



引用格式: 侯汶君, 麻冬梅, 张玲, 等. 叶面喷施表油菜素内酯对湖南稷子耐盐性的调控作用[J]. 西北植物学报, 2024, 44(4): 0517-0528.
[HOU W J, MA D M, ZHANG L, et al. Modulation of salt tolerance in *Echinochloa frumentacea* by foliar spraying of epibrassinolide[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(4): 0517-0528.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20230498

叶面喷施表油菜素内酯对湖南稷子耐盐性的调控作用

侯汶君, 麻冬梅*, 张玲, 杭嘉慧

(宁夏大学 西北土地退化与生态系统恢复省部共建国家重点实验室培育基地/西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 宁夏大学 生态环境学院, 银川 750021)

摘要 【目的】土壤盐碱化严重影响着草料兼用牧草湖南稷子的正常生长发育和产量。探讨表油菜素内酯 (EBR) 对湖南稷子耐盐性的调控作用及其机制, 可为其应用于牧草生产提供理论依据。【方法】以‘宁稷1号’品种幼苗为材料, 在筛选适宜盐胁迫浓度的基础上, 设置对照、盐 (150 mmol/L NaCl) 和不同浓度 (1, 10, 100 $\mu\text{g/L}$) EBR 单独及复合处理, 采用水培试验考察各处理幼苗生长、抗逆生理、光合作用、离子稳态、编码盐过敏 (SOS) 信号转导途径及抗氧化酶相关基因表达量的变化。【结果】与对照相比, 单独盐胁迫幼苗生长 (株高、根长、生物量等) 受到抑制, 叶片光合作用指标 [叶绿素含量及 PSII 实际光合速率 $Y(II)$], PSII 最大光化学效率 (F_v'/F_m'), 电子转移速率 (ETR) 和光化学淬灭系数 (q_p) 等], 渗透调节物质 (脯氨酸、可溶性蛋白) 含量、抗氧化酶 (SOD、POD、CAT、APX) 活性降低, 根系 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量减少, 而 Na^+ 含量增加, 叶片活性氧 (超氧阴离子、过氧化氢) 含量、细胞膜透性 (丙二醛含量、相对电导率) 提高, 叶片相关基因表达量显著下调。单独 EBR 处理对以上指标大多无显著影响。喷施不同浓度 EBR 均能有效缓解盐胁迫幼苗上述指标的不利变化, 并以 10 $\mu\text{g/L}$ EBR 处理效果最佳。【结论】叶面喷施 EBR 能上调盐胁迫下湖南稷子幼苗叶片 SOS 信号转导途径和抗氧化酶相关基因的表达量, 增强抗氧化和渗透调节能力, 维持根系离子稳态平衡, 保护其光合作用和正常生长, 提高其耐盐性。

关键词 表油菜素内酯; 湖南稷子; 盐胁迫; 抗氧化系统; 光合作用; 离子代谢

中图分类号 Q945.78; Q946.885⁺.1; S544⁺.9

文献标志码 A

Modulation of salt tolerance in *Echinochloa frumentacea* by foliar spraying of epibrassinolide

HOU Wenjun, MA Dongmei*, ZHANG Ling, HANG Jiahui

(Breeding Base of State Key Laboratory of Land Degradation and Ecosystem Restoration in Northwest China/Key Laboratory of Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China, Ministry of Education, College of Eco-environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract [Objective] Soil salinization seriously affects the growth, development, and yield of the forage grass *E. frumentacea*. We aim to investigate the regulatory effects of epibrassinolide (EBR) on salt tolerance of *E. frumentacea* and its mechanism, in order to provide a theoretical basis for its application in for-

收稿日期: 2023-08-01; 修改稿收到日期: 2024-01-07

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32160328); 宁夏回族自治区重点研发重点项目 (2022BBF02030); 宁夏回族自治区重点研发重点项目 (2022BDE92070); 宁夏回族自治区牧草育种专项课题项目 (2019NYYZ0401)

作者简介: 侯汶君 (1997—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物逆境生理生态研究。E-mail: 1054542709@qq.com

* 通信作者: 麻冬梅, 教授, 硕士生导师, 主要从事植物逆境生理生态研究。E-mail: 576494584@qq.com

age production. [Methods] Seedlings of ‘Ningji 1’ variety were used as materials. Based on the screening of suitable salt concentrations, control, salt (150 mmol/L NaCl), and EBR (1, 10, 100 μg/L), either alone or in combination, were set up. A hydroponic test was used to investigate the changes in seedling growth, stress tolerant physiology, photosynthesis, ionic homeostasis, and the expression of genes related to the signaling pathway (SOS) and antioxidant enzymes. [Results] Compared with control, seedling growth, including plant height, root length, biomass, etc., was inhibited under salt stress. Photosynthesis indexes, including chlorophyll content and actual photochemical efficiency of PS II [$Y(II)$], maximum photochemical efficiency of PS II (F_v'/F_m'), electron transport rate (ETR), photochemical quenching coefficient (q_P), etc., as well as osmoregulatory substance (proline, soluble proteins) content and antioxidant enzyme (SOD, POD, CAT, and APX) activities were reduced under salt stress. Root K^+ , Ca^{2+} , and Mg^{2+} contents were decreased, while root Na^+ content was increased under salt stress. Leaf reactive oxygen species (superoxide anion, hydrogen peroxide) content, and cell membrane permeability (malondialdehyde content, relative conductivity) were increased under salt stress; gene expression was significantly down-regulated. Most of the above indexes were not significantly affected by EBR treatment alone. Spraying different concentrations of EBR could effectively alleviate the unfavorable changes of the above indexes under salt stress, and the best effect was achieved by 10 μg/L EBR. [Conclusion] Foliar spraying of EBR up-regulated the expression of SOS signaling pathway and antioxidant enzyme-related genes in the leaves of *E. frumentacea* seedlings under salt stress, enhanced the antioxidant and osmoregulatory abilities, maintained ion homeostasis in the root, protected photosynthesis and growth, and improved salt tolerance.

Key words epibrassinolide; *Echinochloa frumentacea*; salt stress; antioxidant system; photosynthesis; ionic metabolism

随着全球现代化农业的快速发展,大量施加化肥和农药以及不合理灌溉导致全球土壤盐渍化愈加严重^[1]。土壤盐渍化导致作物产量下降,甚至阻碍中国农业的可持续发展^[2-3]。首先,盐胁迫影响植物根部营养和水分的吸收,导致植物生长发育迟缓^[4];其次,高浓度的 NaCl 导致渗透胁迫、离子毒害和离子分布不均衡,破坏植物细胞结构,影响植物根系对矿质营养物质的均衡吸收,扰乱植物细胞的生理代谢过程,同时诱导植物体内产生大量的活性氧(ROS)和氧自由基,导致氧化胁迫,严重限制植物生长发育^[4-5];再者,盐毒害会使叶绿素水解酶快速分解,影响植物叶绿素含量和叶绿素荧光参数,破坏植物的光合作用。与此同时,植物也进化出各种机制和策略来应对盐胁迫的伤害,包括通过根系吸收水分运输至叶片维持水分状况,积累相容的溶质,如脯氨酸和矿物质营养物质,调节 Na^+ 对植物的毒害,保持离子分布均衡^[5];通过增强植物体内的抗氧化酶活性,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等来清除多余的活性氧,减轻氧化胁迫伤害^[6];通过激活诱导细胞内相关防御基因,如盐过敏感(salt overly sensitive, SOS)信号转导途径,通过上调抗氧化酶和 SOS 相关基因的表达量,提高植物的抗逆性^[7-8]。合理应用植物生长调节剂是提高植物抗逆

性的有效方法之一^[10],探索外源激素改良作物抗性以及培育耐盐碱品种是实现经济和农业可持续发展的正确选择,也是目前研究的热点问题之一。油菜甾醇类(BRs)是一类新的植物激素,广泛存在于植物的叶和茎等器官中^[11]。BRs 参与植物生长和生理过程并发挥关键性作用^[12]。表油菜素内酯(EBR)是 BRs 生物合成的一种活性类似物,能提高植物抗氧化酶活性、细胞膜透性和促进植物体内无机物的合成^[13]。较低浓度的外源 EBR 就能表现出明显的生理效应,提高植物对非生物胁迫的抗性,减轻植物遭受的非生物胁迫伤害^[11]。研究表明,EBR 在缓解盐胁迫方面具有潜在的作用。如喷洒 10 nmol/L 外源 EBR 显著降低黑麦草(*Lolium perenne*)幼苗相对电导率和丙二醛含量,减轻细胞膜脂质损伤,增加细胞渗透调节物质含量和抗氧化防御系统活性,提高黑麦草的耐盐性^[14];叶面喷洒 0.06 mg/L 外源 EBR 能缓解盐胁迫对紫罗兰(*Matthiola incana*)幼苗的株高、根长及脯氨酸、抗氧化酶活性等生理过程的抑制作用,减轻盐胁迫伤害^[15];外源 EBR 能增强盐胁迫下马铃薯(*Solanum tuberosum*)幼苗的细胞活力,抑制活性氧爆发,提高光合作用效率,缓解盐胁迫伤害^[16]。

湖南稷子(*Echinochloa frumentacea*)是 1 年生

禾本科稗属植物,具有茎秆柔软,适口性好,叶量丰富和营养价值高等优势,从而成为一种高产、优质草料兼用牧草,在中国畜牧业可持续发展中发挥着重要作用^[9]。中国西北地区盐渍土面积占全国的 69.03%,湖南稷子主要种植在宁夏黄灌区和银北等西北地区,种植区土壤盐碱化问题严重,抑制着湖南稷子的正常生长发育,导致其产量严重下降,合理应用外源激素提高湖南稷子耐盐性是提高该地区湖南稷子产量的重要方法。因此,本试验以湖南稷子品种‘宁稷 1 号’幼苗为材料,设置 150 mmol/L NaCl 胁迫和叶面喷施不同浓度的 EBR 处理,考察外源 EBR 对盐胁迫下湖南稷子的生长特性、光合作用速率、离子稳态和抗氧化酶系统、SOS 信号通路及抗氧化酶相关基因表达量等的影响,明确外源表油菜素内酯对盐胁迫下湖南稷子幼苗生长的缓解作用机制,为 EBR 应用于盐渍化土壤上湖南稷子生产提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料 with 处理

以预试验挑选出的湖南稷子品种‘宁稷 1 号’为试验材料,种子由宁夏大学种质资源库提供。试验于 2022 年 9—12 月在宁夏大学生态环境学院人工生长气候室(N38°30',E106°8')进行。筛选外形饱满、没有受损的种子播于 32 孔(4×8)的穴盘中,在两叶一心时挑选长势均匀的幼苗转移至水培盒(127 mm×87 mm×114 mm)中用霍格兰营养液进行培养,期间每隔 3 d 更换 1 次培养液,待植物吸收营养均衡后进行相关处理。

试验共设置 8 个处理,分别为 CK(霍格兰营养液)、SS(150 mmol/L NaCl,用霍格兰营养液配制)、E1(1 μg/L EBR)、E10(10 μg/L EBR)、E100(100 μg/L EBR)、SS+E1、SS+E10 和 SS+E100,各处理均 3 次重复,每重复 18 株幼苗。连续 9 d 分别叶面喷施设计浓度的 EBR 溶液、霍格兰营养液(CK)和 150 mmol/L NaCl 溶液(SS),每次喷施 300 mL 左右直至叶片有水珠滴落,直至幼苗叶片边缘发黄时取样测定相关生长指标,并将样品保存于-80℃超低温冰箱测定其余指标。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 生长指标

湖南稷子幼苗长至 9 d 后,从每个处理中随机选择 5 株幼苗,用卷尺测量幼苗根长和株高,然后用剪刀将根分离,称取根鲜质量,并放入烘箱 105℃杀

青 0.5 h,然后 85℃烘干至恒重,称取根干质量,每处理 3 次重复,并计算各处理均值。

1.2.2 叶片光合色素含量

取 0.1 g 左右新鲜湖南稷子叶片剪碎并放入 5 mL 95%乙醇中,放置于黑暗中直至组织变白,将叶绿素提取液倒入 1 mL 石英比色皿中,以 95%乙醇为空白对照,使用分光光度计测量 663,649,470 nm 处的吸光度,并依据相关公式计算叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量。

1.2.3 叶绿素荧光参数

叶绿素荧光参数用 PAM 叶绿素荧光仪(美国)测量。在暗适应 0.5 h 左右后,测量湖南稷子幼苗叶片的初始荧光(F_o)和最大荧光(F_m)。在光作用下,当叶片的实时荧光(F_s)达到稳定状态时,打开饱和脉冲光并测量光下最大荧光(F_m');然后打开远红光,关闭光化学灯,并测量暗适应叶片的最小荧光(F_o')。最后计算 PSII 最大光化学效率(F_v'/F_m')、PSII 实际光合速率[Y(II)],电子转移速率(E_{TR})和光化学淬灭系数(q_P)。

$$F_v'/F_m' = (F_m' - F_o')/F_m' \quad (1)$$

$$Y(II) = (F_m' - F_s)/F_m' \quad (2)$$

$$E_{TR} = (F_m' - F_s)/F_m' \times P_{AR} \times 0.84 \times 0.5 \quad (3)$$

$$q_P = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o') \quad (4)$$

1.2.4 叶片活性氧含量和相对含水量

超氧阴离子(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)含量测定参考文献[17]的方法,并稍作修改。称取适量新鲜叶片,在研钵中快速研磨成匀浆,并用超速离心机离心,待沉淀后取上层溶液并用分光光度计在 530 nm 处读取 O_2^- 吸光度,在 390 nm 处读取 H_2O_2 的吸光度。通过标准曲线计算 O_2^- 和 H_2O_2 含量。叶片的相对含水量(RWC)参照文献[18]方法测定。

1.2.5 叶片抗逆生理指标

叶片相对电导率用 DDS-11A 电导仪测定,丙二醛(MDA)含量用硫代巴比妥酸(TBA)法测定,可溶性蛋白质含量用考马斯亮蓝法测定,脯氨酸含量(Pro)含量用茚三酮比色法测定,过氧化物酶(POD)活性用愈创木酚法测定,超氧化物歧化酶(SOD)活性用氮蓝四唑(NBT)法测定,过氧化氢酶(CAT)活性用紫外吸收法测定,抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性用荧光定量法测定。以上指标均采用高俊风^[19]的方法测定,各个处理均 3 次重复。

1.2.6 根系无机离子含量

取植株根系用清水冲洗干净,并于 105℃干燥

箱烘干 0.5 h,然后取适量干样品研磨粉碎,进行 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量测定,均参考徐丽英^[20] 的方法测定。

1.2.7 RNA 提取和荧光定量 PCR(qPT-PCR)检测

从超低温冰箱取出 0.1 g 左右的待测样品,并在研钵中倒入少许液氮快速研磨成粉末状,再加入 500 μL 裂解液充分裂解,然后根据 TIANGEN 植物总 RNA 提取试剂盒(Plant Plus Kit)的说明书提取样品的总 RNA,再用 HiScript[®] III 1st Strand cD-

NA Synthesis Kit(+gDNA wiper)反转录试剂盒将叶片的总 RNA 反转录合成 cDNA,然后用 SYBR Premix Ex TaqTM 试剂盒进行荧光定量 PCR 扩增,相关引物设计如表 1 所示。每个梯度处理设置 3 个技术重复,以肌动蛋白(Actin)为内参基因,PCR 反应程序为:94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 5 min,94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s,56 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s,68 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 2 min,共 35 个循环,最后 68 $^{\circ}\text{C}$ 再延伸 7 min。用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法计算相关基因相对表达量。

表 1 qRT-PCR 引物序列
Table 1 qRT-PCR primer sequences

基因名 Gene name	正向引物 Forward primer (5'→3')	反向引物 Reverse primer (5'→3')
<i>EfSOD</i>	CTAGAGAATCTTGTGTCG	GAAGCAGCATTTATCTCAGG
<i>EfPOD</i>	TCTTTCTGGTGGCCACACTC	AAGAAGGCATCCTCATCGGC
<i>EfCAT</i>	GCCGTGTGGCAATCTTCATC	GATCGGCAGGAGAGGTTTGT
<i>EfAPX</i>	TCGATGTGGTCACCAAA	GGACATTGTTGCGCTTTC
<i>EfSOS1</i>	CCCCGCGGGATCCTAACTAA	GGTTTTGTCGTTCCACAGC
<i>EfSOS2</i>	GACGATGAAGTTGATCAAG	TCTACCACCGGGATTTA
<i>EfSOS3</i>	GAGGCTTTGTATGAACTGTTT	ATGGTAGTAGCGCTTCTTCA
<i>Actin</i>	CAGGAATCCACGAAACTACT	AGACCTCCAATCCAAACAC

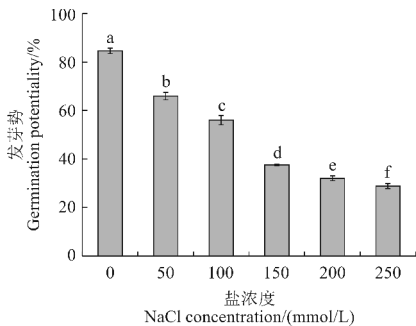
1.2.8 数据分析

用 Excel 2022 和 SPSS 进行数据统计和分析,用 Origin 软件作图

2 结果与分析

2.1 湖南稷子最适盐胁迫浓度的筛选

由图 1 可知,湖南稷子种子发芽势在去离子水(CK)处理下最高(84.58%),在各浓度盐胁迫下均显著降低,且盐胁迫处理浓度越高,种子发芽势越低。



不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异($P<0.05$)。下同。

图 1 不同浓度 NaCl 处理下湖南稷子种子发芽势
Different normal letters indicate significant differences between treatments at 0.05 level. The same as below.

Fig.1 Germination potentiality of *E. frumentacea* seeds under NaCl stress

其中,种子发芽势在 150 mmol/L 盐浓度处理下为 37.54%,较 CK 显著下降 56%,接近 50%,因此选用 150 mmol/L NaCl 作为后续试验的最适盐胁迫处理浓度。

2.2 外源 EBR 对盐胁迫下湖南稷子幼苗生长的影响

表 2 显示,与对照(CK)相比,湖南稷子幼苗的根长、株高、地上部和地下部鲜干质量以及叶片的相对含水量在单独盐胁迫(SS)下均显著下降,在单独 EBR 处理(E1、E10、E100)下均不同程度降低,仅 E1 处理的根长、株高、地上下鲜干质量和相对含水量以及 E100 处理根长、地上下鲜质量和相对含水量降幅达到显著水平,其余单独 EBR 处理均无显著变化。与 SS 处理相比,盐胁迫后喷施 EBR 处理(复合处理,SS+E1、SS+E10、SS+E100)湖南稷子幼苗的根长、株高、地上下鲜干质量和相对含水量均显著增加,并均以 SS+E10 处理效果最佳,增幅分别为 21.6%、27.6%、40.4%、26.8%、52.5%、28.6%和 11.5%($P<0.05$)。以上结果表明,湖南稷子幼苗的正常生长受到 150 mmol/L NaCl 胁迫的显著抑制,但大多没有受到各浓度 EBR 的显著影响,并且各浓度 EBR 都明显缓解了盐胁迫对湖南稷子幼苗生长指标的抑制,并以 10 $\mu\text{g/L}$ EBR 处理效果最佳。

表 2 不同处理下湖南稷子幼苗生长相关参数

Table 2 Growth parameters of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

处理 Treatment	根长 Root length/cm	株高 Plant height/cm	地上鲜质量 Shoot fresh mass/g	地上干质量 Shoot dry mass/g	地下鲜质量 Root fresh mass/g	地下干质量 Root dry mass/g	叶片相对 含水量 RWC/%
CK	14.86±0.2a	17.56±0.10a	3.16±0.09a	0.68±0.03a	1.30±0.08a	0.19±0.05a	80.00±0.1a
SS	9.23±0.2d	13.17±0.30e	1.83±0.10d	0.41±0.02d	0.78±0.01d	0.14±0.05d	68.37±1.1d
E1	12.71±0.2b	16.43±0.20bc	2.79±0.03b	0.60±0.04b	1.08±0.02bc	0.16±0.05c	77.07±0.8bc
E10	14.24±0.2a	17.36±0.10a	3.13±0.04a	0.65±0.03ab	1.20±0.02ab	0.18±0.06ab	78.37±1.2ab
E100	12.70±0.4b	17.05±0.08ab	2.81±0.05b	0.63±0.04ab	1.08±0.14bc	0.18±0.04ab	75.41±0.8c
SS+E1	11.39±0.4c	16.24±0.30d	2.34±0.13c	0.52±0.03c	1.02±0.12c	0.17±0.05bc	74.51±1.1c
SS+E10	11.98±0.4bc	16.81±0.10bc	2.57±0.2bc	0.52±0.01c	1.19±0.08ab	0.18±0.01ab	76.27±1.6bc
SS+E100	11.13±0.4c	16.12±0.20d	2.40±0.10c	0.50±0.02c	1.14±0.05bc	0.16±0.07c	74.67±1.3c

注:CK. 对照;SS. 150 mmol/L NaCl 胁迫处理;E1、E10、E100. 表示叶面分别喷施 1,10,100 $\mu\text{g/L}$ EBR。同列不同小写字母表示处理间存在显著性差异($P<0.05$)。下同。

Note: CK, control. SS, 150 mmol/L NaCl stress. E1, E10, and E100 indicate foliar spraying by 1, 10, 100 $\mu\text{g/L}$ EBR, respectively. Different normal letters within same column indicate significant differences between treatments at 0.05 level. The same as below.

表 3 各处理下湖南稷子幼苗叶片叶绿素和类胡萝卜素含量

Table 3 Chlorophyll and carotenoid contents in leaves of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

处理 Treatment	mg/g		
	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	类胡萝卜素 Carotenoid
CK	1.08±0.02bc	0.25±0.04b	0.16±0.03b
SS	0.87±0.03d	0.14±0.04c	0.09±0.02c
E1	1.04±0.01c	0.27±0.03ab	0.15±0.01b
E10	1.25±0.02a	0.36±0.01a	0.24±0.03a
E100	1.11±0.04bc	0.31±0.03ab	0.17±0.02b
SS+E1	1.07±0.04bc	0.23±0.03b	0.16±0.02b
SS+E10	1.16±0.03b	0.32±0.03ab	0.19±0.02b
SS+E100	1.12±0.04bc	0.25±0.04b	0.16±0.03b

2.3 外源 EBR 对盐胁迫下湖南稷子幼苗叶片叶绿素含量和叶绿素荧光参数的影响

植物光合作用对盐胁迫非常敏感,可直接通过叶绿素含量和叶绿素荧光参数变化来判断光合作用受抑制情况^[21]。表 3 显示,与 CK 相比,湖南稷子幼苗的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量在 SS 处理下分别显著下降了 19.4%、44%和 43%,在单独 EBR 处理下大都无显著变化,仅 E10 处理下显著提高。

与 SS 处理相比,复合处理湖南稷子幼苗的叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量均不同程度提高,并均以 SS+E10 处理效果最佳,分别显著提高了 25%、56.2%、52.6%($P<0.05$)。可见,150 mmol/L NaCl

胁迫显著降低了湖南稷子幼苗的叶绿素含量,但各浓度 EBR 大多都没有显著影响叶绿素含量,却不同程度缓解了盐胁迫对湖南稷子幼苗叶片叶绿素含量抑制,并以 10 $\mu\text{g/L}$ EBR 处理效果最佳。

同时,图 2 显示,与 CK 相比,湖南稷子幼苗叶片 PS II 实际和最大光化学反应效率 $[Y(\text{II})$ 和 $F_v'/F_m']$ 电子转移速率(ETR)及光化学淬灭系数(q_p)在 SS 和 E1 处理下均显著下降($P<0.05$),在 E10 和 E100 处理下均略有降低($P>0.05$)。与 SS 处理相比,复合处理幼苗叶片的 $Y(\text{II})$ 、 F_v'/F_m' 、ETR 及 q_p 均显著上升,并均在 SS+E10 处理下参数值最高,分别显著上升了 23%、53.8%、30.4%、25.1%,且多与其余复合处理差异显著。这表明 150 mmol/L NaCl 胁迫和低浓度 EBR 均显著影响了湖南稷子幼苗的正常光合作用,加速叶片的衰老过程,但各浓度 EBR 处理均有效缓解盐胁迫对植物光合作用造成的伤害,并以 10 $\mu\text{g/L}$ EBR 处理效果最佳。

2.4 外源 EBR 对盐胁迫下湖南稷子幼苗叶片细胞膜透性和活性氧含量的影响

丙二醛(MDA)是植物脂质氧化的重要产物^[22],而电导率反映植物细胞膜的通透性^[23]。图 3 显示,与 CK 相比,湖南稷子幼苗叶片 MDA 含量和相对电导率在 SS 处理均显著上升,相对电导率在 E10 处理下则显著降低,而两者在其余单独 EBR 处理下均无显著变化。与 SS 处理相比,复合处理湖南稷子幼苗叶片 MDA 含量和相对电导率均显著下降,并均以 SS+E10 处理最低,降幅分别为 38.11%和 33.66%($P<0.05$)。

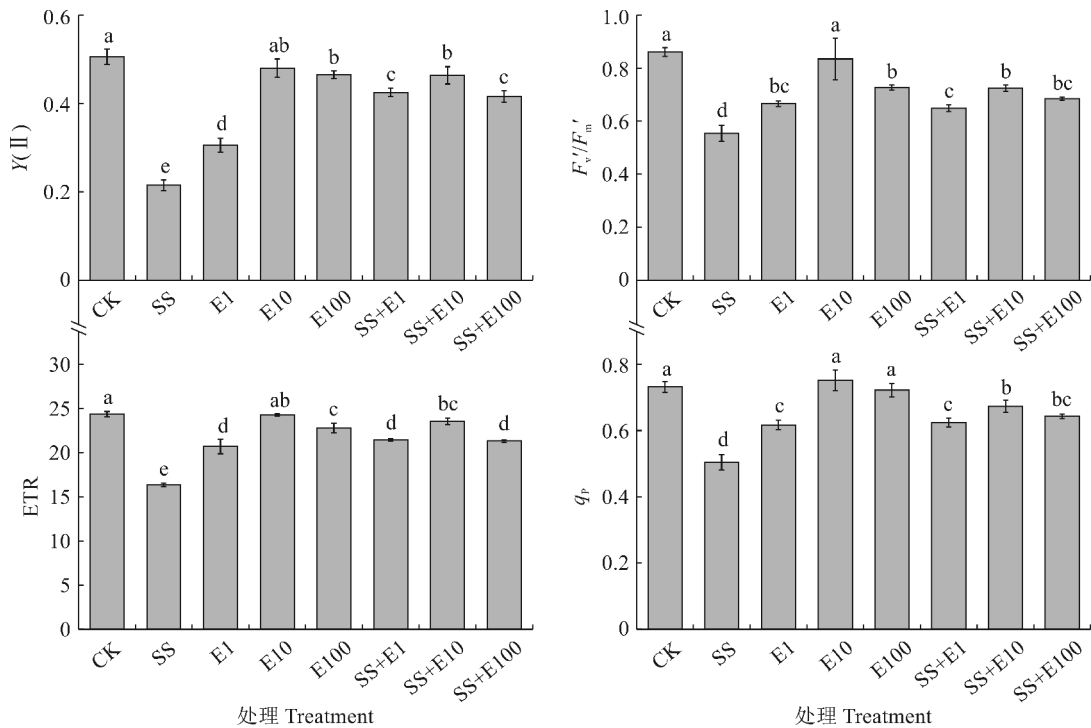


图 2 不同处理下湖南稷子幼苗叶绿素荧光参数

Fig. 2 Chlorophyll fluorescence parameters of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

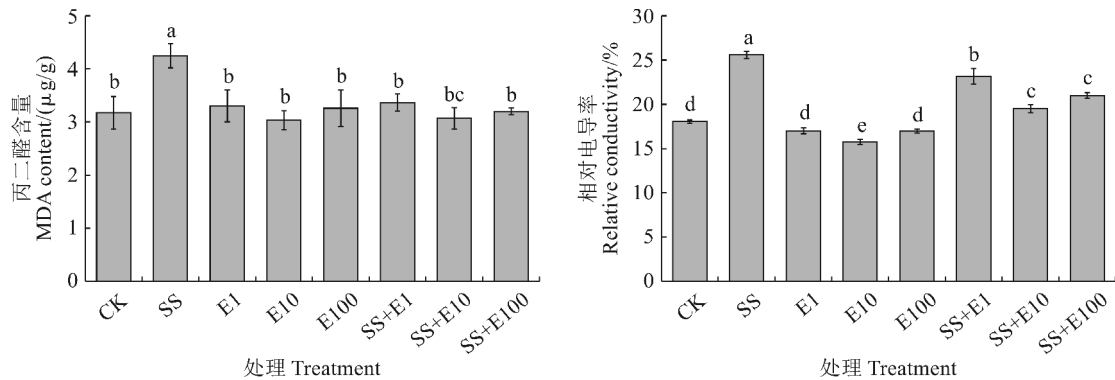


图 3 不同处理下湖南稷子幼苗叶片丙二醛含量和相对电导率

Fig. 3 Malondialdehyde contents and relative conductivities in leaves of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

可见,150 mmol/L NaCl 胁迫显著增加了湖南稷子幼苗叶片的相对电导率和 MDA 含量,施用外源 EBR 能有效缓解盐胁迫对植物细胞膜过氧化和膜透性的影响,从而增强幼苗对盐胁迫的适应能力。

从图 4 可知,与 CK 相比,湖南稷子幼苗叶片 O_2^- 和 H_2O_2 含量在 SS 处理下均显著增加,在单独 EBR 处理下 H_2O_2 含量均显著增加,而它们的 O_2^- 含量大多无明显变化。与 SS 处理相比,复合处理幼苗叶片 O_2^- 和 H_2O_2 含量均显著下降,并均以 SS+E10 处理含量最低,分别下降了 38.89%和 46.32% ($P<0.05$)。以上结果表明,150 mmol/L NaCl 胁迫

能诱导湖南稷子幼苗叶片 O_2^- 和 H_2O_2 含量显著增加,喷施不同浓度外源 EBR 均能显著减轻盐胁迫诱导的大量活性氧对植物造成的危害,并以 10 $\mu\text{g/L}$ EBR 处理效果最佳。

2.5 外源 EBR 对盐胁迫下湖南稷子幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

图 5 显示,与 CK 相比,湖南稷子幼苗叶片的脯氨酸和可溶性蛋白质含量在 SS 处理下均显著下降,在各浓度 EBR 单独处理下均无明显变化。与 SS 处理相比,各复合处理均显著提高了幼苗叶片的脯氨酸和可溶性蛋白质含量,并均以 SS+E10 处

理含量最高,分别显著提高了 40.6%和 21.8%($P<0.05$)。

以上结果表明,150 mmol/L NaCl 胁迫显著降低了湖南稷子幼苗叶片的脯氨酸和可溶性蛋白质含量,

各浓度 EBR 复合处理均显著提高了盐胁迫下脯氨酸和可溶性蛋白质含量,并以 10 $\mu\text{g/L}$ EBR 处理效果最佳。说明 EBR 不仅可缓解盐胁迫对细胞膜的过氧化伤害,还可以保护植物细胞及生物膜。

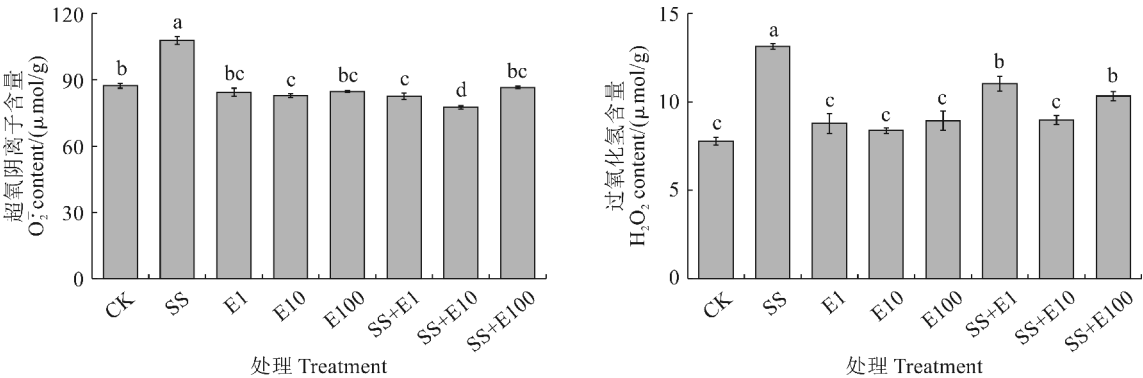


图 4 不同处理下湖南稷子幼苗叶片 ROS 含量
Fig. 4 ROS contents in leaves of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

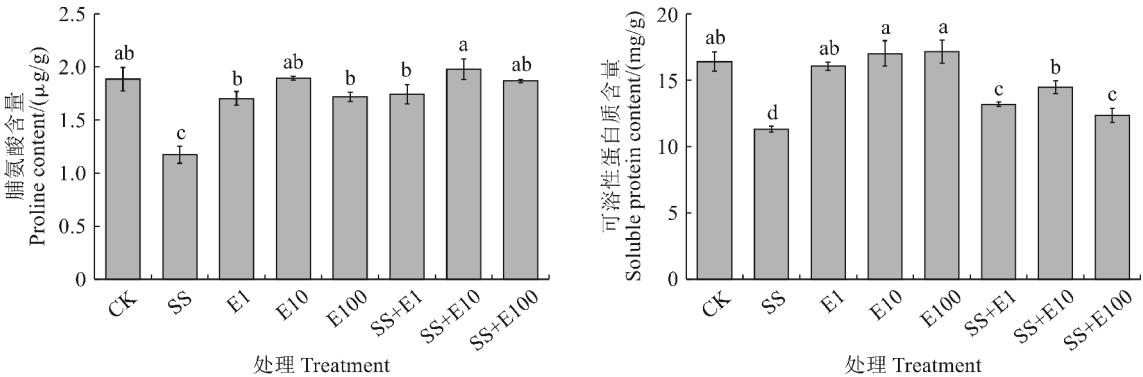


图 5 不同处理下湖南稷子幼苗叶片脯氨酸和可溶性蛋白质含量
Fig. 5 Proline and soluble protein contents in leaves of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

2.6 外源 EBR 对盐胁迫下湖南稷子幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

从图 6 可知,与 CK 相比,湖南稷子幼苗叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性在 SS 处理下均显著下降;在各浓度 EBR 单独处理下,SOD 活性均显著高于 CK,而 CAT 活性均显著低于 CK,POD 和 APX 活性均与 CK 无显著差异。与 SS 处理相比,复合处理湖南稷子幼苗叶片 SOD、POD、CAT、APX 活性均不同程度上升,且增幅大多达到显著水平,并均以 SS+E10 处理下抗氧化酶活性最高,增幅分别达到 30.46%、20.49%、50.65%和 34.68%($P<0.05$)。可见,150 mmol/L NaCl 胁迫显著抑制湖南稷子幼苗的抗氧化酶活性,盐胁迫后喷施 EBR 处理可诱导增强湖南稷子幼苗叶片抗氧化酶活性,清除大量活性氧,减轻盐胁迫诱导的过氧化伤害,最终以 10 $\mu\text{g/L}$ EBR 处理效果最佳。

2.7 外源 EBR 对盐胁迫下湖南稷子根系无机离子含量的影响

从表 4 可知,与 CK 相比,SS 处理下湖南稷子幼苗根系中 Na^+ 含量显著上升 14.42%,而 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量分别显著下降了 27.5%、9.2%、8.4%($P<0.05$),E1 处理的 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量和 E10 处理的 Na^+ 含量均显著下降,其余单独 EBR 处理各离子含量均无显著性变化。与 SS 处理相比,各复合处理湖南稷子幼苗根系 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量均显著上升,而 Na^+ 含量均显著下降,并均以 SS+E10 处理离子含量最高或者最低,其 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量分别显著上升了 14.5%、7.1%、9.8%, Na^+ 含量显著下降了 17.3%($P<0.05$)。以上结果表明,叶面喷施不同浓度 EBR 均能有效缓解 150 mmol/L NaCl 胁迫对湖南稷子幼苗根系造成的离子失衡状态,促进植株根系的正常生长及对水分和营养的吸收,并以 SS+E10 处理效果最佳。

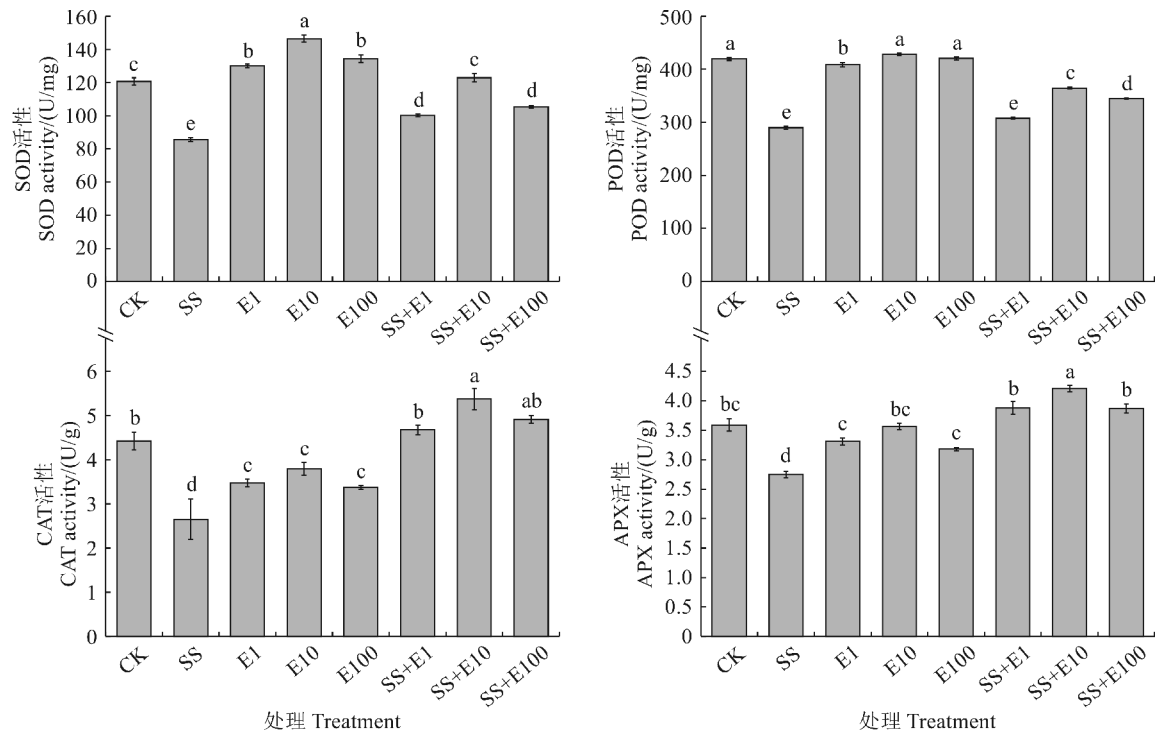


图 6 不同处理下湖南稷子幼苗叶片抗氧化酶活性

Fig. 6 Antioxidant enzyme activities in leaves of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

表 4 不同处理下湖南稷子幼苗根系离子含量

Table 4 Ion contents in roots of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

处理 Treatment	Na ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺
CK	42.59±0.24b	35.74±0.33a	38.53±0.34ab	36.46±0.32c
SS	49.77±0.54a	28.03±0.59e	35.31±0.18e	33.63±0.21d
E1	43.32±0.29b	30.70±0.03d	36.71±0.17d	34.42±0.25d
E10	40.59±0.31d	34.80±0.30ab	39.08±0.67a	36.55±0.21c
E100	42.55±0.38b	35.11±0.36a	38.18±0.15b	36.18±0.18c
SS+E1	43.23±0.40b	31.82±0.44cd	36.89±0.38d	36.27±0.21c
SS+E10	41.17±0.42cd	32.79±0.37c	38.01±0.17b	37.28±0.17b
SS+E100	43.46±0.08b	31.27±0.31d	36.90±0.21d	36.55±0.17c

2.8 外源 EBR 对盐胁迫下湖南稷子幼苗抗氧化酶及 SOS 耐盐途径相关基因表达水平的影响

图 7 显示,与 CK 相比,SS 处理下湖南稷子幼苗抗氧化酶相关基因 (*EfSOD*、*EfPOD*、*EfCAT* 和 *EfAPX*) 的表达量均显著下调,E1 处理的 *EfSOD* 和 *EfCAT* 表达量均显著下调,E10 处理的 *EfSOD* 表达量显著上调,其余单独 EBR 处理抗氧化酶相关基因表达量均无显著变化。与 SS 处理相比,复合处理的湖南稷子幼苗抗氧化酶相关基因表达量均显著上调,并均以 SS+E10 处理表达量最高,*EfSOD*、*EfPOD*、*EfCAT* 和 *EfAPX* 表达量分别显著上调了 73.3%、28.2%、46.1%和 37.6% ($P<0.05$)。

盐过敏(SOS)信号转导途径是植物耐盐性相关的

重要转导途径之一^[24]。与 CK 相比,SS 处理下湖南稷子幼苗 SOS 转导途径相关基因 *EfSOS1*、*EfSOS2* 和 *EfSOS3* 表达量均显著下调,E1 处理的 *EfSOS* 表达量降幅达到显著水平,其余单独 EBR 处理各基因表达量均无显著变化。与 SS 处理相比,复合处理的 *EfSOS1*、*EfSOS2* 和 *EfSOS3* 基因表达水平均显著上调,并均以 SS+E10 处理的基因表达量最高,分别显著上调了 25.0%、20.1%、17.1% ($P<0.05$)。以上结果表明,150 mmol/L NaCl 胁迫明显抑制了湖南稷子幼苗抗氧化酶和 SOS 转导途径相关基因的表达量,各浓度 EBR 处理均能有效缓解盐胁迫对植物相关基因表达的抑制,减轻盐胁迫对细胞完整性的伤害,维持细胞正常功能,并以 10 μ g/LEBR 处理效果最佳。

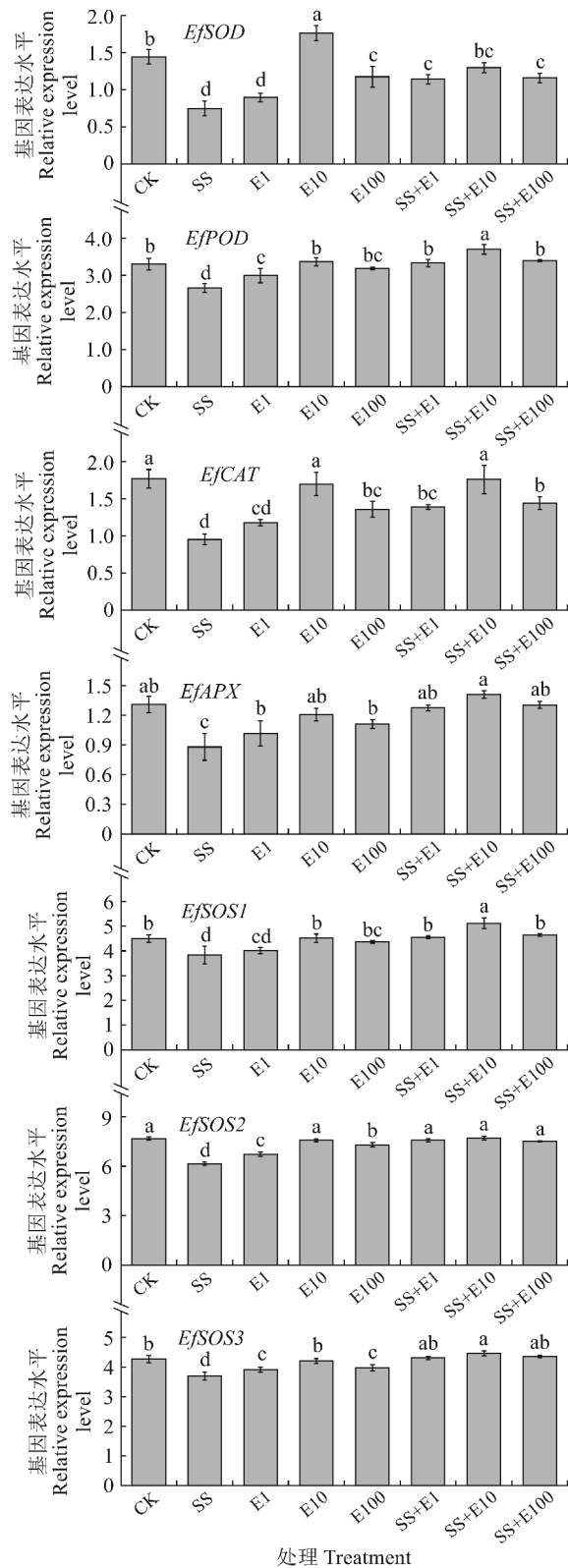


图7 不同处理下湖南稷子幼苗叶片抗氧化酶及SOS信号转导途径相关基因表达水平

Fig. 7 Expression levels of the genes related to antioxidant enzymes and SOS signaling pathway in leaves of *E. frumentacea* seedlings under different treatments

3 讨论

盐胁迫严重影响中国作物的生长和产量^[2]。表油菜素内酯作为一类促进植物生长发育的植物激素,能提高植物对干旱、盐、温度等逆境胁迫的抗性,促进植物的生长发育和提高作物的产量^[25]。研究表明,盐胁迫影响植物的生长可能是因为Na⁺浓度过高,离子稳态失衡,营养吸收不均衡^[27]。例如,盐胁迫显著抑制了黑麦草(*Lolium perenne*)^[28]、番茄(*Lycopersicon esculentum*)^[25]等植物的相关生长指标和生物量。本研究结果显示,150 mmol/L NaCl胁迫显著抑制了湖南稷子幼苗的生长指标和生物量,复合处理均不同程度提高湖南稷子幼苗的株高、根长和生物量,并均以SS+E10处理效果最佳。这与Dong等^[29]施加外源激素EBR提高盐胁迫下小麦(*Triticum aestivum*)相关生长参数的结果一致。RWC是测量植物水分状态的重要指标之一,反映植物组织中的代谢活动。王楚侨等^[30]研究表明外源EBR能提高低温胁迫下火龙果(*Hylocereus undulatus*)幼苗RWC含量,减轻细胞失水危害。本研究结果也表明,盐胁迫显著降低了湖南稷子幼苗叶片的相对含水量,复合处理均不同程度提高叶片相对含水量,有效缓解盐胁迫下幼苗叶片的水分损失,并以SS+E10处理效果最佳。

光合作用是影响植物生长发育的重要生物过程。在逆境胁迫中植物的叶片光合速率和叶绿素含量水平会降低,导致叶片加速衰老,生长发育迟缓^[21]。有研究^[31]表明,施用100 nmol/L EBR能显著提高盐胁迫下茄子(*Solanum melongena*)的叶绿素含量和叶绿素荧光参数,缓解盐胁迫对光合作用的抑制。寇江涛^[32]在研究中发现,盐胁迫导致叶片的叶绿素降解,外源EBR缓解了盐胁迫对紫花苜蓿(*Medicago sativa*)叶片的损伤从而提高光合作用效率。本试验发现,盐胁迫显著降低湖南稷子幼苗叶片的光合色素含量和光合作用效率,可能是盐胁迫导致叶片的叶绿素降解,影响光合作用。复合处理均显著提高幼苗叶片的光合色素含量和光合作用效率,并均以SS+E10处理效果最佳。

盐胁迫也影响着植物的生理过程和形态结构。丙二醛(MDA)和相对电导率是反映细胞膜完整性的重要生理指标,其变化可以反映盐胁迫对植物的损伤程度^[22-23]。有研究^[33]表明,施用外源EBR处理可以显著降低盐胁迫下大豆(*Glycine max*)的相对电导率和丙二醛含量。渗透调节是植物对盐胁迫

响应的主要生理机制。在植物细胞体内积累可溶性蛋白质有利于植物的渗透调节,有研究表明 EBR 可通过提高可溶性蛋白质和脯氨酸含量改善叶片光合作用来缓解不同胁迫对植物的不利影响^[34]。赵红等^[35]研究发现,0.5 mg/L 外源 EBR 处理能显著提高镉胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus*)叶片可溶性蛋白质和脯氨酸含量,缓解镉胁迫对黄瓜幼苗生长的抑制作用。本研究结果与前人研究相似,复合处理显著降低了盐胁迫下湖南稷子幼苗叶片的相对电导率和 MDA 含量,提高其渗透调节物质含量,并以 SS+E10 处理效果最佳。因此,施用外源 EBR 能保护湖南稷子免受盐诱导的膜损伤影响,维持植物细胞膜结构的稳定。

植物在逆境胁迫下建立的耐受机理包括生理生化反应、生物代谢过程以及复杂的信号通路,如酶和非酶抗氧化系统,通过提高抗氧化酶活性来清除大量的活性氧(ROS),提高植物耐盐性^[36]。盐胁迫下的紫花苜蓿根部会吸收大量的 Na^+ ,导致 Na^+/K^+ 失衡和引发离子毒性,造成植物细胞产生大量的 ROS,如超氧阴离子自由基(O_2^-)和 H_2O_2 等^[26]。ROS 过量会造成氧化胁迫和脂质过氧化。研究表明,施加外源 EBR 可提高胁迫下植物的抗氧化酶活性,清除过量 ROS,降低 O_2^- 和 H_2O_2 含量,减轻植物的氧化胁迫,提高植物的抗逆性^[28]。本研究发现,盐胁迫诱导湖南稷子幼苗叶片的 O_2^- 和 H_2O_2 含量显著上升,而显著降低了抗氧化酶(SOD、POD、CAT、APX)活性。这可能是盐胁迫导致体内活性氧生成速率超过抗氧化酶清除速度的结果。复合处理均显著提高了湖南稷子幼苗抗氧化酶活性,降低了 O_2^- 和 H_2O_2 含量,并均以 SS+E10 处理下效果最佳。该结果与 EBR 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[37]、大豆^[33]、玉米(*Zea mays*)^[38]等作物中相关应用结果相似。因此,应用外源 EBR 可以通过提高抗氧化酶活性来降低有害 ROS 积累和脂质过氧化。

矿物质营养元素是维持细胞完整性和蛋白质合成的必需元素。研究表明,钾和镁能促进植物的光合作用和抗氧化酶活性,维持叶片的功能;钙能促进根系生长,增强细胞膜的稳定性,保护细胞完整^[39]。前人研究表明,细胞质中 Na^+ 浓度过高会使 K^+ 和 Ca^{2+} 功能下降,阻碍离子的运输,导致离子失衡、离子毒性和营养缺乏^[14]。王洋^[40]研究结果表明,钠盐胁迫下喷施外源 EBR 提高了水稻(*Oryza sativa*)中 K^+ 、 Ca^{2+} 含量,而降低了 Na^+ 含量,从而维持离子稳

态平衡,提高水稻的抗逆性。本试验发现 NaCl 胁迫下湖南稷子根系的 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量显著下降, Na^+ 含量显著上升,表明高浓度的 Na^+ 会抑制 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的吸收,打破离子稳态平衡;盐胁迫后喷施 10 $\mu\text{g/L}$ EBR 显著提高了湖南稷子根系 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量,提高了根系 K^+/Na^+ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值。因此,施用外源 EBR 可以有效调控盐胁迫下无机离子的吸收、运输和分配,促进植物的生长发育。

EBR 调节基因主要包括参与生物和非生物胁迫的耐受转录因子。Zhang 等^[24]研究结果表明,通过调控黄瓜的抗氧化酶相关基因和 SOS 途径相关基因的表达量可减轻离子毒害和提高植物的耐盐性。本试验中,复合处理的湖南稷子幼苗叶片抗氧化酶(SOD、POD、CAT、APX)相关基因、盐过敏感(SOS1、SOS2、SOS3)转导途径相关基因表达量均显著上调,并均以 SS+E10 处理效果最明显。SOS 信号转导途径在植物响应耐盐机理中扮演重要的角色。湖南稷子在盐胁迫下细胞内 Ca^{2+} 浓度上升, SOS3 结合蛋白与钙结合,激活 SOS2 蛋白激酶, SOS3 与 SOS2 相互作用进一步激活 SOS1 逆转运蛋白。SOS1 作为质膜内的 Na^+/K^+ 逆转运蛋白,能把多余的 Na^+ 排出质膜,减轻 Na^+ 在植物细胞内的积累,维持 Na^+/K^+ 稳态平衡。

4 结 论

150 mmol/L NaCl 胁迫严重抑制了湖南稷子幼苗正常生长,外源 EBR 能有效缓解盐胁迫对湖南稷子幼苗的株高、根长和生物量的抑制;外源 EBR 能提高盐胁迫下湖南稷子抗氧化酶活性和渗透调节物质含量,而降低了相对电导率和丙二醛含量,从而清除体内多余的活性氧和氧自由基,减轻盐胁迫对湖南稷子的渗透胁迫和氧化损伤;此外,外源 EBR 能加快盐胁迫下湖南稷子叶绿素合成,保护光合作用系统免受损伤;有效缓解体内 Na^+ 浓度升高对 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 吸收的抑制,调节离子稳态平衡;同时,外源 EBR 能激活 SOS 耐盐信号转导途径,上调 *EfSOS1*、*EfSOS2*、*EfSOS3* 关键基因的表达量及抗氧化酶相关基因的表达量,提高湖南稷子的耐盐性。综上,150 mmol/L 盐胁迫下喷施 10 $\mu\text{g/L}$ EBR (SS+E10)最有利于提高湖南稷子幼苗的耐盐性,该研究为生产上利用 EBR 提高湖南稷子耐盐性提供了理论依据,但未来仍需进一步探讨调控 EBR 增强植物耐盐性的更多相关信号转导途径。

参考文献:

[1] WANG X Q, ZHANG H Y, ZHANG Z Z, *et al.* Reinforced soil salinization with distance along the river: A case study of the Yellow River Basin[J]. *Agricultural Water Management*, 2023, 279: 108184.

[2] MONTSERRAT N, MATTHIAS F. A regionalized life cycle assessment model to globally assess the environmental implications of soil salinisation in irrigated agriculture[J]. *Environmental Science & Technology*, 2020, 54(6): 3082-3090.

[3] ALMEIDA MACHADO R M, SERRALHEIRO R P, ALVINO A, *et al.* Soil salinity: Effect on vegetable crop growth, management practices to prevent and mitigate soil salinization [J]. *Horticulturae*, 2017, 3(2): 30.

[4] 赵起越, 夏夜, 邹本东. 土壤盐渍化成因、危害及恢复[J]. *农业与技术*, 2022, 42(11): 115-119.

ZHAO Q Y, XIA Y, ZOU B D. Causes, harm and recovery of soil salinization[J]. *Agriculture and Technology*, 2022, 42(11): 115-119.

[5] 王康君, 樊继伟, 陈凤, 等. 植物对盐胁迫的响应及耐盐调控的研究进展[J]. *江西农业学报*, 2018, 30(12): 31-40.

WANG K J, FAN J W, CHEN F, *et al.* Research advances in response of plants to salt stress and regulation of salinity tolerance[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2018, 30(12): 31-40.

[6] PARIDA A K, DAS A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, 60(3): 324-349.

[7] TALAAT NEVEEN B, IBRAHIM AHMED S, SHAWKY BAHAA T. Enhancement of the expression of *ZmBZR1* and *ZmBES1* regulatory genes and antioxidant defense genes triggers water stress mitigation in maize (*Zea mays* L.) plants treated with 24-epibrassinolide in combination with spermine [J]. *Agronomy*, 2022, 12(10): 2517

[8] 马亮. SOS途径通过膜联蛋白 AtANN4 介导盐胁迫下钙信号特异性调控机制的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2019.

[9] 陆安桥. 湖南稷子耐盐碱特性及生物改良效果研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2021.

[10] YANG Y Q, GUO Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses[J]. *New Phytologist*, 2018, 217(2): 523-539

[11] GULAM J A, XIN L, *et al.* Brassinosteroids in plant tolerance to abiotic stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(4): 1-14.

[12] MA Q, WU E G, WANG H L, *et al.* Exogenous 24-epibrassinolide boosts plant growth under alkaline stress from physiological and transcriptomic perspectives: The case of broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.)[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, 248: 114298.

[13] KHAN R, MA X H, HUSSAIN Q, *et al.* Application of 2, 4-epibrassinolide improves drought tolerance in tobacco through physiological and biochemical mechanisms[J]. *Biology*, 2022, 11(8): 1192.

[14] WU W L, ZHANG Q A, ERVIN E H, *et al.* Physiological mechanism of enhancing salt stress tolerance of perennial ryegrass by 24-epibrassinolide[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1017.

[15] 魏茜, 何敏, 胡小京. 外源油菜素内酯对盐胁迫下紫罗兰幼苗生长及生理特性的影响[J]. *西南农业学报*, 2023, 36(6): 1165-1171.

WEI X, HE M, HU X J. Effects of exogenous brassinolide on growth and physiological characteristics of *Matthiola incana* L. seedlings under salt stress[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 36(6): 1165-1171.

[16] 唐鑫华, 孟欣, 石忆, 等. 表油菜素内酯对 NaCl 胁迫下马铃薯生长和块茎品质的影响[J]. *中国农业大学学报*, 2022, 27(12): 127-137.

TANG X H, MENG X, SHI Y, *et al.* Effects of epibrassinolide on potato growth and tuber quality under NaCl stress[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2022, 27(12): 127-137.

[17] MOHAN MURALI ACHARY V, PATNAIK A R, PANDA B B. Oxidative biomarkers in leaf tissue of barley seedlings in response to aluminum stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2012, 75: 16-26.

[18] 刘晓静, 陈国庆, 王良, 等. 不同生育时期冬小麦叶片相对含水量高光谱监测[J]. *麦类作物学报*, 2018, 38(7): 854-862.

LIU X J, CHEN G Q, WANG L, *et al.* Monitoring leaf relative water content of winter wheat based on hyperspectral index at different growth stages[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(7): 854-862.

[19] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[20] 徐莉英. 无机及分析化学实验[M]. 上海: 上海交通大学出版社, 2004.

[21] YAN H. Responses of leaf ion content, photosynthesis and chlorophyll fluorescence to nacl stress in soybean[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2022, 69(6): 131.

[22] XU Q S, WEI Q Q, KONG Y L, *et al.* Unearthing the alleviatory mechanisms of brassinolide in cold stress in rice[J]. *Life*, 2022, 12(6): 833.

[23] 王雨婷, 王智真, 赵婷, 等. 24-表油菜素内酯预处理对干旱胁迫下葡萄幼苗抗氧化系统和渗透调节物质的影响[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(3): 489-497.

WANG Y T, WANG Z Z, ZHAO T, *et al.* Effect of 24-epibrassinolide pretreatments on the antioxidant system and osmotic adjustment substance in *Vitis vinifera* seedlings under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(3): 489-497.

[24] ZHANG T G, SHI Z F, ZHANG X H, *et al.* Alleviating effects of exogenous melatonin on salt stress in cucumber[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 262: 109070.

[25] JASROTIA S, OHRI P. 24-Epibrassinolide reduces stress in nematode-infected tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants cultured *in vitro* [J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2017, 53(6): 538-545.

[26] 寇江涛, 康文娟, 苗阳阳, 等. 外源 2,4-表油菜素内酯对 NaCl 胁迫下紫花苜蓿幼苗光合特性及离子吸收、运输和分配的影响[J]. 草业学报, 2016, 25(4): 91-103.

KOU J T, KANG W J, MIAO Y Y, *et al.* Effect of exogenous 2, 4-epibrassinolide on the uptake, transport, and disposition of ions, and photosynthetic characteristics of *Medicago sativa* seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(4): 91-103.

[27] HE X X, WAN Z L, JIN N, *et al.* Enhancement of cucumber resistance under salt stress by 2, 4-epibrassinolide lactones[J]. *Plant Science*, 2022, 13: 1023178.

[28] SUN S S, AN M Y, HAN L B, *et al.* Foliar application of 2, 4-epibrassinolide improved salt stress tolerance of perennial ryegrass[J]. *HortScience*, 2015, 50(10): 1518-1523.

[29] DONG Y J, WANG W W, HU G Q, *et al.* Role of exogenous 2, 4-epibrassinolide in enhancing the salt tolerance of wheat seedlings[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2017, 17(3): 554-569.

[30] 王楚侨, 罗斓, 罗弦, 等. 外源 EBR 对低温胁迫下火龙果苗抗氧化系统及脂肪酸不饱和度的影响[J]. 热带作物学报, 2023, 44(1): 103-112.

WANG C Q, LUO L, LUO X, *et al.* Effects of exogenous EBR on antioxidant system and fatty acid unsaturation of pitaya seedlings under low temperature stress [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2023, 44(1): 103-112.

[31] RAJU A D, PARIHAR P, SINGH R, *et al.* Synergistic action of indole acetic acid with homobrassinolide in easing the NaCl-induced toxicity in *Solanum melongena* L. seedlings [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2020, 42(5): 1-18.

[32] 寇江涛. 2, 4-表油菜素内酯诱导下紫花苜蓿耐盐性生理响应研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.

[33] OTIE V, IBRAHIM A, UDO I, *et al.* Foliarly applied 24-epibrassinolide modulates the electrical conductivity of the saturated rhizospheric soil extracts of soybean under salinity stress[J]. *Plants*, 2022, 11(18): 2330.

[34] SLATHIA S, SHARMA A, CHOUDHARY S P. Influence of exogenously applied epibrassinolide and putrescine on protein content, antioxidant enzymes and lipid peroxidation in *Lycopersicon esculentum* under salinity stress[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2012, 3(6): 714-720.

[35] 赵红, 徐芬芬, 余淑铃, 等. 2, 4-表油菜素内酯对镉胁迫下黄瓜幼苗的缓解效应[J]. 北方园艺, 2022(20): 35-41.

ZHAO H, XU F F, YU S L, *et al.* Alleviating effect of 2, 4-epibrassinolide on cucumber seedlings under cadmium stress[J]. *Northern Horticulture*, 2022(20): 35-41.

[36] XIA X J, DONG H, YIN Y L, *et al.* Brassinosteroid signaling integrates multiple pathways to release apical dominance in tomato[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(11): e2004384118.

[37] 常智鸿. 拟南芥 SERK4 参与调控盐胁迫适应机制的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2021.

[38] OTIE V, PING A, UDO I, *et al.* Brassinolide effects on maize (*Zea mays* L.) growth and yield under waterlogged conditions [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2019, 42(8): 954-969.

[39] 陆晓民, 郭世荣. 油菜素内酯对低氧胁迫黄瓜幼苗根系多胺、ATPase 活性及无机离子含量的影响[J]. 生态学杂志, 2013, 32(3): 611-614.

LU X M, GUO S R. Effects of brassinolide on the polyamines, ATPase activity, and inorganic ion content in roots of cucumber seedlings under hypoxia stress [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(3): 611-614.

[40] 王洋. 2,4-表油菜素内酯对水稻盐胁迫缓解的效应与利用[D]. 扬州: 扬州大学, 2022.