

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2022.60829

许基磊, 汪兴中, 范吉标. 盐胁迫诱导野大豆生理和光合作用的变化[J]. 植物科学学报, 2022, 40(6): 829-838

Xu JL, Wang XZ, Fan JB. Changes in physiology and photosynthesis of *Glycine soja* Sieb. et Zucc. induced by salt stress [J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(6): 829-838

盐胁迫诱导野大豆生理和光合作用的变化

许基磊¹, 汪兴中³, 范吉标^{2*}

(1. 中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 2. 扬州大学动物科学与技术学院, 江苏扬州 225009; 3. 湖州师范学院, 水生生物资源养护与开发技术研究浙江省重点实验室, 浙江湖州 313000)

摘要: 野大豆 (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) 是栽培大豆 (*G. max* (L.) Merr.) 的祖先, 在遗传育种研究中具有重要意义。本研究以野大豆为实验材料, 通过检测快速叶绿素荧光和 820 nm 光反射来研究盐胁迫对光系统化学活性的影响。结果显示, 盐胁迫下, 野大豆幼苗叶片叶绿素 *a* 含量显著降低, 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP) 发生显著变化, JIP-test 参数中性能指标 PI_{ABS} 和 PI_{total} 、比能量通量参数 RC/ABS、TRo/RC、ETo/RC 和 REo/RC 均降低。单位反应中心耗散的能量 DIO/RC 增加。同时, 盐胁迫显著降低量子产量和效率参数 ψEo 、 ϕEo 、 δRo 和 ϕRo 。820 nm 光反射 MR/MR₀ 曲线也发生变化, 其变化时间间隔与 OJIP 一致。同时, 盐胁迫也导致野大豆幼苗叶片丙二醛 (MDA) 含量显著增加, 渗透调节物质和抗氧化酶活性发生显著变化。

关键词: 野大豆; 盐胁迫; 快速叶绿素荧光; 820 nm 光反射; 光合作用机制

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)06-0829-10

Changes in physiology and photosynthesis of *Glycine soja* Sieb. et Zucc. induced by salt stress

Xu Ji-Lei¹, Wang Xing-Zhong³, Fan Ji-Biao^{2*}

(1. Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. College of Animal Science and Technology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; 3. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Aquatic Resources Conservation and Development, College of Life Sciences, Huzhou University, Huzhou, Zhejiang 313000, China)

Abstract: Annual vine *Glycine soja* Sieb. et Zucc. is considered the ancestor of cultivated soybean (*G. max* (L.) Merr.), but exhibits greater genetic diversity. At present, the *G. soja* growth environment is under high-salt stress, but its photosynthetic performance under such conditions remains unknown. In this study, we investigated the effects of salt stress on the photochemical activity of *G. soja* photosynthesis based on prompt chlorophyll fluorescence and modulated 820-nm reflection. Results showed that chlorophyll *a* content was significantly reduced, and the chlorophyll fluorescence induction transient (OJIP) curve was significantly changed in seedling leaves after salt stress treatment. The JIP-test parameters, including performance indices such as PI_{ABS} and PI_{total} and energy flux parameters such as RC/ABS, TRo/RC, ETo/RC, and REo/RC, were decreased, while DIO/RC was increased. Quantum yield and efficiency parameters, such as ψEo , ϕEo , δRo , and ϕRo , were decreased in seedling leaves exposed to salt stress. The shape of the MR/MR₀ ratio curve changed after salt stress treatment. Furthermore, changes in the MR/MR₀ ratio showed high correlation to the

收稿日期: 2022-05-31, 修回日期: 2022-07-06。

基金项目: 国家自然科学基金(31720103905)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31720103905).

作者简介: 许基磊(1993-), 男, 硕士, 研究方向为植物生理生态(E-mail: xjl333753@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: 006298@yzu.edu.cn)。

time intervals of chlorophyll fluorescence. Salt stress led to membrane lipid peroxidation in the seedling leaves, resulting in a significant increase in MDA content, while relative water content was significantly decreased. Thus, the seedling leaves adapted to salt stress by significantly increasing osmotic regulators and antioxidant enzyme activities.

Key words: *Glycine soja*; Salt stress; Prompt chlorophyll fluorescence; Modulated 820 nm reflection; Photosynthetic mechanism

盐渍化土壤在我国分布广泛, 严重影响了植物的生长和发育^[1]。当高盐胁迫超过植物自身保护机制时, 植物体内活性氧(ROS)清除系统不足以清除过量产生的 ROS, 便会引起细胞氧化损伤^[2, 3], 如膜系统损伤, 最终抑制植物的生长发育^[4, 5]。马婷等^[6]研究发现, 盐胁迫会导致黄花补血草(*Limonium aureum* (L.) Hill) 幼苗 ROS 含量的增加。ROS 的积累会引起脂质、蛋白质、碳水化合物甚至 DNA 的损伤, 从而导致膜损伤和细胞死亡^[7]。作为应对, 植物会启动抗氧化系统, 积累脯氨酸(Proline)和可溶性蛋白质等代谢物, 抗氧化酶的活性也随之显著增加^[8-10], 从而保持细胞膜结构的完整性, 维持植物正常的光合和代谢功能。

植物光系统(Photosystem, PS)对盐胁迫极为敏感^[11, 12]。而快速叶绿素荧光和 820 nm 光反射被广泛应用于监测光系统活性^[13]。当叶绿素荧光的瞬时变化被绘制在对数时间尺度上时, 可以清楚地观察到 O-J-I-P 4 个阶段^[14]。随着人们对光合作用的关注, 快速叶绿素荧光动力学曲线(OJIP)分析已被广泛应用于植物生理学研究^[15]。OJIP 曲线反映了 PS II 不同氧化还原状态和光合作用电子传递链中电子转移的效率^[16]。一般情况下, 反应中心(RCS)在初始荧光 F_0 时完全开放, 从而得到最高的光化学产率和最小的叶绿素荧光产率; 在 O-J 阶段, 初级醌受体(Q_A)被还原为 Q_A^- , J-I-P 阶段反映了质体醌(PQ)的减少; 而 RCS 在 P 阶段时完全闭合, 因此可测量最大荧光产率^[17]。JIP-test 分析将 PS II 供体侧、系统间传递链中的电子转移与 PS I 受体侧的末端电子受体联系起来。而 820 nm 光反射动力学曲线则反映了 PS I 反应中心(P_{700})的氧化还原状态^[16]。

野大豆(*Glycine soja* Sieb. et Zucc.)是一年生缠绕藤本植物, 分布于东亚地区, 被认为是栽培大豆(*G. max* (L.) Merr.)的祖先, 具有比栽培大

豆更丰富的遗传多样性^[18, 19], 对大豆遗传育种研究有重要意义。但野大豆目前的生存环境受到盐胁迫的严重影响^[20]。盐胁迫可以显著诱导相关基因表达, 如 *GsUBQ10*^[21]。虽然盐胁迫可以导致一些植物光系统产生变化^[22], 但对野大豆光合作用的影响仍不清楚。本文通过检测盐胁迫下野大豆光系统快速叶绿素荧光和 820 nm 光反射的同步动力学变化, 研究盐胁迫下幼苗叶片 PS I 和 PS II 的变化, 旨在揭示野大豆幼苗叶片光系统对盐胁迫的响应机制。

1 材料与方法

1.1 实验材料 and 处理

本研究采用的野大豆种子取自江苏省扬州市野外, 用 10% 的 $HgCl_2$ 灭菌 10 min 后, 将大小相近的饱满种子种植在装满土壤的塑料盆中。实验材料放置在温室(28℃/22℃)中, 每天用 0.5×Hoagland 营养液浇灌, 培养 15 d 后, 选取长势一致的植株分别用 0.15 和 0.3 mol/L 的 NaCl 处理, 在处理的第 0、3 和 7 d, 选取全功能叶片测定快速叶绿素荧光动力学曲线和 820 nm 光反射曲线。

1.2 实验方法

1.2.1 快速叶绿素荧光和 820 nm 光反射的同步测量

利用多功能植物效率分析仪(M-PEA, Hansatech, 英国)同步测定快速 OJIP 曲线和 820 nm 光反射。30 min 暗适应预处理后, 用 $5000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的红光同步测量 OJIP 曲线, 再用 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的远红光单独测量 820 nm 光反射。同时记录 JIP-test 参数如 PI_{ABS} 、 PI_{total} , 最大光化学效率 ϕPo , 电子输运效率 ϕEo , 电子传递的量子产额 ϕEo , 末端电子受体的量子产率 δRo , PS I 受体侧末端电子受体还原的量子产额 ϕRo , 比能量通量参数如单位反应中心降低的能量 RC/ABS, 单位反应中心捕获的用于还原 Q_A 的能量 TRo/RC 以及用于

电子传递的能量 ET_o/RC ，单位面积还原 PS I 末端受体的能量 RE_o/RC ，单位反应中心耗散掉的能量 DIo/RC 等，测定方法参照 Strasser 等^[16]。

1.2.2 叶绿素含量测定

称取新鲜叶片 0.1 g 左右，加入 5 mL 95%乙醇，在黑暗条件下浸提 48 h，分别测量 665 和 649 nm 波长下的吸光度^[23]。

叶绿素 a (Chl a) 含量 (mg/g FW) = $(13.95 \times OD_{665} - 6.88 \times OD_{649}) \times 0.005 / m$ (1)

叶绿素 b (Chl b) 含量 (mg/g FW) = $(24.96 \times OD_{649} - 7.32 \times OD_{665}) \times 0.005 / m$ (2)

总叶绿素 (Chl_{total}) 含量 (mg/g FW) = $(18.08 \times OD_{649} - 6.63 \times OD_{665}) \times 0.005 / m$ (3)

$Chl\ a/b = Chl\ a / Chl\ b$ (4)

式中，m 为浸提叶片的质量，为避免盐胁迫下细胞失水引起的叶绿素测定中的误差，利用相对含水量进行校准。校准方法如下：

叶绿素含量 = 计算值 \times 系数 $(RWC_{处理} / RWC_{对照})$ 。

1.2.3 其他生理指标测定

野大豆幼苗叶片中丙二醛 (MDA) 含量采用硫代巴比妥酸法测定^[24]，脯氨酸含量测定参照汤章城^[25]的方法，采用试剂盒 (南京建成生物工程研究所，南京) 测定超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 活性。

1.3 数据处理

利用 SPSS 20.0 软件对数据进行单因素方差分析，用 Duncan 法对数据进行多重比较分析；利用 Origin 2018 软件作图。图表中数据均为平均值 \pm 标准差 (mean \pm SD)，采用字母标注法表示显著性差异 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对野大豆生长的影响

在盐胁迫下，野大豆幼苗的生长受到明显抑制 (图 1)。0.15 mol/L NaCl 处理 7 d 后，株高明显受到抑制，且叶片轻度失水泛黄，0.3 mol/L NaCl 处理 7 d 后，野大豆植株严重萎蔫甚至濒死。

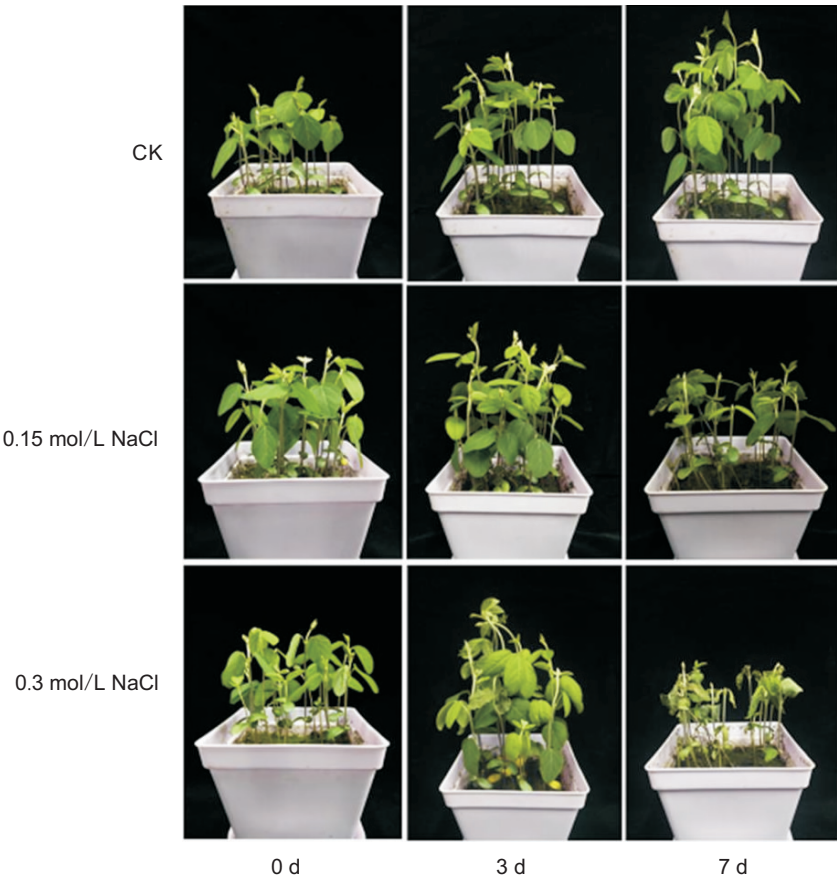


图 1 盐胁迫对野大豆生长的影响

Fig. 1 *Glycine soja* growth under salt stress

2.2 盐胁迫下野大豆幼苗叶片叶绿素含量变化

和对照相比, 0.15 mol/L NaCl 处理 7 d 后, 叶片 Chl *a* 量显著降低, Chl *b* 含量显著升高, 但 Chl(*a* + *b*) 含量没有显著变化。0.3 mol/L NaCl 处理 3 d 和 7 d 后, Chl *a* 含量显著降低 ($P < 0.05$) (图 2: A), 但 0.3 mol/L NaCl 胁迫处理 7 d 后, Chl *b* 和 Chl(*a* + *b*) 含量显著增加 ($P < 0.05$) (图 2: B、C)。Chl *a/b* 在 NaCl 胁迫处理 3 d 后略有下降, 但不显著, NaCl 胁迫处理 7 d 后显著下降 ($P < 0.05$) (图 2: D)。

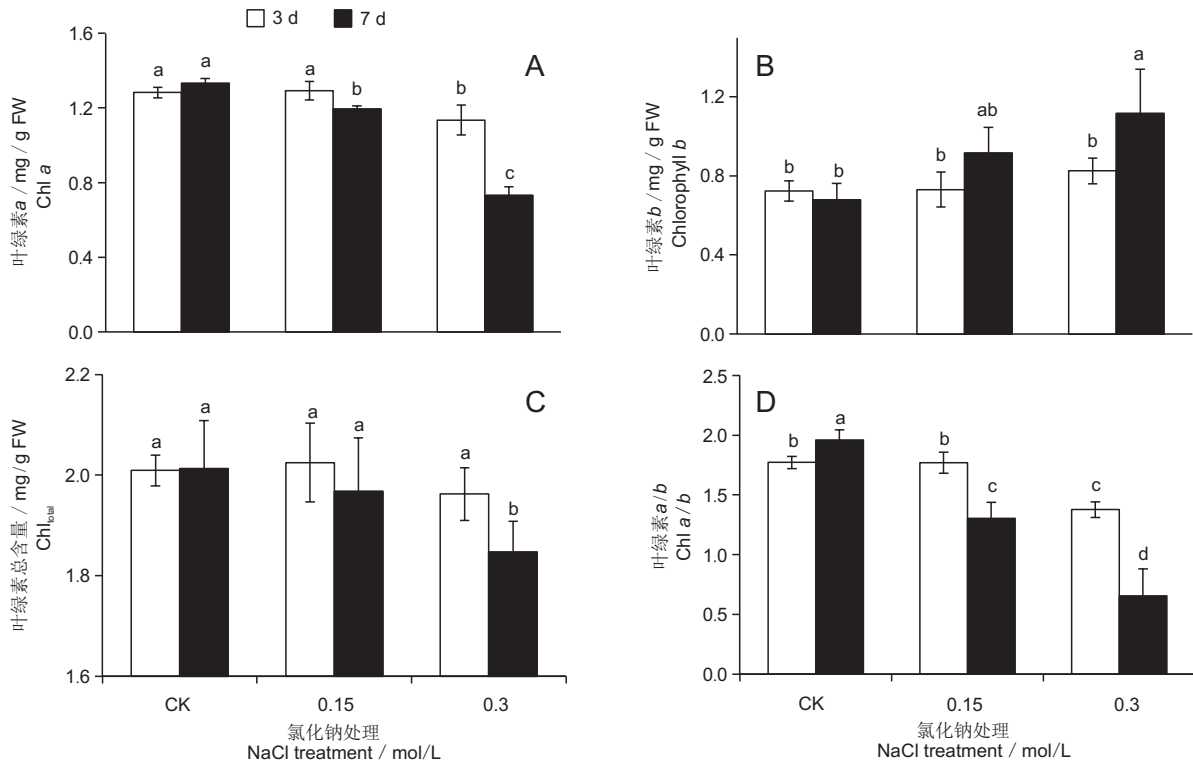
2.3 盐胁迫对快速荧光诱导动力学曲线的影响

在经过暗适应预处理后, PS II 反应中心完全处于开放状态, 此时荧光产量达到最低值, Q_A 被完全氧化^[13]。随后 PS II 反应中心 (P_{680}) 最大程度吸收电子, 并被激发为 P_{680}^* , 产生光合电子传递链, 使 Q_A 被还原成 Q_A^- , 荧光产量上升。随着 Q_A^- 的积累, PS II 天线吸收的光能以瞬时荧光的形式耗散, 荧光产量迅速上升, 快速荧光产量到达 P 点时, PS II 反应中心处于完全关闭状态。O-P 阶

段反映了 PS II 原初光化学的能力变化^[26]。盐胁迫下野大豆幼苗叶片的快速荧光动力学曲线如图 3 所示。与对照相比, NaCl 处理下的 OJIP 曲线形态明显改变, 0.3 mol/L NaCl 处理 3 d, 峰值略微下降, 随着 NaCl 浓度和处理时间的增加, OJIP 曲线的 J 点(2 ms)、I 点(30 ms)、P 点(最大荧光值)明显下降(图 3)。

2.4 盐胁迫下野大豆幼苗叶片的 JIP-test

对野大豆幼苗叶片快速叶绿素荧光值进行 JIP-test 检验。盐胁迫下野大豆幼苗叶片的 PI_{ABS} 和 PI_{total} 发生改变, 并随胁迫强度和时间的增加而显著下降(图 4)。对盐胁迫最为敏感的荧光参数 REo/RC , 在 0.3 mol/L NaCl 处理 3 d 和 7 d 后, 分别下降了 17.2% 和 32.6%。 RC/ABS 、 TRo/RC 和 ETo/RC 在 0.3 mol/L NaCl 处理 3 d 后略有下降, 0.3 mol/L NaCl 处理 7 d 后, 各指标分别下降了 9.2%、18.3% 和 22.7%。与其他参数相反, 0.3 mol/L NaCl 处理 3 d 和 7 d 后, Dlo/RC 分别比对照增加了 1% 和 120% (图 5: A)。PS II 受体侧的量子产



不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。下同。
Different lowercase letters within same column indicate significant differences at $P < 0.05$. Same below.

图 2 盐胁迫对野大豆幼苗叶片叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effects of salt stress on chlorophyll content in *Glycine soja* seedling leaves

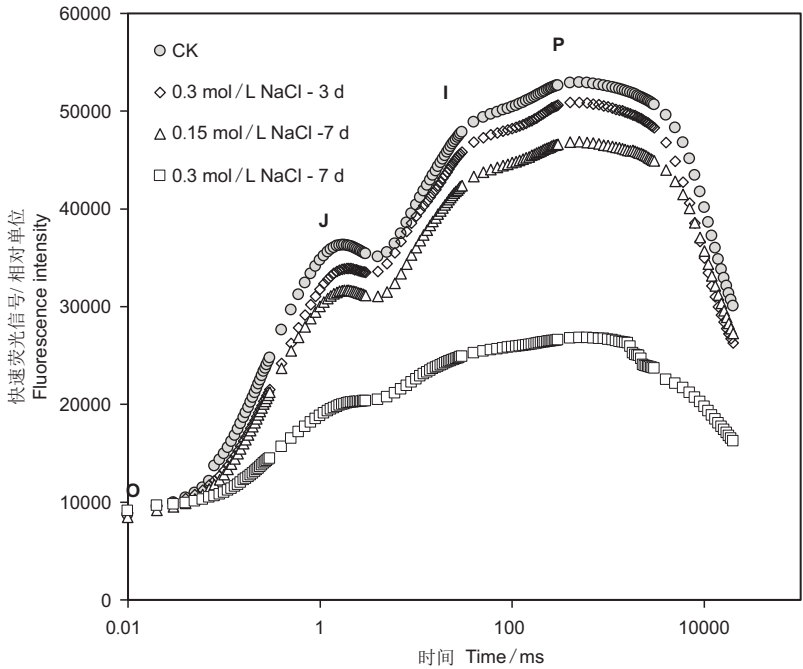


图 3 盐胁迫对野大豆幼苗叶片 OJIP 曲线的影响

Fig. 3 Effects of salt stress on OJIP curve in *Glycine soja* seedling leaves

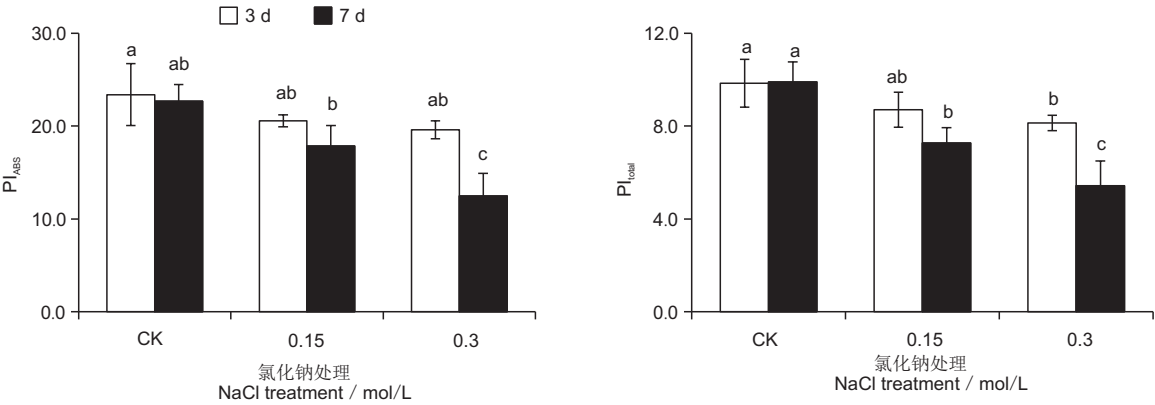


图 4 盐胁迫对野大豆幼苗叶片光合性能指标 PI 的影响

Fig. 4 Effects of salt stress on performance indices (PI) in *Glycine soja* seedling leaves

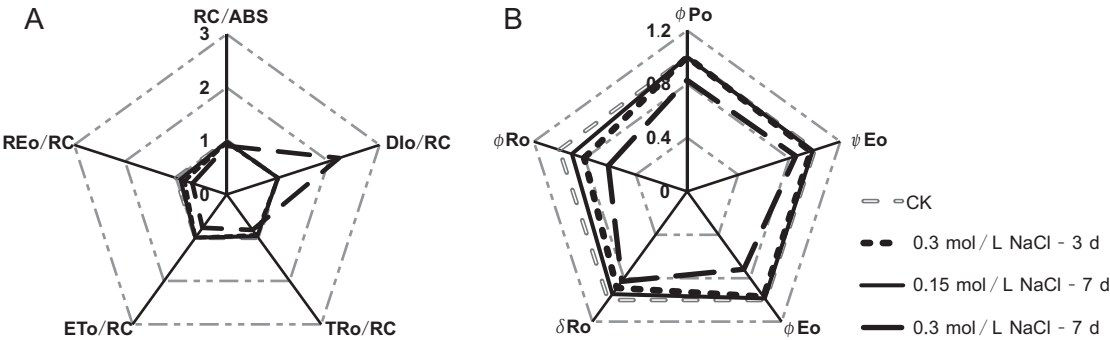


图 5 盐胁迫对野大豆幼苗叶片 JIP-test 参数的影响

Fig. 5 Effects of salt stress on JIP-test parameters in *Glycine soja* seedling leaves

量和效率参数也发生了变化，与对照相比， φPo 、 φEo 、 δRo 和 φRo 降低，其中 φRo 下降幅度最大，在 0.3 mol/L NaCl 处理 3 d 和 7 d 后分别下降 19.5%和 38.4%。0.3 mol/L NaCl 处理 3 d 和 0.15 mol/L NaCl 处理 7 d 后，其他指标略有下降($< 3\%$)， φPo 与对照无显著差异。0.3 mol/L NaCl 处理 7 d 后，各指标均显著下降($P < 0.05$)，下降幅度在 14.9% ~ 28.2%(图 5: B)。

2.5 盐胁迫下野大豆幼苗叶片 820 nm 光反射的变化

植株在正常生长条件下，820 nm 光反射曲线(MR/MR_0)呈先下降后上升的趋势，NaCl 处理使野大豆幼苗 820 nm 光反射曲线发生显著改变(图 6)。0.3 mol/L NaCl 对处理 3 d 时， MR/MR_0 曲线已经发生改变，表现为快相(MR/MR_0 下降阶段)的最低点升高，且到达最低点的时间向前偏移，在 0.3 mol/L NaCl 处理 7 d 后，慢相(MR/MR_0 上升阶段)的最高点显著降低，且胁迫 7 d 后的 MR/MR_0 振幅明显下降。但 0.15 mol/L NaCl 处理 7 d 后 MR/MR_0 的变化仅表现为快相时最低点的略微上升，而慢相上升阶段并无显著改变。

2.6 盐胁迫下野大豆幼苗叶片的生理变化

野大豆幼苗经盐胁迫后生理水平发生显著变化，0.3 mol/L NaCl 处理 7 d 后，MDA 含量显著

增加($P < 0.05$)(图 7: A)。同时，盐胁迫也提高了抗氧化酶活性，0.3 mol/L NaCl 处理 3 d 和 7 d 后，SOD 和 POD 活性显著提高($P < 0.05$)(图 7: B、C)，CAT 活性先上升后下降，但仍显著高于对照($P < 0.05$)(图 7: D)。0.3 mol/L NaCl 处理 7 d 后，可溶性糖和脯氨酸含量也显著增加($P < 0.05$)，但 0.15 mol/L NaCl 处理的野大豆幼苗各项变化不显著(图 8)。

3 讨论

3.1 盐胁迫对野大豆幼苗叶片叶绿素含量的影响

叶绿素是光合作用的基础，其含量多少是反映植物光合作用能力强弱的重要指标之一^[27]。本研究结果表明，盐胁迫后，野大豆幼苗叶片叶绿素含量显著下降。这可能是由于 Chl *a* 不稳定，而 NaCl 促进了叶绿素酶的活性，在活性氧的作用下加速叶绿素分解，使叶绿素功能结构受损，这也是叶绿素总含量下降的主要原因，与孙云飞等^[28]在茅苍木(*Atractylodes lancea* (Thunb.) DC.)中的研究结果一致。而 Chl *b* 的含量增加可能是由于盐胁迫下 Chl *a* 向 Chl *b* 的转化^[29]。在盐胁迫下 Chl *a/b* 也显著下降，说明盐处理降低了叶绿素类囊体膜垛叠程度，影响了类囊体膜的稳定性，降低光能在两个光系统之间的分配能力，从而导致光合作用受阻^[30]。

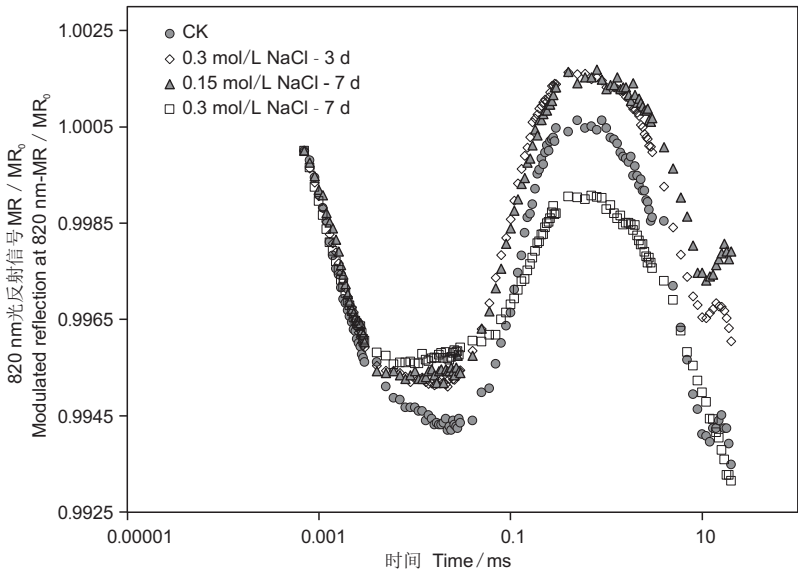


图 6 盐胁迫对野大豆幼苗叶片 820 nm 光反射动力学曲线的影响

Fig. 6 Effects of salt stress on modulated reflection kinetics at 820 nm in *Glycine soja* seedling leaves

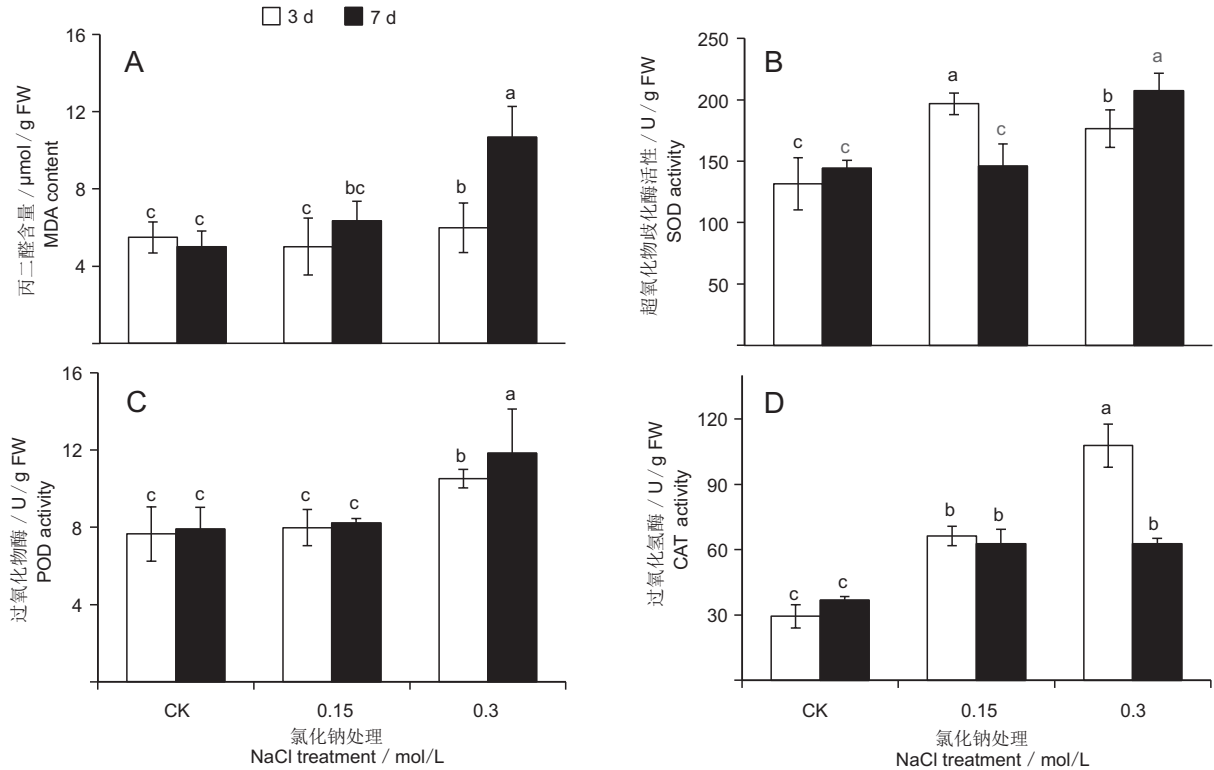


图 7 盐胁迫对野大豆幼苗叶片丙二醛含量和抗氧化酶活性的影响

Fig. 7 Effects of salt stress on MDA content and antioxidant enzyme activities in *Glycine soja* seedling leaves

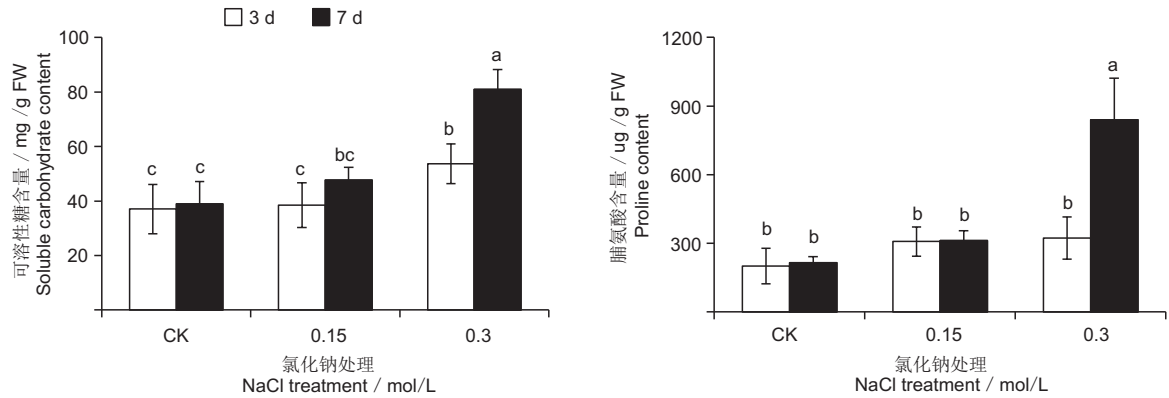


图 8 盐胁迫对野大豆幼苗叶片可溶性糖和脯氨酸含量的影响

Fig. 8 Effects of salt stress on soluble carbohydrate and proline content in *Glycine soja* seedling leaves

3.2 盐胁迫对野大豆幼苗叶片 OJIP 曲线的影响

为了探讨在盐胁迫条件下野大豆幼苗叶片光合作用的调节机制，测量了其 OJIP 曲线，发现从 O 到 P 呈现典型的多相变化。快速荧光诱导动力学曲线对盐胁迫十分敏感，OJIP 的瞬变表明盐胁迫影响野大豆幼苗叶片的电子传递链，OJIP 曲线峰值的明显下降，代表 PS II 反应中心完全关闭时的荧光水平和 PS II 的电子传递速度降低，说明盐胁迫导致 PS II 供体侧放氧活性降低^[31]。胁迫处理后

豌豆 (*Pisum sativum* L.) 和白姜花 (*Hedychium coronarium* Koen) 的快速荧光动力学曲线也发生了类似的变化^[32, 33]。不同的是，在干旱条件下，平邑甜茶 (*Malus hupehensis* var. *pingyiensis*) 叶片 OJIP 曲线的峰值显著上升^[34]。

叶绿素荧光参数可以反映叶片光合原初反应过程，包括光能的吸收、传递、耗散、分配等，能够较灵敏地反映环境胁迫对植物光合作用的影响^[35]。

JIP-test 分析可将 PS II 供体侧、系统间传递链中的

电子转移与 PS I 受体侧的末端电子受体联系起来^[16], 相关参数可分为性能指数(PI_{ABS} 和 PI_{total}), 比能量通量参数(RC/ABS 、 TR_0/RC 、 RE_0/RC 、 ET_0/RC 和 Dl_0/RC)、量子产率和效率参数(ϕPo 、 ϕE_0 、 ϕE_0 、 δRo 和 ϕRo)。本研究发现, 野大豆幼苗叶片的整个光合电子传递链都受盐胁迫的影响。 PI_{ABS} 和 PI_{total} 显著下降, 说明盐胁迫抑制野大豆幼苗叶片吸收光能, 破坏了电子传递的能量守恒。对参数进行归一化处理后, RC/ABS 、 TR_0/RC 、 RE_0/RC 、 ET_0/RC 、 ϕE_0 、 ϕE_0 、 δRo 和 ϕRo 与对照相比显著降低, 表明盐胁迫抑制了能量传递链中的能量通量, PS II 捕获光能还原 Q_A 的能力逐渐下降, 降低了 Q_A^- 向远距离传递电子。随着盐胁迫时间的延长, 电子从 Q_A^- 向下游传递的能力远远低于供给 Q_A 电子的能力, 电子输运效率和量子产额显著下降, 同时 PS I 受体侧末端电子受体的量子产率和量子产额也显著下降, 致使 Q_B 之后的传递受阻, PS II 供体侧和 PS I 受体侧结构功能被破坏, 严重影响了光合作用的进行^[17]。 Dl_0/RC 与对照相比明显升高, 表明在盐胁迫下更多的能量以热量的形式消散, 说明在盐胁迫下野大豆幼苗叶片启动了相应的防御机制, 通过减少吸收来防止光能的过度积累, 同时通过热耗散途径降低过剩激发能的积累^[16]。李利等^[36]研究表明, 干旱和盐胁迫通过对白榆(*Ulmus pumila* L.) 叶片 PS II 活力的影响, 干扰了 PS I 受体侧以及电子传递链的功能, 严重损害了叶片结构和功能。同样地, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) 幼苗叶片在盐胁迫下也出现了类似的结果^[37]。

3.3 盐胁迫对野大豆幼苗叶片 820 nm 光反射的影响

因为 P_{700} 的氧化态(P_{700}^+) 对 820 nm 波长的光有较强的吸收, 所以 820 nm 光吸收或反射的变化可以反映 P_{700} 的氧化还原状态^[37], 因此 P_{700} 氧化状态改变可以体现在 MR/MR_0 动力学曲线上。本研究中 MR/MR_0 下降时间持续约 10 ms, 反应了 P_{700}^+ 的积累。随后由于红光激发, 从 PS II 供体侧经传来的电子到达 PS I 受体侧, 此时 P_{700}^+ 就会被重新还原成 P_{700} , 减少 820 nm 波长的光吸收, 当 P_{700}^+ 的还原比率大于氧化比率时, 其光反射量减少, 表现为 MR/MR_0 增加。野大豆盐处理 3 d 和

7 d 后, MR/MR_0 下降的最低点高于对照, 表明 P_{700} 天线色素受盐胁迫的负调控; MR/MR_0 缓慢上升的最高点和对照相比显著下降, 说明此时电子从 PS II 经光合电子传递链传递给处于氧化态的 P_{700} 的电子数量相对下降, 从而使较少的 P_{700}^+ 被重新还原, 这与快速叶绿素荧光的同步测定结果一致^[16], Dałbrowski 等^[38] 在盐胁迫下的多年生黑麦草(*Lolium perenne* L.) 中也发现了类似的结果。

3.4 盐胁迫对野大豆幼苗叶片生理特性的影响

生理响应是植物适应逆境胁迫的重要体现。盐胁迫下植物 ROS 含量增加, 使脂肪酸转化为有毒的过氧化物, 破坏生物膜, 对细胞膜稳定性和代谢途径产生负面影响^[39]。随后, 植物自身的保护机制被触发, 如清除 ROS 的抗氧化酶活性增加^[40], 可溶性糖、脯氨酸等代谢产物的积累也通过调节植物细胞的渗透压和清除 ROS 来缓解盐胁迫引起的伤害^[41]。本研究在野大豆幼苗叶片中证实了这一现象, 盐胁迫下幼苗叶片的 MDA 含量增加, 反映了盐胁迫对细胞膜稳定性的损害。而可溶性糖含量和 SOD、POD 活性的增加则表明野大豆幼苗叶片的自我保护机制被触发。而 CAT 的活性是波动的, 可能是抗氧化系统受到严重破坏的结果。

参考文献:

- [1] 隋利, 易家宁, 王康才, 李羽青. 不同氮素形态及其配比对盐胁迫下紫苏生理特性的影响[J]. 生态学杂志, 2018, 37(11): 3277-3283.
Sui L, Yi JN, Wang KC, Li YQ. Effects of different forms and ratios of nitrogen on physiological characteristics of *Perilla frutescens* (L.) Britt under salt stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(11): 3277-3283.
- [2] 祁伟亮, 孙万仓, 马骊. 活性氧参与调控植物生长发育和胁迫应激响应机理的研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(3): 69-81.
Qi WL, Sun WC, Ma L. Research progress of reactive oxygen species involved in regulating plant growth and development and the mechanisms of stress response[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2021, 39(3): 69-81.
- [3] 杜卓, 路运才. 玉米抗旱化学调控技术研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(33): 7-11.
Du Z, Lu YC. Chemical regulation technology of drought resistance in maize: a review[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36(33): 7-11.
- [4] 张利霞, 常青山, 侯小改, 刘伟, 李晓鹏, 等. NaCl 胁迫对

- 夏枯草幼苗抗氧化能力及光合特性的影响[J]. 草业学报, 2017, 26(11): 167–175.
- Zhang LX, Chang QS, Hou XG, Liu W, Li XP, *et al.* Effects of NaCl stress on antioxidant capacity and photosynthetic characteristics of *Prunella vulgaris* seedlings[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, 26(11): 167–175.
- [5] Martinez V, Mestre TC, Rubio F, Girones–Vilaplana A, Moreno DA, *et al.* Accumulation of flavonols over hydroxycinnamic acids favors oxidative damage protection under abiotic stress[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 838.
- [6] 马婷, 滕玉瑾, 李翠祥, 杨颖丽. 盐胁迫下黄花补血草幼苗 ROS 代谢酶活性的变化[J]. 植物生理学报, 2016, 52(2): 177–186.
- Ma T, Teng YJ, Li CX, Yang YL. Changes of ROS metabolizing enzyme activities in *Limonium aureum* seedlings under salinity stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(2): 177–186.
- [7] 杨伟, 刘文辉, 马祥, 马晖玲. 干旱胁迫对 2 种不同抗旱性老芒麦幼苗 ROS 积累及抗氧化系统的影响[J]. 草地学报, 2020, 28(3): 684–693.
- Yang W, Liu WH, Ma X, Ma HL. Effects of ROS accumulation and antioxidant system in two different drought resistant *Elymus sibiricus* under drought stress[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(3): 684–693.
- [8] Sofo A, Scopa A, Nuzzaci M, Vitti A. Ascorbate peroxidase and catalase activities and their genetic regulation in plants subjected to drought and salinity stresses[J]. *Int J Mol Sci*, 2015, 16(6): 13561–13578.
- [9] 陈晓晶, 徐忠山, 赵宝平, 米俊珍, 严威凯, 刘景辉. 盐胁迫对燕麦根系呼吸代谢、抗氧化酶活性及产量的影响[J]. 生态学报, 2021, 40(9): 2773–2782.
- Chen XJ, Xu ZS, Zhao BP, Mi JZ, Yan WK, Liu JH. Effects of salt stress on root respiratory metabolism, antioxidant enzyme activities, and yield of oats[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(9): 2773–2782.
- [10] Hasanuzzaman M, Nahar K, Hossain MS, Mahmud JA, Rahman A, *et al.* Coordinated actions of glyoxalase and antioxidant defense systems in conferring abiotic stress tolerance in plants[J]. *Int J Mol Sci*, 2017, 18(1): 200.
- [11] Mehta P, Jajoo A, Mathur S, Bharti S. Chlorophyll *a* fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2010, 48(1): 16–20.
- [12] Porcel R, Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, Aroca R, Garcia R, Ruiz-Lozano JM. Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress[J]. *J Plant Physiol*, 2015, 185: 75–83.
- [13] Schansker G, Tóth SZ, Strasser RJ. Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl *a* fluorescence rise OJIP[J]. *Biochim Biophys Acta*, 2005, 1706(3): 250–261.
- [14] Strasser RJ. The Fo and the O–J–I–P fluorescence rise in higher plants and algae[M]//Argyroudi-Akoyunoglou JA, ed. Regulation of Chloroplast Biogenesis. Boston: Springer, 1992: 423–426.
- [15] Zhang WJ, Huang ZL, Wang Q, Guan YN. Effects of low temperature on leaf anatomy and photosynthetic performance in different genotypes of wheat following a rice crop[J]. *Int J Agric Biol*, 2015, 17(6): 1165–1171.
- [16] Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Qiang S, Goltsev V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820–nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*[J]. *Biochim Biophys Acta*, 2010, 1797(6–7): 1313–1326.
- [17] Li P, Li PM, Ma FW, Goltsev V. Photosynthetic performance during leaf expansion in *Malus micromalus* probed by chlorophyll *a* fluorescence and modulated 820 nm reflection[J]. *J Photochem Photobiol B*, 2014, 137: 144–150.
- [18] Fujita R, Ohara M, Okazaki K, Shimamoto Y. The extent of natural cross-pollination in wild soybean (*Glycine soja*) [J]. *J Hered*, 1997, 88(2): 124–128.
- [19] Li YH, Li W, Zhang C, Yang L, Chang RZ, *et al.* Genetic diversity in domesticated soybean (*Glycine max*) and its wild progenitor (*Glycine soja*) for simple sequence repeat and single-nucleotide polymorphism loci[J]. *New Phytol*, 2010, 188(1): 242–253.
- [20] Jiao Y, Bai ZZ, Xu JY, Zhao ML, Khan Y, *et al.* Metabolomics and its physiological regulation process reveal the salt-tolerant mechanism in *Glycine soja* seedling roots[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2018, 126: 187–196.
- [21] Zhang JL, Wang JX, Jiang W, Liu J, Yang S, *et al.* Identification and analysis of NaHCO₃ stress responsive genes in wild soybean (*Glycine soja*) roots by RNA-seq[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1842.
- [22] 丁春霞, 周峰, 华春. 盐胁迫下植物光系统 II 的光谱学和蛋白质亚基研究进展[J]. 天津农业科学, 2016, 22(5): 5–7.
- Ding CX, Zhou F, Hua C. Advances in spectroscopy and protein subunits of photosystem II in plant under salt stress[J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2016, 22(5): 5–7.
- [23] Hu ZR, Fan JB, Chen K, Amombo E, Chen L, Fu JM. Effects of ethylene on photosystem II and antioxidant enzyme activity in Bermuda grass under low temperature[J]. *Photosynth Res*, 2016, 128(1): 59–72.
- [24] Fan JB, Ren J, Zhu WX, Amombo E, Fu JM, Chen L. Antioxidant responses and gene expression in bermudagrass

- under cold stress [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 2015, 139 (6): 699–705.
- [25] 汤章城. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 300–380.
- [26] 滕志远, 张会慧, 代欣, 胡举伟, 张秀丽, 等. 干旱对桑树叶片光系统 II 活性的影响[J]. 浙江农业学报, 2016, 28 (1): 1–8.
- Teng ZY, Zhang HH, Dai X, Hu JW, Zhang XL, *et al*. Effects of drought stress on PS II photochemical activity in leaves of *Morus alba* [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2016, 28(1): 1–8.
- [27] 姬语璐, 杨维, 李涵, 曹桦, 陆琳, 等. 铁皮石斛叶色突变体的叶绿体超微结构、光合色素和叶绿素荧光特性的研究[J]. 植物科学学报, 2020, 38(2): 260–268.
- Ji YL, Yang W, Li H, Cao H, Lu L, *et al*. Study on chloroplast ultrastructure, photosynthetic pigments, and chlorophyll fluorescence characteristics of leaf color mutants in *Dendrobium officinale* Kimura et Migo [J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(2): 260–268.
- [28] 孙云飞, 张文明, 巢建国, 谷巍, 陆奇杰. 盐胁迫对茅苍术叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(4): 146–149.
- Sun YF, Zhang WM, Chao JG, Gu W, Lu QJ. Impacts of salt stress on chlorophyll contents and chlorophyll fluorescence parameters of *Atractylodes lancea* [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2020, 48(4): 146–149.
- [29] Ohtsuka T, Ito H, Tanaka A. Conversion of chlorophyll *b* to chlorophyll *a* and the assembly of chlorophyll with apoproteins by isolated chloroplasts [J]. *Plant Physiol*, 1997, 113(1): 137–147.
- [30] 王玉萍, 郇春晓, 王盛祥, 何晓童. 低温弱光胁迫下芸豆叶片光抑制与类囊体膜脂构成变化[J]. 草业学报, 2020, 29 (8): 116–125.
- Wang YP, Gao CX, Wang SX, He XT. Changes in photoinhibition and fatty acid composition in the thylakoid membrane of kidney bean leaves under low temperature and weak light stress [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(8): 116–125.
- [31] Guo YJ, Lu YP, Goltsev V, Strasser RJ, Kalaji HM, *et al*. Comparative effect of tenuazonic acid, diuron, bentazone, dibromothymoquinone and methyl viologen on the kinetics of Chl *a* fluorescence rise OJIP and the MR₈₂₀ signal [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2020, 156: 39–48.
- [32] Strauss AJ, Krüger GHJ, Strasser RJ, van Heerden PDR. Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll *a* fluorescence transient O-J-I-P [J]. *Environ Exp Bot*, 2006, 56(2): 147–157.
- [33] 刘晓洲, 郭浩轩, 卓定龙, 邓演文, 曾凤. 干旱复水对白姜花光合和叶绿素荧光参数的影响[J]. 中国农学通报, 2021, 37(34): 84–89.
- Liu XZ, Guo HX, Zhuo DL, Deng YW, Zeng F. Effects of drought and rewatering on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Hedychium coronarium* [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2021, 37(34): 84–89.
- [34] 张葳, 陈昌盛, 李鹏民, 马锋旺. 利用快速荧光、延迟荧光和 820 nm 光反射同步测量技术探讨干旱对平邑甜茶叶片光合机构的伤害机制[J]. 植物生理学报, 2013, 49(6): 551–560.
- Zhang D, Chen CS, Li PM, Ma FW. Effects of drought on the photosynthetic apparatus in *Malus hupehensis* leaves explored by simultaneous measurement of prompt fluorescence, delayed fluorescence and modulated light reflection at 820 nm [J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49 (6): 551–560.
- [35] 孙文君, 江晓慧, 付媛媛, 申孝军, 高阳, 王兴鹏. 盐分胁迫对棉花幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, 40(7): 23–28.
- Sun WJ, Jiang XH, Fu YY, Shen XJ, Gao Y, Wang XP. The effects of salt stress on chlorophyll fluorescence of cotton seedling leaves [J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2021, 40(7): 23–28.
- [36] 李利, 李宏. 干旱和盐胁迫对白榆叶片光系统 II 活力的影响[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(9): 31–33.
- Li L, Li H. Effects of NaCl and polyethylene glycol on photosystem II activity in *Ulmus pumila* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2011, 39(9): 31–33.
- [37] Sinha V, Pakshirajan K, Chaturvedi R. Chromium tolerance, bioaccumulation and localization in plants: an overview [J]. *J Environ Manage*, 2018, 206: 715–730.
- [38] Dałbrowski P, Kalaji MH, Baczewska AH, Pawluskiewicz B, Mastalerzczuk G, *et al*. Delayed chlorophyll *a* fluorescence, MR 820, and gas exchange changes in perennial ryegrass under salt stress [J]. *J Lumines*, 2018, 183: 322–333.
- [39] El Sabagh A, Hossain A, Islam S, Barutcular C, Hussain S, *et al*. Drought and salinity stresses in barley: consequences and mitigation strategies [J]. *Aust J Crop Sci*, 2019, 13(6): 810–820.
- [40] Huang S, Zuo T, Ni WZ. Important roles of glycinebetaine in stabilizing the structure and function of the photosystem II complex under abiotic stresses [J]. *Planta*, 2020, 251 (2): 36.

(责任编辑: 李惠英)