

外源亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗叶片光合性能和抗氧化代谢的调控效应

杜红阳^{1,2}, 胡春红¹, 刘怀攀¹

(1. 周口师范学院 生命科学与农学院/植物遗传与分子育种重点实验室, 河南 周口 466001; 2. 河南农业大学 农学院, 河南 郑州 450003)

摘要:为了探讨亚精胺提高大豆幼苗抗盐性的内在机理,以郑豆30为材料,采用沙培法,研究了在100 mmol·L⁻¹盐胁迫下,不同浓度(0.1, 0.5, 1.0和1.5 mmol·L⁻¹)的亚精胺对大豆幼苗叶片光合特性和抗氧化代谢的影响。结果表明:在盐胁迫下,大豆幼苗相对干物质增长速率(RDMIR)、抗氧化酶(SOD、POD、CAT和APX)活性和光合参数(*Pn*、*Ci*、*Tr*和*Gs*)下降,相对电解质渗透率(RELR)、超氧阴离子产生速率(O₂⁻·)、过氧化氢(H₂O₂)和丙二醛(MDA)含量上升,但经过不同浓度的亚精胺处理后,大豆幼苗叶片RELRL、O₂⁻·、H₂O₂和MDA含量下降,而RDMIR、抗氧化酶活性和光合参数却上升,且以0.5 mmol·L⁻¹的Spd处理效果最显著。这些结果表明亚精胺能通过提高大豆幼苗叶片的抗氧化酶活性而降低幼苗叶片的O₂⁻·产生速率、H₂O₂和MDA含量,通过提高光合相关参数指标提高幼苗叶片的光合效率,从而减轻盐胁迫的伤害,促进大豆幼苗生长。

关键词:亚精胺;盐胁迫;大豆幼苗;光合性能;抗氧化

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2016.01.0080

Regulating Effects of Exogenous Spermidine on Photosynthetic Character and Antioxidant Metabolism of Soybean Seedling Leaves under Salt Stress

DU Hong-yang^{1,2}, HU Chun-hong¹, LIU Huai-pan¹

(1. College of Life Science and Agronomy/ Key Laboratory of Plant Genetics and Molecular Breeding, Zhoukou Normal University, Zhoukou 466001, China; 2. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: In order to explore the mechanism that spermidine(Spd) improves soybean seedlings resistance to salt stress, taking Zhengdou 30 as material, we studied the effects of Spd with different concentration on photosynthetic character and antioxidant metabolism of soybean seedling leaves under salt stress(100 mmol·L⁻¹ NaCl). The results are as follows: under salt stress, the relative drought matter increase rate (RDMTR), the activity of antioxidant enzymes (superoxide dismutase: SOD, peroxidase: POD, catalase: CAT, and ascorbic acid oxidase : APX) and photosynthetic parameters (net photosynthetic rate: *Pn*, stomatal conductance: *Gs*, intercellular CO₂ concentration: *Ci*, transpiration rate: *Tr*) of soybean seedling leaves significantly decreased, however, relative electrolyte leakage rate (RELRL), superoxide anion generation rate(O₂⁻·), hydrogen peroxide(H₂O₂) and malondialdehyde(MDA) contents increased. But, exogenous Spd with different concentration increased RDMIR, the activity of antioxidant enzymes and photosynthetic parameters of soybean seedling leaves and decreased RELRL, O₂⁻·, H₂O₂ and MDA contents, and the increases or decreases are markedly at 0.5mmol·L⁻¹ Spd concentration. These results suggest that the appropriate concentration of Spd could decrease O₂⁻· generation rate and the contents of H₂O₂ and MDA via increasing the activities of antioxidant enzymes in soybean seedlings and increase photosynthetic efficiency via improving photosynthetic parameters to alleviate the injury of salt stress to soybean seedlings and promote the growth of soybean seedlings.

Keywords: Spermidine; Salt stress; Soybean seedlings; Photosynthetic character; Antioxidant

近年来,随着自然环境的恶化,土壤次生盐渍化面积在逐年增加,盐胁迫已成为世界范围内影响农业生产重要的环境胁迫因子^[1]。当植物遭受盐胁迫时,植物细胞内的活性氧积累加速,膜质过氧化伤害严重,细胞膜破坏,影响植物正常的生长和发育^[2]。为了应对活性氧对细胞植物细胞的破坏,抗盐性强的植物能启动一些反应抵制盐胁迫对其

的伤害。这些机制主要包括抗氧化代谢适应调节^[3]、内源渗透调物质的积累^[4-5]和钠盐的吸收调节^[5]等。

大豆是世界上重要的油料作物,蛋白质含量极其丰富,深受人们的喜爱。然而,由于近些年来土壤环境的恶化,导致大豆产量和品质的降低,影响了人们的生活需要。因此,如何增强大豆的抗逆性

收稿日期:2014-07-01
基金项目:国家公益性行业(农业)专项(201203077);国家自然科学基金(31271627);河南省基础与前沿技术研究计划(082300430310)。
第一作者简介:杜红阳(1981-),女,博士,高级实验师,主要从事作物抗逆生理与化控栽培研究。E-mail:duhongyang2005@126.com。
通讯作者:刘怀攀(1970-),男,博士,教授,主要从事作物抗逆生理研究。E-mail:liuhuaipan2013@126.com。

提高其产量成为生物领域研究的热点。多胺是广泛存在于植物体内的一类低分子含氮碱,是近些年发现的一种重要的植物生长调节物质,常见的多胺主要有二胺腐胺(Putrescine; Put),三胺亚精胺(Spermidine; Spd)和四胺精胺(Spermine; Spm)。这些多胺不仅能促进植物正常的生长发育^[6-8],而且在作物抗逆性方面也发挥重大作用^[9-12]。例如,腐胺能通过提高盐胁迫下番茄体内抗氧化代谢酶的活性和促进渗透调节物质的积累,增强其抗盐性^[13],亚精胺和精胺还可以通过抑制乙烯的生物合成延缓植物的衰老^[10]。亚精胺和精胺由于其具有多价阳离子特性,其生理功能更强^[14]。然而,有关多胺在大豆抗盐性方面的研究鲜见报道,尤其对光合作用的影响更为罕见。因此,本研究以大豆品种郑豆30为材料,研究亚精胺(Spd)对盐胁迫下大豆幼苗叶片光合和抗氧化代谢的调控效应,探讨多胺提供大豆抗盐性的内在机理,为多胺的农业实践应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

精选饱满、大小一致且无霉变、无病虫害的大豆种子郑豆30(本地主栽品种)。用0.1% HgCl₂消毒后,再用蒸馏水冲洗干净,均匀播种在底部有孔、装有消毒粗沙的大塑料盆中,盆高23 cm,盆口上径22 cm,底径18 cm,每盆30粒,上面再覆上2~3 cm的粗砂,放在玻璃温室中培养,昼夜温度为(28±2)/(25±2)℃,湿度为70%,自然光照。待幼苗长到三叶时用Hoagland营养液培育幼苗,培养3 d后选取长势一致的幼苗,定苗每盆20株,稳定1 d后进行胁迫和外源多胺处理。试验设6个处理:CK(Con-trol):用Hoagland营养液培养,同时叶面喷施清水;Ⅰ:用含有100 mmol·L⁻¹ NaCl的Hoagland营养液培养的同时,叶面喷施清水;Ⅱ:用含有100 mmol·L⁻¹ NaCl的Hoagland营养液培养的同时,叶面喷施0.1 mmol·L⁻¹的亚精胺;Ⅲ:用含有100 mmol·L⁻¹ NaCl的Hoagland营养液培养的同时,叶面喷施0.5 mmol·L⁻¹的Spd;Ⅳ:用100 mmol·L⁻¹ NaCl的Hoagland营养液培养的同时,叶面喷施1 mmol·L⁻¹的Spd;Ⅴ:用含有100 mmol·L⁻¹的Hoagland营养液培养的同时,叶面喷施1.5 mmol·L⁻¹的Spd。喷施于处理的每天8:00和18:00各进行1次,每次每盆喷施15 mL,处理6 d后取不同处理的大豆幼苗叶片测定各项生理和生化指标,3次重复。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 大豆幼苗相对干物质增长速率和幼苗叶片相对电解质渗漏率 参照Du等^[15]的方法测定幼苗相对干物质增长速率。 $RDMIR(\%) = (\text{处理后的20株干重} - \text{处理前20株干重}) / \text{处理前20株干重} \times 100$ 。采用电导率仪法测定。 $REL R(\%) = (\text{处理组电导率} / \text{对照组电导率}) \times 100$ 。

1.2.2 抗氧化酶活性 取不同处理的大豆叶片,去除叶脉,分别称取1 g,参照Omran的方法^[16]测定SOD活性;同样的取样参照Dionisio-Sese和Tobita的方法^[17]测定POD活性;参照Cakmak和Marschner的方法^[18]测定CAT活性;参照Pukacka和Ratajczak的方法^[19]测定APX活性。

1.2.3 丙二醛、过氧化氢和超氧阴离子产生速率 丙二醛含量测定参照Heath和Packer的方法^[20];过氧化氢含量测定参照Patterson等的方法^[21];超氧阴离子产生速率参照Elstner和Heupel的方法^[22]进行。

1.2.4 光合作用参数 利用美国Li-COR公司生产的L-6400XT便携式光合作用测定仪进行大豆叶片各项光合指标的同步测定。于晴好天气10:00进行测定。为了避免环境对空气中CO₂的影响,从而对测量结果产生干扰,利用CO₂注入装置控制模拟环境中的CO₂浓度,测定处理6 d后的第三叶片的光合相关指标净光合速率(P_n)、气孔导度(C_s)、胞间CO₂浓度(C_i)和蒸腾速率(Tr)。

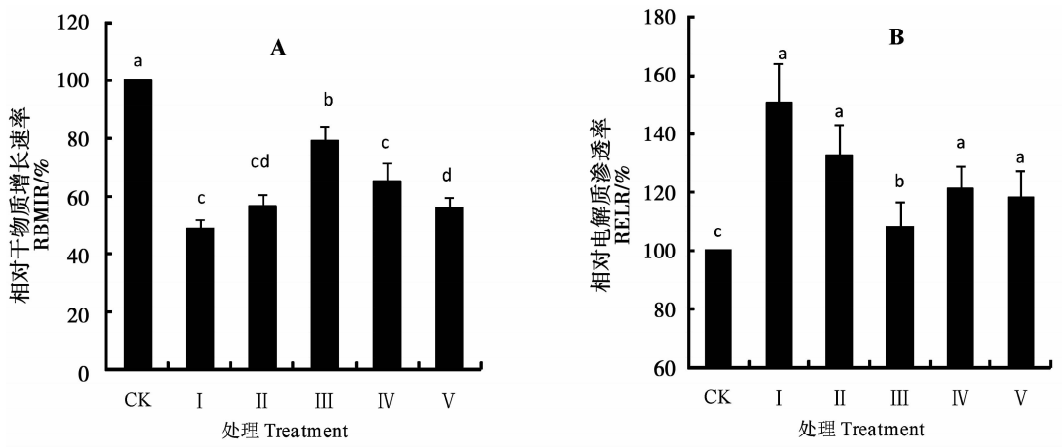
1.3 数据分析

利用Excel 2007对数据进行处理,用SPSS 10.0统计软件进行显著性差异分析。

2 结果与分析

2.1 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗RDMIR和REL R的影响

由图1可知,与对照相比,盐胁迫处理6 d,郑豆30大豆幼苗的RDMIR显著下降,而REL R却显著上升。说明盐胁迫破坏了细胞膜,使细胞内有机物质外渗,抑制了大豆幼苗的生长。和盐胁迫相比,外源施加不同浓度的Spd后,大豆幼苗的RDMIR均有不同程度的上升,而REL R却下降,且0.5 mmol·L⁻¹的Spd处理对大豆幼苗这些指标的影响最显著,使RDMIR上升了30.2%,REL R下降了42.7%。说明外源Spd能缓解盐胁迫对大豆幼苗的伤害,且以0.5 mmol·L⁻¹的Spd处理效果最显著。



图中不同小写字母代表 0.05 水平上的显著性差异,下同。
The different letters represent significant difference at $P < 0.05$. The same below.

CK;Control; I;100 mmol·L⁻¹ NaCl; II;100 mmol·L⁻¹ NaCl+0.1 Spd; III;100 mmol·L⁻¹ NaCl+0.5 Spd; IV; 100 mmol·L⁻¹ NaCl+1.0 Spd; V;100 mmol·L⁻¹ NaCl+1.5 Spd. The same below.

图 1 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗 RDMIR 和 RELR 的影响
Fig. 1 Effect of spermidine (Spd) on RDMIR(A) and RELR(B)
of soybean seedling leaves under salt stress

2.2 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗叶片抗氧化代谢酶活性的影响

如图 2 所示,盐胁迫下,郑豆 30 幼苗叶片 SOD、POD、CAT 和 APX 活性相比对照均显著下降,分别下降了 36.2%、37.4%、33.3% 和 30.9%。外施不同浓度的 Spd 处理后,大豆幼苗叶片抗氧化酶活性相比盐胁迫升高,且在 0.5 和 1 mmol·L⁻¹ 浓度处理

时升幅较大,但不同指标在两处理之间并无显著差异。0.5 mmol·L⁻¹ Spd 处理使 SOD、POD、CAT 和 APX 活性分别上升了 38.8%、26.1%、39.6% 和 30.8%,而 1 mmol·L⁻¹ Spd 处理使 SOD、POD、CAT 和 APX 活性分别上升了 18.7%、32.6%、33.3% 和 26.2%。表明适当浓度的 Spd 处理能明显提高盐胁迫下大豆幼苗叶片的抗氧化酶活性。

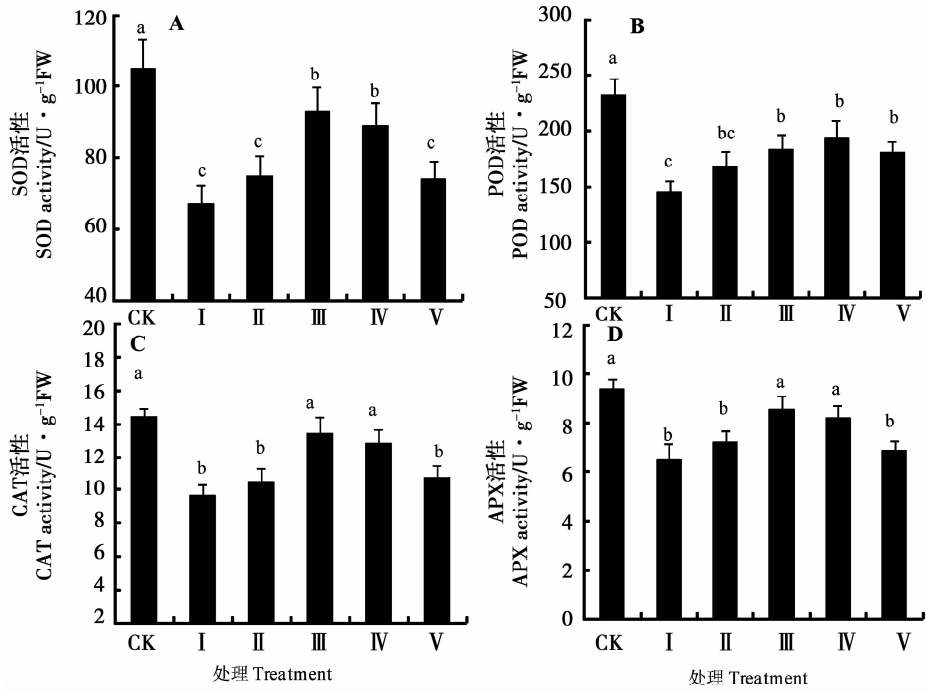


图 2 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗叶片中 SOD(A)、POD(B)、CAT(C)和 APX(D)酶活性的影响

Fig. 2 Effect of spermidine (Spd) on SOD (A) , POD (B) , CAT (C) , and APX (D) activities in soybean seedling leaves under salt stress

2.3 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗叶片 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 产生速率、膜质过氧化产物MDA和 H_2O_2 含量的影响

盐胁迫处理6 d后,郑豆30 幼苗叶片 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 产生速率、膜质过氧化产物MDA和 H_2O_2 含量急剧上升。外施不同浓度的Spd处理后,大豆幼苗叶片 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 产

生速率、膜质过氧化产物MDA和 H_2O_2 含量下降且在0.5和 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度处理时下降幅度较大。 $0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Spd处理使 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 产生速率、MDA和 H_2O_2 含量分别下降了38.4%、33.7%和39.5%。表明适当浓度的Spd处理能明显降低盐胁迫对大豆幼苗叶片的伤害。

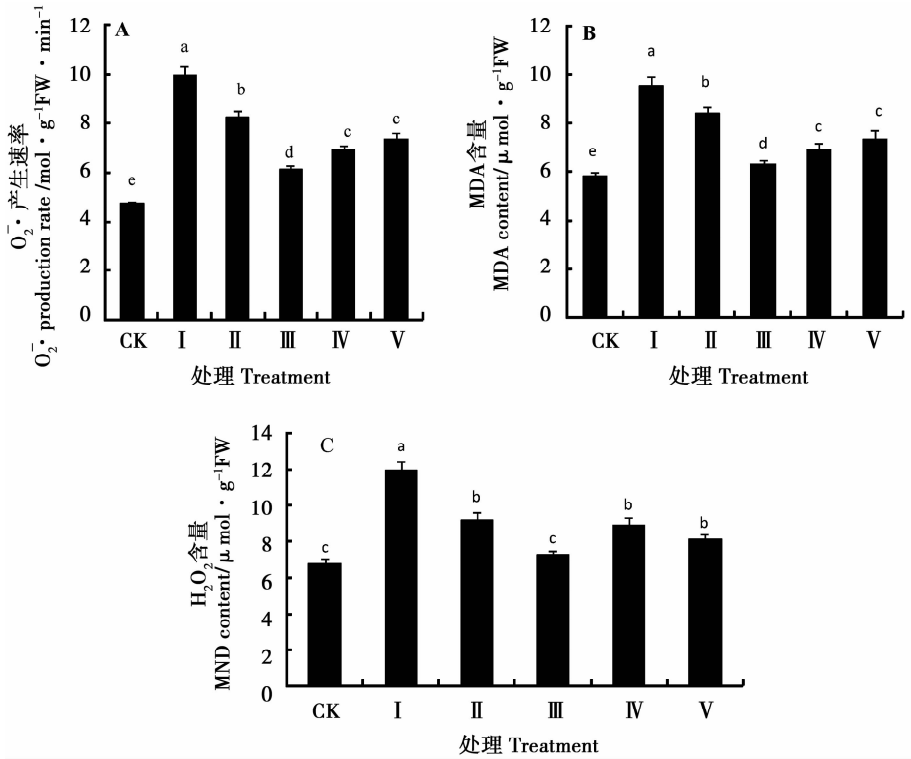


图3 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗叶片中 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 产生速率(A), MDA(B)和 H_2O_2 (C)含量的影响

Fig.3 Effect of spermidine (Spd) on $\text{O}_2^{\cdot -}$ production rate (A), MDA (B) and H_2O_2 (C) contents in soybean seedling leaves under salt stress

2.4 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗叶片光合参数的影响

由表1可知,盐胁迫下大豆幼苗叶片的净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(G_s)均显著下降,外源调节物质亚精胺处理

后,这些指标均有不同程度升高,同样 $0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的升幅较大,达显著水平。说明外源亚精胺能提高大豆幼苗叶片的光合性能,从而增强大豆幼苗的抗盐性。

表1 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗叶片光合性能的影响

Table 1 Effect of spermidine (Spd) on photosynthetic character in soybean seedling leaves under salt stress				
处理 Treatment	光合参数 Photosynthetic parameters			
	净光合速率	胞间 CO_2 浓度	蒸腾速率	气孔导度
	$P_n / \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$C_i / \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	$Tr / \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$G_s / \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
CK	8.4 ± 0.3 a	328 ± 10.8 a	1.75 ± 0.03 a	0.35 ± 0.005 a
I	5.7 ± 0.2 d	256 ± 17.2 c	1.15 ± 0.07 d	0.17 ± 0.007 d
II	6.1 ± 0.2 c	265 ± 16.4 c	1.24 ± 0.06 d	0.21 ± 0.017 c
III	7.2 ± 0.3 b	305 ± 15.8 ab	1.67 ± 0.07 a	0.27 ± 0.015 b
IV	7.5 ± 0.4 b	298 ± 13.6 b	1.53 ± 0.05 c	0.23 ± 0.012 c
V	6.9 ± 0.3 b	271 ± 14.3 b	1.45 ± 0.04 c	0.25 ± 0.014 bc

3 讨 论

3.1 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗抗氧化代谢的影响

近几年,由于土壤盐碱化面积的扩大,盐胁迫对植物的生长发育产生了严重的影响。盐胁迫对植物造成的伤害一方面是由于渗透使植物组织细胞缺水,另一方面是 Na^+ 积累造成的毒害^[4-5]。盐分胁迫对植物影响最显著直观的特征就是抑制其生长,植物的干物质积累降低,究其原因其体内各种代谢紊乱,如氧化代谢失衡,光合作用受限,物质转运受阻等。植物在正常生长条件下,其体内的氧化代谢处于平衡状态,当遭到盐胁迫影响时,这种平衡被打破,代谢紊乱,致使活性氧大量产生,破坏细胞膜,植物的抗性降低。大豆是我国主要的油料作物,其在生长发育过程中经常受到逆境胁迫的困扰,导致产量的大幅度降低。前人研究表明盐胁迫使大豆幼苗的生长和发育受到限制^[23-24]。多胺不仅能促进植物的正常的生长发育,例如多胺能促进器官的发生和胚胎发育^[7],果实和种子的形成^[12];而且与植物的抗逆性密切相关^[11],例如腐胺能提高盐胁迫下番茄幼苗叶片的抗氧化酶活性和蛋白含量,缓解膜质过氧化,从而提高番茄的抗盐性^[13]。本研究对大豆的研究发现,盐胁迫下,大豆幼苗的干物质积累和抗氧化酶活性下降,超氧阴离子产生速率、 H_2O_2 和丙二醛含量却上升,这些结果表明盐胁迫打破了大豆叶片细胞内的抗氧化代谢的平衡,产生了过多的活性氧,破坏了细胞膜,外施不同浓度的亚精胺则提高了盐胁迫下大豆幼苗叶片的抗氧化酶活性,降低超氧阴离子产生速率和丙二醛含量。说明亚精胺能缓解盐胁迫对大豆幼苗的抗氧化伤害。这与前人的研究结果相一致^[13]。

3.2 亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗光合指标参数的影响

逆境对植物的危害是多元化的,其中光合作用对各种非生物逆境的反应甚为敏感,当然盐胁迫也不例外。净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)是光合生理生态研究中 4 个主要的生理指标。一般在逆境条件下,作物产量的降低,主要原因是逆境降低了植物的光能利用效率。因此,探索逆境下提高植物光合效率的途径成为近些年光合作用研究领域的热点。一般来说,在干旱、盐和高温胁迫下,植物光合作用的 4 个指标下降,下降的主要原因是这些胁迫导致了植物叶片的气孔关闭,使 G_s 和 C_i 降低,同时 P_n 和 T_r 下降^[24]。外源物质又能调控植物的光合性能^[25-26]。

例如,CTK 和 IAA 能提高大豆幼苗的净光合速率和胞间 CO_2 浓度等,而植物生长抑制剂 ABA 却降低了大豆幼苗叶片的光合效率^[27]。外源多胺能提高玉米幼苗叶片的净光合速率,提高玉米的抗盐性,还能提高水分胁迫下水稻的叶片光合速率,促进籽粒充实等^[9]。外源钙能提高高温强光下甜椒幼苗的光合性能,增强幼苗的抗逆性^[24]。本实验研究表明,亚精胺能提高盐胁迫下大豆幼苗叶片的光合参数指标,提高其光合效率,增加其干物质积累量,从而提高其抵抗盐胁迫的能力。

4 结 论

本研究表明,和对照相比,盐胁迫降低了大豆幼苗叶片的抗氧化能力和光合性能,不同浓度的外源 Spd 能通过提高大豆幼苗叶片的抗氧化酶活性而降低幼苗叶片的 O_2^- 产生速率、 H_2O_2 和 MDA 含量,通过提高光合相关参数指标提高幼苗叶片的光合效率,从而减轻盐胁迫对大豆幼苗的伤害,促进大豆幼苗的生长,且以 $0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的处理效果最好。

参考文献

[1] Acosta J A, Faz A, Jansen B, et al. Assessment of salinity status in intensively cultivated soils under semiarid climate, Murcia, SE Spain[J]. Journal of Arid Environments, 2011, 75:1056-1066.

[2] Chang I, Cheng K, Huang P, et al. Oxidative stress in greater duckweed (*Spirodela polyrrhiza*) caused by long-term NaCl exposure[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 34:1165-1176.

[3] Radhakrishnan R, Lee I J. Ameliorative effects of spermine against osmotic stress through antioxidants and abscisic acid changes in soybean pods and seeds [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35:263-269.

[4] 阮成江,谢庆良. 盐胁迫下沙棘的渗透调节效应[J]. 植物资源与环境学报, 2002, 11(2):45-47. (Ruan C J Xie Q L. Osmotic adjustment effect of *Hippophae rhamnoides* L. under salt-stress[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2002, 11(2): 45-47.)

[5] Oliveira M D M, Bezerra L L, Dantas C V S, et al. The role of xylopodium in Na^+ exclusion and osmolyte accumulation in faveleira [*Cnidioscolus phyllacanthus* (d. arg.) Pax et K. Hoffm] under salt stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2014, 36(11): 2871-2882.

[6] Ben M H, Vadel A M, Geuns J M C, et al. Effects of hydrogen cyanamide on antioxidant enzymes' activity, proline and polyamine contents during bud dormancy release in Superior Seedless grapevine buds [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34(2): 429- 437.

[7] 徐璐,邢树堂,孙宪芝,等. 多胺对菊花激素含量与花芽分化的影响[J]. 植物生理学报, 2014, 50(8): 1195-1202. (Xu L, Xing S T, Sun X Z, et al. Effects of polyamines on hormones

- contents and the relationship with the flower bud differentiation in chrysanthemum[J]. Plant Physiology Journal, 2014, 50(8): 1195-1202.)
- [8] Vondrakova Z, Eliasova K, Vagner M. Exogenous putrescine affects endogenous polyamine levels and the development of *Picea abies* somatic embryos[J]. Plant Growth Regulation, 2015, 75: 405-414.
- [9] Alexis N, Stanley L. Long term exogenous putrescine application improves grain yield of a salt-sensitive rice cultivar exposed to NaCl [J]. Plant and Soil, 2007, 261(1): 225-238.
- [10] Quinet M, Ndayiragije A, Lefevre I, et al. Putrescine differently influences the effect of salt stress on polyamine metabolism and ethylene synthesis in rice cultivars differing in salt resistance[J]. Journal Experimental Botany, 2010, 61(10): 2719-2733.
- [11] Yin Z P, Li S, Ren J, et al. Role of spermidine and spermine in alleviation of drought-induced oxidative stress and photosynthetic inhibition in Chinese dwarf cherry (*Cerasus humilis*) seedlings [J]. Plant Growth Regulation, 2014, 74: 209-218.
- [12] Zhu H, Ding G H, Fang K. et al. New perspective on the mechanism of alleviating salt stress by spermidine in barley seedlings [J]. Plant Growth Regulation, 2006, 49: 147-156.
- [13] Slathia S, Sharma A, Choudhary S P. Influence of exogenously applied epibrassinolide and putrescine on protein content, antioxidant enzymes and lipid peroxidation in *Lycopersicon esculentum* under salinity stress [J]. American Journal of Plant Sciences, 2012, 3: 714-720.
- [14] Liu H P, Dong B H, Zhang Y Y, et al. Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings [J]. Plant Science, 2004, 166(5): 1261-1267.
- [15] Du H, Zhou X, Yang Q, et al. Changes in H^+ -ATPase activity and conjugated polyamine contents in plasma membrane purified from developing wheat embryos under short-time drought stress [J]. Plant Growth Regulation, 2015, 75(1): 1-10.
- [16] Omran R G. Peroxide levels and the activities of catalase, peroxidase, and indoleacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings [J]. Plant Physiology, 1980, 65: 407-408.
- [17] Dionisio-Sese M L, Tobita S. Antioxidant response of rice seedlings to salinity stress [J]. Plant Science, 1998, 135: 1-9.
- [18] Cakmak I, Marschner H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves[J]. Plant Physiology, 1992, 98(4): 1222-1227.
- [19] Pukacka S, Ratajczak E. Antioxidative response of ascorbate-glutathione pathway enzymes and metabolites to desiccation of recalcitrant *Acersaccharinum* seeds [J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163: 1259-1266.
- [20] Heath R L, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1968, 125: 189-198.
- [21] Patterson B D, Mackae E A, Ferguson I B. Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using titanium(IV) [J]. Analytical Chemistry, 1984, 139: 487-492.
- [22] Elstner E F, Heupel A. Formation of hydrogen peroxide by isolated cell walls from horseradish (*Armoracia lapathifolia* Gilib) [J]. Planta, 1976, 193: 283-289.
- [23] 赵春. 黄河三角洲野生大豆种子和幼苗对盐胁迫的响应[J]. 大豆科学, 2015, 34(1): 71-74. (Zhao C. Responses of seed and seedling of *Glycine soja* in Yellow River Delta to salt stress [J]. Soybean Science, 2015, 34(1): 71-74.)
- [24] Xu X Y, Fan R, Zheng R, et al. Proteomic analysis of seed germination under salt stress in soybeans[J]. Journal of Zhejiang University (Science B), 2011, 12: 507-517.
- [25] 孙克香, 杨莎, 郭峰, 等. 高温强光胁迫下外源钙对甜椒 (*Capsicum frutescens* L.) 幼苗光合生理特性的影响[J]. 植物生理学报, 2015, 51(3): 280-286. (Sun K X, Yang S, Guo F, et al. Effects of exogenous calcium on photosynthetic characteristics of sweet pepper (*Capsicum frutescens* L.) seedlings [J]. Plant Physiology Journal, 2015, 51(3): 280-286)
- [26] 陈根云, 陈娟, 许大全. 关于净光合速率和胞间 CO_2 浓度关系的思考[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(1): 64-66. (Chen G Y, Chen J, Xu D Q, et al. Thinking about relationship between net photosynthetic rate and intercellular CO_2 concentration [J]. Plant Physiology Communications, 2010, 46(1): 64-66.)
- [27] 赵新宇, 徐克章, 张玉娇, 等. 外源激素对大豆叶片光合相关参数的影响[J]. 大豆科学, 2014, 33(3): 358-364. (Zhao X Y, Xu K Z, Zhang Y J, et al. Effect of exogenous hormones on leaf photosynthetic parameters of soybean plants [J]. Soybean Science, 2014, 33(3): 358-364.)