



外源茉莉酸甲酯对盐胁迫下小桐子幼苗渗透调节和脯氨酸代谢的影响

陈运梁, 邹竹荣, 杨双龙*

(云南师范大学 生命科学学院, 生物能源持续开发利用教育部工程研究中心, 云南省生物质能与环境生物技术重点实验室, 昆明 650500)

摘 要:以小桐子幼苗为材料, 采用人工气候箱内水培试验, 设置不同浓度(0、20、40、60、80、100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)茉莉酸甲酯(MeJA)和 150 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫处理, 分析不同处理条件下小桐子幼苗叶片的组织活力、MDA 含量、水势、含水量和叶片渗透调节物质脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖的含量, 以及脯氨酸代谢关键酶 P5CS、OAT 和甜菜碱合成关键酶 BADH 活性和相关基因表达水平, 探讨外源茉莉酸甲酯对盐胁迫下小桐子幼苗渗透调节能力的影响及其机制。结果表明:(1)外源 MeJA 处理可提高盐胁迫下小桐子幼苗叶片的组织活力和叶片含水量, 降低小桐子幼苗叶片的 MDA 含量和水势, 且 60 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度处理效果最佳。(2)外源 MeJA 处理可提高盐胁迫下小桐子幼苗叶片的脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖的含量, 且 60 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 处理显著提高了盐胁迫下小桐子幼苗内源茉莉酸、脯氨酸和甜菜碱的含量。(3)60 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 也提高了盐胁迫下小桐子 BADH、P5CS 和 OAT 的活性, 并上调了 *JcBADH*、*JcP5CS*、*JcOAT* 基因的表达水平, 但 MeJA 降低了脯氨酸降解酶 ProDH 的活性, 下调了 *JcProDH* 基因的表达。研究发现, 在盐胁迫条件下, 外源 MeJA 通过活化脯氨酸生物合成的谷氨酸和鸟氨酸途径, 尤其是鸟氨酸途径, 以及抑制脯氨酸降解途径来促进小桐子幼苗脯氨酸的积累, 同时 MeJA 也激活了幼苗体内甜菜碱的生物合成过程, 从而强化了盐胁迫下幼苗的渗透调节作用和耐盐性, 表明 MeJA 诱导的渗透调节在小桐子耐盐性形成过程中发挥着重要作用。

关键词:茉莉酸甲酯; 盐胁迫; 小桐子; 渗透调节能力; 脯氨酸代谢

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effect of Exogenous Methyl Jasmonate on Osmotic Adjustment Capacity and Proline Metabolism of *Jatropha curcas* Seedlings under Salt Stress

CHEN Yunliang, ZOU Zhurong, YANG Shuanglong*

(Key Laboratory of Biomass Energy and Environmental Biotechnology of Yunnan Province, Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy [Ministry of Education], School of Life Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China)

Abstract: We conducted hydroponic experiments in a plant growth chamber to study the effects of exogenous methyl jasmonate (0, 20, 40, 60, 80 and 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA) on osmotic adjustment capacity in *Jatropha curcas* seedlings under salt stress (150 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl). *J. curcas* seedlings under normal and salt stress conditions were treated with 0–100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA, and tissue vitality, MDA content, water

收稿日期: 2022-08-19; 修改稿收到日期: 2023-03-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260169, 32160076)

作者简介: 陈运梁(1998–), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物逆境生理研究。E-mail: plant_physiol519@163.com

* 通信作者: 杨双龙, 博士, 副教授, 硕士研究生导师, 主要从事植物逆境生物学研究。E-mail: yangsl318@163.com

content, water potential, the concentrations of compatible solutes proline, glycinebetaine, and soluble sugars in leaves of *J. curcas* seedlings, as well as the activities of the key enzymes Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS), ornithine aminotransferase (OAT) of proline biosynthesis and the key enzyme betaine aldehyde dehydrogenase (BADH) of glycinebetaine biosynthesis, and the expression level of proline and glycinebetaine biosynthesis-related genes were measured. The results showed that: (1) exogenous MeJA treatment enhanced tissue vitality and water content, but it decreased water potential and MDA content in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress, and the optimum concentration of MeJA was $60 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$. (2) The application of different exogenous MeJA concentrations increased the contents of proline, glycinebetaine and total soluble sugars, and the $60 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ concentration had the best effect. Treatment with $60 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA significantly enhanced the accumulation of jasmonic acid, proline, and glycinebetaine in *J. curcas* seedlings under salt stress. (3) The MeJA treatment also clearly raised the activities of BADH, P5CS and OAT, and increased the expression level of the *JcBADH*, *JcP5CS* and *JcOAT* in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress. However, the MeJA treatment decreased the activity of proline dehydrogenase (ProDH), and inhibited *JcBADH* expression in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress. The results showed that exogenous MeJA promoted the accumulation of proline in *J. curcas* seedlings under salt stress by activating the glutamate and ornithine pathway of proline biosynthesis, especially the ornithine pathway, and inhibiting the proline degradation pathway. Meanwhile, MeJA also activated the biosynthesis of glycinebetaine in *J. curcas* seedlings. These results indicated that exogenous MeJA treatment can enhance salt tolerance and osmotic adjustment capacity in *J. curcas* seedlings under salt stress, and osmoregulation is a key factor in MeJA-induced salt tolerance.

Key words: methyl jasmonate; salt stress; *Jatropha curcas* L.; osmotic adjustment capacity; proline metabolism

小桐子(*Jatropha curcas* L.),又称为小油桐、青桐木等,是一种大戟科极具开发潜力的重要能源植物^[1-2]。小桐子的原产地为南美洲,现广布于世界热带和亚热带地区,在中国主要分布在广西、云南、四川等省区^[1-4]。小桐子的种子出油率高,油质接近柴油,是优良的生物燃油制取原料,此外,小桐子也是绿化荒山、药用价值很高的资源树种^[1-3]。早期的研究认为,小桐子具有较强的抗旱和抗盐能力,但近几年的研究显示,小桐子对盐胁迫敏感,并不适合在大量盐碱地区种植和生产^[2-3,5]。因此,盐胁迫是限制小桐子产量提高和大面积推广的主要因素之一。

研究表明,盐胁迫可诱发渗透胁迫,从而降低植物的吸水能力、破坏叶绿素的生物合成、影响离子平衡、造成活性氧爆发、抑制植物种子萌发和生长发育^[6]。为了适应盐胁迫,植物在长期进化过程中形成了复杂的耐盐生理机制,包括渗透调节、离子区室化、活性氧清除和盐激蛋白积累等^[6-8]。研究证实,渗透调节是植物细胞响应盐胁迫环境的重要生理过程^[9-11]。在渗透调节过程中,植物细胞可大量积累有机和无机渗透调节物质,如脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖和无机离子等,其中,脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖是非常重要的有机渗透调节物质^[11-12]。

脯氨酸作为常见的蛋白质氨基酸,广泛参与了植物对盐、干旱、低温和重金属等胁迫的响应过程,

它具有减少水分流失,保护生物膜、蛋白质和清除活性氧等功能^[13]。目前的研究证实,植物体内脯氨酸的生物合成有谷氨酸和鸟氨酸两条途径^[13-15]。 Δ^1 -吡咯啉-5-羧酸合成酶(Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase, P5CS)是谷氨酸合成途径的关键酶,而鸟氨酸转氨酶(ornithine- δ -aminotransferase, OAT)被认为是鸟氨酸合成途径的关键酶^[13-17]。脯氨酸的降解则主要由脯氨酸脱氢酶(proline dehydrogenase, ProDH)控制^[15-18]。甘氨酸甜菜碱(glycine betaine, GB)也是植物体内重要的渗透调节物质,它具有防止失水,保护生物膜和胞内重要代谢酶等功能^[19]。GB属于季胺类化合物,它的生物合成过程包含两步重要的氧化还原反应,依次由胆碱单加氧酶(choline monooxygenase, CMO)和甜菜碱醛脱氢酶(betaine aldehyde dehydrogenase, BADH)催化完成,且研究证实BADH是植物体内更为重要的甜菜碱合成限速酶^[19-20]。

植物响应盐胁迫的过程涉及复杂的信号转导事件,一些研究证实脱落酸(abscisic acid, ABA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)等植物激素都参与其中^[7-8]。MeJA作为一种内源植物激素分子广泛参与了植物的生长发育和逆境胁迫响应过程^[21-22]。目前已有不少研究表明MeJA在植

物耐盐性形成过程中发挥着非常重要的作用。杨艺等的研究表明,MeJA 处理能够提高 NaCl 胁迫下棉花幼苗的脯氨酸含量,降低盐胁迫对棉花种子和幼苗的伤害^[23];山雨思等的研究显示,外源 MeJA 可显著提高盐胁迫下颠茄幼苗的渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖的含量,有效缓解光合色素的降解,从而提高了颠茄幼苗的耐盐性^[24]。Faghih 等报道 MeJA 处理可提高草莓抗氧化酶 APX、POX 和 SOD 等的活性,减轻盐胁迫造成的氧化伤害^[25]。此外,本试验前期的研究结果也表明 MeJA 处理可提高小桐子和玉米的耐盐性,且与模式植物玉米相比,MeJA 对小桐子耐盐性的提高更为显著(未发表资料)。然而,MeJA 提高植物耐盐性的机制尚不清楚,尤其是 MeJA 调控渗透调节提高植物耐盐性的机制还知之甚少。基于此,本试验以小桐子幼苗为材料,研究了外源 MeJA 处理对盐胁迫下小桐子幼苗渗透调节物质代谢及耐盐性的影响,以期初步探明 MeJA 调控渗透调节提高小桐子耐盐性的机制。

1 材料和方法

1.1 材料培养

试验材料为小桐子(*Jatropha curcas* L.)幼苗。挑选籽粒大小一致的小桐子种子(购自云南省元谋县),仔细清洗干净,先用 2.0%(W/V)的硫酸铜溶液消毒 20 min,再用蒸馏水冲洗干净,置于 25℃的人工气候箱中浸种 15 h 后,播种于铺有 6 层湿滤纸(蒸馏水浸湿)的白磁盘中,每盘 60 粒。种子于 25℃下暗萌发(加盖培养且光照度为 0)7 d,之后,选取长势较一致的小桐子幼苗置于人工气候箱中砂培生长 14 d,培养条件为 25℃/20℃(昼/夜)、75%相对湿度、16 h 光照(光照强度 280 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),培养期间用 1/2 Hoagland 营养液浇灌幼苗。

1.2 试验设计

试验 MeJA 浓度设置 0、20、40、60、80、100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 6 个水平,NaCl 浓度设置对照(1/2 Hoagland 营养液)和 150 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (1/2 Hoagland 营养液配置)2 个水平,共组成 12 个 MeJA+NaCl 处理组合。MeJA 和 NaCl 选用的处理浓度均基于本实验室的前期研究结果,试验使用的盐胁迫程度为中等水平,能显著影响玉米幼苗生长,但无致死情况。

取上述培养 21 d 长势较一致的小桐子幼苗分别置于不同处理组合中,在 25℃/20℃(昼/夜)、相对湿度 75%、16 h 光照(强度 280 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的人工气候箱中进行培养,每个处理 360 株幼

苗。处理 4 d 后,称取小桐子幼苗叶片进行组织活力、MDA 含量、水势、含水量、脯氨酸含量、甜菜碱含量和可溶性糖含量等指标的测定。

另外,在以上试验结果的基础上,筛选出 MeJA 处理的适宜浓度(60 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$),设置对照(CK, 1/2 Hoagland 营养液)、150 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 以及 60 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA+150 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 3 个处理,150 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 溶液用 1/2 Hoagland 营养液配制。选取培养 21 d 长势一致的小桐子幼苗置于上述设置的处理液中,在相对湿度为 75%、16 h 光照(强度 280 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、25℃/20℃(昼/夜)的人工气候箱中培养处理 4 d,每个处理 360 株幼苗,分别在处理的 0、1、2、3、4 d 取小桐子幼苗叶片,后续用于脯氨酸和甜菜碱含量、相关代谢关键酶活性及其基因表达量的检测。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 组织活力、丙二醛含量、水势和含水量 叶片组织活力的测定参照 Yang 等^[15]的 TTC 法进行;膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量按照 Bailly 等^[26]的硫代巴比妥酸法进行测定,单位以 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 表示;叶片水势(Ψ_w)用露点水势测定仪(HR-33T Dew point Microvoltmeter, Wescor, Logan, USA)测定;叶片含水量参照王帆等^[27]的方法进行测定。

1.3.2 脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖和茉莉酸含量 叶片脯氨酸含量按照 Planchet 等^[28]的酸性茚三酮法,单位以 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 表示;甜菜碱含量参照杨双龙等^[29]的方法进行测定,单位以 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 表示;可溶性糖含量按照 Tissue 等^[30]的苯酚-硫酸法进行测定,单位以 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 表示;小桐子叶片茉莉酸(JA)含量参照王玮等^[31]的方法进行测定,单位以 $\text{ng} \cdot \text{g}^{-1}$ 表示。

1.3.3 脯氨酸和甜菜碱代谢关键酶活性 脯氨酸代谢关键酶 OAT 和 ProDH 活性的测定参照 Sánchez 等^[32]的方法,以单位时间内 NADPH 氧化量来表示 OAT 的活性,以单位时间内 NADP^+ 消耗量来表示 ProDH 的活性;P5CS 活性的测定参照 Yang 等^[15]的方法进行,以单位时间内每毫克酶蛋白氧化 NADPH 的量表示 P5CS 的活性;甜菜碱代谢关键酶 BADH 活性参照 Yang 等^[33]的方法进行测定,依据每分钟 NADH 的生成量计算酶活性。蛋白质含量的测定按照 Bradford^[34]的方法进行,以牛血清蛋白为标准品。

1.3.4 RNA 提取和 RT-qPCR 小桐子叶片总 RNA 提取采用 TaKaRa 公司的 RNAiso Plus 和 Fruit-

表 1 RT-qPCR 分析中用到的引物序列

Table 1 Sequences of specific primers used for RT-qPCR analysis

基因名称 Gene name	登录号 Accession number of GenBank	引物序列 Sequence of primers (5'→3')	扩增长度 Amplification size/bp
18S rRNA	AY823528	F: ACATAGTAAGGATTGACAGA R: TAACGGAATTAACCAGACA	103
JcP5CS	GU358610	F: ACTTATTGGACTCGTGACAT R: ATTGCTGCCTCTTGGAAT	91
JcBADH	EF174190	F: CGTGAATTAGGAGAATGG R: TTGAAGGAGACTGATACC	100
JcOAT	KP313720	F: GAGCCTTCTATAATGATAA R: CAACAAGAGACAATAATG	184
JcProDH	KF879466	F: GTGTAAGGAGATTGAATGAG R: CAGAAGATGAAGGAAGAGA	144

mate™ for RNA Purification 试剂盒。JcP5CS、JcBADH、JcOAT 和 JcProDH 基因的表达采用 Roche LightCycler 96 (Roche Diagnostics Ltd.) 实时荧光定量 PCR 仪检测,以小桐子 18S rRNA 基因为内参,引物序列见表 1。RT-qPCR 的操作按照 TaKaRa 公司的 PrimeScript™ RT reagent Kit (Perfect Real Time) 试剂盒说明书进行。检测结果按照 Livak 和 Schmittgen^[35]的方法对目的基因差异表达进行分析。

1.4 数据处理

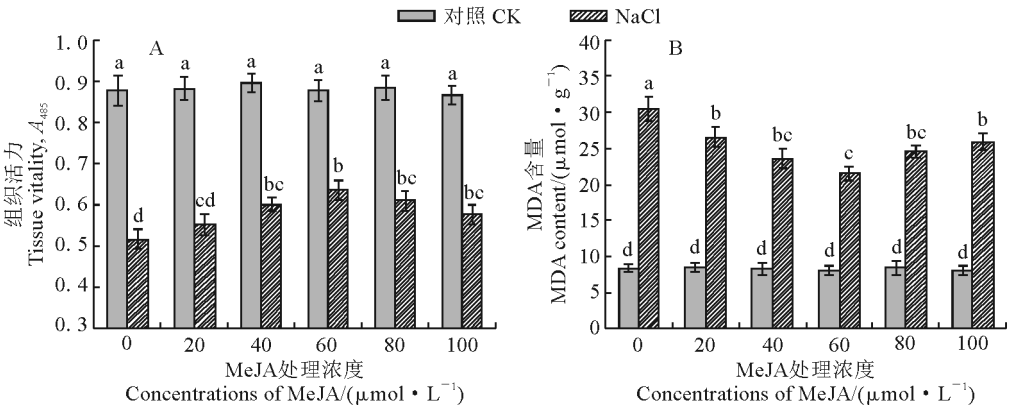
数据用 SPSS 22.0 进行方差分析,采用 Duncan 法进行多重比较,显著性差异水平 $\alpha=0.05$;采用 SigmaPlot 13.0 作图,图中的数据均为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 MeJA 对盐胁迫下小桐子叶片组织活力、丙二醛(MDA)含量的影响

在对照(CK)条件下,小桐子幼苗叶片的组织活

力和丙二醛(MDA)含量在不同浓度外源 MeJA 处理下均无显著变化($P>0.05$)。在 150 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫条件下,小桐子幼苗叶片的组织活力比对照大幅显著降低,而其叶片 MDA 含量则比相应对照大幅显著升高($P<0.05$)。与 150 mmol·L⁻¹ NaCl 单独处理(MeJA 浓度为 0)相比,各浓度外源 MeJA 使盐胁迫下小桐子幼苗叶片的组织活力大多显著增加,而使其叶片 MDA 含量均显著降低,且随着 MeJA 浓度增加,盐胁迫幼苗叶片的组织活力先升后降,叶片 MDA 含量则先降后升,并在 60 μmol·L⁻¹ MeJA 处理下分别达到最大值和最小值,此时其组织活力显著升高 23.1%,MDA 含量显著降低 29.8% (图 1)。以上结果表明,外源 MeJA 处理对正常生长的小桐子幼苗叶片组织活力和 MDA 含量没有显著影响,但可有效缓解盐胁迫下小桐子幼苗细胞活力的下降趋势,减轻幼苗的膜损伤程度,其中以 60 μmol·L⁻¹ MeJA 处理的效果最明显。



图中不同小写字母表示不同处理间差异达到 0.05 显著水平($P<0.05$)。下同

图 1 不同浓度 MeJA 对盐胁迫下小桐子幼苗叶片组织活力和 MDA 含量的影响

Different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same as below

Fig. 1 Effects of different MeJA concentrations on tissue vitality and MDA content in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress

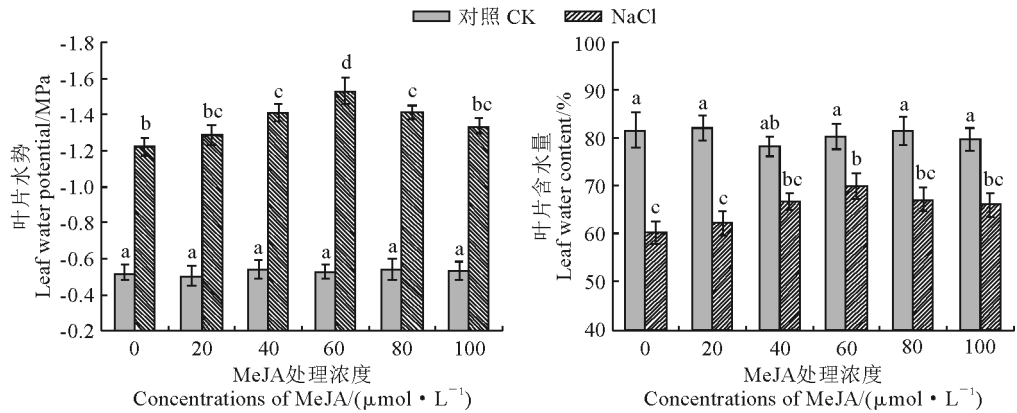


图2 不同浓度 MeJA 对盐胁迫下小桐子幼苗叶片水势和含水量的影响

Fig.2 Effects of different MeJA concentrations on water potential and water content in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress

2.2 MeJA 对盐胁迫下小桐子叶片水势和含水量的影响

图2显示,各浓度外源 MeJA 处理对正常培养的小桐子幼苗叶片水势和含水量均无显著影响。150 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫可显著降低小桐子幼苗叶片水势和含水量,与正常培养幼苗相比,盐胁迫4 d 后小桐子幼苗叶片的水势和含水量分别显著下降129.5%和25.8% ($P < 0.05$)。各浓度外源 MeJA 处理均可以进一步降低盐胁迫下小桐子幼苗叶片水势,而提高其叶片水分含量,并以60 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 处理的升降幅度最大,此时幼苗叶片水势比单独盐胁迫处理显著降低25.4%,其叶片含水量则显著升高15.8% ($P < 0.05$)。这些结果表明,外源 MeJA 处理可增强盐胁迫下小桐子幼苗细胞的保水能力,并以60 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度处理效果最佳。

2.3 MeJA 对盐胁迫下小桐子叶片渗透调节物质含量的影响

由图3可知,各浓度外源 MeJA 处理对正常培养条件下小桐子幼苗叶片脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖含量均无显著影响。与正常培养的幼苗相比,150 mmol · L⁻¹ NaCl 单独处理4 d 后小桐子幼苗叶片的脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖含量分别显著提高了2.3倍、1.2倍和1.1倍 ($P < 0.05$)。各浓度外源 MeJA 处理均可不同程度提高盐胁迫下小桐子幼苗叶片渗透调节物质含量,且除20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 处理的脯氨酸含量外,各渗透调节物质含量增幅均达到显著水平(图3)。同时,随着 MeJA 浓度的增加,盐胁迫下小桐子幼苗叶片脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖含量均先升后降,并均在60 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 处理时达到最高值,分别比单独盐胁迫处理显著提高20.9%、24.0%和60.8%。可见,各浓度外源 MeJA

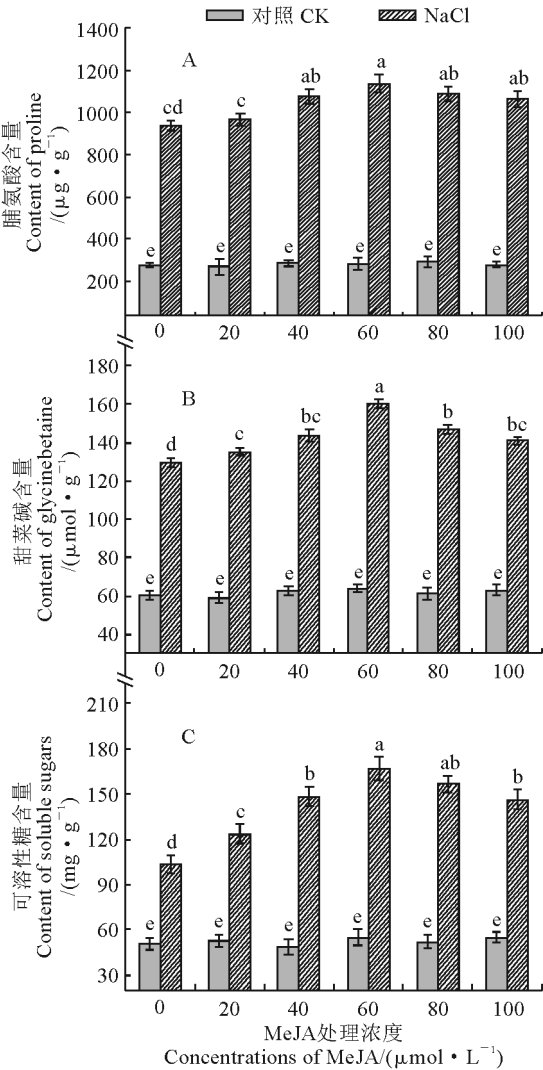


图3 不同浓度 MeJA 对盐胁迫下小桐子幼苗叶片脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖含量的影响

Fig.3 Effects of different MeJA concentrations on contents of proline, glycinebetaine and soluble sugars in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress

处理均可提高小桐子幼苗在盐胁迫下的渗透调节水平,并以 $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理效果最佳。因此,后续的试验采用 $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理盐胁迫下的小桐子幼苗,进一步研究了 MeJA 对盐胁迫下小桐子幼苗内源茉莉酸含量,以及重要渗透调节物质甜菜碱和脯氨酸代谢的影响。

2.4 MeJA 对盐胁迫下小桐子叶片茉莉酸含量和甜菜碱代谢的影响

图 4, A 显示, $150\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理 (NaCl) 可诱发小桐子幼苗叶片内茉莉酸的积累, 叶片茉莉酸含量在处理 0~2 d 增加最快, 之后增幅逐渐减缓; 与正常培养的对照 (CK) 幼苗相比, 盐胁迫 4 d 后幼苗叶片茉莉酸含量显著提高了 36.1% ($P<0.05$)。MeJA 处理可进一步提高盐胁迫下小桐子幼苗叶片内茉莉酸的含量。 $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 和 $150\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 复合处理 (MeJA+NaCl) 幼苗叶片内茉莉酸的含量在 1~4 d 始终显著高于同期 NaCl 处理, 在处理 4 d 时比 NaCl 处理显著提高了 14.5% ($P<0.05$)。这表明外源 MeJA 处理可显著提高盐胁迫下小桐子幼苗体内的茉莉酸

含量。

同时, 由图 4, B-D 可知, 小桐子幼苗叶片甜菜碱含量、甜菜碱关键合成酶 BADH 活性和甜菜碱合成关键酶基因 *JcBADH* 表达量在 NaCl 胁迫处理下均呈现持续快速增长的趋势, 其在处理 1~4 d 始终显著高于同期 CK, 在盐胁迫 4 d 时增幅分别达到 116.3%、154.8% 和 6.1 倍 ($P<0.05$)。 $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理能刺激盐胁迫下小桐子幼苗叶片甜菜碱含量、BADH 活性和 *JcBADH* 表达量进一步增加; MeJA+NaCl 处理幼苗叶片甜菜碱含量、BADH 活性和 *JcBADH* 表达量在处理 1~4 d 也始终显著高于同期 NaCl 处理, 在处理 4 d 时比 NaCl 处理分别显著上升了 21.9%、25.8% 和 56.5% ($P<0.05$)。这表明外源 MeJA 可以调控促进盐胁迫下小桐子幼苗叶片 *JcBADH* 基因的表达水平, 增强 BADH 活性, 提高甜菜碱的合成和积累。

2.5 MeJA 对盐胁迫下小桐子脯氨酸代谢的影响

由图 5 可知, $150\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理能诱发小桐子幼苗叶片内脯氨酸的快速积累, 而外源 $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理 1~4 d 可进一步显著增强盐

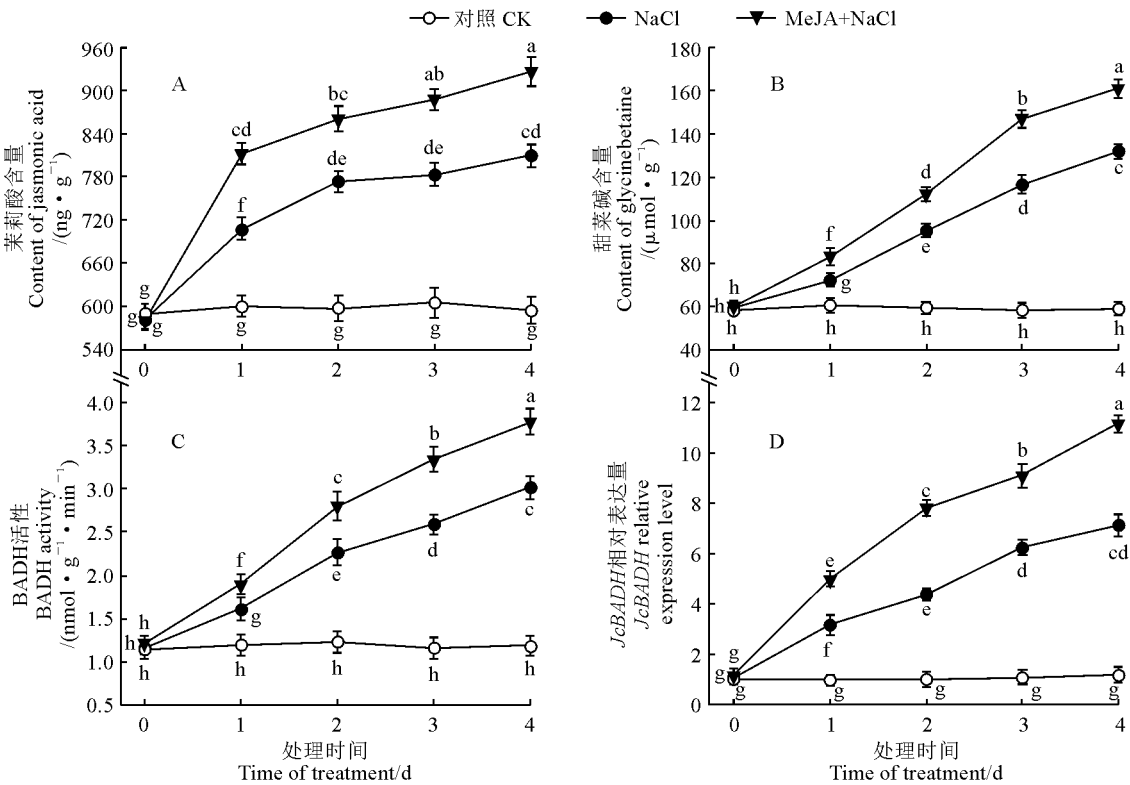


图 4 外源 $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 对盐胁迫下小桐子幼苗叶片茉莉酸含量、甜菜碱含量、BADH 活性和 *JcBADH* 基因表达的影响

Fig. 4 Effect of exogenous $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA on jasmonic acid content, glycinebetaine content, BADH activity and *JcBADH* gene expression level in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress

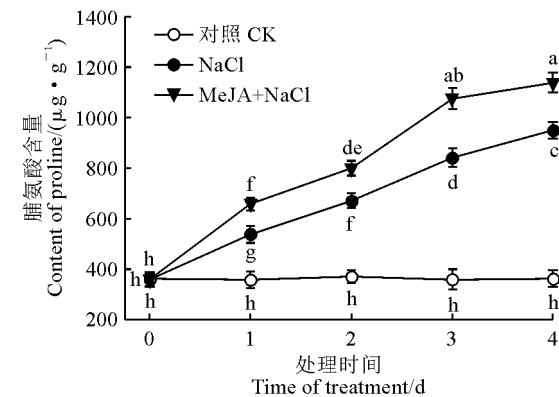


图 5 外源 $60\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 对盐胁迫下小桐子幼苗叶片脯氨酸含量的影响

Fig. 5 Effect of exogenous $60\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA treatment on proline content in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress

胁迫诱导的脯氨酸的积累。在整个处理过程中,幼苗叶片内脯氨酸含量始终表现为 MeJA+NaCl 处理显著高于同期 NaCl 处理,而 NaCl 处理又始终高于同期对照;在胁迫处理 4 d 时,MeJA+NaCl 处理幼苗叶片脯氨酸含量比 NaCl 处理显著上升了 20.0%, NaCl 处理又比对照显著上升了 162.1% ($P<0.05$)。这表明盐胁迫下外源 MeJA 处理可诱发小桐子幼苗体内脯氨酸的大量积累。

与此同时,图 6 显示,小桐子幼苗叶片脯氨酸合成关键酶 P5CS 和 OAT 活性及其相关基因 *JcP5CS*、*JcOAT* 表达量在 $150\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 1~4 d 期间均呈逐渐快速增加的趋势,且始终显著高于同期对照;与正常培养的对照幼苗相比,盐胁迫 4 d 后小桐子幼苗叶片 P5CS 和 OAT 活性分别

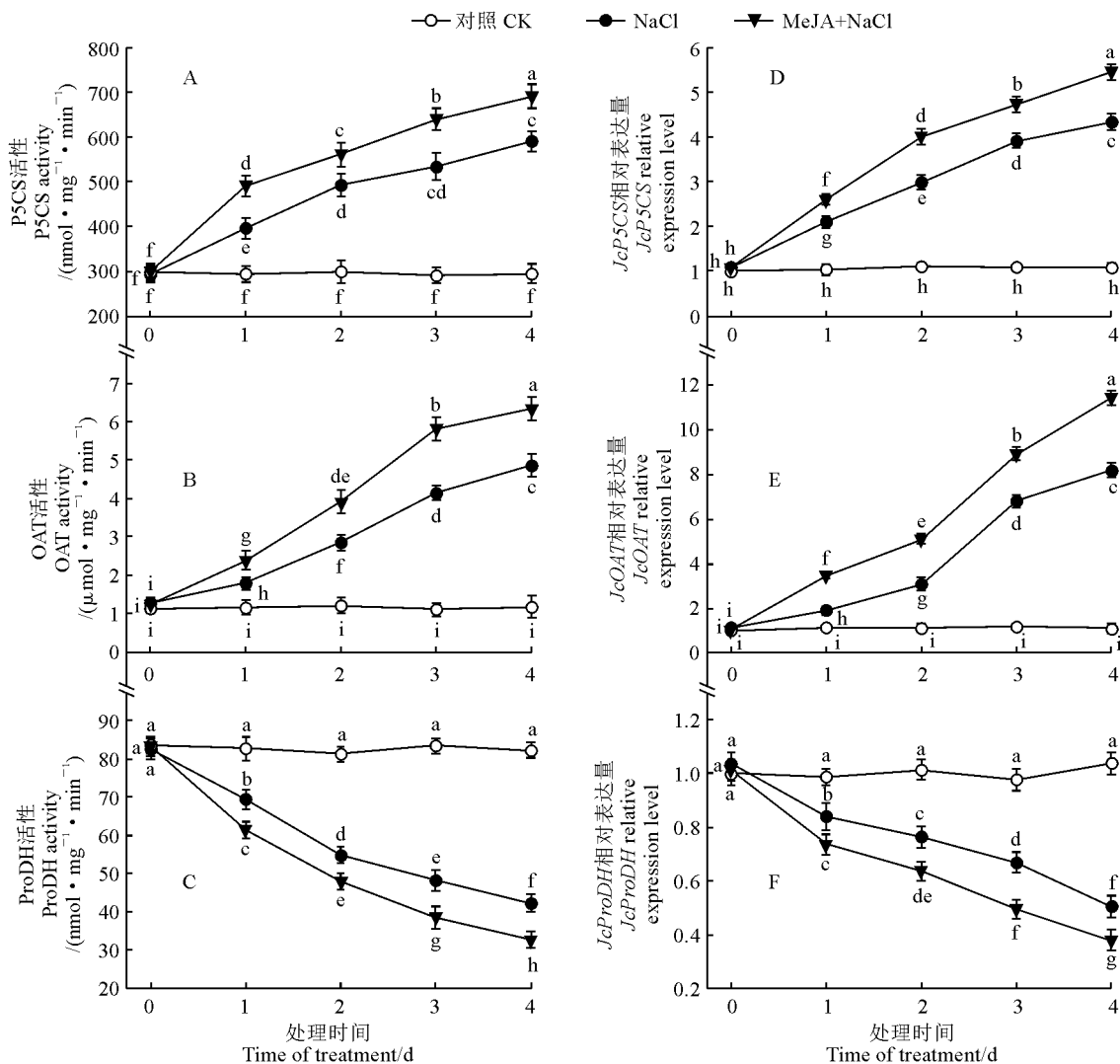


图 6 外源 $60\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA 对盐胁迫下小桐子幼苗叶片 P5CS、OAT 和 ProDH 活性及其 *JcP5CS*、*JcOAT* 和 *JcProDH* 基因表达的影响

Fig. 6 Effect of exogenous $60\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MeJA on activities of P5CS, OAT and ProDH and expression of *JcP5CS*, *JcOAT* and *JcProDH* in leaves of *J. curcas* seedlings under salt stress

显著提高了 1.0 倍和 3.2 倍,相应的 *JcP5CS*、*JcOAT* 基因表达水平分别显著上调了 3.1 倍和 6.5 倍($P<0.05$)。外源 MeJA 处理可进一步提高盐胁迫下 P5CS 和 OAT 的活性以及 *JcP5CS*、*JcOAT* 基因表达水平,且处理 1~4 d 期间均始终显著高于同期 NaCl 处理;与单独 NaCl 处理的幼苗相比,MeJA+NaCl 处理 4 d 的幼苗叶片 P5CS 和 OAT 活性分别显著上调了 17.1% 和 30.2%,其相应的 *JcP5CS* 和 *JcOAT* 基因表达水平显著上调了 25.6% 和 39.6% ($P<0.05$) (图 6, A、B、D、E)。然而,小桐子幼苗叶片脯氨酸降解酶 ProDH 活性及其相关基因 *JcProDH* 的表达水平在 150 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下受到显著抑制,在胁迫处理期间始终显著低于同期对照;外源 MeJA 处理可显著增强这种抑制效应,MeJA+NaCl 处理幼苗叶片 ProDH 活性和 *JcProDH* 表达水平始终显著低于同期 NaCl 处理,在盐胁迫处理 4 d 时比相应 NaCl 处理分别显著下降了 16.8% 和 24.7% ($P<0.05$) (图 6, C、F)。可见,外源 MeJA 可显著诱导盐胁迫下小桐子幼苗叶片脯氨酸合成关键酶基因 *JcP5CS*、*JcOAT* 大幅上调表达以及其降解酶基因 *JcProDH* 的大幅下调表达,从而活化了盐胁迫下合成关键酶 P5CS 和 OAT 的活性,抑制了其降解酶 ProDH 活性,且对 OAT 活性和 *JcOAT* 基因表达量的诱导效应强于 P5CS 酶和 *JcP5CS* 基因,促进了脯氨酸的合成,抑制了其降解,最终促进了脯氨酸在小桐子幼苗内的积累。

3 讨 论

盐胁迫会造成严重的水分胁迫,从而引发植物体内的渗透调节过程^[6,10]。盐胁迫下大量渗透调节物质,如脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖等的积累可有效提高植物的抗盐性^[9-11]。柳福智和羊健麟的研究表明,盐胁迫可引起甘草愈伤组织中脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖含量的快速增加,大量积累的渗透调节物质提高了甘草的耐盐性^[36]。Hamouda 等的研究证实,瑞士甜菜的高耐盐性与其盐胁迫下渗透调节能力强和质外体含水量高密切相关^[37]。Silva 等报道,盐胁迫下叶片细胞中无机离子 Na⁺ 和 Cl⁻,以及脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖等有机物质的迅速积累提高了小桐子的耐盐性^[38]。本研究结果表明,150 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫处理 4 d 可显著降低小桐子幼苗叶片的水势和含水量,大幅提高叶片的渗透调节物质脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖和内源茉莉酸的含

量;同时盐胁迫也显著提高了叶片甜菜碱合成关键酶 BADH、脯氨酸合成关键酶 P5CS 和 OAT 的活性,上调了 *JcBADH*、*JcP5CS*、*JcOAT* 基因的表达水平,但是盐胁迫却降低了脯氨酸降解酶 ProDH 的活性,抑制了 *JcProDH* 基因的表达。这些结果表明渗透调节在小桐子幼苗耐盐性形成过程中起到非常重要的作用。

目前,不少研究已证实植物激素 ABA、SA、JA 和 MeJA 等均参与了植物耐盐性形成的过程,其中,MeJA 作为一种内源激素被认为在植物抗盐性形成过程中发挥着重要作用^[7-8,21]。Yu 等的研究显示,MeJA 增强了盐胁迫下甘草幼苗活性氧(ROS)的清除能力,降低了盐胁迫对碳代谢和氮代谢的抑制效应^[39];Tavallali 等的研究表明,25~50 μmol · L⁻¹ MeJA 处理能提高盐胁迫下扁桃砧木的光合效率、根茎干重比、细胞分裂素含量,以及细胞膜的完整性,从而降低了盐胁迫对扁桃砧木的伤害^[40]。Karimi 等报道,喷施 100 μmol · L⁻¹ MeJA 可减少盐胁迫下葡萄幼苗叶片的电解质渗漏和 MDA 的积累,显著提高其可溶性糖和脯氨酸的含量^[41]。Gao 等证实 MeJA 通过增强盐胁迫下白刺的渗透调节能力、抗氧化能力和胞内离子稳定性提高了其植株的耐盐性^[42]。然而,MeJA 诱导植物耐盐性提高的机制还知之甚少,特别是 MeJA 调控渗透调节提高植物耐盐性的具体机制还不清楚。本研究结果显示,40~80 μmol · L⁻¹ MeJA 处理可显著提高盐胁迫下小桐子叶片的组织活力,降低其 MDA 含量和叶片水势;此外,60 μmol · L⁻¹ MeJA 处理也显著提高了盐胁迫下小桐子叶片的含水量。这些研究结果表明,适宜浓度的 MeJA 处理可有效提高盐胁迫下小桐子幼苗叶片的细胞活力,降低膜系统的过氧化程度,减少膜损伤,增强组织保水能力,从而提高了幼苗的耐盐性。

脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖是影响植物细胞渗透调节的重要有机物质^[12-13,19]。在盐胁迫条件下,大量积累的脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖等物质可显著提高植物细胞的渗透调节能力^[11-12]。本试验结果表明,40~100 μmol · L⁻¹ MeJA 处理可提高盐胁迫下小桐子幼苗叶片渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖的含量,这一结果与 Karimi 等^[41]的研究结果相吻合。实际上,本研究中 20~100 μmol · L⁻¹ MeJA 处理也显著提高了小桐子幼苗叶片的甜菜碱含量;在不同浓度 MeJA 处理中,60 μmol · L⁻¹ MeJA 诱导的脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖积累效应

最为显著。另外,进一步的试验证实 $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理 1~4 d 可迅速提高盐胁迫下小桐子内源茉莉酸、脯氨酸和甜菜碱的含量。可见,适宜浓度的 MeJA 处理可大幅提高盐胁迫下小桐子幼苗叶片中脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖的积累,从而诱发渗透调节过程,增强小桐子幼苗的保水能力;同时试验也证实外源 MeJA 处理可显著提高盐胁迫诱导的茉莉酸积累效应,放大茉莉酸信号,这有利于强化茉莉酸类激素介导的耐盐性形成过程。

为了进一步探明盐胁迫下 MeJA 调控小桐子幼苗渗透调节的机制,本试验检测了甜菜碱和脯氨酸代谢关键酶活性和相关基因表达的变化。目前,关于 MeJA 调控盐胁迫下植物甜菜碱和脯氨酸代谢的研究尚未有详细的报道。本试验结果显示, $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理显著提高了盐胁迫下小桐子幼苗叶片甜菜碱合成关键酶 BADH 活性,上调了 *JcBADH* 基因的表达水平,表明 MeJA 可调控 *JcBADH* 基因的表达,活化甜菜碱生物合成过程。同时, $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理也提高了盐胁迫下小桐子幼苗叶片脯氨酸合成关键酶 P5CS 和 OAT 的活性,上调了 *JcP5CS*、*JcOAT* 基因的表达水平。鉴于 P5CS 和 OAT 分别为脯氨酸生物合成的谷氨酸和鸟氨酸途径的关键酶,本试验结果证实盐胁迫下 MeJA 同时活化了小桐子幼苗脯氨酸合成的两条

途径,且处理 2 d 后 MeJA 对鸟氨酸合成途径的刺激作用更显著。另外, $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理降低了脯氨酸降解酶 ProDH 的活性,抑制了 *JcProDH* 基因的表达。上述结果表明,盐胁迫下 MeJA 通过活化小桐子幼苗的甜菜碱和脯氨酸生物合成途径,以及抑制脯氨酸的降解途径,分别促进了甜菜碱和脯氨酸在小桐子幼苗中的积累。大量积累的甜菜碱和脯氨酸提高了小桐子幼苗的渗透调节能力,进而增强了幼苗对盐胁迫的耐受性。

综上所述, $150\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫可大幅提高小桐子幼苗叶片脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖等渗透调节物质的含量,从而诱发渗透调节过程,而施用 $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 进一步提高了盐胁迫下小桐子叶片脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖的含量。同时, $60\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MeJA 处理也提高了盐胁迫下小桐子幼苗叶片的内源茉莉酸含量、叶片组织活力和含水量,降低了幼苗的叶片水势和 MDA 含量。另外,在盐胁迫条件下,外源 MeJA 通过活化脯氨酸生物合成的谷氨酸和鸟氨酸途径,尤其是鸟氨酸途径,以及抑制脯氨酸降解途径来促进小桐子幼苗脯氨酸的积累,同时 MeJA 也激活了幼苗体内甜菜碱的生物合成过程。因此,外源 MeJA 强化了盐胁迫下小桐子幼苗的渗透调节作用,从而提高了小桐子幼苗的耐盐性。

参考文献:

[1] PANDEY V C, SINGH K, SINGH J S, *et al.* *Jatropha curcas*: A potential biofuel plant for sustainable environmental development[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2012, **16**(5): 2 870-2 883.

[2] 杨 婷,孔春燕,杨利云,等. 外源水杨酸对盐胁迫下小桐子幼苗脯氨酸代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(6): 1 080-1 087.

YANG T, KONG C Y, YANG L Y, *et al.* Effect of exogenous salicylic acid on the metabolism of proline in *Jatropha curcas* seedlings under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(6): 1 080-1 087.

[3] POMPELLI M F, FERREIRA P P B, CHAVES A R M, *et al.* Physiological, metabolic, and stomatal adjustments in response to salt stress in *Jatropha curcas*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, **168**: 116-127.

[4] 杨 宇,陈永坤,孔春艳,等. 小桐子 *JcCIPK2* 基因的克隆与

表达分析[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(12): 2 123-2 131.

YANG Y, CHEN Y K, KONG C Y, *et al.* Cloning and expression analysis of *JcCIPK2* gene in *Jatropha curcas* L. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(12): 2 123-2 131.

[5] POMPELLI M F, JARMA-OROZCO A, RODRÍGUEZ-PÁEZ L A. Salinity in *Jatropha curcas*: A review of physiological, biochemical, and molecular factors involved[J]. *Agriculture*, 2022, **12**(5): 594.

[6] ARIF Y, SINGH P, SIDDIQUI H, *et al.* Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, **156**: 64-77.

[7] YU Z P, DUAN X B, LUO L, *et al.* How plant hormones mediate salt stress responses[J]. *Trends in Plant Science*, 2020, **25**(11): 1 117-1 130.

[8] YANG Y Q, GUO Y. Unraveling salt stress signaling in

plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, **60** (9): 796-804.

[9] SHAHID M A, SARKHOSH A, KHAN N, *et al.* Insights into the physiological and biochemical impacts of salt stress on plant growth and development [J]. *Agronomy*, 2020, **10** (7): 938.

[10] KALEEM F, SHABIR G, ASLAM K, *et al.* An overview of the genetics of plant response to salt stress: Present status and the way forward[J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2018, **186**(2): 306-334.

[11] 齐 琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2020, **18**(8): 2 741-2 746.

QI Q, MA S R, XU W D. Advances in the effects of salt stress on plant growth and physiological mechanisms of salt tolerance[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, **18** (8): 2 741-2 746.

[12] ZENG Y L, LI L, YANG R R, *et al.* Contribution and distribution of inorganic ions and organic compounds to the osmotic adjustment in *Halostachys caspica* response to salt stress[J]. *Scientific Reports*, 2015, **5**: 13 639.

[13] GHOSH U K, ISLAM M N, SIDDIQUI M N, *et al.* Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: Understanding the physiological mechanisms [J]. *Plant Biology* (Stuttgart, Germany), 2022, **24**(2): 227-239.

[14] ALVAREZ M E, SAVOURÉ A, SZABADOS L. Proline metabolism as regulatory hub[J]. *Trends in Plant Science*, 2022, **27**(1): 39-55.

[15] YANG S L, LAN S S, DENG F F, *et al.* Effects of calcium and calmodulin antagonists on chilling stress-induced proline accumulation in *Jatropha curcas* L[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2016, **35**(3): 815-826.

[16] ZARATTINI M, FORLANI G. Toward unveiling the mechanisms for transcriptional regulation of proline biosynthesis in the plant cell response to biotic and abiotic stress conditions [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 927.

[17] KAUR G, ASTHIR B. Proline: A key player in plant abiotic stress tolerance[J]. *Biologia Plantarum*, 2015, **59**(4): 609-619.

[18] MANSOUR M M F, ALI E F. Evaluation of proline functions in saline conditions[J]. *Phytochemistry*, 2017, **140**: 52-68.

[19] FIGUEROA-SOTO C G, VALENZUELA-SOTO E M. Glycine betaine rather than acting only as an osmolyte also plays a role as regulator in cellular metabolism [J]. *Biochimie*, 2018, **147**: 89-97.

[20] KHAN M S, YU X, KIKUCHI A, *et al.* Genetic engineering of glycine betaine biosynthesis to enhance abiotic stress tolerance in plants[J]. *Plant Biotechnology*, 2009, **26**(1): 125-134.

[21] YU X X, ZHANG W J, ZHANG Y, *et al.* The roles of methyl jasmonate to stress in plants[J]. *Functional Plant Biology*, 2019, **46**(3): 197-212.

[22] CHEONG J J, CHOI Y D. Methyl jasmonate as a vital substance in plants [J]. *Trends in Genetics*, 2003, **19** (7): 409-413.

[23] 杨 艺, 常 丹, 王 艳, 等. 盐胁迫下茉莉酸(JA)及茉莉酸甲酯(MeJA)对棉花种子萌发及种苗生化特性的影响[J]. 种子, 2015, **34**(1): 8-13.

YANG Y, CHANG D, WANG Y, *et al.* Effects of exogenous JA and MeJA on seed germination and seedling physiological characteristics of *Gossypium hirsutum* under salt stress[J]. *Seed*, 2015, **34**(1): 8-13.

[24] 山雨思, 代欢欢, 何 潇, 等. 外源茉莉酸甲酯和水杨酸对盐胁迫下颠茄生理特性和次生代谢的影响[J]. 植物生理学报, 2019, **55**(9): 1 335-1 346.

SHAN Y S, DAI H H, HE X, *et al.* Effects of exogenous methyl jasmonate and salicylic acid on physiological characteristics and secondary metabolism of *Atropa belladonna* under NaCl stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2019, **55** (9): 1 335-1 346.

[25] FAGHIH S, GHOBADI C, ZAREI A. Response of strawberry plant cv. ‘camarosa’ to salicylic acid and methyl jasmonate application under salt stress condition[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2017, **36**(3): 651-659.

[26] BAILLY C, BENAMAR A, CORBINEAU F, *et al.* Changes in malondialdehyde content and in superoxide dismutase, catalase and glutathione reductase activities in sunflower seeds as related to deterioration during accelerated aging[J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, **97**(1): 104-110.

[27] 王 帆, 何奇瑾, 周广胜. 夏玉米三叶期持续干旱下不同叶位叶片含水量变化及其与光合作用的关系[J]. 生态学报, 2019, **39**(1): 254-264.

WANG F, HE Q J, ZHOU G S. Leaf water content at different positions and its relationship with photosynthesis when consecutive drought treatments are applied to summer maize from the 3-leaf stage[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39** (1): 254-264.

[28] PLANCHET E, VERDU I, DELAHAIE J, *et al.* Absciscic acid-induced nitric oxide and proline accumulation in independent pathways under water-deficit stress during seedling establishment in *Medicago truncatula* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, **65**(8): 2 161-2 170.

[29] 杨双龙, 杨 婷, 龚 明. 渗透胁迫下水杨酸诱导的小桐子甜菜碱积累涉及 Ca^{2+} /CaM 信号[J]. 热带作物学报, 2020, **41**(5): 939-946.
YANG S L, YANG T, GONG M. Ca^{2+} /CaM signaling involved in salicylic acid-induced *Glycine* betaine accumulation in *Jatropha curcas* L. under osmotic stress[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2020, **41**(5): 939-946.

[30] TISSUE D T, WRIGHT S J. Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs[J]. *Functional Ecology*, 1995, **9**(3): 518-527.

[31] 王 伟, 张月玲, 苏建伟, 等. 施钾提高蚜害诱导的小麦茉莉酸含量和叶片相关防御酶活性[J]. 生态学报, 2014, **34**(10): 2 539-2 547.
WANG Y, ZHANG Y L, SU J W, *et al.* Potassium application for increased jasmonic acid content and defense enzyme activities of wheat leaves infested by aphids[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(10): 2 539-2 547.

[32] SÁNCHEZ E, LÓPEZ-LEFEBRE L R, GARCÍA P C, *et al.* Proline metabolism in response to highest nitrogen dosages in green bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Strike)[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2001, **158**(5): 593-598.

[33] YANG S L, CHEN K, WANG S S, *et al.* Osmoregulation as a key factor in drought hardening-induced drought tolerance in *Jatropha curcas*[J]. *Biologia Plantarum*, 2015, **59**(3): 529-536.

[34] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, **72**(1-2): 248-254.

[35] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_T}$ method[J]. *Methods*, 2001, **25**(4): 402-408.

[36] 柳福智, 羊健麟. 盐胁迫对甘草愈伤组织渗透调节的影响[J]. 植物生理学报, 2015, **51**(7): 1 038-1 044.
LIU F Z, YANG J L. Effects of salt stress on osmotic regulation of *Glycyrrhiza uralensis* callus[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, **51**(7): 1 038-1 044.

[37] HAMOUDA I, BADRI M, MEJRI M, *et al.* Salt tolerance of *Beta macrocarpa* is associated with efficient osmotic adjustment and increased apoplastic water content[J]. *Plant Biology* (Stuttgart, Germany), 2016, **18**(3): 369-375.

[38] SILVA E N, SILVEIRA J A G, RODRIGUES C R F, *et al.* Physiological adjustment to salt stress in *Jatropha curcas* is associated with accumulation of salt ions, transport and selectivity of K^+ , osmotic adjustment and K^+/Na^+ homeostasis[J]. *Plant Biology* (Stuttgart, Germany), 2015, **17**(5): 1 023-1 029.

[39] YU X, FEI P, XIE Z, *et al.* Effects of methyl jasmonate on growth, antioxidants, and carbon and nitrogen metabolism of *Glycyrrhiza uralensis* under salt stress[J]. *Biologia Plantarum*, 2019, **63**: 89-96.

[40] TAVALLALI V, KARIMI S. Methyl jasmonate enhances salt tolerance of almond rootstocks by regulating endogenous phytohormones, antioxidant activity and gas-exchange[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2019, **234/235**: 98-105.

[41] KARIMI R, GAVILI-KILANEH K, KHADIVI A. Methyl jasmonate promotes salinity adaptation responses in two grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars differing in salt tolerance[J]. *Food Chemistry*, 2022, **375**: 131 667.

[42] GAO Z Q, GAO S, LI P X, *et al.* Exogenous methyl jasmonate promotes salt stress-induced growth inhibition and prioritizes defense response of *Nitraria tangutorum* Bobr.[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, **172**(1): 162-175.

(编辑:裴阿卫)