏^[38]。这种破坏作用表现在叶绿体数量和大小低于正常值,类囊体结构破损,光合色素的合成受到抑制,光系统与镉离子的相互作用也会导致光系统的功能受到抑制^[39-42]。同时,由于镉本身在植物体内很难降解,它们对植物的结构破坏更加明显。接触镉后,植物体内的输导组织如木质部以及包含叶脉在内的多种维管组织会发育窄小^[43]。烟草实验表明,氟苄硫缩诱醚处理可以缓解镉

对植物造成的叶片黄化,并表现出剂量依赖性。氟苄硫缩诱醚处理可以上调抗镉基因 $IRT1$ 的表达。拟南芥和水稻实验则表明,氟苄硫缩诱醚可以缓解镉胁迫对植物造成的生长损害。

在整个植物发育过程中,遭遇胁迫时的生长受阻被称之为“植物生长防御权衡”^[44],植物激素在其中发挥了关键作用。例如,赤霉素可以提高植物硫酸盐的同化作用,进而增强植物对镉的螯合,同时刺激生长,减弱镉胁迫对植物造成的生长抑制作用^[45-46]。诱抗素广泛参与到植物抗逆反应中,主要通过强化氧化应激减弱镉胁迫造成的氧化损伤^[47]。水杨酸可以刺激植物防御蛋白的表达和氧化应激的

产生,这对缓解镉胁迫有一定的帮助^[48]。芸苔素内酯可以增强镉胁迫下的细胞膜稳定性,提高植物抗氧化能力,缓解镉胁迫对光合作用的损伤,有效减缓镉胁迫对植物造成的伤害^[49-50]。茉莉酸(JA)参与植物对生物和非生物胁迫的响应,在植物对重金属胁迫的响应中也发挥了重要作用。外源喷施25 $\mu\text{mol/L}$ JA,每隔3 d喷施1次,共4次,可以减轻Cd对油菜的毒性,减少了Cd对植株的伤害^[51]。用1 nmol/L MeJA浸泡豌豆种子8 h,可以减少Cu和Cd诱导的氧化应激,并增强了豌豆对重金属的耐受性^[52]。

本项工作证实了MeJA应用于农业生产的复杂性。在对烟草和拟南芥的实验中,MeJA有着严格的使用浓度要求,5 $\mu\text{mol/L}$ 以上就会造成比较严重的负面影响。但是同等浓度下,当镉胁迫存在时,MeJA对生长的负面作用会转为对镉的抵抗。这表明MeJA在植物生长权衡机制中具有双向调节作用。基于茉莉酸结构类似物冠菌素开发得到2个选择性激活茉莉酸信号的化合物,在不影响生长的情况下增强拟南芥对病原体的抗性^[53-54]。表明茉莉酸信号的部分响应可以实现植物生长防御权衡的重置。

另一项研究显示,氟苄硫缩诱醚发挥作用的方式与茉莉酸途径密切相关,并可以选择性激活茉莉酸部分信号。正常条件下,高浓度的氟苄硫缩诱醚未对烟草叶片造成负面影响,表明氟苄硫缩诱醚和MeJA相比更加安全。氟苄硫缩诱醚对植物叶片颜色几乎没有影响,但在镉胁迫条件存在时,氟苄硫缩诱醚可以显著缓解叶片黄化(图4)。其在烟草、拟南芥和水稻中表现出缓解叶片黄化、维持生物量的一致性效果,具有广谱的抗镉潜力,但未来应结合田间试验和作物种类优化施用方案。

4 结论

利用拟南芥、烟草、水稻等植物对氟苄硫缩诱醚潜在的抗镉活性进行了初步研究。实验表明,氟苄硫缩诱醚对镉胁迫造成的叶片黄化和生长抑制有一定的缓解作用,它可以激活茉莉酸通路中的抗镉基因*AtIRT1*。与MeJA相比,无论是较大剂量还是较长处理时间,氟苄硫缩诱醚不会对植物产生严重的负面影响,表明其在农业应用中具有广阔的利用空间。

参考文献

[1] NEWTON A C, JOHNSON S N, GREGORY P J. Implications of climate change for diseases, crop yields and food security[J]. *Euphytica*, 2011, 179(1): 3-18.

[2] ZHANG H, ZHAO Y, ZHU J K. Thriving under stress: how plants balance growth and the stress response[J]. *Dev Cell*, 2020, 55(5): 529-543.

[3] HE H, LI Y, HE L F. The central role of hydrogen sulfide in plant responses to toxic metal stress[J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2018, 157: 403-408.

[4] PALANSOORIYA K N, SHAHEEN S M, CHEN S S, et al. Soil amendments for immobilization of potentially toxic elements in contaminated soils: a critical review[J]. *Environ Int*, 2020, 134: 105046.

[5] ZULFIQAR U, AYUB A, HUSSAIN S, et al. Cadmium toxicity in plants: recent progress on morpho-physiological effects and remediation strategies[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2022, 22(1): 212-269.

[6] JAISHANKAR M, TSETEN T, ANBALAGAN N, et al. Toxicity, mechanism and health effects of some heavy metals[J]. *Interdiscip Toxicol*, 2014, 7(2): 60-72.

[7] MAHAJAN P, KAUSHAL J. Role of phytoremediation in reducing cadmium toxicity in soil and water[J]. *J Toxicol*, 2018, 2018: 4864365.

[8] LATA S, MISHRA T. Cadmium bioremediation: a review [J]. *International Journal of Pharmaceutical Sciences and Research*, 2019, 10(9): 4120-4128.

[9] SONG W E, CHEN S B, LIU J F, et al. Variation of Cd concentration in various rice cultivars and derivation of cadmium toxicity thresholds for paddy soil by species-sensitivity distribution [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015, 14(9): 1845-1854.

[10] ADIL M F, SEHAR S, CHEN G, et al. Cadmium-zinc cross-talk delineates toxicity tolerance in rice via differential genes expression and physiological/ultrastructural adjustments[J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 190: 110076.

[11] AKHTER Z, BI Z, ALI K, et al. In response to abiotic stress, DNA methylation confers epigenetic changes in plants[J]. *Plants (Basel)*, 2021, 10(6): 1096.

[12] MAH V, JALILEHVAND F. Cadmium (II) complex formation with glutathione[J]. *J Biol Inorg Chem*, 2010, 15(3): 441-458.

[13] YADAV S K. Heavy metals toxicity in plants: an overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants[J]. *South African Journal of Botany*, 2010, 76(2): 167-179.

[14] GUANGYU S, ZHIQIANG Y, WEILIN S. Research progress on mechanism and application of exogenous substances in phytoremediation of heavy metal contaminated soil[J]. *Ecology and Environment*, 2021, 30(3): 655.

[15] FENG D, GAO Q, LIU J, et al. Categories of exogenous substances and their effect on alleviation of plant salt stress[J]. *European Journal of Agronomy*, 2023, 142: 126656.

[16] AHMAD P, SARWAT M, BHAT N A, et al. Alleviation of

- cadmium toxicity in *Brassica juncea* L. (Czern. & Coss.) by calcium application involves various physiological and biochemical strategies[J]. PLoS One, 2015, 10(1): e0114571.
- [17] AFZAL J, SALEEM M H, BATOOL F, et al. Role of ferrous sulfate (FeSO₄) in resistance to cadmium stress in two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes[J]. Biomolecules, 2020, 10(12): 1693.
- [18] MOSTOFA M G, RAHMAN A, ANSARY M M, et al. Hydrogen sulfide modulates cadmium-induced physiological and biochemical responses to alleviate cadmium toxicity in rice[J]. Sci Rep, 2015, 5: 14078.
- [19] ASGHER M, KHAN N A, KHAN M I, et al. Ethylene production is associated with alleviation of cadmium-induced oxidative stress by sulfur in mustard types differing in ethylene sensitivity[J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2014, 106: 54-61.
- [20] WANG Q, LIANG X, DONG Y, et al. Effects of exogenous nitric oxide on cadmium toxicity, element contents and antioxidative system in perennial ryegrass[J]. Plant Growth Regulation, 2013, 69 (1): 11-20.
- [21] FAIZAN M, RAJPUT V D, AL-KHURAIIF A A, et al. Effect of foliar fertigation of chitosan nanoparticles on cadmium accumulation and toxicity in *Solanum lycopersicum*[J]. Biology (Basel), 2021, 10(7): 666.
- [22] GHESHLAGHPUR J, ASGHARI B, KHADEMIAN R, et al. Silicon alleviates cadmium stress in basil (*Ocimum basilicum* L.) through alteration of phytochemical and physiological characteristics[J]. Industrial Crops and Products, 2021, 163: 113338.
- [23] 丁继军, 刘柿良, 潘远智, 等. 外源AsA、GSH对Cd胁迫下石竹幼苗生长的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(2): 419-426.
- [24] EHSAN S, ALI S, NOUREEN S, et al. Citric acid assisted phytoremediation of cadmium by *Brassica napus* L.[J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2014, 106: 164-172.
- [25] KHAN I, IQBAL M, ASHRAF M Y, et al. Organic chelants-mediated enhanced lead (Pb) uptake and accumulation is associated with higher activity of enzymatic antioxidants in spinach (*Spinacea oleracea* L.)[J]. J Hazard Mater, 2016, 317: 352-361.
- [26] WANG Y, JIN S, SUN X, et al. Switching on efficient photocatalytic water oxidation reactions over CaNbO₂N by Mg modifications under visible light illumination[J]. Applied Catalysis B: Environmental, 2019, 245: 10-19.
- [27] LIANG P P, ZHAO C, LIN Y, et al. Effects of sodium benzoate on growth and physiological characteristics of wheat seedlings under compound heavy metal stress[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020, 19(4): 1010-1018.
- [28] DESOKY E S M, ELRYS A S, RADY M M. Integrative moringa and licorice extracts application improves *Capsicum annuum* fruit yield and declines its contaminant contents on a heavy metals-contaminated saline soil[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 169: 50-60.
- [29] IKRAM M, ALI N, JAN G, et al. IAA producing fungal endophyte *Penicillium roqueforti* Thom., enhances stress tolerance and nutrients uptake in wheat plants grown on heavy metal contaminated soils[J]. PLoS One, 2018, 13(11): e0208150.
- [30] WANG X, XU Q, HU K, et al. A coculture of enterobacter and comamonas species reduces cadmium accumulation in rice[J]. Mol Plant Microbe Interact, 2023, 36(2): 95-108.
- [31] ALI J, ALI F, AHMAD I, et al. Mechanistic elucidation of germination potential and growth of *Sesbania sesban* seedlings with *Bacillus anthracis* PM21 under heavy metals stress: an in vitro study[J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2021, 208: 111769.
- [32] DESOKY E S M, MERWAD A R M, SEMIDA W M, et al. Heavy metals-resistant bacteria (HM-RB): potential bioremediators of heavy metals-stressed *Spinacia oleracea* plant[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 198: 110685.
- [33] 宋宝安, 张建, 胡德禹, 等. 含二硫脲的香草醛衍生物、其制备方法 and 用途: ZL, 201610747421.X[P]. 2017-03-01.
- [34] 吴剑, 余刚, 张建, 等. 一种醚类化合物在促进植物生长方面的应用: ZL, 201811094170.5[P]. 2019-01-04.
- [35] ZHENG Z, CHEN S, WEI P, et al. The proteomics and metabolomics studies of GZU001 on promoting the meris of maize (*Zea mays* L.) roots [J]. BMC Plant Biol, 2023, 23(1): 103.
- [36] WANG Y, ZHAO Z C, GUO R J, et al. Plant antiviral compounds containing pyrazolo [3,4-d] pyrimidine based on the systemin receptor model[J]. Arabian Journal of Chemistry, 2024, 17(8): 105849.
- [37] LEI G J, SUN L, SUN Y, et al. Jasmonic acid alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis* via suppression of cadmium uptake and translocation[J]. J Integr Plant Biol, 2020, 62(2): 218-227.
- [38] PARMAR P, KUMARI N, SHARMA V. Structural and functional alterations in photosynthetic apparatus of plants under cadmium stress[J]. Bot Stud, 2013, 54(1): 45.
- [39] NAJEEB U, JILANI G, ALI S, et al. Insights into cadmium induced physiological and ultra-structural disorders in *Juncus effusus* L. and its remediation through exogenous citric acid[J]. J Hazard Mater, 2011, 186(1): 565-574.
- [40] YING R R, QIU R L, TANG Y T, et al. Cadmium tolerance of carbon assimilation enzymes and chloroplast in Zn/Cd hyperaccumulator *Picris divaricata*[J]. J Plant Physiol, 2010, 167(2): 81-87.
- [41] WANG F, CHEN F, CAI Y, et al. Modulation of exogenous glutathione in ultrastructure and photosynthetic performance against Cd stress in the two barley genotypes differing in Cd tolerance[J]. Biological Trace Element Research, 2011, 144(1): 1275-1288.
- [42] ELHITI M, YANG C, CHAN A, et al. Altered seed oil and glucosinolate levels in transgenic plants overexpressing the *Brassica napus* SHOOTMERISTEMLESS gene[J]. J Exp Bot, 2012, 63(12): 4447-4461.
- [43] BORA M S, SARMA K P. Anatomical and ultrastructural

(下转第 47 页)

- [17] 刘广文. 现代农药剂型加工技术[M]. 北京: 化学工业出版社, 2013.
- [18] ZHANG X, LIU J. Effect of arabic gum and xanthan gum on the stability of pesticide in water emulsion[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2011, 59(4): 1308-1315.
- [19] ZHANG X, JING T, ZHANG D, et al. Assessment of ethylene glycol diacetate as an alternative carrier for use in agrochemical emulsifiable concentrate formulation[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 163: 349-355.
- [20] 董晓敏,李敏,刘海龙,等. 防治黄瓜灰霉病菌的药剂筛选及增效作用研究[J]. 西北农业学报, 2023, 32(2): 331-336.
- [21] 潘好芹,夏海波. 源自不同寄主的灰霉病菌对黄瓜的致病力分化研究[J]. 中国果菜, 2011(4): 50-52.
- [22] KE S, GAO Z, ZHANG Z, et al. Discovery of novel carboxamide derivatives containing biphenyl pharmacophore as potential fungicidal agents used for resistance management[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71(40): 14505-14516.
- [23] 农业农村部农药检定所. 中国农药信息网[DB/OL]. [2025-03-10]. <http://www.icama.org.cn>.
- [24] REILLY T J, SMALLING K L, ORLANGO J L, et al. Occurrence of boscalid and other selected fungicides in surface water and groundwater in three targeted use areas in the United States[J]. Chemosphere, 2012, 89(3): 228-234.
- [25] DEAN R, VAN K J A L, PRETORIUS Z A, et al. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology[J]. Molecular Plant Pathology, 2012, 13(4): 414-430.
- [26] ROMANAZZI G, FELIZIANI E. *Botrytis cinerea* (gray mold)[M]. USA Salt Lake City: American Academic Press, 2014: 131-146.
- [27] 纪明山, 祁之秋, 王英姿, 等. 番茄灰霉病菌对噁霉胺的抗药性[J]. 植物保护学报, 2003, 30(4): 396-400.
- [28] ZHANG C, HU J, WEI F, et al. Evolution of resistance to different classes of fungicides in *Botrytis cinerea* from greenhouse vegetables in eastern China[J]. Phytoparasitica, 2009, 37(4): 351-359.
- [29] OLIVEIRA M S, AMIRI A, ZUNIGA A I, et al. Sources of primary inoculum of *Botrytis cinerea* and their impact on fungicide resistance development in commercial strawberry fields[J]. Plant Disease, 2017, 101(10): 1761-1768.
- [30] 徐慧,董德成,张传博. 西南地区草莓灰霉病菌对噁霉胺的抗药性及致病力分析[J]. 分子植物育种, 2018, 16(1): 248-254.
- [31] 普继雄,周宗山,王娜,等. 弥勒市葡萄灰霉病菌对4种杀菌剂的抗药性检测[J]. 果树学报, 2021, 38(7): 1147-1152.
- [32] 刘琨,李勇,王蓉,等. 我国人参产区灰霉病菌抗药性研究初报[J]. 植物保护, 2020, 46(2): 196-198; 208.
- [33] LU X H, JIAO X L, HAO J J, et al. Characterization of resistance to multiple fungicides in *Botrytis cinerea* populations from Asian ginseng in northeastern China[J]. European Journal of Plant Pathology, 2016, 144(3): 467-476.
- [34] 董莉,董文阁,刘晓伟,等. 朝阳地区葡萄灰霉病对3种药剂的抗药性分析[J]. 园艺与种苗, 2023, 43(7): 3-5.
- [35] 乐默怡. 人参灰霉病菌对两种杀菌剂的抗性监测及对咪鲜胺的抗性风险评估[D]. 北京: 北京协和医学院, 2023.

(编辑:顾林玲)

(上接第 41 页)

- alterations in *Ceratopteris pteridoides* under cadmium stress: a mechanism of cadmium tolerance[J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2021, 218: 112285.
- [44] HE Z, WEBSTER S, HE S Y. Growth-defense trade-offs in plants[J]. Curr Biol, 2022, 32(12): 634-639.
- [45] HE S, WU Q, HE Z. Synergetic effects of DA-6/GA₃ with EDTA on plant growth, extraction and detoxification of Cd by *Lolium perenne*[J]. Chemosphere, 2014, 117: 132-138.
- [46] NGUYEN T Q, SESIN V, KISIALA A, et al. Phytohormonal roles in plant responses to heavy metal stress: implications for using macrophytes in phytoremediation of aquatic ecosystems[J]. Environ Toxicol Chem, 2021, 40(1): 7-22.
- [47] STROINSKI A, GIZEWSKA K, ZIELEZINSKA M. Absciscic acid is required in transduction of cadmium signal to potato roots[J]. Biologia Plantarum, 2013, 57(1): 121-127.
- [48] ROYCHOUDHURY A, GHOSH S, PAUL S, et al. Pre-treatment of seeds with salicylic acid attenuates cadmium chloride-induced oxidative damages in the seedlings of mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 38(1): 11.
- [49] HAYAT S, HASAN S A, HAYAT Q, et al. Brassinosteroids protect *Lycopersicon esculentum* from cadmium toxicity applied as shotgun approach[J]. Protoplasma, 2010, 239(1/4): 3-14.
- [50] HAYAT S, ALYEMENI M N, HASAN S A. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress[J]. Saudi J Biol Sci, 2012, 19(3): 325-335.
- [51] ALI E, HUSSAIN N, SHAMSI I H, et al. Role of jasmonic acid in improving tolerance of rapeseed (*Brassica napus* L.) to Cd toxicity[J]. Journal of Zhejiang University-Science B, 2018, 19(2): 130-146.
- [52] KAUSHIK S, SHARMA P, KAUR G, et al. Seed priming with methyl jasmonate mitigates copper and cadmium toxicity by modifying biochemical attributes and antioxidants in *Cajanus cajan*[J]. Saudi J Biol Sci, 2022, 29(2): 721-729.
- [53] TAKAOKA Y, IWAHASHI M, CHINI A, et al. A rationally designed JAZ subtype-selective agonist of jasmonate perception[J]. Nat Commun, 2018, 9(1): 3654.
- [54] HAYASHI K, KATO N, BASHIR K, et al. Subtype-selective agonists of plant hormone co-receptor COI1-JAZs identified from the stereoisomers of coronatine[J]. Communications Biology, 2023, 6(1): 320.

(编辑:顾林玲)