

分类号: S512.4  
学 号: 20222012014

密 级:  
单位代码: 10759

# 石河子大学

## 硕 士 学 位 论 文



### 基于转录组和代谢组研究 MeJA 对干旱胁迫下 小黑麦生理代谢的影响

学 位 申 请 人	康文婧
指 导 教 师	孔广超 教授
申请学位门类级别	农学硕士
学 科、专 业 名 称	作物学
研 究 方 向	作物遗传育种
所 在 学 院	农学院

中国·新疆·石河子  
2025 年 6 月

分类号: S512.4  
学号: 20222012014

密级:  
单位代码: 10759

# 石河子大学

## 硕士学位论文



### 基于转录组和代谢组研究 MeJA 对干旱胁迫下 小黑麦生理代谢的影响

学位申请人	康文婧
指导教师	孔广超 教授
申请学位门类级别	农学硕士
学科、专业名称	作物学
研究方向	作物遗传育种
所在学院	农学院

中国·新疆·石河子  
2025年6月

**The effects of MeJA on physiological metabolism of *triticale* under drought stress were studied based on transcriptome and metabolome**

A Dissertation Submitted to

**Shihezi University**

In Partial Fulfillment of the Requirements

for the Degree of

**Master of Agronomy**

By

**Kang Wenjing**

**(crop genetics and breeding)**

Dissertation Supervisor: Prof. Kong Guangchao

June, 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：康文婧

时间：2025年5月23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：康文婧

时间：2025年5月23日

导师签名：刘建

时间：2025年5月23日

## 摘要

**【目的】**全球气候变暖导致干旱事件频发，土壤水分亏缺加剧，严重制约着全球农业生产与粮食安全。因此探究作物的抗旱调控机制对保障粮食安全具有重要意义。茉莉酸甲酯(Methyl jasmonate, MeJA)是植物体内重要的茉莉酸类信号分子，通过激活抗氧化防御系统、调控气孔运动及诱导胁迫响应基因表达等途径参与植物干旱适应性反应。施用外源 MeJA 能够显著增强小麦、玉米等作物的抗旱性。小黑麦(*×Triticale* Wittmack)，是由小麦与黑麦经属间杂交人工合成的新型作物，具有重要的粮饲作物应用价值与前景。目前，关于 MeJA 在小黑麦干旱胁迫响应中的调控机制仍缺乏系统研究。

**【方法】**本研究以六倍体小黑麦品种新小黑麦 3 号为材料，采用蒸馏水(0  $\mu\text{mol/L}$  MeJA)、0.2  $\mu\text{mol/L}$ 、0.4  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 浸种 16 h 后，分别在正常条件(CK)和 5% PEG-6000(DS)下发芽至第 4 d、第 7 d 时，分别测定发芽率、发芽势、生长指标、根系相关参数、抗氧化酶活性、丙二醛、相对电导率等指标。对 CK-0  $\mu\text{mol/L}$  MeJA、DS-0  $\mu\text{mol/L}$  MeJA、DS-0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 处理的小黑麦幼苗进行转录组和非靶向代谢组学分析，结合转录组和非靶向代谢组探究外源 MeJA 调控干旱胁迫下小黑麦生理及分子调控机制。

### **【结果】** (1) MeJA 浸种对干旱胁迫下小黑麦幼苗生长与生理的影响

DS 处理显著抑制了小黑麦种子的萌发及幼苗生长，但经 0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 浸种的小黑麦种子在 DS 下的发芽势、发芽率较蒸馏水浸种分别显著提高了 14.08%、13.75%，幼苗株高、干重、植株含水量分别显著提高了 31.57%、16.77%、4.22%。在 DS 处理下，0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 浸种后小黑麦幼苗中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性分别较蒸馏水浸种幼苗中分别显著提高了 10.16%、20.47%、30.12%，丙二醛(MDA)含量、相对电导率分别显著降低了 24.06%、25.47%。

### (2) MeJA 浸种对干旱胁迫下小黑麦转录组学的分析

在 DS VS CK 中共检测出 9775 个差异表达基因(其中上调差异表达基因 5389 个，下调差异表达基因 4386 个)，在 DS-MeJA VS DS 中共检测出 8080 个差异表达基因(其中上调差异表达基因 3671 个，下调差异表达基因 4409 个)；在 DS-MeJA VS CK 中共检测出 2112 个差异表达基因(其中上调差异表达基因 1375 个，下调差异表达基因 737 个)；KEGG 结果显示在 DS VS CK 对比组中注释到的 DEGs 主要分布在 MAPK 信号通路，DS-MeJA VS DS 对比组中注释到的 DEGs 主要分布在糖酵解/糖异生途径，DS-MeJA VS CK 对比组中注释到的 DEGs 主要分布在植物激素信号转导。GO 分析表明 MeJA 可能通过调控小黑麦幼苗叶片中生物合成、代谢、酶活性和转运功能，以此提高小黑麦耐旱性。

### (3) MeJA 浸种对干旱胁迫下小黑麦代谢组的分析

在 DS VS CK、DS-MeJA VS DS、DS-MeJA VS CK 对比组中，小黑麦幼苗中分别共检测到 47、15、55 种差异代谢物。上述 3 个对比组各筛选出 20、5、20 条差异代谢通路，其中 DS VS CK 与 DS-MeJA VS CK 对比组中主要是硫辛酸代谢（Lipoic acid metabolism）通路富集显著；DS-MeJA VS DS 对比组主要是硫代谢（Sulfur metabolism）通路富集显著，上述代谢通路可能是小黑麦幼苗响应干旱胁迫的关键代谢途径。

#### （4）MeJA 浸种对干旱胁迫下小黑麦转录组与非靶向代谢组学联合分析

DS-MeJA VS DS 比较组中两个组学鉴定出的差异基因和代谢物共同富集的 KEGG 通路共有 4 条，分别为类黄酮生物合成、脂肪酸生物合成、不饱和脂肪酸的生物合成和硫代谢。DS VS CK 比较组中共同富集到的 KEGG 通路数为 33 条，涉及到半乳糖代谢、抗坏血酸和醛酸代谢通路等，而 DS-MeJA VS CK 比较组中共同富集到的 KEGG 通路数为 40 条，涉及到磷酸戊糖途径、果糖和甘露糖等代谢过程。对类黄酮生物合成通路进行重点分析后发现，代谢物山奈酚的显著积累可能是受 *TRITD\_4B1G193680*（FLS）基因的上调表达的影响。

**【结论】**本研究通过多组学联合分析揭示了外源 MeJA 浸种对干旱胁迫下小黑麦生长与抗逆性的调控机制。生理试验表明，0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA 浸种通过显著提高抗氧化酶活性和降低丙二醛积累，显著增强小黑麦种子萌发能力及幼苗生长，有效缓解干旱胁迫对幼苗的氧化损伤。转录组分析发现，MeJA 浸种通过激活 MYB、NAC 等转录因子家族的基因表达，调控植物激素信号转导（茉莉酸、脱落酸、生长素）及糖酵解/糖异生途径，促进抗旱相关基因表达，增强水分保持与渗透调节能力。代谢组学进一步揭示，MeJA 诱导干旱胁迫下有机酸、黄酮类、糖类及氨基酸等代谢物显著积累，并通过硫代谢、类黄酮合成等通路协同缓解细胞损伤。MeJA 通过基因表达调控与代谢物合成的双重作用，优化脂肪酸生物合成、黄酮类抗氧化物质生成及能量供应网络，形成多层次的抗旱防御体系。研究结果为解析小黑麦抗旱分子机制提供了新见解，并为利用 MeJA 浸种技术提升作物抗旱性提供了理论依据与实践策略。

**关键词：**小黑麦；干旱胁迫；茉莉酸甲酯；转录组；代谢组

## Abstract

**【Objective】** Global climate warming has led to frequent drought events and aggravated soil water deficits, severely constraining global agricultural production and food security. Therefore, investigating the drought resistance regulatory mechanisms in crops is of critical importance for ensuring food security. Methyl jasmonate (MeJA), a key jasmonate signaling molecule in plants, participates in drought adaptation by activating antioxidant defense systems, regulating stomatal movement, and inducing stress-responsive gene expression. Exogenous application of MeJA has been shown to significantly enhance drought tolerance in crops such as wheat and maize. Triticale (*×Triticale* Wittmack), a novel crop artificially synthesized through interspecific hybridization between wheat and rye, holds significant value and potential as a dual-purpose grain and forage crop. However, the regulatory mechanisms of MeJA in triticale under drought stress remain poorly characterized.

**【Methods】** This study utilized hexaploid triticale cultivar "Xinxiaoheimai 3" as experimental material. Seeds were soaked in distilled water (0  $\mu\text{mol/L}$  MeJA), 0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA, or 0.4  $\mu\text{mol/L}$  MeJA for 16 h, followed by germination under normal conditions (CK) or drought stress (5% PEG-6000, DS). Germination rate, germination vigor, growth parameters, root traits, antioxidant enzyme activities, malondialdehyde (MDA) content, and relative electrolyte leakage were measured at 4 and 7 days post-treatment. Transcriptomic and untargeted metabolomic analyses were performed on seedlings subjected to CK-0  $\mu\text{mol/L}$  MeJA, DS-0  $\mu\text{mol/L}$  MeJA, and DS-0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA treatments to elucidate the physiological and molecular mechanisms underlying MeJA-mediated drought tolerance.

**【Results】** (1) Effects of seed soaking with MeJA on growth and physiology of triticale seedlings under drought stress

DS significantly inhibited seed germination and seedling growth in triticale. However, pretreatment with 0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA under DS significantly increased germination vigor (14.08%), germination rate (13.75%), plant height (31.57%), dry weight (16.77%), and water content (4.22%) compared to the water-soaked control. Under DS, seedlings treated with 0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA exhibited significantly enhanced activities of superoxide dismutase (SOD, 10.16%), peroxidase (POD, 20.47%), and catalase (CAT, 30.12%), along with reduced MDA content (24.06%) and relative electrolyte leakage (25.47%), indicating alleviated oxidative damage.

(2) Transcriptomic analysis of triticale by seed soaking with MeJA under drought stress

A total of 9,775 differentially expressed genes (DEGs) were identified in the DS vs CK comparison (5,389 upregulated, 4,386 downregulated). The DS-MeJA VS DS comparison revealed 8,080 DEGs (3,671

upregulated, 4,409 downregulated), while DS-MeJA VS CK showed 2,112 DEGs (1,375 upregulated, 737 downregulated). KEGG pathway analysis indicated that DEGs in DS vs CK were predominantly enriched in MAPK signaling pathways. In DS-MeJA VS DS, DEGs were mainly associated with glycolysis/gluconeogenesis pathways, while those in DS-MeJA VS CK were enriched in plant hormone signal transduction. GO analysis suggested that MeJA enhances drought tolerance by regulating biosynthesis, metabolism, enzyme activity, and transport functions in triticale leaves.

### (3) Metabonomics analysis of triticale by seed soaking with MeJA under drought stress

Untargeted metabolomics detected 47, 15, and 55 differentially accumulated metabolites (DAMs) in the DS vs CK, DS-MeJA VS DS, and DS-MeJA VS CK comparisons, respectively. A total of 20, 5, and 20 significantly enriched metabolic pathways were identified in these three comparisons. Notably, liponic acid metabolism was prominently enriched in DS vs CK and DS-MeJA VS CK, while sulfur metabolism was significantly enriched in DS-MeJA VS DS. These pathways are likely critical for triticale's response to drought stress.

### (4) Combined transcriptome and untargeted metabolomics analysis of triticale by seed soaking with MeJA under drought stress

In the DS-MeJA vs DS group, four KEGG pathways were co-enriched by both differentially expressed genes and metabolites: flavonoid biosynthesis, fatty acid biosynthesis, biosynthesis of unsaturated fatty acids, and sulfur metabolism. Comparative analysis showed 33 co-enriched pathways in DS vs CK, including galactose metabolism, as well as ascorbate and aldarate metabolism, while DS-MeJA vs CK exhibited 40 co-enriched pathways, primarily involving the pentose phosphate pathway and fructose/mannose metabolism. Targeted investigation of the flavonoid biosynthesis pathway demonstrated that the significant accumulation of kaempferol was likely mediated by the upregulated expression of *TRITD\_4BIG193680* (FLS), a key flavonol synthase gene.

**【Conclusion】** This study elucidates the regulatory mechanisms of exogenous MeJA seed soaking on the growth and drought resistance of triticale under drought stress through integrated multi-omics analysis. Physiological experiments demonstrated that pretreatment with 0.2  $\mu\text{mol/L}$  MeJA significantly enhanced seed germination and seedling growth by boosting antioxidant enzyme activities and reducing malondialdehyde (MDA) accumulation, thereby effectively alleviating oxidative damage caused by drought. Transcriptomic analysis revealed that MeJA activated the expression of transcription factor families such as MYB and NAC, modulated plant hormone signaling pathways (jasmonate, abscisic acid, and auxin), and regulated glycolysis/gluconeogenesis pathways. These processes promoted the expression of drought-responsive genes and improved water retention and osmotic adjustment capacities. Metabolomic profiling further uncovered that MeJA induced significant accumulation of organic acids, flavonoids, sugars, and amino acids under drought stress, while coordinating sulfur metabolism and fatty acid metabolism

pathways to synergistically mitigate cellular damage. By dual regulation of gene expression and metabolite synthesis, MeJA optimized fatty acid biosynthesis, flavonoid-derived antioxidant production, and energy supply networks, establishing a multi-layered drought defense system. These findings provide novel insights into the molecular mechanisms of drought tolerance in triticale and offer a theoretical foundation and practical strategies for enhancing crop drought resistance through MeJA seed priming technology.

**Key words:** Triticale; Drought stress; Methyl jasmonate; Transcriptome; Metabolome

# 目录

摘要 .....	I
Abstract .....	III
目录 .....	VI
缩略词表 .....	IX
第 1 章 文献综述 .....	1
1.1 引言 .....	1
1.2 干旱胁迫对植物生长和生理的影响 .....	1
1.3 植物对干旱胁迫的响应机制 .....	2
1.3.1 植物的生理抗旱机制 .....	2
1.3.2 信号转导途径 .....	3
1.4 茉莉酸及其衍生物在植物中的研究进展 .....	4
1.4.1 茉莉酸的概述 .....	4
1.4.2 茉莉酸甲酯概述 .....	5
1.4.3 茉莉酸甲酯在干旱胁迫中的作用 .....	5
1.5 转录组学和代谢组学技术在植物中的应用 .....	6
1.5.1 转录组学概述 .....	6
1.5.2 代谢组学概述 .....	7
1.5.3 转录组学和代谢组学联合分析 .....	7
1.6 研究的目的、意义、研究内容 .....	8
1.6.1 研究目的意义 .....	8
1.6.2 研究内容 .....	8
1.6.3 技术路线 .....	9
第 2 章 外源 MeJA 对干旱胁迫下小黑麦幼苗生长与生理的影响 .....	10
2.1 材料与方法 .....	10
2.1.1 试验材料及处理 .....	10
2.2 测定项目及方法 .....	11
2.2.1 发芽指标 .....	11
2.2.2 生长指标 .....	11
2.2.3 根系形态学参数 .....	12

2.2.4 幼苗抗氧化酶活性 .....	12
2.2.5 丙二醛含量及质膜相对透性 .....	12
2.3 数据处理 .....	12
2.4 结果与分析 .....	12
2.4.1 小黑麦种子发芽势及发芽率 .....	12
2.4.2 小黑麦幼苗生长指标 .....	14
2.4.3 小黑麦根系性状 .....	16
2.4.4 小黑麦幼苗抗氧化酶活性、丙二醛含量及相对电导率 .....	16
2.4.5 小黑麦种子发芽、幼苗生理指标间的相关性 .....	18
2.5 讨论 .....	19
第 3 章 外源 MeJA 对干旱胁迫下小黑麦转录组学的影响 .....	21
3.1 材料与方法 .....	21
3.1.1 试验材料及处理 .....	21
3.1.2 提取 total RNA .....	22
3.1.3 测序文库构建及转录组测序 .....	22
3.1.4 测序数据质量检控与参考基因组比对 .....	22
3.1.5 差异表达基因 qRT-PCR 分析 .....	22
3.2 结果与分析 .....	23
3.2.1 转录组测序质量评估 .....	23
3.2.2 不同样品基因表达量对比、样品相关性分析、样品主成分分析 .....	24
3.2.3 差异基因表达分析 .....	25
3.2.4 差异表达基因聚类分析 .....	26
3.2.5 差异表达基因 GO 分类与富集分析 .....	27
3.2.6 差异基因 KEGG 富集分析 .....	31
3.2.7 加权基因共表达网络分析 (WGCNA) .....	34
3.2.8 关键代谢途径中差异表达基因分析 .....	35
3.2.9 转录因子表达分析 .....	39
3.2.10 差异表达基因 qRT-PCR 和 RNA-seq 的表达量分析 .....	41
3.3 讨论 .....	41
第 4 章 外源 MeJA 对干旱胁迫下小黑麦代谢组学的影响 .....	44
4.1 材料与方法 .....	44
4.1.1 试验材料及处理 .....	44
4.1.2 待测样品制备 .....	45
4.1.3 仪器与设备 .....	45

4.1.4 数据预处理及分析 .....	45
4.2 结果与分析 .....	46
4.2.1 数据的稳定性考察 .....	46
4.2.2 样本主成分分析 .....	47
4.2.3 样本相似性分析和代谢物分类分析 .....	48
4.2.4 OPLS-DA 分析 .....	49
4.2.5 差异代谢物分析 .....	51
4.2.6 差异代谢物的鉴定 .....	54
4.2.7 差异代谢物表达分析 .....	59
4.2.8 差异代谢物 KEGG 通路富集分析 .....	60
4.2.9 差异代谢物相关性图分析 .....	61
4.3 讨论 .....	62
第 5 章 外源 MeJA 对干旱胁迫下小黑麦转录组与代谢组学联合分析 .....	64
5.1 材料与方法 .....	64
5.1.1 试验材料及处理 .....	64
5.1.2 KEGG 通路整合分析 .....	64
5.1.3 生物标志物筛选 .....	64
5.1.4 差异基因和差异代谢物相关性分析 .....	64
5.2 结果与分析 .....	65
5.2.1 差异基因和差异代谢物共同富集的 KEGG 通路分析 .....	65
5.2.2 共同富集的 KEGG 通路差异基因及代谢物鉴定 .....	66
5.2.3 生物标志物的筛选 .....	68
5.2.4 类黄酮生物合成通路差异表达基因和差异代谢物分析 .....	70
5.2.5 差异基因和差异代谢物相关性分析 .....	71
5.3 讨论 .....	74
第 6 章 结论、创新点、展望 .....	76
6.1 全文结论 .....	76
6.2 本研究创新点 .....	77
6.3 研究展望 .....	77
参考文献 .....	78
附录 .....	85
致谢 .....	92
个人简介 .....	93
导师评阅表 .....	94

## 缩略词表

缩略语	英文全称	中文名称
Abbreviation	Full name in english	Meaning in chinese
ABA	Abscisic Acid	脱落酸
CAT	Catalase	过氧化氢酶
DEGs	Differentially Expressed Genes	差异表达基因
GO	Gene Ontology	基因本体论
JA	Jasmonate Acid	茉莉酸
KEGG	Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes	京都基因与基因组百科全书
LC-MS	Liquid Chromatograph Mass Spectrometer	液相色谱-质谱联用仪
MDA	Malondialdehyde	丙二醛
MeJA	Methyl Jasmonate	茉莉酸甲酯
PCA	Principal Component Analysis	主成分分析
PEG	Polyethylene Glycol	聚乙二醇
POD	Peroxidase	过氧化物酶
qRT-PCR	Quantitative Real-time PCR	实时荧光定量 PCR
RNA-seq	RNA-sequencing	RNA 测序
ROS	Reactive Oxygen Species	活性氧
SOD	Superoxide Dismutase	超氧化物歧化酶

## 第1章 文献综述

### 1.1 引言

随着全球气候变化及温室气体排放的不断增加，极端天气事件频发，尤其是干旱的发生频率和强度显著增加（王玮，2013）。干旱已成为全球农业生产中最主要的非生物胁迫之一，严重影响了作物正常生长发育，降低了作物产量。干旱胁迫导致的小麦产量损失风险达到了9-12%，尤其是在干旱和半干旱地区，干旱对粮食安全的威胁尤为突出（Leng et al., 2019）。

茉莉酸甲酯（Methyl Jasmonate, MeJA）是一种重要的植物激素，属于茉莉酸（Jasmonic Acid, JA）类化合物，广泛存在于植物体内，并在植物的生长、发育以及逆境胁迫应用中发挥着重要作用。MeJA不仅能够调节植物的生理过程，如促进种子萌发（Sybilska et al., 2023），还能够提高植物对非生物胁迫的耐受性，如干旱、盐碱、低温等胁迫（Muzaffar et al., 2024）。

小黑麦（×*Triticale* Wittmack）是通过小麦属（*Triticum*）与黑麦属（*Secale*）的属间远缘杂交培育成的异源多倍体作物（王萌等，2020），具有较高的营养价值和较强的环境适应性。小黑麦作为重要的粮饲兼用作物，因其优异的抗旱性，已成为全球干旱半干旱地区的主要粮饲栽培品种（侯云鹏等，2023）。然而，随着干旱胁迫程度的加剧，小黑麦的生长发育和产量仍受到显著负面影响。因此，研究小黑麦在干旱胁迫下的生理和代谢响应，探索提高小黑麦抗旱性的方法，对于保障粮食安全和农业可持续发展具有重要意义。

本研究旨在通过整合生理指标与多组学分析，系统解析 MeJA 调控小黑麦响应干旱胁迫的生理适应机制及其关键代谢通路调控网络，通过转录组和代谢组学技术，全面分析 MeJA 浸种处理的小黑麦在干旱胁迫下的基因表达和代谢物变化规律，揭示 MeJA 调控小黑麦抗旱性的分子机制和代谢途径。研究结果将为小黑麦及小麦的抗旱育种提供理论依据，并为 MeJA 在农业生产中的应用提供新的思路和方法。

### 1.2 干旱胁迫对植物生长和生理的影响

植物遭受干旱胁迫时，会通过一系列形态和生理变化来应对水分亏缺，以维持其生长发育。叶片是植物与外界环境交互的重要器官，为减少水分的蒸发，植物通常会减小叶片面积或皱缩卷曲，从而降低蒸腾作用（Kuromori et al., 2021）。同时叶片表面会变

得更加厚实或形成蜡质层 (Luo et al., 2022), 这虽能减少蒸腾失水, 但同时也削弱了叶片的光截获能力, 导致光能利用效率下降。

从生理层面来看, 干旱胁迫对光合系统的破坏尤为显著。干旱胁迫易导致叶片气孔导度降低,  $\text{CO}_2$  吸收受阻 (Yang et al., 2023), 光反应过程中光系统 II (PSII) 的电子传递链易受到光抑制损伤, ATP 和 NADPH 合成量减少直接限制卡尔文循环的碳同化效率 (Zhang et al., 2022)。长期干旱胁迫还会加速叶绿体结构解体, 表现为叶绿素含量下降、类胡萝卜素比例升高 (李民青等, 2024), 这些光合色素的代谢失衡进一步加剧了光合能力的衰退。

干旱胁迫引起的渗透胁迫会打破细胞的离子稳态。当叶片组织水势持续降低时, 细胞内可溶性糖、氨基酸等溶质浓度异常升高 (Takashi et al., 2021), 这种渗透失衡可能干扰酶活性并改变代谢途径的底物分配。此外, 水分亏缺会诱发氧化应激反应, 活性氧 (ROS) 如超氧阴离子 ( $\text{O}_2^-$ ) 和过氧化氢 ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) 在叶绿体、线粒体中过量积累 (Mittler et al., 2022), 造成膜脂过氧化、蛋白质氧化修饰以及 DNA 损伤。这些氧化损伤不仅直接影响光合器官功能, 还会通过信号级联放大效应抑制植物的整体生长发育。

## 1.3 植物对干旱胁迫的响应机制

### 1.3.1 植物的生理抗旱机制

为应对干旱胁迫引发的形态损伤和生理紊乱, 植物进化出多层次的主动调控机制, 包括水分动态平衡、渗透保护系统和抗氧化防御网络, 以维持细胞稳态并保障基本生命活动。

#### 1.3.1.1 水分吸收与保存的协同调控

植物的水分调节机制具有时空动态特征。在干旱胁迫初期, 植物会启动根系构型重塑的逆境响应机制, 表现为初生根的垂直向地性生长显著增强, 根系伸长向更深土层吸收水分, 根系深度的调整使植物能够利用更深土层水分, 减少地表水分不足带来的负面影响 (Ranjan et al., 2022)。与此同时, 植物的根系还会分泌有机酸或其他化合物, 改善根系对水分及养分的吸收效率 (Zhang et al., 2022)。气孔是植物气体交换的主要通道, 气孔开闭也是植物响应水分调节的另一重要机制 (Agurla et al., 2018)。在光合作用和蒸腾作用中起着关键作用。在干旱条件下, 植物会通过关闭气孔来减少水分的蒸发损失 (Bharath et al., 2021), 帮助植物保持水分平衡。

### 1.3.1.2 渗透保护物质的合成与功能耦合

植物通过合成渗透调节物质来调节细胞的渗透压，帮助植物保持细胞内的水分（Katal., 2024）。渗透调节物质的合成是植物应对干旱胁迫的重要内源性调节机制。为了保持细胞的水势，植物会合成和积累脂肪酸类、脯氨酸和可溶性糖等渗透调节物质，这些物质能够有效地调节细胞内的水分，降低细胞脱水的风险（Jiang et al., 2024）。脯氨酸是一种常见的渗透调节物质，其不仅能够帮助植物在干旱条件下维持水分，还具有抗氧化作用，可以缓解由于干旱胁迫引起的活性氧损伤（李会贞, 2024）。此外，其他渗透调节物质，如可溶性糖、甘油和某些氨基酸等，也在植物干旱应答中发挥重要作用，可溶性糖能够通过提高细胞的渗透压来帮助细胞保持水分，甘油则通过减少细胞内的水分丧失来增强植物的干旱胁迫耐受性（张乐欢等, 2024）。

氨基酸在植物抗旱中同样扮演着重要的角色，主要通过调节植物的代谢、增强抗逆性以及改善植物水分状况来提高植物的耐旱能力（Li et al., 2024）。首先，氨基酸作为植物细胞内的基本组成部分，参与蛋白质的合成和修复，在干旱等逆境条件下有助于维持细胞结构的完整性。其次，某些氨基酸如谷氨酸、脯氨酸等，能够帮助植物积累渗透调节物质，从而降低细胞内的水势，减少水分流失。此外，氨基酸能够促进植物合成抗氧化物质，减轻干旱引发的氧化应激，提高植物抗氧化酶的活性，减少活性氧（ROS）对细胞的伤害。

### 1.3.1.3 氧化应激的层级防御体系

当植物遭受干旱胁迫时，活性氧（ROS）被诱导大量积累，为了应对 ROS 的积累，植物构建了酶促-非酶促协同抗氧化系统（Binodh et al., 2022）。在酶促层面，超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化氢酶（CAT）和抗坏血酸过氧化物酶（APX）形成级联反应链，将  $O_2$  转化为  $H_2O_2$  并进一步还原为  $H_2O$ （Mittler et al., 2022）。非酶促防御则依赖谷胱甘肽（GSH）、类黄酮和维生素等小分子抗氧化剂，它们通过电子转移直接清除部分 ROS，同时修复氧化损伤的膜脂和蛋白质。其中干旱胁迫显著诱导了杨树中黄酮类生物合成基因的表达，并促进了具有抗氧化活性的酚类和黄酮类化合物的显著积累（Ahmed et al., 2021）。

## 1.3.2 信号转导途径

植物在干旱胁迫下通过复杂的信号转导途径来调控生理响应，确保其适应不利环境。脱落酸（ABA）、茉莉酸（JA）、乙烯（ET）和氨基酸等信号分子在逆境胁迫中的作用尤为关键（任卉敏等, 2024）。通过这些信号途径的激活，植物能够在干旱等胁