

秦中维, 魏茜雅, 梁腊梅, 等. 氧化铈纳米颗粒引发处理对盐胁迫下辣椒植株生长、生理特性及相关耐盐基因表达的影响[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(9): 1719-1730.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.09.016

氧化铈纳米颗粒引发处理对盐胁迫下辣椒植株生长、生理特性及相关耐盐基因表达的影响

秦中维, 魏茜雅, 梁腊梅, 林欣琪, 李映志
(广东海洋大学滨海农业学院, 广东 湛江 524088)

摘要: 辣椒是一种对盐胁迫敏感的经济作物。已有研究发现, 用氧化铈纳米颗粒(CeO_2NPs)对植物种子进行引发处理可以提高植物的耐盐能力。本研究旨在分析用不同浓度(0 mmol/L、0.05 mmol/L、0.10 mmol/L、0.20 mmol/L、0.30 mmol/L、0.40 mmol/L和0.50 mmol/L) CeO_2NPs 对辣椒种子进行引发处理后, 辣椒植株在盐胁迫下的生长、抗逆生理及叶绿素荧光参数、矿质元素含量及相关耐盐基因的表达情况。结果表明, 用 CeO_2NPs 对辣椒种子进行引发处理可以减轻盐胁迫造成的辣椒植株生长受阻, 提高盐胁迫下辣椒植株的总鲜重、总干重, CeO_2NPs 的最佳使用浓度为 0.05 mmol/L。用适宜浓度的 CeO_2NPs 对辣椒种子进行引发处理提高了盐胁迫下辣椒叶片中相关抗氧化酶[超氧化物歧化酶(*SOD*)、过氧化氢酶(*CAT*)、抗坏血酸过氧化氢酶(*APX*)] 的活性、渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白质和脯氨酸) 含量, 降低了丙二醛含量。此外, 用适宜浓度的 CeO_2NPs 对辣椒种子进行引发处理上调了辣椒叶片中 5 个耐盐相关基因(*CaAnn9*、*CaNCED3*、*CabZIP25*、*CaSBP12* 和 *CaOSM1*) 的相对表达量。综上, 用适宜浓度的 CeO_2NPs 对辣椒种子进行引发处理通过促进辣椒叶片抗氧化酶系统的建立与渗透调节物质的积累来维持盐胁迫下辣椒叶片的氧化还原稳态与渗透平衡, 同时通过上调辣椒叶片中相关耐盐基因的相对表达量来增强辣椒植株对盐胁迫的耐受性。

关键词: 氧化铈纳米颗粒; 种子引发; 盐胁迫; 辣椒

中图分类号: S641.301 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2024)09-1719-12

Effects of cerium oxide nanoparticles seed priming on growth and physiological characteristics, and expression of stress resistance genes in pepper plants under salt stress

QIN Zhongwei, WEI Qianya, LIANG Lamei, LIN Xinqi, LI Yingzhi
(College of Coastal Agricultural Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

Abstract: *Capsicum annuum* L. is an economic crop sensitive to salinization. Seed priming treatment with cerium oxide nanoparticles (CeO_2NPs) can improve the salinization tolerance of plants. In this study, we investigated the effects of

收稿日期: 2023-09-07

基金项目: 广东省科技厅科技计划项目(2016A020210116、2012A020602051); 广东海洋大学创新强校工程科研项目(GDOU2016050256、GDOU2013050217)

作者简介: 秦中维(1997-), 女, 四川达州人, 硕士研究生, 研究方向为热带滨海作物逆境生理生态。(E-mail) 1198674844@qq.com

通讯作者: 李映志, (E-mail) liyz@gdou.edu.cn

seed priming treatment with different concentrations (including 0 mmol/L, 0.05 mmol/L, 0.10 mmol/L, 0.20 mmol/L, 0.30 mmol/L, 0.40 mmol/L, and 0.50 mmol/L) of CeO_2NPs on growth, stress resistance physiology, chlorophyll fluorescence parameters, mineral element content and expression of salinization-tolerant genes of *C. annuum* seedlings under salt stress. Our results showed that seed priming treatment with CeO_2NPs could alleviate the growth inhibition of pepper plants caused by

salt stress, and increase the total fresh and dry weight under salt stress. The optimum concentration of CeO_2NPs was 0.05 mmol/L. Seed priming treatment with appropriate concentration of CeO_2NPs increased the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and ascorbate catalase (APX) and the contents of osmotic adjustment substances (soluble sugar, soluble protein and proline), but decreased the content of malondialdehyde (MDA) in the leaves of *C. annuum* seedlings under salt stress. In addition, seed priming treatment with appropriate concentration of CeO_2NPs enhanced the relative expression levels of five related salinization-stress resistance genes (*CaAnn9*, *CaNCED3*, *CabZIP25*, *CaSBP12* and *CaOSM1*). In summary, the priming treatment of pepper seeds with appropriate concentration of CeO_2NPs can maintain the redox homeostasis and osmotic balance under salt stress by promoting the establishment of antioxidant enzyme system and the accumulation of osmotic adjustment substances in pepper leaves, and enhance the tolerance of pepper plants to salt stress by up-regulating the expression of related salt-tolerant genes in pepper leaves.

Key words: cerium oxide nanoparticles; seed priming; salt stress; pepper

土壤盐渍化是阻碍作物生长发育的非生物胁迫之一^[1-2]。研究发现,全世界的盐碱地面积约有 $8 \times 10^8 \text{ hm}^2$ ^[3],在盐碱地中对盐碱地环境敏感的作物生长发育迟缓^[4]、生长受阻、产量下降^[5-6]。盐胁迫的主要作用机制包括导致植物细胞中产生过量活性氧(ROS)、造成植物中 Na^+ 的过度积累、使植物细胞因氧化而受损及发生渗透失调等^[7]。此外,盐胁迫还会破坏植物叶绿体基粒的层状结构,使叶片中的叶绿素含量降低,导致植物的光合作用降低^[8]。植物通常会通过建立 ROS 清除机制、促进渗透物质积累等自我调节方式来减少盐胁迫带来的损伤。

氧化铈纳米颗粒(CeO_2NPs)是一种新兴的纳米材料,在化妆品、医药行业中被广泛应用^[9],早期也被用于农业中^[10]。研究发现, CeO_2NPs 具有类抗氧化酶活性,因此可以清除植物体内过量的 ROS,它还可以提高植物体内抗氧化酶活性,因此 CeO_2NPs 可作为植物抵御内部和环境氧化应激的第一道防线,保护植物免受盐胁迫对其造成的氧化损伤^[11]。 CeO_2NPs 还能促进植物吸钾排钠,维持盐胁迫下植物体内的 Na^+/K^+ 稳态,以保证植物的营养平衡^[12]。此外,提高植物的光合作用能力也是 CeO_2NPs 缓解植物在受到盐胁迫时发挥有益作用的方式之一^[13-14]。但也有报道显示, CeO_2NPs 对一些植物的生理特性可能具有负面影响^[15-16]。

种子引发处理是指在植物种子萌发前利用天然或合成的外源化学物质对种子进行预处理,以诱导种子内部的生理特性发生改变,从而使植物在生长过程中能更好地应对非生物胁迫逆境,被认为是提高植物耐受盐胁迫能力的经济、有效方式之一^[17]。近年来的研究发现,用 CeO_2NPs 对植物种子进行引发处理是提高作物盐胁迫耐受性的有效方式。用 CeO_2NPs 对

植物种子进行引发处理可以降低盐胁迫下油菜(*Brassica rapa* L.)幼苗的 ROS 含量,增加可溶性糖含量,从而促进油菜在盐胁迫下的生长发育^[18]。此外,用 CeO_2NPs 对种子进行引发处理还可通过调节油菜中的水杨酸含量、上调水杨酸合成相关基因的相对表达量来提高油菜耐受盐胁迫的能力^[19]。

辣椒(*Capsicum annuum* L.)为茄科(Solanaceae Juss.)蔬菜作物,具有极好的食用、药用价值^[20]。辣椒的正常生长易受到盐胁迫的影响,例如盐胁迫会抑制辣椒叶片的光合速率,并使 Na^+ 含量增加,同时降低其抗氧化酶活性,提高丙二醛(MDA)含量^[21]。由此可见,土壤盐渍化已成为影响辣椒栽培的主要障碍之一。在用外源物质提高辣椒耐盐能力方面,人们做了大量研究。例如,人们用褪黑素对辣椒种子进行引发处理,可通过提高辣椒幼苗的脯氨酸、可溶性蛋白质含量等来缓解盐胁迫对辣椒幼苗造成的负面影响^[22];水杨酸可通过提高盐胁迫下辣椒的渗透调节物质含量和抗氧化酶活性来提高其耐盐能力^[23]。喷施油菜素内酯,可通过提高盐胁迫下辣椒幼苗的抗氧化酶活性来减轻盐类物质对辣椒的盐毒性^[24]。但是,目前有关用 CeO_2NPs 种子引发处理剂促进盐胁迫下辣椒植株生长发育及其作用机制的研究还鲜见报道。

为了探究用 CeO_2NPs 对辣椒种子进行引发处理的过程中如何从生理、分子水平调节辣椒植株的耐盐性,本研究拟以朝天椒品种茂蔬 360 为试验材料,用不同浓度 CeO_2NPs 对其种子进行引发处理并用 100 mmol/L NaCl 溶液模拟盐胁迫条件,旨在明确如下问题:(1)通过测定辣椒植株的形态指标(如株高、根长和生物量)来评估 CeO_2NPs 是否对盐胁迫下辣椒植株的生长具有积极作用;(2)通过测定生理

生化指标(如氧化应激标志物含量、渗透剂含量等)、矿质物质(Na^+ 、 K^+)含量及 Na^+/K^+ 值、光合特性(如叶绿素含量、叶绿素荧光特性)来解释 CeO_2NPs 提高辣椒耐盐性的生理机制;(3)找出用 CeO_2NPs 溶液对种子进行引发处理时缓解辣椒植株盐胁迫效应的最适浓度;(4)通过分析最适浓度 CeO_2NPs 引发处理对盐胁迫下辣椒植株耐盐基因相对表达量的影响,阐明 CeO_2NPs 种子引发处理提高辣椒耐受盐胁迫能力的机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究所用材料为朝天椒,品种为茂蔬 360,由茂名市茂蔬种业科技有限公司提供。

1.2 试验方法

1.2.1 种子引发设计 参考 Newkirk 等^[25]的方法配制 CeO_2NPs 溶液,浓度分别为 0 mmol/L、0.05 mmol/L、0.10 mmol/L、0.20 mmol/L、0.30 mmol/L、0.40 mmol/L、0.50 mmol/L,分别用 S_0 处理、 $S_{0.05}$ 处理、 $S_{0.10}$ 处理、 $S_{0.20}$ 处理、 $S_{0.30}$ 处理、 $S_{0.40}$ 处理、 $S_{0.50}$ 处理表示。称量约 2 g 粒大饱满、无霉变的辣椒种子(初始含水量均低于 7%)于烧杯中,然后各加入 10 mL 不同浓度的 CeO_2NPs 溶液,封口后置于培养箱中,于 20 °C 引发 24 h^[26-27]。引发结束后,用蒸馏水冲洗种子表面,再用滤纸吸干种子表面水分后置于烘箱中回干至原始重量。

1.2.2 植株试验 将未进行引发(CK)和用不同浓度 CeO_2NPs 溶液进行引发处理的辣椒种子分别置于标准发芽皿(10 cm×10 cm×5 cm)中,于 25 °C 光照培养箱中进行发芽处理,每个处理设 60 粒辣椒种子,重复 3 次。将发芽的辣椒种子全部播种于混有蛭石的椰糠育苗盘中。待辣椒种苗长至 2 叶 1 心期时,全部移栽至温室大棚中;待辣椒种苗长至 4~6 张叶时,选取长势一致的辣椒植株,用 100 mmol/L NaCl 溶液浇灌模拟盐胁迫,每个处理设 20 株,重复 3 次。每株每次灌溉 50 mL,2 d 灌溉 1 次,共灌溉 7 次,随后进行取样分析。

1.3 测定指标及方式

1.3.1 植株形态指标的测定 选取长势一致的辣椒植株,全株采回后立即清洗、擦干,用游标卡尺(精度为 0.01 cm)测量株高、根长,用电子天平分别称量每株辣椒的根部、茎部和叶片的鲜重,然后将其置于烘

箱中,于 105 °C 杀青 30 min,随后转至 80 °C 烘干至恒重,再分别对其进行称重并记录读数,每个处理组共设 5 次重复。

1.3.2 植株生理指标的测定 用硫代巴比妥酸法^[28]测定丙二醛(MDA)含量,用萘酚比色法^[29]测定可溶性糖含量,参照张露^[30]的考马斯亮蓝染色法测定可溶性蛋白质含量,用 Nakano 等^[31]的方法测定抗坏血酸过氧化氢酶(APX)活性。

用试剂盒法(北京索莱宝科技有限公司)测定过氧化氢(H_2O_2)含量、超氧阴离子自由基(O_2^-)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、过氧化物酶(POD)活性、谷胱甘肽还原酶(GR)活性和脯氨酸含量。

1.3.3 矿质元素 K^+ 、 Na^+ 含量的测定 测定辣椒植株根、茎、叶中的钾(K^+)、钠(Na^+)含量并计算 Na^+/K^+ 值,具体参照 Khan 等^[18]的方法并作适当调整,各个处理组辣椒的不同组织部位各重复测定 5 次。

1.3.4 叶绿素含量的测定 使用叶绿素仪[SPAD-502 仪,柯尼卡美能达办公系统(中国)有限公司产品]对叶片的叶绿素含量进行量化,每个处理组共设 3 次重复,每次重复选取 5 株辣椒植株,每株选择中间部位的 5 张叶片进行测量(避开叶脉部位)。

1.3.5 叶绿素荧光参数的测定 采用 FluorPen 叶绿素荧光分析仪(产自 Czech Republic,仪器类型为 Photon Systems Instruments)对不同处理组辣椒植株的叶片进行叶绿素荧光参数的测定。测定从 9:00 开始,具体测定指标有最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(F'_v/F'_m),每个处理组选取 10 株辣椒进行测量。测量前先将不同处理组的辣椒植株同时放入遮光塑料袋中,让植株在黑暗中适应 30 min 后再进行测定。

1.3.6 RNA 的提取及荧光定量 PCR 在 100 mmol/L NaCl 胁迫下用 0.05 mmol/L CeO_2NPs 溶液对辣椒种子进行引发处理后,通过荧光定量 PCR(RT-qPCR)分析辣椒植株叶片的相关基因表达情况。qRT-PCR 相关引物见表 1,以 *CaUbi3* 作为内参基因。首先,用试剂盒提取辣椒叶片的总 RNA;然后,参照说明书将 RNA 逆转录为 cDNA;最后,根据说明书,在 12.5 μL TB Green Premix *Ex Taq* II (Tli RNaseH Plus)($\times 2$)的反应混合物中扩增 qRT-PCR 产物。qPCR 循环条件如下:95 °C 预变性 30 s;95 °C 变性 5 s,40 个循环;60 °C 退火 30~60 s。在每个循

环结束时测量荧光信号。每个处理设置 3 个生物学重复。

表 1 用于荧光定量 PCR (RT-qPCR) 试验的引物序列

Table 1 Primer sequences for fluorescence quantitative PCR (RT-qPCR)

基因	引物序列(5'→3')
<i>CaUbi3</i>	F:TCCATCTGCTCTCTGTTG R:CCCCAAGCACAATAAGAC
<i>CaAnn9</i>	F:CATCGAGACTGCTTGCACTC R:GGCCCTTCATAACGGTAGGA
<i>CaSBP12</i>	F:GTTTCACCCATTCCCAAGGTAATT R:TAGTACGTCGGTAAAGTCGATTAACAA
<i>CaNCED3</i>	F:AGATTAGTTCAAGAACGTGAATTGG R:ACTTGATAAGGGACATCATCTTCAG
<i>CabZIP25</i>	F:AAGAACTTTGGAAATGAGCC R:CAACGAATAGATAGATGACTGC
<i>CaOSM1</i>	F:CCTCCTTGCCCTTTGTGACTTACACTT R:ATTCAGCTAAGGTGTTTGGTGGTTTAC

1.4 数据分析

用 SPSS 26.0 统计分析软件处理试验数据,用 Excel 作图,用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 公式计算基因的相对表达量。

2 结果与分析

2.1 CeO₂NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒植株生长的影响

由图 1 可知,与 CK 相比,用不同浓度 CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理均可促进盐胁迫下辣椒植株的生长。当 CeO₂NPs 浓度为 0.05 mmol/L 时,辣椒植株的生长情况最佳,与未引发组相比,植株根鲜重、茎鲜重、叶鲜重、根干重、茎干重、叶干重、总鲜重、总干重、株高和根长分别显著提高了 102.27%、163.48%、33.13%、242.88%、274.94%、112.83%、75.16%、173.51%、64.80% 和 73.80% ($P<0.05$);同时,0.05 mmol/L CeO₂NPs 引发处理组的辣椒植株生长状况也显著优于 0 mmol/L CeO₂NPs 处理组 ($P<0.05$),植株的根鲜重、茎鲜重、叶鲜重、根干重、茎干重、叶干重、总鲜重、总干重、株高和根长分别提高了 44.80%、49.38%、24.09%、72.90%、77.20%、39.45%、36.28%、56.77%、27.16% 和 51.11%。

2.2 CeO₂NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒植株生理生化特性的影响

2.2.1 CeO₂NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片中可溶性蛋白质、可溶性糖、脯氨酸含量的影响 由图 2 可知,与 CK 相比,用不同浓度 CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理均可促进盐胁迫下辣椒叶片中可溶性蛋白质、可溶性糖的积累,但对叶片中脯氨酸的积累作用不同。当 CeO₂NPs 浓度为 0 mmol/L 时,辣椒叶片的可溶性蛋白质含量最高,与 CK 相比显著提高了 249.79% ($P<0.05$)。当 CeO₂NPs 浓度为 0.30 mmol/L 时,辣椒叶片中的可溶性糖含量最高,与 CK 相比显著提高了 192.15% ($P<0.05$),也比 0 mmol/L CeO₂NPs 处理组显著提高了 35.99% ($P<0.05$),但是除 0 mmol/L CeO₂NPs 处理外,不同 CeO₂NPs 处理组间无显著差异 ($P>0.05$)。当 CeO₂NPs 浓度为 0.05 mmol/L 时,辣椒叶片中的脯氨酸含量最高,与 CK 相比显著提高了 189.51% ($P<0.05$),但与 0 mmol/L CeO₂NPs 处理组相比差异不显著 ($P>0.05$)。

2.2.2 CeO₂NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片氧化应激的影响 由图 3 可知,与 CK 相比,用不同浓度 CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理均可不同程度地促进盐胁迫下辣椒叶片抗氧化酶活性的增强。当 CeO₂NPs 浓度为 0.10 mmol/L 时,辣椒叶片中的 SOD 活性最高,与未引发组、0 mmol/L CeO₂NPs 处理组相比分别显著提高了 252.35%、104.27% ($P<0.05$)。当 CeO₂NPs 浓度为 0 mmol/L 时,辣椒叶片中的 POD 活性最高,与 CK 相比显著提高了 659.66% ($P<0.05$)。当 CeO₂NPs 浓度为 0.30 mmol/L 时,辣椒叶片中的 CAT 活性与 CK 相比显著提高了 370.02%,但与其他 CeO₂NPs 浓度处理组之间无显著差异。

由图 4 可知,与 CK 相比,用不同浓度 CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理后均可缓解盐胁迫下辣椒叶片的脂质过氧化程度。当 CeO₂NPs 浓度为 0.10 mmol/L 时,辣椒叶片的 MDA 含量与 CK 相比最低,显著降低了 85.59% ($P<0.05$),但与其他浓度 CeO₂NPs 处理组之间相比无显著差异。当 CeO₂NPs 浓度为 0.50 mmol/L 时,辣椒叶片中 H₂O₂ 含量较 CK 的升高幅度最小,与 CK 相比差异不显著 ($P>0.05$)。当 CeO₂NPs 浓度为 0.10 mmol/L 时,辣椒叶片中的 O₂⁻ 含量最低,与 CK 相比显著降低了 24.07% ($P<0.05$)。

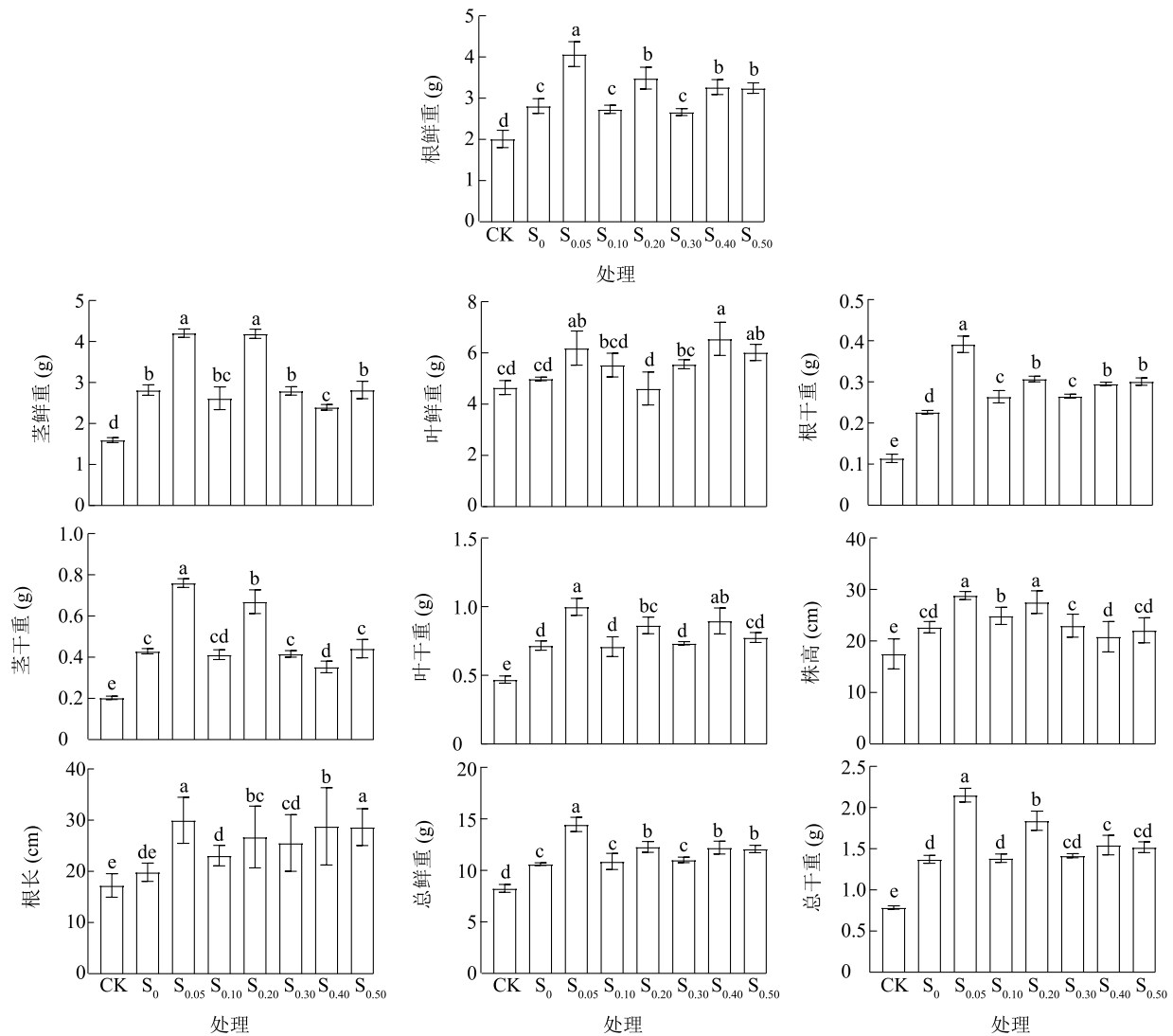


图1 氧化铈纳米颗粒 (CeO₂ NPs) 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒植株生长的影响

Fig.1 Effects of cerium oxide nanoparticles (CeO₂ NPs) priming on the growth of pepper seedlings under NaCl stress

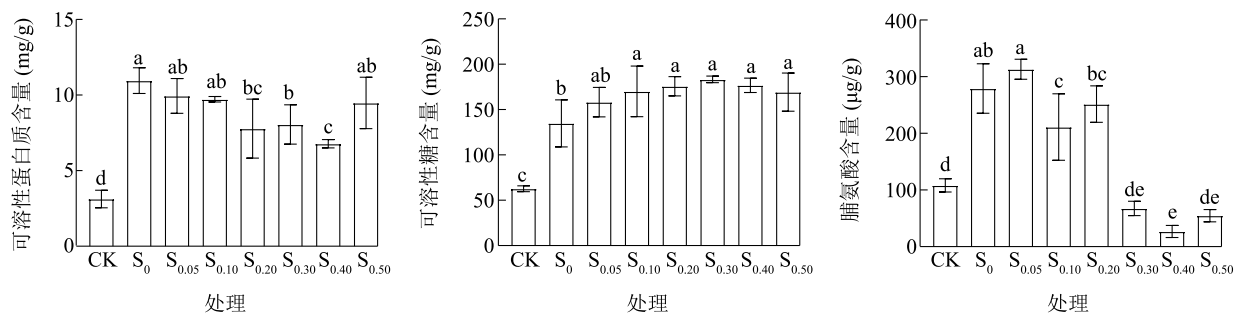
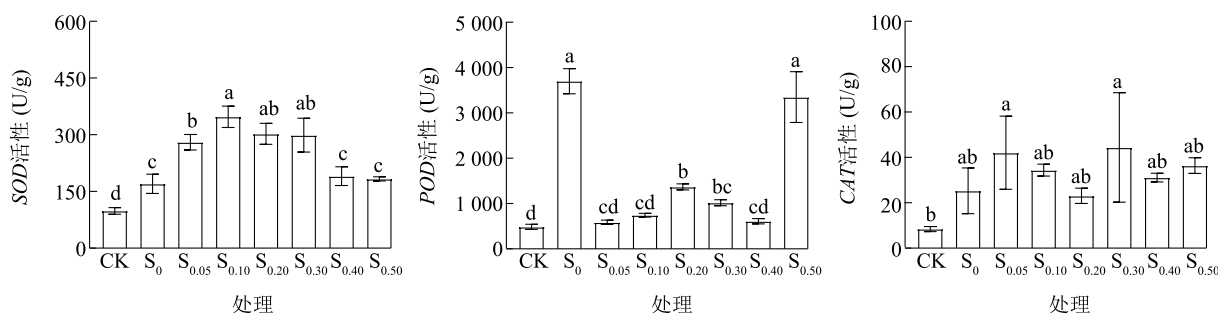


图2 氧化铈纳米颗粒 (CeO₂ NPs) 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片中可溶性蛋白质含量、可溶性糖含量、脯氨酸含量的影响

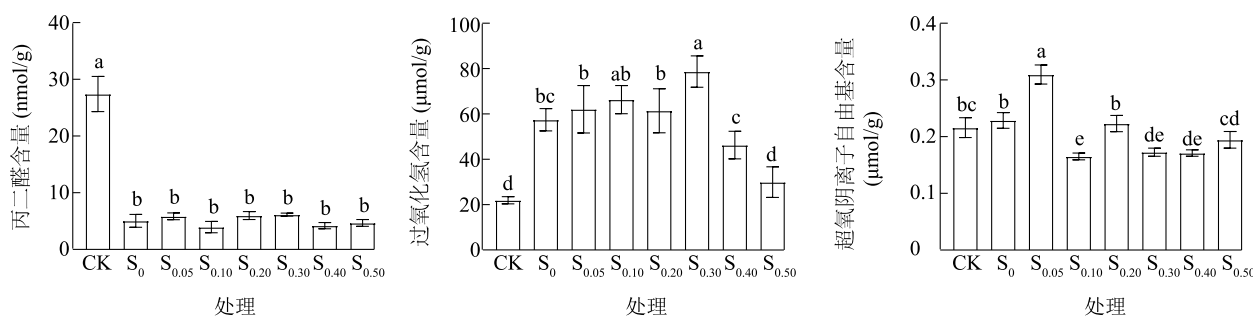
Fig.2 Effects of cerium oxide nanoparticles (CeO₂ NPs) priming on soluble sugar content, soluble protein content and proline content in pepper leaves under NaCl stress



SOD:超氧化物歧化酶;POD:过氧化物酶;CAT:过氧化氢酶。不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。CK、S₀处理、S_{0.05}处理、S_{0.10}处理、S_{0.20}处理、S_{0.30}处理、S_{0.40}处理、S_{0.50}处理见图1注。

图3 氧化铈纳米颗粒(CeO₂NPs)引发处理对NaCl胁迫下辣椒叶片抗氧化酶活性的影响

Fig.3 Effects of cerium oxide nanoparticles (CeO₂NPs) priming on antioxidant enzyme activity in pepper leaves under NaCl stress



不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。CK、S₀处理、S_{0.05}处理、S_{0.10}处理、S_{0.20}处理、S_{0.30}处理、S_{0.40}处理、S_{0.50}处理见图1注。

图4 氧化铈纳米颗粒(CeO₂NPs)引发处理对NaCl胁迫下辣椒叶片丙二醛含量、过氧化氢含量、超氧阴离子自由基含量的影响

Fig.4 Effects of cerium oxide nanoparticles (CeO₂NPs) priming on malonaldehyde content, hydrogen peroxide content and superoxide anion free radical content in pepper leaves under NaCl stress

由图5可知,用适宜浓度的CeO₂NPs对辣椒种子进行引发处理后,可以增强盐胁迫下辣椒叶片中的APX、GR活性。当CeO₂NPs浓度为0.05 mmol/L时,辣椒叶片的APX活性最高,与CK、0 mmol/L CeO₂NPs处理组相比分别显著提高了140.23%、44.64% ($P<0.05$)。当CeO₂NPs浓度为0.10 mmol/L时,辣椒叶片的GR活性最高,与CK、0 mmol/L CeO₂NPs处理组相比差异不显著。

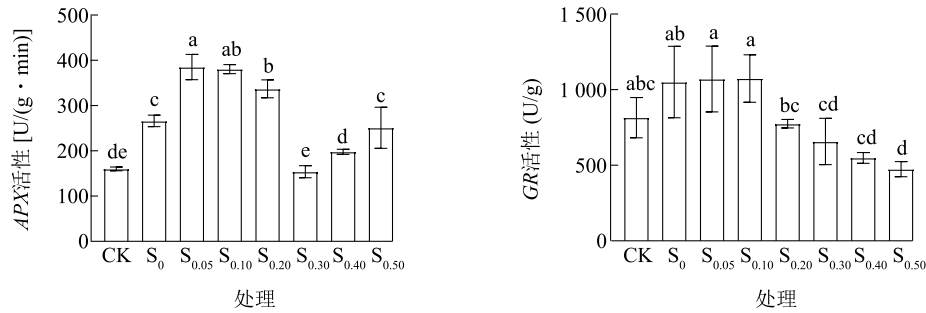
2.3 CeO₂NPs引发处理对NaCl胁迫下辣椒植株不同部位Na⁺含量、K⁺含量及Na⁺/K⁺值的影响

由图6可知,用不同浓度CeO₂NPs对辣椒种子进行引发处理后,盐胁迫下辣椒植株不同部位对Na⁺的吸收总体表现出促进作用,辣椒植株不同部位对K⁺的吸收总体上呈现抑制作用,因此辣椒植株不同部位的Na⁺/K⁺值总体呈现升高趋势。当CeO₂NPs浓度为0.40 mmol/L时,与CK相比,根中Na⁺的含量增加,与CK相比的增幅为169.01% ($P<0.05$),但是0.40 mmol/L

CeO₂NPs对茎中Na⁺含量无显著影响,却显著增加了辣椒植株叶中Na⁺含量,与CK相比的增幅为41.79% ($P<0.05$)。与CK相比,0.40 mmol/L CeO₂NPs处理提高了辣椒根中K⁺的含量,增幅为155.50% ($P<0.05$)。与CK相比,0.40 mmol/L CeO₂NPs处理显著降低了辣椒茎、叶中的K⁺含量($P<0.05$),对辣椒根、茎中的Na⁺/K⁺值无显著影响,但显著提高了叶中Na⁺/K⁺值,是CK的1.98倍($P<0.05$)。

2.4 CeO₂NPs引发处理对NaCl胁迫下辣椒叶片光合特性的影响

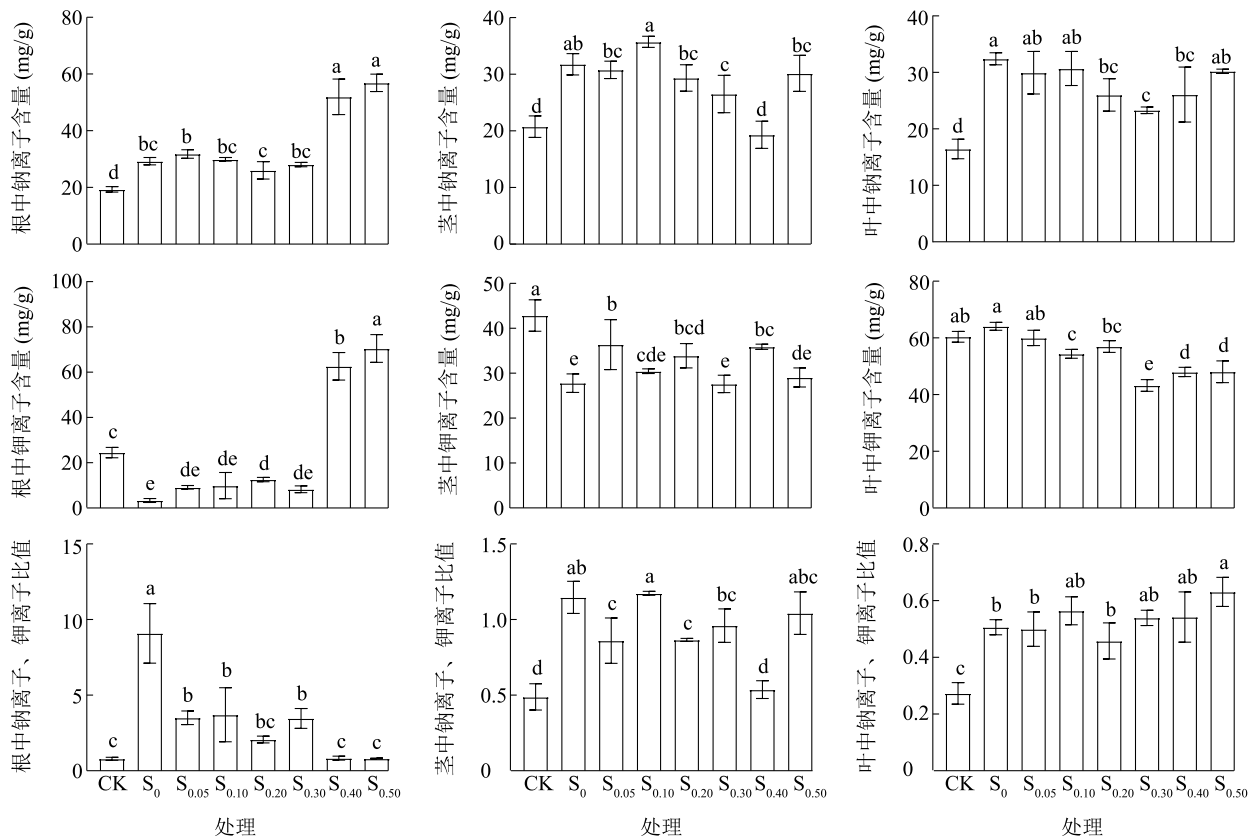
2.4.1 CeO₂NPs引发处理对NaCl胁迫下辣椒叶片叶绿素含量的影响 由图7可知,用不同浓度CeO₂NPs对辣椒种子进行引发处理后,除0.40 mmol/L CeO₂NPs处理外,辣椒叶片的SPAD值与CK相比没有显著变化($P>0.05$)。当CeO₂NPs浓度为0.05 mmol/L时,辣椒叶片的SPAD值最高,且显著高于0.40 mmol/L CeO₂NPs处理组($P<0.05$)。



APX:抗坏血酸过氧化氢酶;GR:谷胱甘肽还原酶。不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。CK、S₀处理、S_{0.05}处理、S_{0.10}处理、S_{0.20}处理、S_{0.30}处理、S_{0.40}处理、S_{0.50}处理见图1注。

图5 氧化铈纳米颗粒(CeO₂NPs)引发处理对NaCl胁迫下辣椒叶片抗坏血酸过氧化氢酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)活性的影响

Fig.5 Effects of cerium oxide nanoparticles (CeO₂NPs) priming on the activities of ascorbate peroxidase (APX) and glutathione reductase (GR) in pepper leaves under NaCl stress



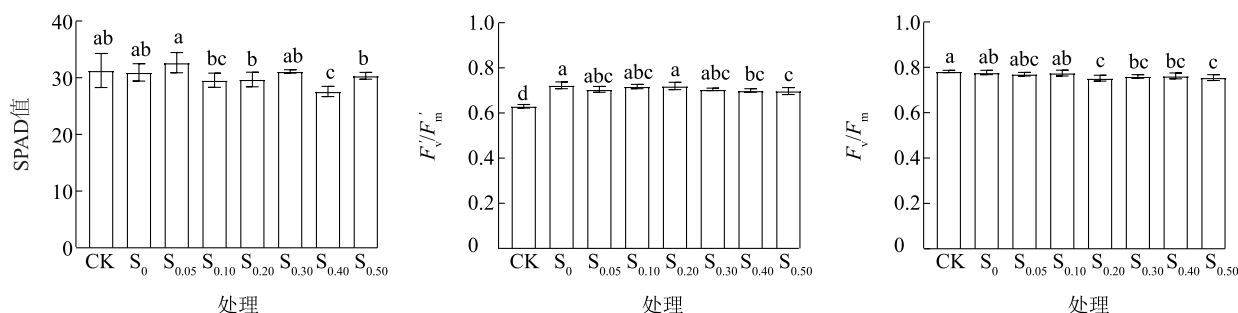
不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。CK、S₀处理、S_{0.05}处理、S_{0.10}处理、S_{0.20}处理、S_{0.30}处理、S_{0.40}处理、S_{0.50}处理见图1注。

图6 氧化铈纳米颗粒(CeO₂NPs)引发处理对NaCl胁迫下辣椒植株叶、茎、根中Na⁺含量、K⁺含量和Na⁺/K⁺值的影响

Fig.6 Effects of cerium oxide nanoparticles (CeO₂NPs) priming on Na⁺ content, K⁺ content and Na⁺/K⁺ in leaves, stems and roots of pepper plants under NaCl stress

2.4.2 CeO₂NPs引发处理对NaCl胁迫下辣椒叶片叶绿素荧光参数的影响 由图7可知,用不同浓度CeO₂NPs对辣椒种子进行引发处理后,对辣椒叶片PS II最大光化学效率(F_v/F_m)的影响程度不同,但提高了辣椒叶片的PS II光化学有效量子产

额(F_v'/F_m')。当CeO₂NPs浓度为0 mmol/L时,辣椒叶片的 F_v/F_m 与CK相比差异不显著($P > 0.05$)。当CeO₂NPs浓度为0 mmol/L时,辣椒叶片的 F_v'/F_m' 最大,与CK相比显著提高了14.68% ($P < 0.05$)。



F_v/F_m : PS II 最大光化学效率; F_v'/F_m' : PS II 光化学有效量子产额。不同处理间标有不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。CK、 S_0 处理、 $S_{0.05}$ 处理、 $S_{0.10}$ 处理、 $S_{0.20}$ 处理、 $S_{0.30}$ 处理、 $S_{0.40}$ 处理、 $S_{0.50}$ 处理见图 1 注。

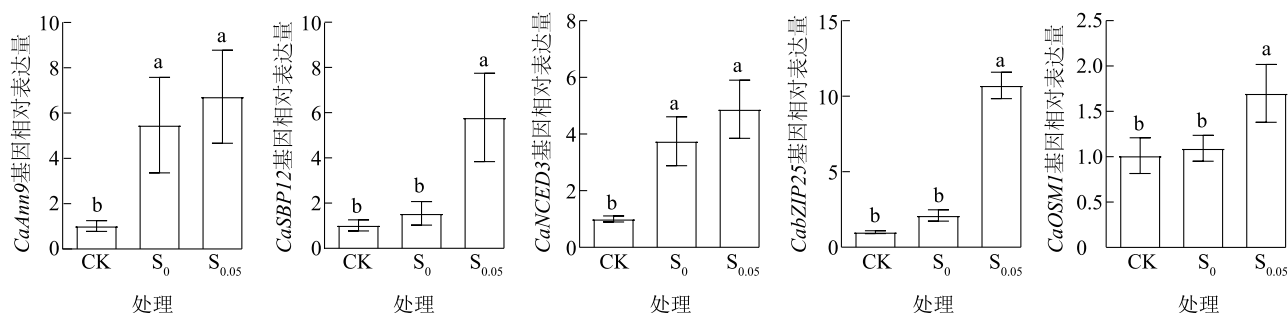
图 7 氧化铈纳米颗粒 (CeO_2NPs) 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒植株叶片叶绿素含量、叶绿素荧光参数的影响

Fig.7 Effects of cerium oxide nanoparticles (CeO_2NPs) priming on chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters of pepper leaves under NaCl stress

2.5 CeO_2NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片中相关耐盐基因相对表达量的影响

由图 8 可知,用 CeO_2NPs 对辣椒种子进行引发处理后,辣椒叶片中相关耐盐基因的相对表达量总

体上调。当 CeO_2NPs 浓度为 0.05 mmol/L 时,显著上调了辣椒叶片中 *CaAnn9*、*CaSBP12*、*CaNCED3*、*CabZIP25* 和 *CaOSM1* 的相对表达量,分别是未引发组的 6.62 倍、5.69 倍、4.86 倍、10.69 倍和 1.68 倍。



不同处理间标有不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。CK、 S_0 处理、 $S_{0.05}$ 处理见图 1 注。

图 8 氧化铈纳米颗粒 (CeO_2NPs) 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片中相关耐盐基因相对表达量的影响

Fig.8 Effects of cerium oxide nanoparticles (CeO_2NPs) priming on relative expression of salt tolerant genes in pepper leaves under NaCl stress

3 讨论

3.1 CeO_2NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒植株生长的影响

盐胁迫是阻碍植物生长发育最常见的环境胁迫之一^[32],因此增强植物对盐胁迫的耐受能力,对于改善植株的生长状况至关重要。 CeO_2NPs 已被证明可提高盐胁迫下葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 植株的鲜重、干重^[13],还可减轻干旱胁迫下高粱 [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] 植株的受损程度,最终提高其产量^[33]。在本研究中,用 CeO_2NPs 溶液对辣椒种子进行引发处理可以改善盐胁迫下辣椒植株的生长状

况,但其引发效果受引发浓度的影响,以 0.05 mmol/L 为最佳处理浓度。用 CeO_2NPs 对油菜^[18]、棉花 (*Gossypium hirsutum* L.)^[34] 等作物种子进行引发处理后,其幼苗在盐胁迫下的生长状况也有类似的改善,但用 CeO_2NPs 进行种子引发处理的最适浓度因植物种类而异。

3.2 CeO_2NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒植株生理生化特性的影响

3.2.1 CeO_2NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片中可溶性糖含量、可溶性蛋白质含量、脯氨酸含量的影响 渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白质、脯氨酸)的积累可作为植物提高抗逆性指标之一^[35]。

可溶性糖含量的增加可以缓解不同胁迫带来的负面影响。可溶性蛋白质的积累能维持不同胁迫下细胞的渗透平衡。脯氨酸不仅可作为渗透剂,还可以清除过量的 ROS^[36]。Khan 等^[18]的研究结果表明,用 CeO₂NPs 对种子进行引发处理可以增强盐胁迫下油菜种子中的 α -淀粉酶活性,从而促进油菜籽中可溶性糖的积累。此外, CeO₂NPs 还可通过提高脯氨酸含量来稳定盐胁迫下葡萄叶片的亚细胞结构和细胞质的渗透平衡^[13],这与本研究结果相似。在本研究中,用 0.05 mmol/L CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理促进了盐胁迫下辣椒叶片中可溶性糖含量、可溶性蛋白质含量、脯氨酸含量的增加。在盐胁迫下,植物中可溶性糖的积累有助于脯氨酸的积累^[37],而脯氨酸在保护蛋白质变性方面也有一定积极作用^[17],能够促进相关抗逆蛋白质的合成。上述结果说明,用 CeO₂NPs 对植物种子进行引发处理,可以通过促进植物中渗透调节物质的积累以提高植物的耐盐性。

3.2.2 CeO₂NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片氧化应激的影响 在盐胁迫下,ROS 的过量产生会破坏植物的细胞膜结构,导致细胞脂质过氧化,使细胞中的 MDA 含量升高^[7],因此 MDA 含量可用来衡量植物遭受逆境胁迫时的损伤程度^[38]。在本研究中,用 0.05 mmol/L CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理可以提高盐胁迫下辣椒叶片中的 SOD 活性,这与 Khan 等^[18]用 CeO₂NPs 对种子进行引发处理后增强了盐胁迫下油菜幼苗 SOD 活性的研究结果相似,但是该研究中油菜幼苗的 CAT 活性较低,这与本研究结果相反,可能与 CeO₂NPs 具有类似 CAT 的活性有关^[9],同时也说明 CeO₂NPs 对不同植物抗氧化酶系统建立的影响不同。此外,用 0.05 mmol/L CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理,能够提高辣椒植株叶片中的 APX 活性。Gohari 等^[13]也曾报道, CeO₂NPs 处理增强了盐胁迫下葡萄叶片的 APX 活性,这与本研究结果相似,说明 CeO₂NPs 对植物叶片中抗坏血酸-谷胱甘肽循环相关酶活性的提高有一定促进作用。此外,用 0.05 mmol/L CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理提高了盐胁迫下辣椒植株叶片中过氧化氢(H₂O₂)含量、超氧阴离子(O₂⁻)含量,这与 CeO₂NPs 处理对玉米(*Zea mays* L.)^[15]的影响相似,可能因为铈在纳米颗粒表面具有双重价态(Ce³⁺和 Ce⁴⁺),导致非生物 ROS 的形成及纳米颗粒在植

物细胞壁上附着,从而影响细胞活力,因此使其除了作为抗氧化剂外也可作为氧化应激诱导因子对植物细胞产生毒性^[12]。但是,本研究中辣椒叶片中的丙二醛含量并没有显著增加,表明辣椒具有适应 CeO₂NPs 毒性的保护机制。

3.3 CeO₂NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片叶绿素含量的影响

叶绿素是植物叶片进行光合作用的基础,其含量可以反映叶片的生长状况和光合能力^[8]。盐胁迫会破坏叶绿体基粒的层状结构,从而降低叶片的叶绿素含量^[8]。Rossi 等^[12]的研究发现, CeO₂NPs 处理能提高盐胁迫下甘蓝型油菜的叶绿素含量,进而促进叶片对光的吸收。此外, CeO₂NPs 的应用还可以提高盐胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus* L.)^[14]的叶绿素含量,表明 CeO₂NPs 可以改善盐胁迫对植物叶片光合作用的负面影响。在本研究中,与 CK 相比,用 0.05 mmol/L CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理没有显著提高盐胁迫下辣椒叶片的叶绿素含量。

3.4 CeO₂NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片叶绿素荧光参数的影响

光合作用涉及复杂的氧化还原过程,例如捕光复合物吸收光子能量并将其传递到光系统反应中心^[8]。盐胁迫通过卡尔文循环会减少还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)的消耗,抑制核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)活性,破坏电子传递,导致光系统 II 复合体(PS II)的光降解^[15]。叶绿素荧光已被用于研究植物的光合过程^[39],因此叶绿素荧光参数可作为研究逆境(如盐胁迫)下 PS II 活性变化的有力工具^[12]。其中, F_v/F_m 代表 PS II 的最大光化学效率,该指标被用作研究高等植物光合能量转换的指标^[16]。在本研究中,与 CK 相比,用 0.05 mmol/L CeO₂NPs 对辣椒种子进行引发处理后,盐胁迫下辣椒叶片的 F_v/F_m 没有显著变化。但是在本研究中,与 CK 相比, CeO₂NPs 种子引发处理提高了辣椒叶片的 F_v'/F_m' ,说明 CeO₂NPs 种子引发处理可维持并增强辣椒叶片的实际光化学效率,这可能与 CeO₂NPs 能维持辣椒叶片中的 K⁺ 含量有关,植物中的矿物质含量曾被认为是维持植物光合效率的调节因子^[12]。

3.5 CeO₂NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒植株根、茎、叶中 Na⁺ 含量、K⁺ 含量及 Na⁺/K⁺ 值的影响

在盐胁迫下,植物根系周围由于盐浓度的变化

会引起一个快速的渗透胁迫,随后 Na^+ 积累会限制植物对 K^+ 等营养物质的吸收从而导致植物营养紊乱,最终造成特异性离子毒性^[10]。 CeO_2NPs 的应用可以缩短油菜的根外胞质屏障,从而允许钠盐运输到茎部,减少了钠盐在植物根中的积累^[12]。此外, CeO_2NPs 还可以通过促进棉花叶片对 K^+ 的保留、对 Na^+ 的排除进而更好地维持细胞质中的 Na^+/K^+ 稳态^[40]。在本研究中,0.05 mmol/L CeO_2NPs 种子引发处理会降低辣椒植株根、茎中 K^+ 的含量,这与 An 等^[34]报道的 CeO_2NPs 种子引发处理降低了盐胁迫下棉花根部 K^+ 含量的研究结果相似,可能与 CeO_2NPs 下调植物 K^+ 通道的相关基因相对表达量有关^[40],但 0.05 mmol/L CeO_2NPs 对叶中 K^+ 的含量无显著影响。同时, CeO_2NPs 种子引发处理提高了辣椒植株根、茎、叶中 Na^+ 含量和 Na^+/K^+ 值,可能与 CeO_2NPs 可诱导 *CaSBP12* 基因的上调表达有关^[41]。

3.6 CeO_2NPs 引发处理对 NaCl 胁迫下辣椒叶片中相关耐盐基因表达的影响

CeO_2NPs 的应用不仅可以诱导植物体内渗透剂、抗氧化酶等的改变,还可以诱导抗氧化、激素等相关基因的改变^[18-19]。为了阐明 CeO_2NPs 种子引发处理对盐胁迫下辣椒相关耐盐基因表达的影响,我们筛选了 5 个曾参与辣椒盐胁迫反应的相关基因进行实时荧光定量 PCR。已有研究发现 *CaNCED3*、*CabZIP25*、*CaOSM1* 对辣椒耐受盐胁迫能力具有一定的正向调节作用^[42-44]。在本研究中,0.05 mmol/L CeO_2NPs 种子引发处理可使盐胁迫下辣椒叶片中 *CaNCED3*、*CabZIP25* 和 *CaOSM1* 基因的相对表达量上调,说明 CeO_2NPs 种子引发处理可通过诱导辣椒中相关耐盐基因的表达来提高植物的耐盐性。辣椒中的 *CaAnn9* 基因已被证明可能通过调控抗氧化酶介导盐胁迫引起的氧化应激^[45]。本研究中,0.05 mmol/L CeO_2NPs 种子引发处理可上调盐胁迫下辣椒叶片中的 *CaAnn9* 基因的相对表达量,这与 CeO_2NPs 种子引发处理提高辣椒叶片中相关抗氧化酶活性的结果一致。此外,*CaSBP12* 基因被证明对辣椒的耐盐性具有负调节作用,可能会促进辣椒叶片中 ROS 的积累和 Na^+ 含量的提高^[41]。在本研究中,0.05 mmol/L CeO_2NPs 种子引发处理使辣椒叶片中 *CaSBP12* 基因的相对表达增强,这与 CeO_2NPs 种子引发处理提高了辣椒叶片中 ROS 的含量以及

辣椒叶片中 Na^+ 含量的结果相符合,说明 CeO_2NPs 对盐胁迫下辣椒植株的氧化应激及较高的 Na^+ 保留率也可能与其上调辣椒叶片中 *CaSBP12* 基因的相对表达量有关。

4 结论

0.05 mmol/L CeO_2NPs 引发处理可通过激发辣椒叶片的抗氧化酶活性,促使可溶性蛋白质、可溶性糖、脯氨酸积累并上调 4 个相关基因 (*CaNCED3*、*CabZIP25*、*CaOSM1* 和 *CaAnn9*) 的相对表达量来共同提高辣椒植株耐受盐胁迫的能力,使其在盐胁迫下的生长状态最佳。

参考文献:

- [1] 丁燕,范紫云,周欢,等. 盐胁迫对菠萝蜜幼苗生长及生理特性的影响[J]. 东南园艺, 2021, 9(5): 31-40.
- [2] WEI L J, ZHANG J, WEI S H, et al. Nitric oxide enhanced salt stress tolerance in tomato seedlings, involving phytohormone equilibrium and photosynthesis[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(9): 4539.
- [3] KUMAR S, ABASS AHANGER M, ALSHAYA H, et al. Salicylic acid mitigates salt induced toxicity through the modifications of biochemical attributes and some key antioxidants in *Capsicum annum* [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2022, 29(3): 1337-1347.
- [4] RAJABI DEHNAVI A, ZAHEDI M, LUDWICZAK A, et al. Foliar application of salicylic acid improves salt tolerance of *Sorghum* (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) [J]. Plants, 2022, 11(3): 368.
- [5] 沙汉景,胡文成,贾琰,等. 外源水杨酸、脯氨酸和 γ -氨基丁酸对盐胁迫下水稻产量的影响[J]. 作物学报, 2017, 43(11): 1677-1688.
- [6] BAKIR A G, BOLAT I, KORKMAZ K, et al. Exogenous nitric oxide and silicon applications alleviate water stress in apricots[J]. Life, 2022, 12(9): 1454.
- [7] JANGRA M, DEVI S, SATPAL, et al. Amelioration effect of salicylic acid under salt stress in *Sorghum bicolor* L. [J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2022, 194(10): 4400-4423.
- [8] YAO X, ZHOU M L, RUAN J J, et al. Physiological and biochemical regulation mechanism of exogenous hydrogen peroxide in alleviating NaCl stress toxicity in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(18): 10698.
- [9] 吕广明,王艳杰,刘瑞,等. 纳米氧化铈的抗氧化生物应用[J]. 中国科学:化学, 2013, 43(10): 1309-1321.
- [10] LÓPEZ-MORENO M L, DE LA ROSA G, HERNÁNDEZ-VIEZ-CAS J A, et al. Evidence of the differential biotransformation and genotoxicity of ZnO and CeO_2 nanoparticles on soybean (*Glycine*

- max) plants[J]. *Environmental Science & Technology*, 2010, 44(19):7315-7320.
- [11] PRAKASH V, PERALTA-VIDEA J, TRIPATHI D K, et al. Recent insights into the impact, fate and transport of cerium oxide nanoparticles in the plant-soil continuum[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 221:112403.
- [12] ROSSI L, ZHANG W L, LOMBARDINI L, et al. The impact of cerium oxide nanoparticles on the salt stress responses of *Brassica napus* L.[J]. *Environmental Pollution*, 2016, 219:28-36.
- [13] GOHARI G, ZAREEI E, ROSTAMI H, et al. Protective effects of cerium oxide nanoparticles in grapevine (*Vitis vinifera* L.) cv. Flame Seedless under salt stress conditions[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 220:112402.
- [14] CHEN L L, PENG Y Q, ZHU L, et al. CeO₂ nanoparticles improved cucumber salt tolerance is associated with its induced early stimulation on antioxidant system[J]. *Chemosphere*, 2022, 299:134474.
- [15] ZHAO L J, PENG B, HERNANDEZ-VIEZCAS J A, et al. Stress response and tolerance of *Zea mays* to CeO₂ nanoparticles: cross talk among H₂O₂, heat shock protein, and lipid peroxidation[J]. *ACS Nano*, 2012, 6(11):9615-9622.
- [16] LI J X, MU Q L, DU Y L, et al. Growth and photosynthetic inhibition of cerium oxide nanoparticles on soybean (*Glycine max*) [J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2020, 105(1):119-126.
- [17] AMBREEN S, ATHAR H U R, KHAN A, et al. Seed priming with proline improved photosystem II efficiency and growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1):502.
- [18] KHAN M N, LI Y H, KHAN Z, et al. Nanoceria seed priming enhanced salt tolerance in rapeseed through modulating ROS homeostasis and α -amylase activities[J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2021, 19(1):276.
- [19] KHAN M N, LI Y H, FU C C, et al. CeO₂ nanoparticles seed priming increases salicylic acid level and ROS scavenging ability to improve rapeseed salt tolerance[J]. *Global Challenges*, 2022, 6(7):2200025.
- [20] MNAHONČÁKOVÁ E, VERGUN O, GRYGORIEVA O, et al. Evaluation of the antioxidant potential of *Capsicum annuum* L., *C. baccatum* L. and *C. chinense* Jacq. cultivars[J]. *Acta Scientiarum Polonorum-Technologia Alimentaria*, 2021, 20(2):223-236.
- [21] MA J, WANG Y, WANG L Y, et al. Transcriptomic analysis reveals the mechanism of the alleviation of salt stress by salicylic acid in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Molecular Biology Reports*, 2023, 50(4):3593-3606.
- [22] 魏茜雅, 林欣琪, 梁腊梅, 等. 褪黑素引发处理提高朝天椒种子萌发及幼苗耐盐性的生理机制[J]. *江苏农业学报*, 2022, 38(6):1637-1647.
- [23] 贾璐绮, 向春阳, 陈佩静, 等. 水杨酸对盐胁迫下线型辣椒幼苗生理特性的影响[J]. *天津农学院学报*, 2020, 27(3):39-42, 48.
- [24] 赵 恺, 辛文春, 何冰纾. 外源 BR 处理对碱性盐胁迫下辣椒生长的影响[J]. *安徽农业科学*, 2020, 48(14):29-31.
- [25] NEWKIRK G M, WU H H, SANTANA I, et al. Catalytic scavenging of plant reactive oxygen species *in vivo* by anionic cerium oxide nanoparticles[J]. *Journal of Visualized Experiments*, 2018(138):58373.
- [26] MARTHANDAN V, GEETHA R, KUMUTHA K, et al. Seed priming: a feasible strategy to enhance drought tolerance in crop plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(21):8258.
- [27] 王贵余. 化学药剂处理对老化辣椒种子活力的影响[J]. *中国种业*, 2005(8):42-43.
- [28] JI X Y, TANG J L, ZHANG J P. Effects of salt stress on the morphology, growth and physiological parameters of *Juglans microcarpa* L. seedlings[J]. *Plants*, 2022, 11(18):2381.
- [29] 高俊风. 植物生物学试验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [30] 张 露. 植物生长促进剂对玉米生长的影响及抗逆效应研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017:3-27.
- [31] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, 22(5):867-880.
- [32] BASIT F, BHAT J A, ULHASSAN Z, et al. Seed priming with spermine mitigates chromium stress in rice by modifying the ion homeostasis, cellular ultrastructure and phytohormones balance[J]. *Antioxidants*, 2022, 11(9):1704.
- [33] DJANAGUIRAMAN M, NAIR R, GIRALDO J P, et al. Cerium oxide nanoparticles decrease drought-induced oxidative damage in *Sorghum* leading to higher photosynthesis and grain yield[J]. *ACS Omega*, 2018, 3(10):14406-14416.
- [34] AN J, HU P G, LI F J, et al. Emerging investigator series: molecular mechanisms of plant salinity stress tolerance improvement by seed priming with cerium oxide nanoparticles[J]. *Environmental Science: Nano*, 2020, 7(8):2214-2228.
- [35] EL-BADRI A M A, BATOOL M, MOHAMED I A A, et al. Modulation of salinity impact on early seedling stage via nano-priming application of zinc oxide on rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 166:376-392.
- [36] 鲁克嵩, 闫 磊, 侯佳玉, 等. 盐胁迫下外源脯氨酸对油菜 Na⁺/K⁺平衡、生长及抗氧化系统的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2023, 42(5):141-148.
- [37] 谭杉杉, 仇 亮, 段奥其, 等. 次氯酸钠处理种子对芹菜幼苗可溶性糖含量及相关基因表达的影响[J]. *植物生理学报*, 2022, 58(1):165-172.
- [38] TIAN T, WANG J G, WANG H J, et al. Nitrogen application alleviates salt stress by enhancing osmotic balance, ROS scavenging, and photosynthesis of rapeseed seedlings (*Brassica napus*) [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2022, 17(1):2081419.
- [39] LI J, XIE J M, YU J H, et al. Melatonin enhanced low-temperature

- combined with low-light tolerance of pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings by regulating root growth, antioxidant defense system, and osmotic adjustment [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 998293.
- [40] LIU J H, LI G J, CHEN L L, et al. Cerium oxide nanoparticles improve cotton salt tolerance by enabling better ability to maintain cytosolic K^+/Na^+ ratio[J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2021, 19 (1):153.
- [41] ZHANG H X, ZHU W C, FENG X H, et al. Transcription factor *CaSBP12* negatively regulates salt stress tolerance in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(2):444.
- [42] YAO Y X, JIA L, CHENG Y, et al. Evolutionary origin of the carotenoid cleavage oxygenase family in plants and expression of pepper genes in response to abiotic stresses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12:792832.
- [43] GAI W X, MA X, QIAO Y M, et al. Characterization of the bZIP transcription factor family in pepper (*Capsicum annuum* L.): *CabZIP25* positively modulates the salt tolerance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:139.
- [44] AHMAD YASIN N, AKRAM W, KHAN W U, et al. Halotolerant plant-growth promoting rhizobacteria modulate gene expression and osmolyte production to improve salinity tolerance and growth in *Capsicum annuum* L.[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(23):23236-23250.
- [45] WU X X, REN Y, JIANG H L, et al. Genome-wide identification and transcriptional expression analysis of annexin genes in *Capsicum annuum* and characterization of *CaAnn9* in salt tolerance[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(16):8667.

(责任编辑:徐 艳)