

分类号: S562  
学号: 20222012048

密级: 公开  
单位代码: 10759

# 石河子大学

## 硕士学位论文



### 外源小分子肽对棉花苗期盐胁迫的缓解效应及 机制

学位申请人	郭振宇
指导教师	冶军 教授
申请学位门类级别	农学硕士
学科、专业名称	农业资源与环境
研究方向	植物营养学
所在学院	农学院

中国·新疆·石河子  
2025年5月

分类号: S562  
学号: 20222012048

密级: 公开  
单位代码: 10759

# 石河子大学

## 硕士学位论文



### 外源小分子肽对棉花苗期盐胁迫的缓解效应及 机制

学位申请人	郭振宇
指导教师	冶军 教授
申请学位门类级别	农学硕士
学科、专业名称	农业资源与环境
研究方向	植物营养学
所在学院	农学院

中国·新疆·石河子  
2025年5月

**The Alleviating Effect and Mechanism of Exogenous Small  
Molecule Peptides on Salt Stress in Cotton Seedling Stage**

A Dissertation Submitted to  
**Shihezi University**  
In Partial Fulfillment of the Requirements  
for the Degree of  
**Master of Agriculture**

By

**Guo Zhen-yu**  
**(Plant Nutrition)**

Dissertation Supervisor: Prof. Ye Jun

May, 2025

# 石河子大学学位论文独创性声明及使用授权声明

## 学位论文独创性声明

本人所提交的学位论文是在我导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确的说明并表示谢意。

研究生签名：郭振宇

时间：2025年 5月 28日

## 使用授权声明

本人完全了解石河子大学有关保留、使用学位论文的规定，学校有权保留学位论文并向国家主管部门或指定机构送交论文的电子版和纸质版。有权将学位论文在学校图书馆保存并允许被查阅。有权自行或许可他人将学位论文编入有关数据库提供检索服务。有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

研究生签名：郭振宇

时间：2025年 5月 28日

导师签名：心军

时间：2025年 5月 28日

项目资助：

1.新疆生产建设兵团农业关键核心技术攻关项目，南疆“干播湿出”棉花节水降盐与高产高效栽培技术集成与示范（NK2023AA303）。

2.新疆生产建设兵团指导性科技计划，不同类型腐植酸对棉花盐胁迫的缓解机制及促生关键技术研究，(2022ZD058)。

## 摘要

目的：盐胁迫严重影响作物生长，苗期是棉花对盐胁迫最敏感的时期，提高棉花苗期耐盐性是棉花生产的关键。小分子肽（PHs）作为一种生物刺激素能够缓解盐胁迫的影响，提高作物耐盐能力。本研究通过对棉花生长、生理、转录组和代谢组的探究，明确小分子肽对棉花的生长、抗氧化能力、离子稳态、转录和代谢变化的影响，阐明小分子肽的调控效果及耐盐机制，为小分子肽的应用提供一定的参考，为缓解盐胁迫对棉花生产的影响提供一定的理论依据。

方法：本研究包括两个预实验和盆栽试验。先通过两个预实验确定了浸种是小分子肽适宜的施用的方式，再用盆栽试验探究PHs对棉花盐胁迫的缓解效应和机制。盆栽试验设置3个盐度处理：0.52 g/kg（S1）、2.52 g/kg（S2）、4.52 g/kg（S3），4个PHs浓度处理：不浸种（CK）、0.2 g/L PHs浸种（P1）、0.5 g/L PHs浸种（P2）、0.8 g/L PHs浸种（P3），共12个处理，每个处理重复4次。通过测定棉花苗期生长指标、光合作用参数、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、离子含量及离子比，阐明小分子肽对盐胁迫下棉花生长和生理特性的影响。并对小分子肽处理后表现最佳的处理进行代谢组和转录组测量，探究小分子肽影响棉花最大的代谢通路，阐明小分子肽提高棉花耐盐性的分子机制。

结果：

（1）小分子肽浸种浓度为0.2-0.8g/L时促进棉种萌发，提高了棉花发芽率和下胚轴长度；浸种时间为8h时效果最佳。小分子肽中低浓度滴施对棉花生长影响不显著，高浓度滴施抑制棉花生长。

（2）施用小分子肽缓解了盐胁迫对棉花苗期生长的影响，小分子肽提高了棉花茎粗、叶面积、干鲜重和根系发育（根系长度、平均根系直径、体积、表面积和根尖数），棉花光合色素含量及光合作用也显著提高，其中0.5g/L的小分子肽浸种效果最佳。

（3）施用小分子肽优化了棉花苗期的生理特性、调节棉花细胞的离子平衡。小分子肽显著降低了棉花丙二醛含量，提高了棉花抗氧化酶（SOD、POD、CAT、APX）活性和渗透调节物质（游离Pro、可溶性糖、可溶性蛋白）含量；施用小分子肽还降低了棉花叶茎根 $\text{Na}^+$ 含量，增加了 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 含量，维持棉花叶茎根的 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比在较高的水平，其中0.5g/L的小分子肽浸种效果最佳。

（4）施用小分子肽调节棉花叶片和根系的转录和代谢。小分子肽主要影响棉花叶片和根系的谷胱甘肽代谢，苯丙素生物合成，类黄酮生物合成，黄酮和黄酮醇生物合成，但叶片中主要影响的是谷胱甘肽代谢，苯丙素生物合成，类黄酮生物合成，根系中则以谷胱甘肽代谢，黄酮和黄酮醇生物合成为主。转录组中，小分子肽也主要影响了棉花叶片和根系的类黄酮生物合成和苯丙素生物合成。

（5）代谢组学分析表明，盐胁迫显著抑制了棉花根系黄酮醇、黄酮醇苷、黄酮、儿茶素和花青素等大多数的苯丙素类代谢物的积累；施用小分子肽后，大多数苯丙素类物质积累量显著提高。转录组学分析表明，施用小分子肽显著上调了PAL、4CL、CHS、CHI、CAD、DFR、F3H、F3'5'H、ANS、LAR、ANR等苯丙素代谢基因的表达。综合代谢组学和转录组学分析表明，CAD家族的

LOC107905535、CSE和F5H家族基因的表达与多数代谢物的积累量显著相关，是调控棉花苯丙素代谢物合成的关键基因。

结论：小分子肽促进了盐胁迫下棉花苗期的生长、根系发育、生物量积累和光合作用；还提高了抗氧化酶活性降低盐胁迫对棉花生长的氧化损伤，通过合成渗透物质缓解渗透胁迫，降低棉花叶茎根对Na<sup>+</sup>的吸收，增加了K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>含量，提高了棉花K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>/Na<sup>+</sup>，综合所有指标来看，0.5g/L的小分子肽处理效果最佳。小分子肽通过调节棉花的氨基酸代谢、糖代谢和抗氧化物质的合成缓解盐胁迫对棉花的影响。其中，小分子肽显著影响了棉花叶片和根系的苯丙素生物合成和类黄酮生物合成这两个通路的转录和代谢。

**关键词：**盐胁迫；小分子肽；棉花；抗氧化物质；代谢组

## Abstract

### Objective:

Salt stress seriously affects crop growth, and the seedling stage is the most sensitive period for cotton to salt stress. Improving salt tolerance in cotton seedling stage is the key to cotton production. Small molecule peptides (PHs), as a biostimulant, can alleviate the effects of salt stress and improve crop salt tolerance. This study explores the growth, physiology, transcriptome, and metabolome of cotton to clarify the effects of small molecule peptides on cotton growth, antioxidant capacity, ion homeostasis, transcription, and metabolic changes. It elucidates the regulatory effects and salt tolerance mechanisms of small molecule peptides, providing some reference for their application and theoretical basis for alleviating the impact of salt stress on cotton production.

### Methods:

This study includes two pilot experiments and a pot experiment. Firstly, two preliminary experiments were conducted to determine the suitable application method of small molecule peptides for seed soaking. Then, a pot experiment was conducted to explore the alleviating effect and mechanism of PHs on salt stress in cotton. A pot experiment was conducted with three salinity treatments: 0.52 g/kg (S1), 2.52 g/kg (S2), and 4.52 g/kg (S3), and four pH concentration treatments: no soaking (CK), 0.2 g/L pH soaking (P1), 0.5 g/L pH soaking (P2), and 0.8 g/L pH soaking (P3), for a total of 12 treatments. Each treatment was repeated four times. By measuring the growth indicators, photosynthetic parameters, antioxidant enzyme activity, osmoregulatory substance content, ion content, and ion ratio of cotton seedlings, the effects of small molecule peptides on cotton growth and physiological characteristics under salt stress were elucidated. Metabolome and transcriptome measurements were conducted on the treatment with small molecule peptides that showed the best performance, in order to explore the maximum metabolic pathway of cotton affected by small molecule peptides and elucidate the molecular mechanism by which small molecule peptides improve salt tolerance in cotton.

### Results:

(1) When the concentration of small molecule peptide soaking seeds is 0.2-0.8g/L, it promotes cotton seed germination, increases cotton germination rate and hypocotyl length; The best effect is achieved when the soaking time is 8 hours. Low to medium concentration drip application has no significant effect on cotton growth, while high concentration drip application inhibits cotton growth.

(2) The application of small molecule peptides alleviated the effects of salt stress on the growth of cotton seedlings. Small molecule peptides increased cotton stem thickness, leaf area, dry and fresh weight,

and root development (root length, average root diameter, volume, surface area, and root tip number). The content of photosynthetic pigments and photosynthesis in cotton also significantly increased, with the best seed soaking effect observed at a concentration of 0.5g/L.

(3) The application of small molecule peptides optimized the physiological characteristics of cotton seedlings and regulated the ion balance of cotton cells. Small molecule peptides significantly reduced the content of malondialdehyde in cotton, increased the activity of antioxidant enzymes (SOD, POD, CAT, APX) and the content of osmoregulatory substances (free Pro, soluble sugar, soluble protein) in cotton; The application of small molecule peptides also reduced the Na<sup>+</sup> content of cotton leaves, stems, and roots, increased the K<sup>+</sup> and Ca<sup>2+</sup> content, and maintained the K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> and Ca<sup>2+</sup>/Na<sup>+</sup> ratios of cotton leaves, stems, and roots at a high level. Among them, soaking seeds with 0.5g/L PHs had the best effect.

(4) Applying small molecule peptides to regulate transcription and metabolism in cotton leaves and roots. Small molecule peptides mainly affect glutathione metabolism, phenylpropanoid biosynthesis, flavonoid biosynthesis, and flavonol biosynthesis in cotton leaves and roots. However, in leaves, they mainly affect glutathione metabolism, phenylpropanoid biosynthesis, and flavonoid biosynthesis, while in roots, they mainly affect glutathione metabolism, flavonoid biosynthesis, and flavonol biosynthesis. In the transcriptome, small molecule peptides mainly affect the biosynthesis of flavonoids and phenylpropanoids in cotton leaves and roots.

(5) Metabolomics analysis showed that salt stress significantly inhibited the accumulation of most phenylpropanoid metabolites such as flavonols, flavonol glycosides, flavins, catechins, and anthocyanins in cotton roots; After the application of small molecule peptides, the accumulation of most phenylpropanoid substances significantly increased. Transcriptomic analysis showed that the application of small molecule peptides significantly upregulated the expression of phenylpropanoid metabolism genes such as PAL, 4CL, CHS, CHI, CAD, DFR, F3H, F3'5'H, ANS, LAR, ANR, etc. Comprehensive metabolomics and transcriptomics analysis showed that the expression of LOC107905535, CSE, and F5H family genes in the CAD family was significantly correlated with the accumulation of most metabolites, and were key genes regulating the synthesis of phenylpropanoid metabolites in cotton.

Conclusions:

Small molecule peptides promote the growth, root development, biomass accumulation, and photosynthetic efficiency of cotton seedlings under salt stress; It also increased the activity of antioxidant enzymes, reduced oxidative damage to cotton growth under salt stress, alleviated osmotic stress by synthesizing osmotic substances, reduced Na<sup>+</sup> absorption by cotton leaves, stems, and roots, increased K<sup>+</sup> and Ca<sup>2+</sup> content, and improved cotton K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>/Na<sup>+</sup>. Taking all the indicators into consideration, the treatment effect of 0.5g/L small molecule peptide is the best. Small molecule peptides alleviate the effects of salt stress on cotton by regulating its amino acid metabolism, sugar metabolism, and synthesis of

antioxidants. Among them, small molecule peptides significantly affect the transcription and metabolism of phenylpropanoid biosynthesis and flavonoid biosynthesis pathways in cotton leaves and roots.

**Key words:** Salt stress; Small molecule peptides; Cotton; Antioxidant substances; metabolome

# 目录

摘要 .....	I
Abstract .....	III
目录 .....	VI
第1章 前言 .....	1
1.1 研究背景及意义 .....	1
1.2 国内外研究进展 .....	2
1.2.1 盐胁迫对植物生长和生理的影响 .....	2
1.2.2 植物耐盐机制 .....	3
1.2.3 小分子肽对盐胁迫下植物的影响 .....	4
1.2.4 盐胁迫对植物转录组学和代谢组学的影响 .....	5
1.3 研究目标及内容 .....	6
1.3.1 研究目标 .....	6
1.3.2 研究内容 .....	6
1.3.3 技术路线 .....	7
第2章 材料和方法 .....	8
2.1 试验材料 .....	8
2.2 预试验 .....	8
2.2.1 浸种试验 .....	8
2.2.2 滴施试验 .....	8
2.3 盆栽试验 .....	9
2.3.1 试验设计 .....	9
2.3.2 测试指标和方法 .....	10
2.3 试验数据分析 .....	11
第3章 外源小分子肽对盐胁迫下棉花生长和光合作用的影响 .....	12
3.1 小分子肽浸种和滴施对棉花生长的影响 .....	12
3.1.1 小分子肽浸种对棉花发芽的影响 .....	12
3.1.2 小分子肽滴施对棉花出苗的影响 .....	12
3.2 外源小分子肽对棉花生长的影响 .....	14
3.2.1 棉花生长性状 .....	14
3.2.2 棉花鲜重 .....	15

3.2.3 棉花干重 .....	15
3.3 外源小分子肽对棉花根系构型的影响 .....	16
3.4 外源小分子肽对棉花光合作用的影响 .....	17
3.4.1 SPAD值 .....	17
3.4.2 光合色素 .....	18
3.4.3 光合参数 .....	19
3.5 讨论 .....	20
3.6 小结 .....	21
第4章 外源小分子肽对盐胁迫下棉花生理特性和离子平衡的影响 .....	22
4.1 外源小分子肽对棉花抗氧化能力的影响 .....	22
4.1.1 叶片和根系丙二醛含量 .....	22
4.1.2 叶片抗氧化酶活性 .....	23
4.1.3 根系抗氧化酶活性 .....	23
4.2 外源小分子肽对棉花渗透物质含量的影响 .....	24
4.2.1 叶片渗透物质含量 .....	24
4.2.2 根系渗透物质含量 .....	25
4.3 外源小分子肽对棉花离子含量的影响 .....	25
4.3.1 叶片离子含量 .....	25
4.3.2 茎离子含量 .....	27
4.3.3 根系离子含量 .....	27
4.4 外源小分子肽对棉花离子比的影响 .....	28
4.4.1 叶片离子比 .....	28
4.4.2 茎离子比 .....	29
4.4.3 根系离子比 .....	29
4.5 讨论 .....	30
4.5.1 棉花抗氧化酶和渗透物质 .....	30
4.5.2 棉花离子平衡 .....	31
4.6 小结 .....	32
第5章 外源小分子肽对盐胁迫下棉花代谢和转录的影响 .....	33
5.1 外源小分子肽对盐胁迫下棉花代谢的影响 .....	33
5.1.1 棉花代谢物的分类和主成分分析 .....	33
5.1.2 差异代谢物的筛选 .....	34
5.1.3 差异代谢物的KEGG富集分析 .....	36
5.2 外源小分子肽对盐胁迫下棉花转录的影响 .....	37

5.2.1 转录数据测序 .....	37
5.2.2 差异基因的筛选 .....	37
5.2.3 差异基因的GO富集分析 .....	38
5.2.4 差异基因的KEGG富集分析 .....	39
5.3 转录组学和代谢组学联合分析 .....	41
5.4 讨论 .....	44
5.4.1 小分子肽对盐胁迫下棉花代谢和转录的影响 .....	44
5.4.2 小分子肽对盐胁迫下棉花苯丙素和类黄酮生物合成代谢的影响 .....	45
5.4.3 小分子肽对盐胁迫下棉花苯丙素和类黄酮生物合成基因表达的影响 .....	46
5.4.4 棉花苯丙素和类黄酮生物合成基因与代谢物间的相互作用 .....	47
5.5 小结 .....	48
第6章 结论和展望 .....	49
6.1 主要结论 .....	49
6.2 创新点 .....	49
6.3 研究展望 .....	50
附录A .....	51
参考文献 .....	60
致谢 .....	78
作者简介 .....	79

## 第 1 章 前言

### 1.1 研究背景及意义

土壤盐渍化是全球广泛存在的一种非生物胁迫,会降低农田产量,影响农作物品质,是农业生产的主要限制之一<sup>[1]</sup>。根据联合国粮农组织2024发布的《全球盐渍土壤报告》显示,全球盐渍土面积已超过 $13.81 \times 10^8 \text{hm}^2$ ,占陆地面积的10.7%<sup>[2]</sup>。我国盐渍土总面积约为 $9.91 \times 10^7 \text{hm}^2$ <sup>[3]</sup>,其中约有 $7.6 \times 10^6 \text{hm}^2$ 的盐渍土是可利用盐碱化耕地<sup>[4]</sup>。新疆是我国盐渍化土面积最大、积盐最严重、改良最困难的土壤盐渍化大省<sup>[5]</sup>,新疆盐渍化耕地面积占总灌区耕地面积的37.72%<sup>[6]</sup>,这严重限制了新疆农作物的生产。新疆还是我国最大的棉花种植省份,据国家统计局关于2024年棉花产量的公告显示,新疆棉花种植面积占全国的86.3%,皮棉产量占我国棉花生产总值的92.2%,连续7年稳定在500万吨以上<sup>[7]</sup>。新疆的耕地土壤盐渍化大大限制了棉花产量<sup>[8]</sup>,缓解盐胁迫对棉花生长发育的影响是提高棉花生产的关键。

在取消“冬春灌”大水压盐后,新疆在南北疆采取了“干播湿出”等方式减轻土壤盐胁迫,但我们仍需提高作物耐盐性<sup>[9]</sup>。棉花是一种相对耐盐的作物,但高盐胁迫仍会影响棉花的生长发育、生理特性和产量品质<sup>[10,11]</sup>。苗期是棉花生长中对盐胁迫最敏感的时期,提高棉花苗期的耐盐性是提升棉花产量和品质的关键<sup>[12]</sup>。盐渍化土壤中高浓度盐离子会抑制棉花种子萌发,造成棉苗失水萎蔫,甚至造成棉苗死亡<sup>[13]</sup>。生物刺激素能够有效缓解盐胁迫对植物的压力,保障作物正常生产<sup>[14]</sup>。小分子肽是一种富含活性小肽和氨基酸的生物刺激素,在农业生产中已被广泛应用于盐胁迫等非生物胁迫上,缓解胁迫压力、促进作物生长、提高作物品质<sup>[15]</sup>。小分子肽能够促进植物光合作用、提高抗氧化系统清除ROS的能力和渗透物质的积累来促进植物在非生物胁迫下的生长<sup>[16,17]</sup>。Peli等研究发现小分子肽促进葡萄的生长和干物质的积累,并通过转录组学研究发现小分子肽调节了葡萄抗氧化能力和黄酮代谢过程<sup>[18]</sup>;小分子肽也提高了盐胁迫下抗氧化酶活性、非酶抗氧化物质合成以及渗透物质等的积累<sup>[19]</sup>。也有人通过代谢组学研究发现且小分子肽上调了 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 等相关的离子转运蛋白基因的表达,维持盐胁迫下植物细胞的离子平衡,提高植物耐盐性<sup>[20]</sup>。目前对小分子肽的应用大多集中于植物的生长和生理生化方面,对小分子肽改善植物生长发育的分子机制研究较少。

随着高通量测序技术的不断发展转录组学与其他组学技术(如代谢组学、蛋白质组学)的联合分析逐渐成为主流。目前,转录组学和代谢组学被广泛应用于鉴定植物对逆境胁迫响应和生物刺激素响应等领域<sup>[21]</sup>。Raguraj等研究发现小分子肽诱导IAA生物合成

途径提高了植物对氮素的吸收利用,促进了植物根系的发育<sup>[22]</sup>,这与小分子肽影响了转录因子的激活、细胞壁组分的差异表达、胁迫响应和激素代谢等通路相关<sup>[23]</sup>。还有研究发现小分子肽调控了植物戊糖-磷酸途径和苯丙素生物合成代谢通路<sup>[24,25]</sup>,提高了植物类黄酮、酚类物质等代谢物的积累<sup>[26]</sup>。Lucini等在研究发现小分子肽显著提高了盐胁迫下生菜代谢谱的变化,根据聚类分析得到贡献最大的前三类代谢物分别是咖啡酰奎宁(苯丙素类)、类黄酮和碳水化合物(糖类)<sup>[27]</sup>。还有研究通过非靶代谢组学发现小分子肽调节了番茄的激素水平,并诱导了脂肪族硫代葡萄糖苷、生物碱和苯丙素的积累<sup>[28]</sup>。目前关于小分子肽缓解植物盐胁迫的生理生化变化的研究已经很多,但是对小分子肽缓解盐胁迫的分子机制还较少。本研究通过对小分子肽关于棉花生长、生理特征及内部代谢和转录的影响,探究小分子肽缓解棉花盐胁迫的生长、生理影响和转录代谢的机制,以期为提高棉花苗期的耐盐性提供一定的参考,为小分子肽在棉花生产中的应用提供借鉴。

## 1.2 国内外研究进展

### 1.2.1 盐胁迫对植物生长和生理的影响

盐胁迫严重影响了植物正常的生长发育和生理生化代谢功能,其危害主要表现在植株生长受到抑制(生长受阻、失绿、种子发芽受损、根系形态变化)、光合作用降低和营养失衡、植物受到渗透胁迫、氧化胁迫和细胞离子失衡的影响,此外植物正常的代谢活动也受到影响<sup>[29]</sup>。当暴露于盐胁迫环境时,植物根系首先感知到胁迫信号,高盐胁迫显著抑制植物根系的生长,表现为主根伸长受阻、侧根发芽迟缓及根毛密度降低<sup>[30]</sup>。感知到胁迫信号后,植物会改变形态适应盐胁迫。植物根系能够通过增强木质化和调整皮层细胞排列来减少 $\text{Na}^+$ 向地上部的运输<sup>[31]</sup>,同时通过根尖分生组织细胞程序性死亡的调控,优先将资源分配给存活组织<sup>[32]</sup>。此外,盐生植物如碱蓬还能通过形成肉质化根系提高水分储存能力,缓解渗透胁迫<sup>[33]</sup>。胁迫信号经根系传递至地上部后,植物的株高、茎粗、光合色素的合成及光合作用都会受到抑制<sup>[34]</sup>。盐胁迫下,盐离子抑制镁螯合酶(Mg-chelatase)和原叶绿素酸酯氧化还原酶(POR)的活性,阻碍叶绿素前体的合成<sup>[35]</sup>,植物叶片叶绿素含量显著降低<sup>[36]</sup>。盐胁迫下植株叶片气孔闭合, $\text{CO}_2$ 摄入减少,直接降低暗反应中RuBisCO酶的羧化效率<sup>[37]</sup>;盐胁迫还会破坏光合电子传递链的正常功能,降低植物光化学效率<sup>[38]</sup>;植物叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率降低,植物光合产物合成也会受到影响<sup>[39]</sup>。

盐胁迫引起植物的渗透胁迫、离子失衡和氧化胁迫。盐胁迫土壤中高浓度的 $\text{Na}^+$ 通过非选择性阳离子通道进入细胞会导致植物产生生理性干旱;还引起质膜过极化,促进 $\text{K}^+$ 和 $\text{Ca}^{2+}$ 的外流, $\text{Na}^+$ 过量积累,最终导致植物脱水。此外, $\text{Na}^+$ 与 $\text{K}^+$ 的离子半径和水合能相似,因此 $\text{Na}^+$ 会对 $\text{K}^+$ 产生竞争性抑制,导致植物细胞内 $\text{K}^+$ 的吸收减少;如果 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$

比例过高,  $\text{Na}^+$ 可从这些结合位点取代 $\text{Ca}^{2+}$ , 降低果胶的交联并延缓细胞伸长, 降低细胞膜功能和稳定性<sup>[40,41,42]</sup>。细胞中 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 离子除了参与渗透调节之外, 还在植物中发挥着其他重要的功能。 $\text{K}^+$ 是植物细胞中含量最多的阳离子, 参与植物生长发育中细胞内多种酶的活化、气孔运动、蛋白质和糖类的合成及运输<sup>[43]</sup>;  $\text{Ca}^{2+}$ 是一种重要结构、代谢、信号元素, 参与植物细胞壁结构的组成、并作为第二信使介导各类信号的传递<sup>[44]</sup>, 维持细胞 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比稳定对植物生长至关重要。此外, 盐胁迫还会抑制植物对其他营养元素(如 $\text{NH}_4^+$ 和 $\text{NO}_3^-$ )的吸收, 这种营养元素的亏缺会进一步影响植物的生长和发育, 导致植物整体代谢紊乱<sup>[45]</sup>。盐胁迫还导致植物产生过量活性氧(ROS), 超出了植物清除ROS的能力, ROS大量积累, 这会进一步导致细胞膜脂过氧化, 破坏细胞膜的功能和完整性, 形成恶性循环<sup>[46]</sup>。这主要来自以下几个方面。盐胁迫会导致植物细胞内离子失衡, 干扰细胞内正常的离子平衡和渗透调节, 这会大大增加细胞膜透性, 进而产生大量ROS<sup>[47]</sup>。盐胁迫下植物光合作用受到抑制, 叶绿体上的电子传递链受阻, 电子泄露增加, 产生了大量的超氧阴离子态的ROS<sup>[48]</sup>; 盐胁迫同样促进植物呼吸作用增强, 导致线粒体内电子传递链活性增加, 产生了更多的ROS<sup>[49]</sup>。丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的产物之一, 主要用来表征细胞的氧化应激程度, 盐胁迫下植物MDA含量显著提高<sup>[50]</sup>。

### 1.2.2 植物耐盐机制

植物本身能够通过合成积累渗透物质减轻渗透胁迫, 通过调节抗氧化系统清除过量活性氧。植物在盐胁迫下会调节无机离子( $\text{K}^+$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 等)和有机溶质的积累, 常见的有机溶质包括游离脯氨酸、可溶性糖、有机酸、甜菜碱等, 这些物质积累提高了细胞渗透势, 促进植物在盐胁迫下吸收水分<sup>[51]</sup>。植物抗氧化系统包括酶促抗氧化系统和非酶抗氧化物两部分组成, 抗氧化酶和非酶抗氧化剂协同清除细胞内ROS, 减轻盐胁迫对带来的氧化损伤。抗氧化酶主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等<sup>[52]</sup>。在酶促抗氧化系统中, 先由SOD将细胞中的超氧化物物质转化为 $\text{O}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}_2$ , 再由POD、CAT、APX等将 $\text{H}_2\text{O}_2$ 分解为无害的水和 $\text{O}_2$ <sup>[53]</sup>。非酶抗氧化剂主要包括谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(ASA)、类黄酮、花青素、维生素E等, 这些抗氧化剂也能发挥各自的功能清除细胞内的ROS<sup>[54,55]</sup>。Gossett研究发现在盐胁迫下棉花SOD、CAT、APX、POD酶活性显著增加<sup>[56]</sup>; 但高盐胁迫下棉花抗氧化酶活性会降低, 这可能是因为不同酶活的临界盐度不同有关, 也可能与盐碱胁迫类型有关<sup>[57]</sup>。盐胁迫下, 棉花还通过非酶抗氧化物质的合成清除ROS, 降低细胞受到的氧化损伤<sup>[58,59]</sup>。Akhter研究发现, 盐胁迫下棉花总酚、GSH和ASA、APX、GR等物质的合成显著提高, 其中GSH、GR、ASA和APX通过催化NADPH的转化协同高效清除细胞内ROS<sup>[60]</sup>。植物的抗氧化和非酶抗氧化系统协同作用清除细胞在逆境胁迫下产生的过量ROS, 在维持蛋白质的稳定性、生物膜系统的结构完整性以及防止膜脂质过氧化方面