

干旱胁迫下 NaCl 对棉花幼苗抗氧化酶活性及水分特征的影响

冯春晓¹, 郝志军², 高健民², 孙燕琳¹, 柏新富¹

(1.鲁东大学生命科学学院, 山东 烟台 264025; 2. 烟台市出入境检验检疫局, 山东 烟台 264000)

摘 要:测定干旱与 0、50、100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 组合条件下棉花叶片抗氧化酶活性和丙二醛(MDA)含量的变化,分析土壤盐分对棉花耐旱性的影响。结果表明,单一干旱处理的棉花幼苗 SOD、CAT 活性和总抗氧化力在处理后的前 21d 大幅升高后又快速下降,POD 活性则持续升高,而 50~200 mmol · L⁻¹ NaCl 溶液浇灌的盆栽棉花幼苗在干旱期间 SOD、POD、CAT 活性和总抗氧化力的变幅明显小于单一干旱;同时,单一干旱棉花幼苗叶片 MDA 含量明显高于前者,说明 NaCl 溶液浇灌土壤减弱了干旱胁迫对棉花幼苗的伤害程度。另外,盆土用 50~200 mmol · L⁻¹ NaCl 溶液浇灌后显著提高了土壤的保水能力,增加了植株对 Na⁺ 的吸收和积累,使叶片渗透势比单一干旱降低了 17.5%~40.1%,从而有利于维持较高的细胞膨压,缓解干旱胁迫对棉花的不利影响。

关键词:NaCl; 干旱胁迫; 棉花; 抗氧化酶; 水势; 土壤水分

中图分类号:S562; Q945.78 **文献标志码:**A

Effect of NaCl on antioxidant enzyme activities and water status in cotton seedling under drought stress

FENG Chun-xiao¹, HAO Zhi-jun², GAO Jian-min², SUN Yan-lin¹, BAI Xin-fu¹

(1.School of Life Sciences, Ludong University, Yantai, Shandong 264025, China; 2. Yantai Entry and Exit Inspection and Quarantine Bureau, Yantai, Shandong 264000, China)

Abstract: This study investigated the variation of antioxidant enzyme activity and the malondialdehyde (MDA) content in the seedlings under soil salinity and drought stress. Four levels of NaCl, 0, 50, 100, and 200 mmol · L⁻¹ were carried out under drought stress. The results showed that the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), and total antioxidative capacity (T-AOC) of cotton seedlings significantly increased in the first 21 days with drought stress-only treatment, then, rapidly decreased with prolonged drought stress and peroxidase (POD) activity steadily increased throughout the seedling growth. In contrast, the variations of SOD, POD, CAT activities, and T-AOC in seedlings with prior treatments of 50, 100, and 200 mmol · L⁻¹ NaCl were apparently lower than that in the drought treatment alone. The MDA content in leaves of cotton seedlings with drought treatment alone was significantly higher than that in the other salt treatments. This implied that salt treatment might alleviate the damages of drought stress on cotton seedlings. In addition, all salt treatments also showed improvement of water retention capacity in the pot soils, and increased the uptake and accumulation of Na⁺ in plants that resulted in decline in the osmotic potential of the leaves by 17.5%~40.1% compared with that in the plants with drought stress alone, which was favorable for the maintenance of a higher cell turgor and the mitigation of the adverse effects of drought stress in cotton.

Keywords: NaCl; drought stress; cotton; antioxidant enzymes; water potential; soil moisture

干旱是影响植物生长发育的主要环境胁迫因子之一。干旱条件下细胞中活性氧产生与清除之

间的平衡失调,形成氧化胁迫^[1-2]。植物经过长期进化形成了酶促和非酶促保护系统以清除活性氧,减轻或避免活性氧对细胞造成伤害^[3-4]。氧化胁迫除能被干旱诱导外,还可被低温、盐渍、辐射、病毒、细菌等多种生物或非生物胁迫所诱导,是多种逆境的次级危害过程,抗性较强的品种一般都伴随较高的抗氧化酶活性^[5-6]。事实上多数情况下植物需要同时面对多种逆境因素,此时的核心防线可能就是抗氧化系统,这也许是多数抗氧化物质非特异性的进化原因。已有实验表明,过表达 SOD 能提高植物对干旱、盐渍等非生物胁迫的适应性^[7-8],即抗氧化酶系统活性的增强可提高植物的综合抗性。

在干旱半干旱地区由于蒸发量远大于降水量,再加上植物根系的吸水作用,导致近地表土壤溶液浓缩、盐分浓度升高,植物根外盐浓度升高建立起的 Na^+ 电化学势梯度和植物细胞质膜内负外正的膜电势,有利于 Na^+ 从外界环境到植物细胞内的被动运输^[9],因此,干旱环境条件将诱使更多 Na^+ 被植物体吸收和积累。虽然 Na^+ 是造成植物盐分胁迫的主要成分,但也有实验证明 Na^+ 能促进植物的生长发育,有些植物更是把积累 Na^+ 作为适应干旱环境的有效策略之一^[10-11]。本实验室的研究也已证明低浓度的 NaCl 处理可以增加干旱条件下棉花幼苗的生物量^[12]。不过,有关干旱条件下土壤 NaCl 对植物抗氧化系统调节的研究还少见报道。本研究以棉花为材料,测定不同浓度 NaCl 处理下抗氧化酶活性、总抗氧化力及 MDA 含量随干旱程度的变化,探讨干旱条件下土壤 NaCl 对棉花耐旱性的调节机制。

1 材料与方法

1.1 材料处理

试验于 2017 年 3-6 月在温室内进行,供试材料为新农抗 13 号棉花 (*Gossypium hirsutum* L.)。将种子播种于装有混合土壤(园土:细沙=1:1)的花盆中(花盆口径 45 cm、高 36.5 cm,每盆装混合土 26 kg),适时浇水,确保土壤湿润。混合土中的园土为棕壤土,前季作物为甘薯,土壤容重为 $0.95 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,pH 7.2,电导率为 $0.78 \text{ ms} \cdot \text{cm}^{-1}$,有效氮、磷、钾含量分别为 73.36、32.63 和 $50.25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。植株长出 2 片真叶时,每盆留 5 株长势一致的幼苗。在苗龄 40 d 时将材料分成 A、B、C、D、E 五组(每组 5 盆)处理。处理时 A、E 两组浇水,B、C、D 三组分别浇浓度为 50、100、200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaCl 溶液,浇水或 NaCl 溶液的量均为每盆 12 L,确保盆土中溶液被替换为相应浓度的处理液。随后 A、B、C、

D 组不再浇灌,进行自然干旱处理;E 组每隔 2 d 浇水 1 000 ml。最终形成的处理为:A,干旱+0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl(单一干旱);B,干旱+50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl;C,干旱+100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl;D,干旱+200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl;E,正常供水+0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl(对照)。在干旱处理期间每 7 d 取成熟度一致的叶片进行相关指标测定。

1.2 测定方法

1.2.1 酶活性测定 超氧化物歧化酶(SOD)活性和过氧化物酶(POD)活性测定参照孙群等^[13]的方法;过氧化氢酶(CAT)活性测定采用郝建军等^[14]的方法。酶活性以单位质量鲜组织引起的变化量表示。

1.2.2 总抗氧化力的测定 利用南京建成生物工程研究所的总抗氧化力试剂盒测定。按说明书进行操作,样品液 0.1 ml 分别加入试剂 I 1.0 ml、试剂 II 2.0 ml 和试剂 III 0.5 ml,混匀,37℃ 水浴 30 min(反应时间),再加试剂 IV 0.1 ml,混匀、放置 10 min 后 520 nm 测吸光度值(OD 值)。以单位质量鲜组织反应每分钟 OD 值变化 0.01 为 1 个活力单位。

1.2.3 丙二醛(MDA)含量测定 采用赵世杰^[15]的方法。

1.2.4 土壤、叶片相对含水量(RWC)测定 用烘干称重法, $\text{RWC}(\%) = [(\text{鲜重} - \text{干重}) / (\text{饱和鲜重} - \text{干重})] \times 100\%$ 。

1.2.5 植株水势、渗透势和细胞膨压的测定 植株水势用压力室法测定;叶片渗透势采用露点微伏计(HR-33T,美国)测定,叶片先在-18℃冰箱冷冻 12 h 以上,取出解冻至室温后挤压出组织液测定;细胞膨压由“水势-渗透势”计算得出。

1.2.6 叶片 Na^+ 含量测定 叶片 Na^+ 的提取参照王宝山等^[16]的方法,提取液中 Na^+ 含量用原子吸收分光光度计(GBC-932B 型,澳大利亚)测定。

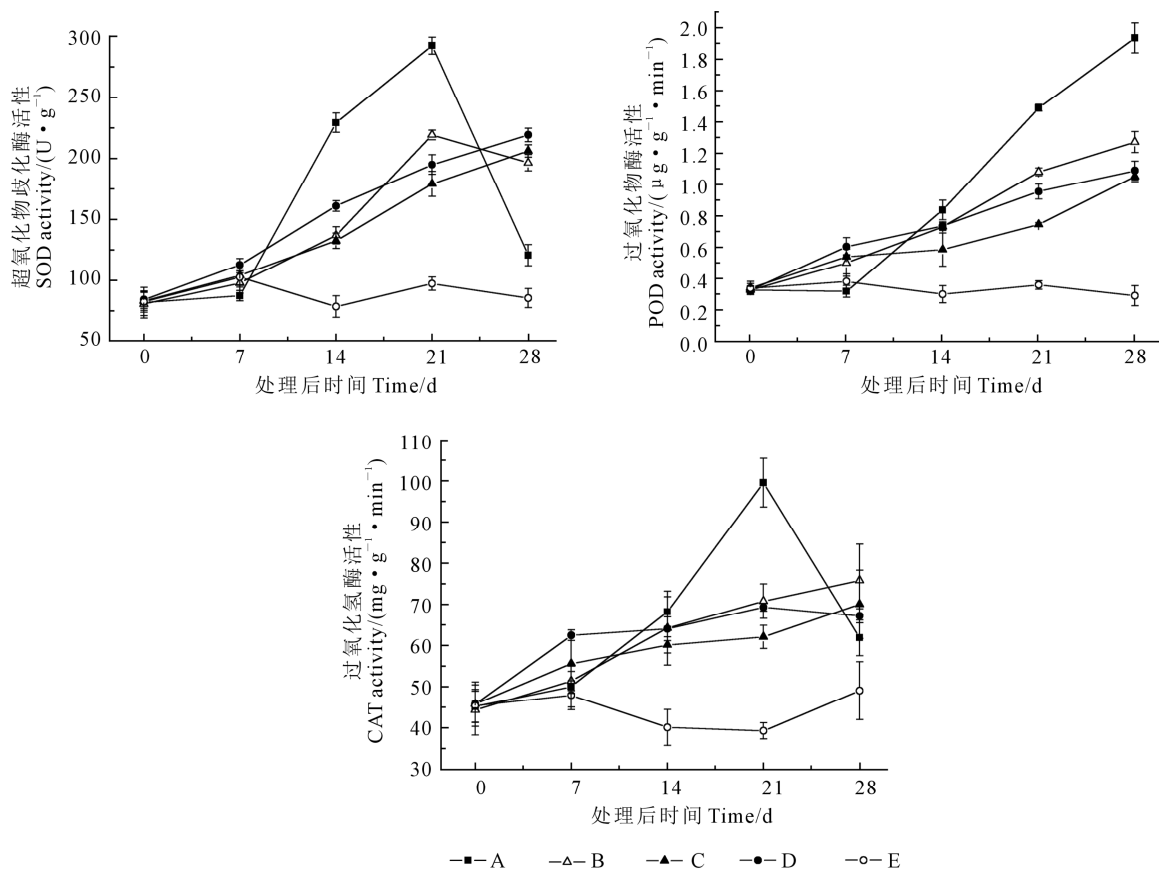
1.3 数据处理

所有测定均重复 5 次,结果以“平均值±标准差”计。用 Origin 软件作图、SPSS 17.0 统计软件进行数据处理和差异性分析。

2 结果与分析

2.1 不同处理下棉花幼苗叶片 SOD、POD 和 CAT 活性变化

从图 1 可看出,对照植株叶片 SOD 活性相对稳定;干旱处理后的前 21 d,各处理植株叶片 SOD 活性显著升高(前 7 d 升高较慢,可能与此时土壤和植株的水分含量较高有关);21 d 后处理 A(单一干旱)



注:A,干旱+0 mmol · L⁻¹ NaCl;B,干旱+50 mmol · L⁻¹ NaCl;C,干旱+100 mmol · L⁻¹ NaCl;D,干旱+200 mmol · L⁻¹ NaCl;E,不干旱+0 mmol · L⁻¹ NaCl (对照)。下同。

Note: A,Drought+0 mmol · L⁻¹ NaCl; B,Drought+50 mmol · L⁻¹ NaCl; C,Drought+100 mmol · L⁻¹ NaCl; D,Drought+200 mmol · L⁻¹ NaCl; E,Control. The same as below.

图1 不同处理棉花叶片 SOD、POD 和 CAT 活性随干旱持续时间的变化

Fig.1 Variations of SOD, POD, and CAT activities in cotton leaves under different salt treatments with drought duration

植株叶片 SOD 活性急剧下降,处理 B 植株叶片 SOD 活性小幅下降,而处理 C 和 D 植株叶片 SOD 活性没有出现下降现象。POD 活性随着干旱持续时间的延长,各处理(对照除外)均有逐渐增强的趋势(图 1)。在干旱处理开始的前 7d,处理 B、C、D 植株叶片 POD 活性略高于 A、E。随后处理 A 植株叶片 POD 活性快速升高,且明显高于其它各组(图 1)。各处理棉花叶片 CAT 活性随干旱处理时间的变化趋势与 SOD 类似,处理 A 植株叶片 CAT 活性先升后降,其它各处理的植株叶片 CAT 活性没有大幅变化。

2.2 不同处理下棉花幼苗叶片总抗氧化力的变化

总抗氧化能力(T-AOC)是体内所有抗氧化酶和抗氧化物质抗氧化能力的总和,是衡量机体抗氧化系统功能状况的综合性指标^[17]。本试验结果显示(图 2),处理 A(单一干旱)植株叶片总抗氧化力在干旱处理后的前 7 d 基本没有变化,随后迅速升高,至第 21 d 达到最高值,明显高于其它各处理,随后又快速下降。处理 B、C、D 的植株叶片总抗氧化力在干旱处理后的前 7 d 略高于 A,随干旱持续时间延长逐渐升高,但变化速度明显低于处理 A。处理 E 由

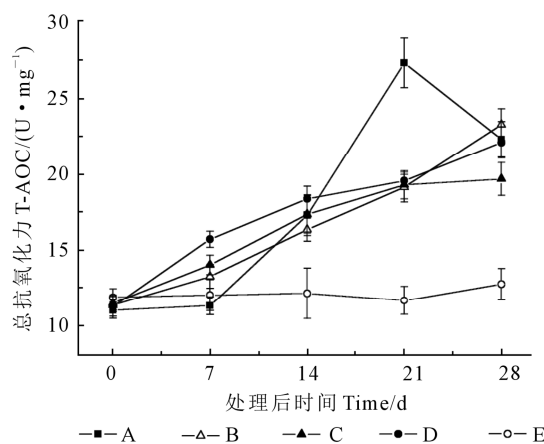


图2 不同处理棉花叶片总抗氧化力随干旱持续时间的变化

Fig.2 Variations in total antioxidative capacity in cotton leaves under different salt treatments with drought duration

于没有受到胁迫,总抗氧化力变化幅度较小。

2.3 不同处理下棉花幼苗叶片 MDA 含量的变化

MDA 是脂质过氧化的产物,其含量表明植物体受活性氧破坏的程度,MDA 积累越多,表明植物细胞受伤害程度越大^[18-19]。图 3 显示,棉花叶片中 MDA 含量随干旱时间的延长均呈增加趋势,且处理 A(单一干旱)的植株叶片 MDA 含量显著高于其它各处理,至干旱处理 21d 后其含量约为处理 B、C、D

植株叶片 MDA 含量的 1.5 倍。处理 E(对照)没有明显变化。

2.4 各处理土壤和植株水分状况及组织 Na⁺ 含量的比较

图 4 显示,土壤 RWC 除对照组因浇水而保持较高外,各处理均随干旱时间的延长而持续下降,但处理 B、C、D 的土壤 RWC 下降幅度明显小于处理 A(单一干旱);叶片 RWC 的变化只是在干旱处理的前 7 d,因土壤水分较充足,各处理叶片 RWC 变化均较小,随后变化趋势与土壤相似。说明土壤盐分的存在既可增强土壤的保水能力,也有利于植株水

分的保持。在外观形态上,干旱处理后第 28 d,处理 A 棉花叶片出现严重萎蔫,而处理 B 仅轻度萎蔫、处理 C 和 D 没有出现明显萎蔫现象。对植株水分状况及组织 Na⁺ 含量等的测定结果显示(表 1),干旱处理导致了植株水势和渗透势的极显著降低($P<0.01$);同样干旱条件下,随着土壤盐处理浓度的增加,植株水势和渗透势也显著降低($P<0.05$),也就是说干旱和土壤盐渍均可导致植株水势和渗透势的显著下降。然而,处理 B、C、D 植株虽然水势显著低于处理 A(单一干旱),但由于组织内积累了较多 Na⁺,使叶片渗透势较处理 A 降低了 17.5%~40.1% (组织渗透势与 Na⁺ 含量的对数呈极显著负相关, $y=-0.54\ln(x)-1.84$, 相关系数 $r=0.996$),从而使其细胞膨压极显著高于处理 A($P<0.01$)。

3 讨 论

干旱等逆境胁迫下细胞内产生过剩的活性氧自由基,造成细胞膜系统损伤和透性增加,影响植物代谢^[20];同时,活性氧也可作为第二信使介导逆境胁迫下植物体内的信号转导,调节抗氧化酶等相关基因表达及酶活性的上升,从而提高植物的耐逆性^[21~22]。SOD、POD 和 CAT 是植物体内重要的抗氧化酶,已有大量研究证明植物的抗旱能力和受伤

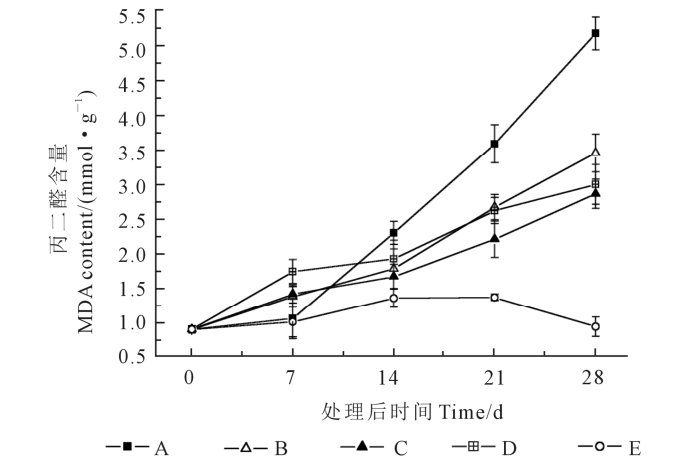


图 3 不同处理棉花叶片 MDA 含量随干旱处理时间的变化
Fig.3 Variations of MDA content in cotton leaves under different salt treatments with drought duration

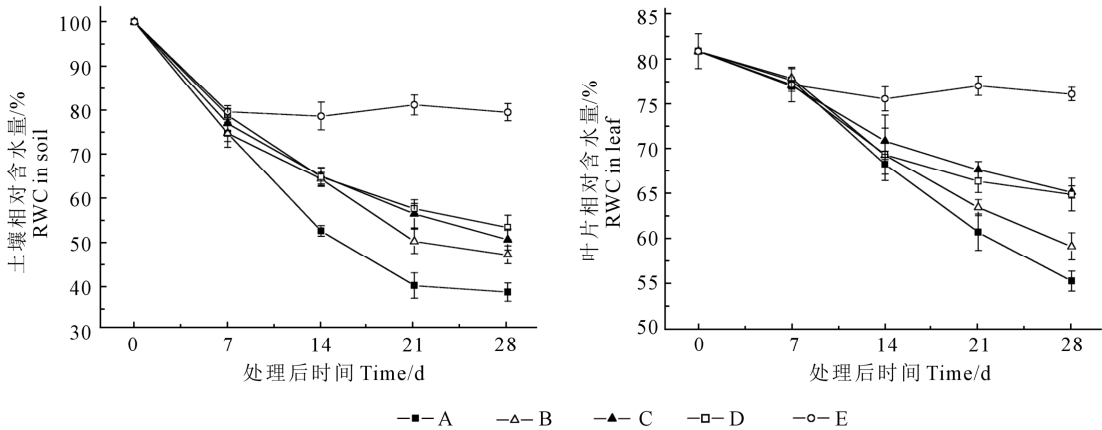


图 4 土壤和叶片相对含水量随干旱持续时间的变化
Fig.4 Variations of RWC in soil and leaves under different salt treatments with drought duration

表 1 干旱处理 28 天植株叶片水分状况和 Na⁺ 含量

Table 1 Comparison of the water status and Na⁺ content in cotton leaves at day 28 after drought treatments

处理 Treatment	NaCl/(mmol · L ⁻¹)	叶片水势/MPa Water potential in leaves	叶片渗透势/MPa Osmotic potential in leaves	细胞膨压/MPa Cell turgor	叶片 Na ⁺ 含量/(mg · g ⁻¹) Na ⁺ content in leaves
A	0	-2.33±0.03 ^{bB}	-2.17±0.04 ^B	-0.16±0.01 ^{eD}	1.90±0.21 ^{aA}
B	50	-2.52±0.02 ^{cC}	-2.55±0.02 ^C	0.03±0.01 ^{dC}	3.64±0.26 ^{bB}
C	100	-2.67±0.027 ^{dC}	-2.84±0.01 ^D	0.17±0.02 ^{cB}	5.79±0.42 ^{cC}
D	200	-2.91±0.026 ^{eD}	-3.04±0.01 ^E	0.13±0.02 ^{bB}	9.56±0.39 ^{dD}
E	0	-1.41±0.035 ^{aA}	-1.75±0.01 ^A	0.34±0.03 ^{aA}	1.79±0.15 ^{aA}

注:数据后字母相同表示无显著差异($P>0.05$),小写字母和大写字母不同分别表示在 5%或 1%水平上差异显著。
Note:The same letter within the same column indicates non-significant difference ($P>0.05$), the lowercase and capital letters indicate 5% and 1% level of significance, respectively.

害程度与这 3 种酶的活性密切相关。李广敏等^[23]对不同抗旱性玉米品种保护酶系统的研究表明,轻度、中度胁迫下 SOD、CAT、POD 活性随胁迫程度的增加而升高;重度胁迫下 SOD、CAT 活性降低,而 POD 活性继续增高。李国龙等^[24]、杜彩艳等^[25]、井瑾等^[26]和 Wang 等^[27]研究显示,随干旱胁迫强度增加多种植物的 SOD、POD、CAT 活性均呈现先升高后降低的变化趋势。由此可见,SOD、POD、CAT 活性随干旱胁迫强度的增大而升高,当胁迫强度超出植物能够承受的程度后,SOD、CAT 活性出现降低,POD 活性则因植物种类不同而表现出差异。本试验盆栽棉花幼苗用 0、50、100、200 mmol · L⁻¹ NaCl 溶液灌透后停止浇水,进行自然干旱处理。随干旱时间的延长,处理 A (单一干旱) 棉花叶片 SOD、POD、CAT 活性显著增加,在干旱处理后期,SOD 和 CAT 活性又大幅度下降,这与已有的研究结果相似。而处理 B、C、D (50、100、200 mmol · L⁻¹ NaCl 溶液浇灌) 棉花叶片 SOD、POD、CAT 活性变化幅度均明显小于处理 A。另外,从外观形态上看,干旱处理后第 28 d,处理 A 的棉花叶片表现出严重萎蔫,而处理 B 的仅轻度萎蔫,处理 C 和 D 的没有表现出明显萎蔫现象。可以认为,本试验中单一干旱处理的棉花幼苗在干旱期间 SOD、POD、CAT 活性的大幅升高和降低是干旱胁迫导致的严重细胞伤害的结果;而 50~200 mmol · L⁻¹ NaCl 溶液浇灌的棉花幼苗在干旱期间 3 种酶活性的升高和降低幅度较小,说明 NaCl 溶液浇灌土壤减弱了干旱胁迫对其的伤害程度。本试验中对总抗氧化力(T-AOC)和 MDA 含量的测定结果也证明了这一点。对各处理土壤和植株水分状况的分析发现,土壤加入适量盐分后显著提高了其保水能力,同时由于植株对 Na⁺ 的吸收和积累,降低了叶片渗透势,从而维持了较强的吸水、保水能力和较高的细胞膨压,而细胞膨压的维持对正常生命活动的进行具有重要意义^[28]。可见,土壤中适量盐分存在能够增加棉花对 Na⁺ 的吸收和积累、降低组织渗透势、维持较强的吸水保水力,从而减弱因干旱脱水导致的过量活性氧自由基产生对植株的伤害,增强其耐旱性能。

植物对非生物胁迫的适应是一个复杂的过程,干旱和盐分组合条件下棉花适应干旱能力的增强,这其中抗逆交叉适应的因素,但土壤盐分存在导致其离子积累的增加,有利于降低组织渗透势、增强吸水动力;积累离子参与渗透调节还可减少干旱

条件下有机渗透调节物质合成所需的物质和能量消耗,这对植物的水分代谢和同化物积累可能是有益的。当然,根据已有研究结果,棉花萌发和生长的极限土壤含盐量约为 0.4%~0.6%^[29],有关棉花盐胁迫研究设定的 NaCl 浓度多为 100~200 mmol · L⁻¹ NaCl^[30-31],也有 400 mmol · L⁻¹ NaCl^[32],本试验设定的最高 200 mmol · L⁻¹ NaCl 浓度,对棉花而言属于轻度到中度的盐胁迫,如果 NaCl 浓度过高再叠加干旱无疑会对棉花造成伤害。有关棉花在利用盐离子作为渗透调节物质和避免盐渍化伤害之间如何平衡、以及不同植物在不同干旱程度下对其不会产生明显伤害且有益于其渗透调节的土壤盐分阈值是多少等问题还需进一步的试验研究。

4 结 论

1) 与对照相比,单一干旱处理的棉花幼苗 SOD、CAT 活性和总抗氧化力在处理后的前 21d 大幅升高随后又快速下降,POD 活性则持续升高,而干旱与 50~200 mmol · L⁻¹ NaCl 组合处理的棉花幼苗的抗氧化酶活性和总抗氧化力的变幅明显小于单一干旱处理的。

2) 单一干旱处理的棉花幼苗叶片的 MDA 含量明显高于干旱与 50~200 mmol · L⁻¹ NaCl 组合处理的。

3) 干旱与 50~200 mmol · L⁻¹ NaCl 组合处理的棉花幼苗的叶片相对含水量、细胞膨压和 Na⁺ 含量显著高于单一干旱处理的,渗透势则显著低于后者。

4) 上述结果说明,干旱条件下,轻度盐胁迫可以增加棉花植株对 Na⁺ 的吸收和积累、降低渗透势,从而有利于维持水分平衡、缓解干旱胁迫对棉花幼苗的不利影响。

参 考 文 献:

- [1] Mohan S C, Binod K, Suhel M, et al. Effect of drought stress in rice: A review on morphological and physiological characteristics [J]. Trends in Biosciences, 2012, 5(4): 261-265.
- [2] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 西北植物学报, 2005, 25(2): 413-418.
- [3] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 601-639.
- [4] Yıldırım Ö, Denli Y, Aras S, et al. Active oxygen scavenging enzyme activities and glutathione, ascorbic acid and lipid peroxidation levels in developing *Vitis vinifera* L. leaves and berries

- [J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2014, 17(2): 114-122.
- [5] 马文涛, 樊卫国. 贵州野生柑橘的抗旱性及其活性氧代谢对干旱胁迫的响应[J]. *果树学报*, 2014, 31(3): 394-400.
- [6] Zhang M, Jin Z Q, Zhao J, et al. Physiological and biochemical responses to drought stress in cultivated and Tibetan wild barley [J]. *Plant Growth Regulation*, 2015, 75(2): 567-574.
- [7] Hui Y, Qiang L, Park S C, et al. Overexpression of Cu,Zn,SOD and APX, enhance salt stress tolerance in sweet potato[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2016, 109: 20-27.
- [8] Tsang C K, Liu Y, Thomas J, et al. Superoxide dismutase 1 acts as a nuclear transcription factor to regulate oxidative stress resistance[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(3): 3446-3446.
- [9] Niu X, Bressan R A, Hasegawa P M, Pardo J M. Ion homeostasis in NaCl stress environments [J]. *Plant Physiology*, 1995, 109(3): 735-742.
- [10] 杨鑫光, 傅华, 牛得草. 干旱胁迫下幼苗期霸王的生理响应[J]. *草业学报*, 2007, 16(5): 107-112.
- [11] Ma Q, Yue L J, Zhang J L, et al. Sodium chloride improves photosynthesis and water status in the succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* [J]. *Tree Physiology*, 2012, 32: 4-13.
- [12] 马淑杰, 柏新富, 祁琳, 等. 咸水浇灌后持续干旱条件下棉花生长及光合作用的变化[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(12): 3521-3526.
- [13] 孙群, 胡景江. 植物生理学研究技术[M]. 杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2006: 165-177.
- [14] 郝建军, 康宗利, 于洋. 植物生理学实验技术[M]. 北京: 化学工业出版社, 2007: 102-103.
- [15] 赵世杰. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998: 161-165.
- [16] 王宝山, 赵可夫. 小麦叶片中 Na、K 提取方法的比较[J]. *植物生理学通讯*, 1995, 31(1): 50-52.
- [17] 谭晓荣, 伏毅, 戴媛. 干旱锻炼提高小麦幼苗抗旱性的抗氧化机理研究[J]. *作物杂志*, 2009, (5): 19-23.
- [18] Du F, Shi H, Zhang X, et al. Responses of reactive oxygen scavenging enzymes, proline and malondialdehyde to water deficits among six secondary successional seral species in Loess Plateau [J]. *Plos One*, 2014, 9(6): e98872.
- [19] 于振群, 孙明高, 魏海霞, 等. 干旱和盐分交叉胁迫对皂角幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J]. *西北林学院学报*, 2007, 22(3): 47-50.
- [20] 贾志国, 张丽, 辛立彬, 等. 外源物质对干旱胁迫下麻黄幼苗膜质过氧化作用的影响[J]. *北方园艺*, 2017, (1): 158-163.
- [21] Michael S, Chandel N S. ROS function in redox signaling and oxidative stress[J]. *Current Biology*, 2014, 24(10): 453-462.
- [22] Weidinger A, Kozlov A V. Biological activities of reactive oxygen and nitrogen species: Oxidative stress versus signal transduction [J]. *Biomolecules*, 2015, 5(2): 472-484.
- [23] 李广敏, 唐连顺, 商振清, 等. 渗透胁迫对玉米幼苗保护酶系统的影响及其与抗旱性的关系[J]. *河北农业大学学报*, 1994, 17(2): 1-5.
- [24] 李国龙, 孙亚卿, 邵世勤, 等. 甜菜幼苗叶片抗氧化系统对于干旱胁迫的响应[J]. *作物杂志*, 2017, (5): 73-79.
- [25] 杜彩艳, 段宗颜, 潘艳华, 等. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和保护酶活性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2015, 33(3): 124-129.
- [26] 井瑾, 王方贞, 张瑜, 等. 干旱胁迫下火棘种子萌发过程及其抗氧化酶活性变化[J]. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(9): 135-139.
- [27] Wang S C, Liang D, Li C, et al. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 51: 81-89.
- [28] Karnik R, Waghmare S, Zhang B, et al. Commandeering channel voltage sensors for secretion, cell turgor, and volume control[J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 22(1): 81-95.
- [29] 孙小芳, 刘友良, 陈沁. 棉花耐盐性研究进展[J]. *棉花学报*, 1998, 10(3): 118-124.
- [30] Zhang X, Zhen J, Li Z, et al. Expression profile of early responsive genes under salt stress in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2011, 29(3): 626-637.
- [31] Saleh B. Effect of salt stress (NaCl) on biomass and K^+/Na^+ ratio in cotton[J]. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2011, 7(4): 5-14.
- [32] Ozyigit II, Dogan I, Demir G, et al. Mineral nutrient acquisition by cotton cultivars grown under salt stress[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2017, 48(8): 846-856.