

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<sup>1</sup>, 汪兴中<sup>3</sup>, 范吉标<sup>2\*</sup>

(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  $Dl_o/RC$  增加。同时, 盐胁迫显著降低量子产量和效率参数  $\psi E_o$ 、 $\varphi E_o$ 、 $\delta Ro$  和  $\varphi Ro$ 。820 nm 光反射  $MR/MR_o$  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-Lei<sup>1</sup>, Wang Xing-Zhong<sup>3</sup>, Fan Ji-Biao<sup>2\*</sup>

(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  $Dl_o/RC$  was increased. Quantum yield and efficiency parameters, such as  $\psi E_o$ ,  $\varphi E_o$ ,  $\delta Ro$ , and  $\varphi Ro$ , were decreased in seedling leaves exposed to salt stress. The shape of the  $MR/MR_o$  ratio curve changed after salt stress treatment. Furthermore, changes in the  $MR/MR_o$  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<sup>[1]</sup>。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<sup>[2, 3]</sup>,如膜系统损伤,最终抑制植物的生长发育<sup>[4, 5]</sup>。马婷等<sup>[6]</sup>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<sup>[7]</sup>。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<sup>[8-10]</sup>,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<sup>[11, 12]</sup>。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<sup>[13]</sup>。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<sup>[14]</sup>。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中<sup>[15]</sup>。OJIP曲线反映了PSⅡ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<sup>[16]</sup>。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<sup>[17]</sup>。JIP-test分析将PSⅡ供体侧、系统间传递链中的电子转移与PSⅠ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PSⅠ反应中心( $P_{700}$ )的氧化还原状态<sup>[16]</sup>。

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<sup>[18, 19]</sup>,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<sup>[20]</sup>。盐胁迫可以显著诱导相关基因表达,如 $GsUBQ10$ <sup>[21]</sup>。虽然盐胁迫可以导致一些植物光系统产生变化<sup>[22]</sup>,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PSⅠ和PSⅡ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 实验材料和处理

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°C/22°C)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 $PI_{\text{ABS}}$ 、 $PI_{\text{total}}$ ,最大光化学效率 $\varphi_{\text{Po}}$ ,电子运输效率 $\psi_{\text{Eo}}$ ,电子传递的量子产额 $\varphi_{\text{Eo}}$ ,末端电子受体的量子产率 $\delta_{\text{Ro}}$ ,PSⅠ受体侧端电子受体还原的量子产额 $\varphi_{\text{Ro}}$ ,比能量通量参数如单位反应中心降低的能量 $RC/\text{ABS}$ ,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  $ETo/RC$ , 单位面积还原 PS I 末端受体的能量  $REo/RC$ , 单位反应中心耗散掉的能量  $Dlo/RC$  等, 测定方法参照 Strasser 等<sup>[16]</sup>。

### 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<sup>[23]</sup>。

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

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

$$\text{总叶绿素} (\text{Chl}_{\text{total}}) \text{ 含量} (\text{mg/g FW}) = (18.08 \times \text{OD}_{649} - 6.63 \times \text{OD}_{665}) \times 0.005 / m \quad (3)$$

$$\text{Chl } a/b = \text{Chl } a / \text{Chl } b \quad (4)$$

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 ( $\text{RWC}_{\text{处理}} / \text{RWC}_{\text{对照}}$ )。

### 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<sup>[24]</sup>, 脯氨酸含量测定参照汤章城<sup>[25]</sup>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。

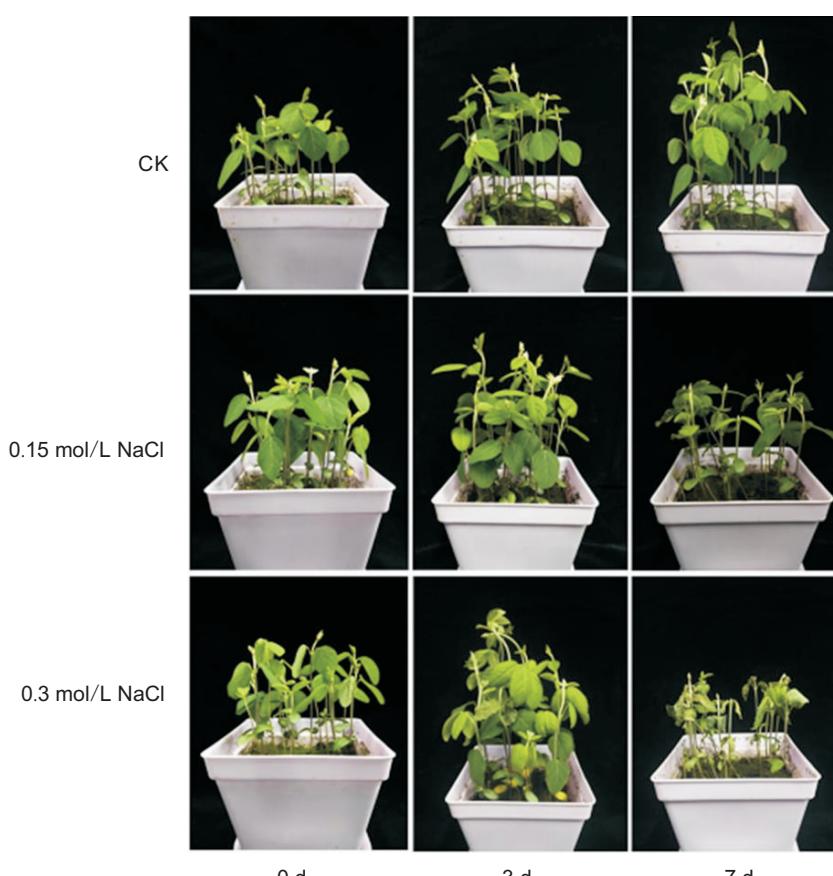


图 1 盐胁迫对野大豆生长的影响  
Fig. 1 *Glycine soja* growth under salt stress

## 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)。

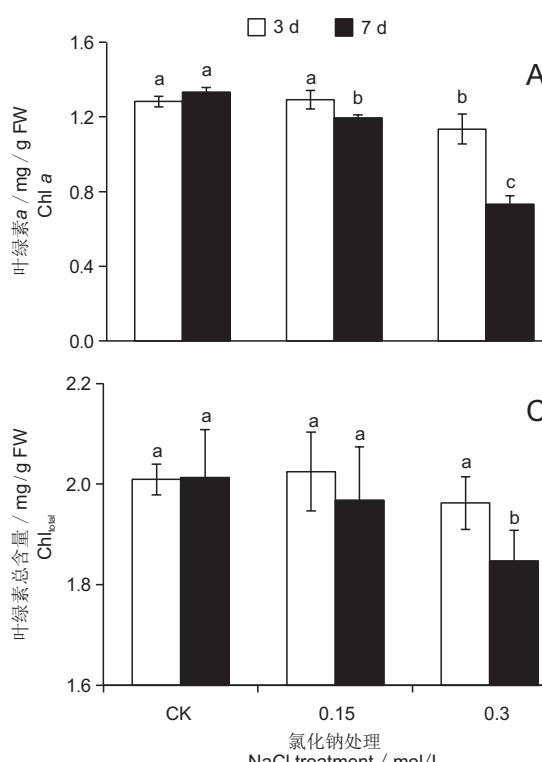
## 2.3 盐胁迫对快速荧光诱导动力学曲线的影响

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<sup>[13]</sup>。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<sup>[26]</sup>。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

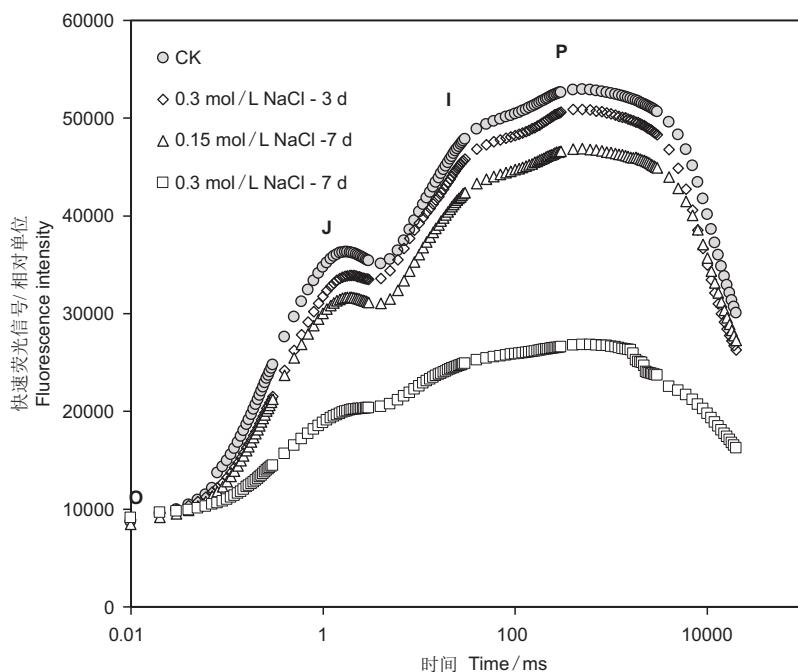


图3 盐胁迫对野大豆幼苗叶片 OJIP 曲线的影响  
Fig. 3 Effects of salt stress on OJIP curve in *Glycine soja* seedling leaves

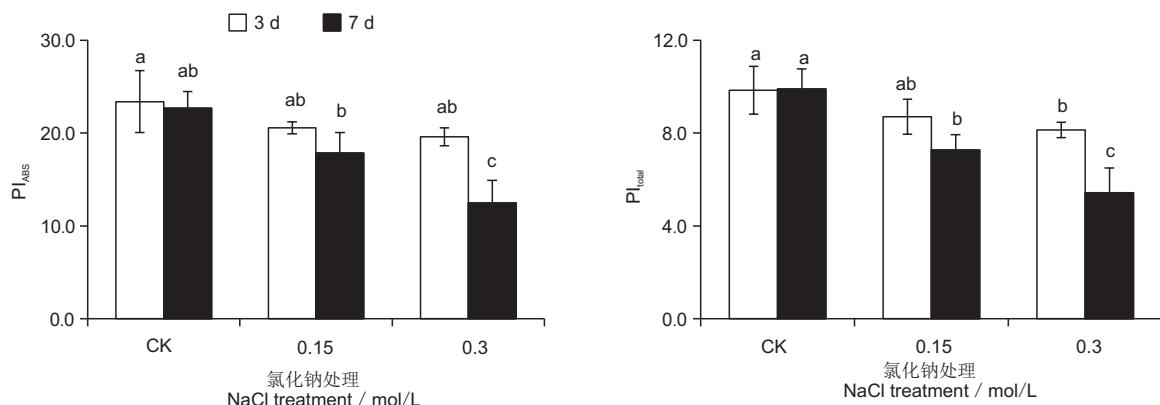


图4 盐胁迫对野大豆幼苗叶片光合性能指标 PI 的影响  
Fig. 4 Effects of salt stress on performance indices (PI) in *Glycine soja* seedling leaves

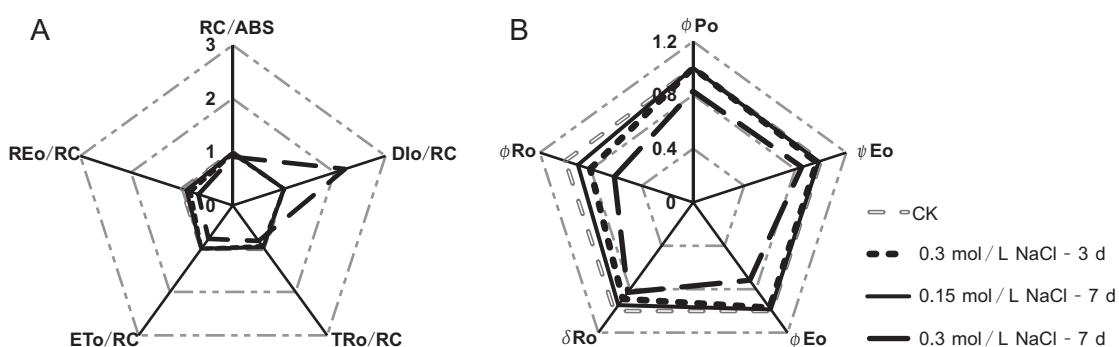


图5 盐胁迫对野大豆幼苗叶片 JIP-test 参数的影响  
Fig. 5 Effects of salt stress on JIP-test parameters in *Glycine soja* seedling leaves

量和效率参数也发生了变化, 与对照相比,  $\varphi_{\text{Po}}$ 、 $\psi_{\text{Eo}}$ 、 $\varphi_{\text{Eo}}$ 、 $\delta_{\text{Ro}}$  和  $\varphi_{\text{Ro}}$  降低, 其中  $\varphi_{\text{Ro}}$  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%),  $\varphi_{\text{Po}}$  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 ( $\text{MR}/\text{MR}_0$ ) 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,  $\text{MR}/\text{MR}_0$  曲线已经发生改变, 表现为快相 ( $\text{MR}/\text{MR}_0$  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 ( $\text{MR}/\text{MR}_0$  上升阶段) 的最高点显著降低, 且胁迫 7 d 后的  $\text{MR}/\text{MR}_0$  振幅明显下降。但 0.15 mol/L NaCl 处理 7 d 后  $\text{MR}/\text{MR}_0$  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<sup>[27]</sup>。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<sup>[28]</sup>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<sup>[29]</sup>。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<sup>[30]</sup>。

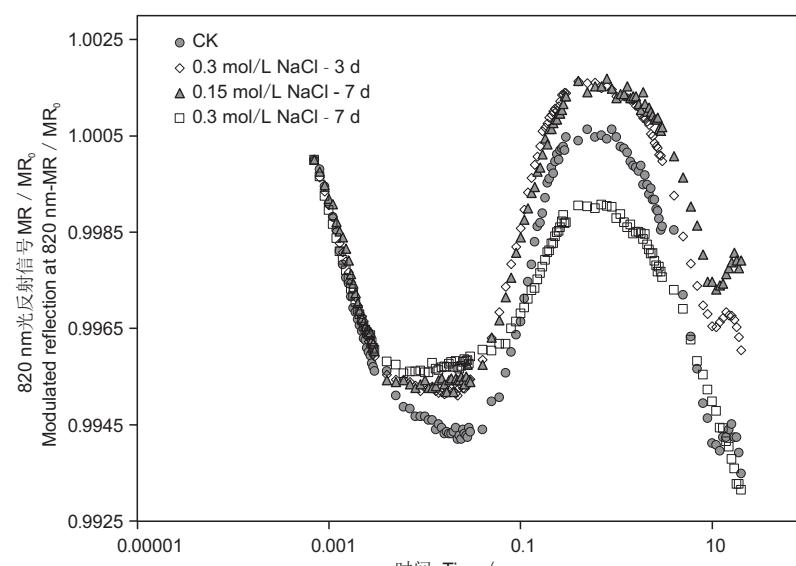


图 6 盐胁迫对野大豆幼苗叶片 820 nm 光反射动力学曲线的影响

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

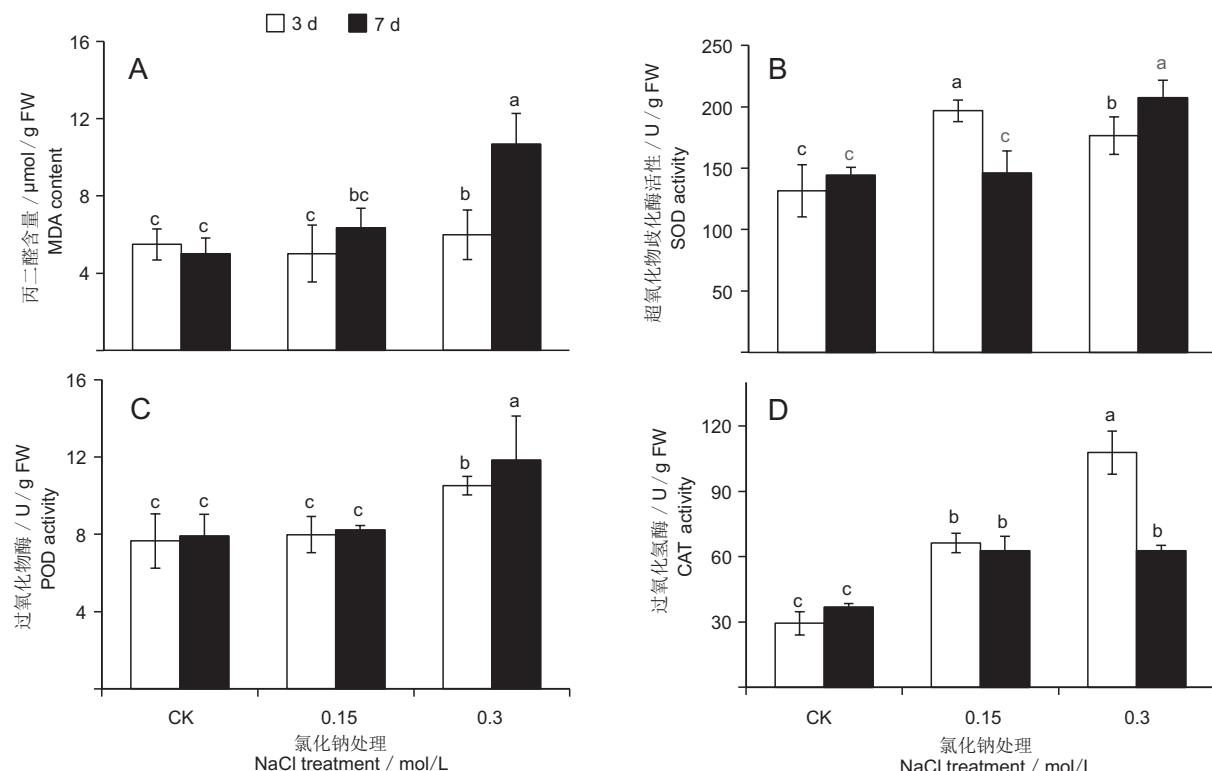


Fig. 7 Effects of salt stress on MDA content and antioxidant enzyme activities in *Glycine soja* seedling leaves

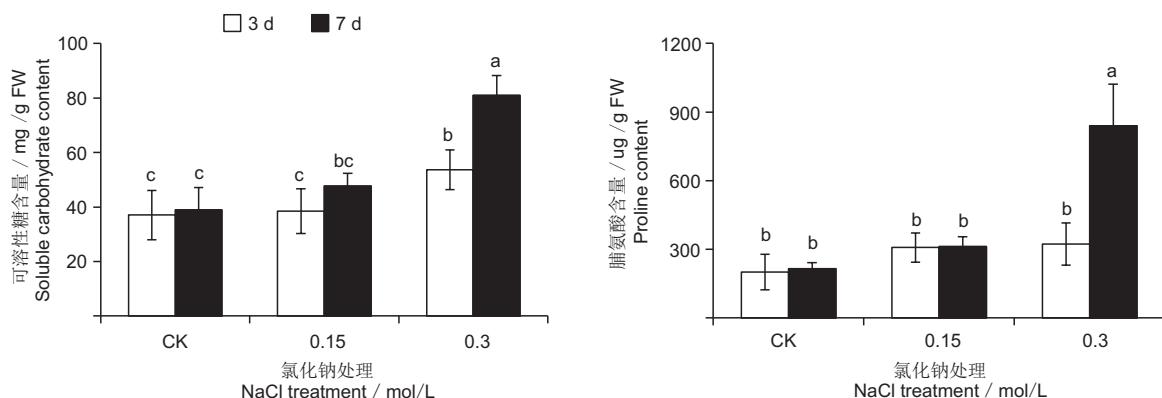


图 8 盐胁迫对野大豆幼苗叶片可溶性糖和脯氨酸含量的影响

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<sup>[31]</sup>。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<sup>[32, 33]</sup>。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<sup>[34]</sup>。

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<sup>[35]</sup>。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<sup>[16]</sup>，相关参数可分为性能指数( $PI_{ABS}$  和  $PI_{total}$ )，比能量通量参数( $RC/ABS$ 、 $TR_o/RC$ 、 $REo/RC$ 、 $ETo/RC$  和  $Dlo/RC$ )、量子产率和效率参数( $\varphi Po$ 、 $\psi Eo$ 、 $\varphi Eo$ 、 $\delta Ro$  和  $\varphi Ro$ )。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， $RC/ABS$ 、 $TR_o/RC$ 、 $REo/RC$ 、 $ETo/RC$ 、 $\psi Eo$ 、 $\varphi Eo$ 、 $\delta Ro$  和  $\varphi Ro$  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，电子运输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<sup>[17]</sup>。 $Dlo/RC$  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<sup>[16]</sup>。李利等<sup>[36]</sup>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<sup>[37]</sup>。

### 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<sup>[37]</sup>，因此  $P_{700}$  氧化状态改变可以体现在  $MR/MR_o$  动力学曲线上。本研究中  $MR/MR_o$  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  $MR/MR_o$  增加。野大豆盐处理 3 d 和

7 d 后， $MR/MR_o$  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； $MR/MR_o$  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<sup>[16]</sup>，Dąbrowski 等<sup>[38]</sup>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<sup>[39]</sup>。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<sup>[40]</sup>，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<sup>[41]</sup>。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.
- [2] 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.
- [3] 邵伟亮, 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.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] Du Z, Lu YC. Chemical regulation technology of drought resistance in maize: a review [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(33): 7-11.
- [7] 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]. 生态学杂志, 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, García 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 NaHCO<sub>3</sub> 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 PSⅡ 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, 鄒春晓, 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, bentalzone, dibromothymoquinone and methyl viologen on the kinetics of Chl *a* fluorescence rise OJIP and the MR<sub>820</sub> 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 rewetting on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Hedychium coronarium* [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2021, 37(34): 84–89.
- [34] 张菂, 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 photosystemⅡ 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] Da'browski P, Kalaji MH, Baczevska AH, Pawłuskiewicz B, Mastalerzuk 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 photosystemⅡ complex under abiotic stresses [J]. *Planta*, 2020, 251 (2): 36.

(责任编辑: 李惠英)