



# 缺硼对大豆幼苗生长及保护性酶活的影响

赵晓宇, 苏二虎, 王雪娇, 刘坤雨, 高圆丽, 薛春雷, 梁红伟, 李 强

(内蒙古自治区农牧业科学院, 内蒙古 呼和浩特 010031)

**摘 要:**大豆植株对缺硼十分敏感,为了探明缺硼处理下大豆幼苗生长发育及保护性酶活的变化规律,本研究以蒙科豆9号为试验材料,在大豆苗期设置缺硼(B-)和全营养(CK)两种处理,比较分析不同处理间光合生理参数、干物质积累量以及保护酶活性的变化规律,并进行相关性分析。结果表明:缺硼会显著降低大豆株高、SPAD值、荧光值和干物质积累量,处理8 d后B-处理较对照大豆株高降低12.54%,SPAD值较对照降低27.33%,荧光值较对照降低4.41%,干物质积累量较对照降低28.25%。大豆幼苗在缺硼处理和全营养条件下保护性酶活性(SOD、APX、CAT、POD)均表现为随着时间的递进呈先增加后降低的变化趋势,而丙二醛(MDA)含量表现为持续增加,其中植株酶活性表现为根部>叶部。大豆干物质积累量与株高、SPAD值、荧光值、APX酶活性呈显著正相关,与SOD、CAT、POD酶活性呈极显著正相关,与MDA含量呈极显著负相关。综上,缺失硼素后会抑制大豆幼苗生长发育,在胁迫早期,保护酶活性增加,维持了大豆的正常生长;然而,随着胁迫时间的推移,酶的活性显著下降。

**关键词:**大豆;硼素缺失;酶活性

## Effects of Boron Deficiency on Growth and Enzyme Activities of Soybean Seedlings

ZHAO Xiaoyu, SU Erhu, WANG Xuejiao, LIU Kunyu, GAO Yuanli, XUE Chunlei, LIANG Hongwei, LI Qiang

(Inner Mongolia Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, China)

**Abstract:** Soybean plants are very sensitive to boron deficiency. Under boron deficiency treatment, the patterns of change in growth, development and protective enzyme activity of soybean seedlings were investigated. In this study, Mengke 9 was used as a test material. At the soybean seedling stage, two treatments were set up of boron deficiency (B-) and full nutrition (CK), respectively. Patterns of changes in photosynthetic physiological parameters, dry matter accumulation and protective enzyme activity were analysed in the different treatments, which performed correlation analysis. The results showed that soybean plant height, SPAD value, fluorescence value and dry matter accumulation were significantly reduced under boron deficiency treatment. Compared to the full nutrition treatment under T6 (8 d) treatment time, soybean plant height was reduced by 12.54%, SPAD value by 27.33%, fluorescence value by 4.41% and dry matter accumulation by 28.25%. Soybean seedlings under B- deficiency treatment and allotropic conditions, protective enzyme activities (SOD, APX, CAT and POD) showed an increasing and then decreasing trend with increasing stress time. Malondialdehyde (MDA) content showed a constant increase. Among these, the enzyme activities of the plant showed higher roots than leaves. The dry matter accumulation of soybean was positively correlated with plant height, SPAD value, fluorescence value and APX activity, positively correlated with SOD, CAT, POD activity, and negatively correlated with MDA content. These results showed that boron deficiency inhibited the growth and development of soybean seedlings. These results showed that boron deficiency inhibited the growth and development of soybean seedlings. In the early stages of stress, the activity of these protective enzymes increased, which is maintained normal growth of soybean. However, the activity of these enzymes decreased significantly with time under stress.

**Keywords:** soybean; boron deficiency; enzyme activity

大豆[*Glycine max* (L.) Merr.]是重要的粮食和油料作物之一,在人类食用、动物饲料中占有重要地位<sup>[1-2]</sup>。我国大豆需求量可达11 138万t以上,2022年我国大豆产量仅为2 029万t<sup>[3]</sup>,超过80%的大豆依靠进口,如何提升大豆产量成为迫在眉睫的问题。大量研究表明,微量元素对于大豆产量及品

质提升具有重要的作用<sup>[4]</sup>。

硼是植物生长必需的微量元素之一<sup>[5]</sup>,缺硼会严重影响植物的正常生长。缺硼现象在农业生产中时有发生<sup>[6]</sup>。许多研究表明,硼元素是大豆生长发育的必须微量元素,对大豆光合效率<sup>[7]</sup>、物质积累<sup>[8]</sup>、农艺性状<sup>[9]</sup>及产量<sup>[10]</sup>等产生显著影响。硼素

收稿日期:2023-05-15

基金项目:内蒙古自治区自然科学基金面上项目(2019MS03006);中央引导地方科技发展资金项目(2021ZY0028,2022ZY0105);内蒙古自治区科技计划项目(2021GG0374,2021GG0013);呼伦贝尔市科技计划项目(NC2022002,NC2022004);中国科学院西部青年学者项目。

第一作者:赵晓宇(1992—),男,博士,助理研究员,主要从事大豆遗传育种与栽培研究。E-mail:nmgzhaoyx@163.com。

通讯作者:李强(1982—),男,博士,研究员,主要从事大豆遗传育种与栽培研究。E-mail:hamerliqiang@163.com。

缺失会使大豆单株长势瘦弱,增加了大豆自交败育的几率,单株有效荚数和单株有效粒数显著下降,造成大豆的减产和降质,而增施硼肥可显著提高大豆产量和品质<sup>[11]</sup>。硼胁迫导致植株碳代谢和氮代谢活动下降,进而使活性氧(ROS)的产生与清除之间的平衡被破坏,植物细胞中积累大量活性氧<sup>[12]</sup>。在逆境中,大豆体内会产生保护系统酶类物质(如CAT、SOD、APX、POD等)、非酶类化合物(MDA)以及ROS氧化产物<sup>[13]</sup>。超氧化物歧化酶(SOD)是保护酶体系中的关键酶之一<sup>[14]</sup>,在抗氧化酶类中处于核心地位,它是第一个参与活性氧清除反应的酶;抗坏血酸过氧化物酶(APX)是抗坏血酸谷胱甘肽循环中的关键酶,直接清除叶绿体内的 $H_2O_2$ ;过氧化氢酶(CAT)参与活性氧代谢过程,可以使 $H_2O_2$ 发生歧化反应,生成水和氧分子,除去胁迫条件下植物体生理系统中累积的 $H_2O_2$ ;POD是植物体内的一类氧化酶,具有消除过氧化氢和酚类胺类毒性的双重作用;MDA含量是反映植物体抗逆境能力的重要指标<sup>[15-16]</sup>。植物内源保护系统的抗胁迫能力是决定植物对逆境胁迫响应特征的关键因素,研究保护酶活性可深入了解缺硼处理对大豆生长发育的影响。

本研究选用早熟高产优质大豆品种蒙科豆9号为试验材料,利用水培方式设置全素营养(CK)和缺硼营养液(B-)两种处理,通过分析大豆的光合生理参数、干物质积累量以及保护酶活性,探索了缺硼对大豆生长发育及酶活性的影响规律,为探明大豆硼胁迫生理机理提供理论基础,为进一步优化大豆微肥管理和增产提质提供实践指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试材料为内蒙古自治区农牧业科学院育成的大豆品种蒙科豆9号。

### 1.2 试验设计

试验于2021年4—5月在内蒙古自治区农牧业科学院大豆实验室进行。大豆种子在10% NaClO溶液中浸泡10 min进行消毒,冲洗干净后在水中浸泡4 h,置于培养皿的两层湿滤纸中,在室温黑暗条件下进行培养<sup>[13]</sup>。待种子发芽4 d后,将幼苗移植在浓度为 $1/2$  Hoagland 营养液中水培生长,营养液配方为 $2.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、 $2.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{KNO}_3$ 、 $0.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{KH}_2\text{PO}_4$ 、 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{MgSO}_4$ 、 $0.045\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{H}_3\text{BO}_3$ 、 $0.005\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{MnCl}_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 、

$0.01\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Fe}\cdot\text{H}_2\text{O}$ 、 $0.15\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 、 $0.4\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ZnSO}_4\cdot\text{H}_2\text{O}$ 、 $0.2\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Na}_2\text{MoO}_4\cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 、 $0.01\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{EDTA-Na}_2$ ,营养液每2 d换1次<sup>[17]</sup>。大豆幼苗在人工气候室中培养生长,光周期设置为16 h/8 h(光照/黑暗),温度为 $26\text{ }^\circ\text{C}/22\text{ }^\circ\text{C}$ ,光照强度设置为 $150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。培养8 d后,将大豆幼苗分别转入全营养液(CK,硼 $178.28\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )和缺硼营养液(B-,硼 $0\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )中水培,每个处理3次重复。

分别于处理0.5 d(T1)、1 d(T2)、2 d(T3)、3 d(T4)、5 d(T5)和8 d(T6)时测定株高、SPAD值、荧光值和干物质积累量;随机挑选3株大豆幼苗,分别取其叶片和根系,液氮冷冻后置于 $-80\text{ }^\circ\text{C}$ 冰箱保存待测酶活。测定株高、SPAD值、荧光值、干物质积累量和酶活性。

### 1.3 测定项目及方法

1.3.1 株高 随机挑选5株大豆幼苗,用尺子测量从子叶节至主茎顶端的高度。

1.3.2 SPAD值 利用SPAD-502叶绿素仪(Konica Minolta, Tokyo, Japan)随机挑选5株大豆幼苗,测量幼叶的SPAD值,每个叶片测量10次,取平均值。

1.3.3 荧光值 随机在每个处理下挑选5株大豆幼苗,利用Handy PEA(Hansatech Instrument Pvt. Ltd, UK)测定在暗适应状态下叶绿素荧光参数,最小荧光( $F_0$ ),最大荧光( $F_m$ )并计算PSII的最大量子产率, $F_v/F_m$ ,其中 $F_v = F_m - F_0$ 。

1.3.4 干物质积累量 采用烘干法,随机挑选3株大豆幼苗,去离子水冲洗干净并用吸水纸吸干,置于鼓风干燥箱(WGL-230B,天津泰斯特)中 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 烘干至恒重,测定植株干重。

1.3.5 保护性酶活性及丙二醛含量 将冷冻保存的叶片和根系样品用液氮研磨后称取 $0.1\text{ g}$ 于 $1.5\text{ mL}$ 离心管中,加入提取液,使用上海联迈生物工程有限公司试剂盒,测定超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性、丙二醛(MAD)含量、过氧化物酶(POD)活性。

### 1.4 数据分析

用Excel 2010进行数据处理并绘制统计图表,选用SPSS 20.0数据处理系统(statistical product and service solutions)进行方差分析,利用Origin 2021软件进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 缺硼处理对大豆株高的影响

在缺硼处理和正常条件下大豆幼苗株高的整体变化规律为:随着处理时间推移呈逐渐增加;处理间株高表现为 CK > B-,分别于 T4、T5 和 T6 时期差异达到显著水平,且在 T5 (5 d) 时期达到较高值, B-较 CK 降低 16.38% (图 1、图 2)。结果表明缺硼

处理后对大豆幼苗株高有抑制作用。

2.2 缺硼处理对大豆 SPAD 值的影响

如图 3 所示,SPAD 值在正常生长条件下表现为逐渐上升的趋势,而在缺硼处理条件下呈先上升后下降的趋势;处理间 SPAD 值表现为 CK > B-,在 T6 (8 d) 时期差异最显著, B-较 CK 处理 SPAD 值降低了 27.33%,其他时期均差异显著,表明大豆幼苗在缺硼处理后期叶片叶绿素含量显著降低。

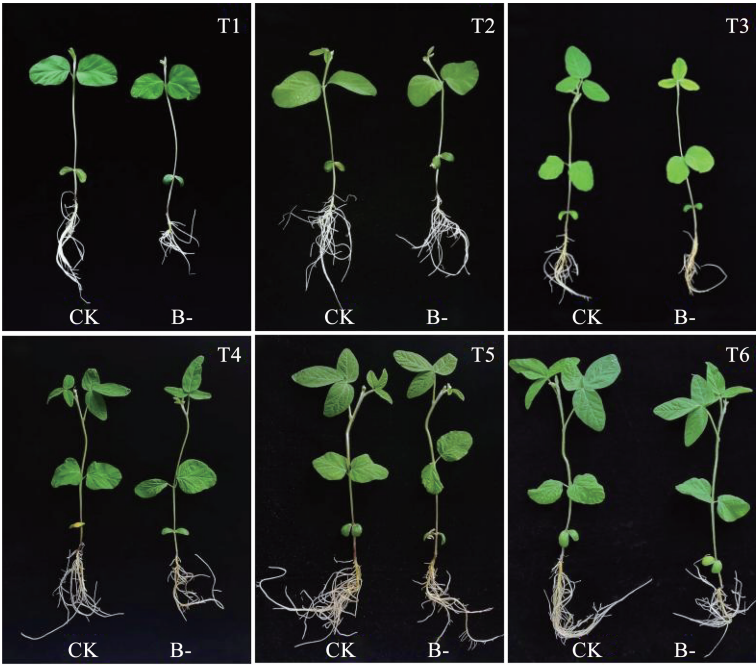
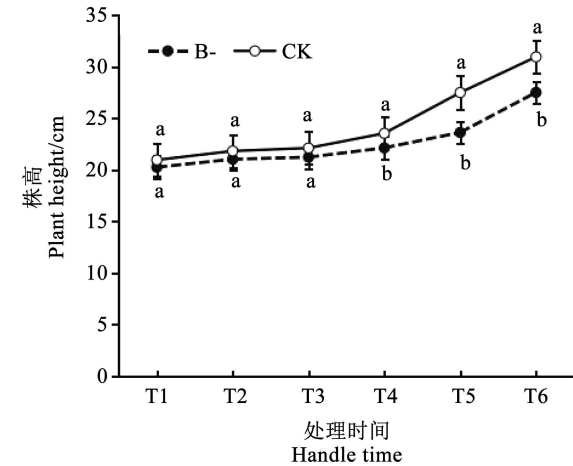


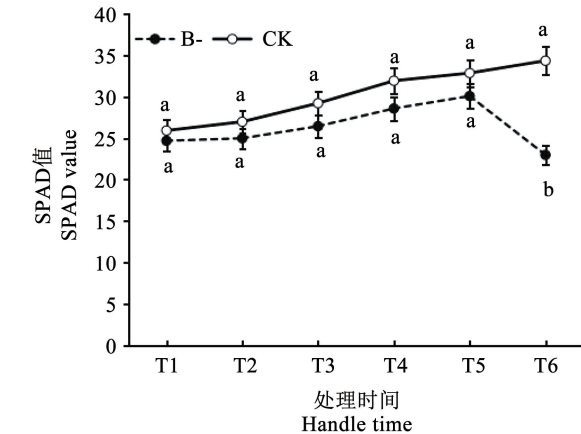
图 1 缺硼处理下大豆幼苗生长情况

Fig. 1 Growth of soybean seedlings under boron deficiency treatments



注:小写字母表示差异在  $P < 0.05$  水平上显著。  
Note: Lowercase indicate differences are significant at the  $P < 0.05$  level.

图 2 缺硼处理对大豆幼苗株高的影响  
Fig. 2 Effects of boron deficiency treatment on seedling height of soybean



注:小写字母表示差异在  $P < 0.05$  水平上显著。下同。  
Note: Lowercase indicate differences are significant at the  $P < 0.05$  level. The same below.

图 3 缺硼处理对大豆幼苗 SPAD 值的影响  
Fig. 3 Effects of boron deficiency treatment on SPAD value of soybean seedlings

2.3 缺硼处理对大豆荧光值的影响

由图 4 可知,大豆幼苗叶片荧光值在正常环境下表现为逐渐上升的趋势,而在缺硼处理条件下呈先上升后下降的趋势;处理间荧光值表现为 CK > B-,分别于 T3 和 T6 时期差异显著,其中在 T6(8 d)时期差异达到较高值,B-较 CK 叶片荧光值降低了 4.41%,表明幼苗在缺硼处理后期叶片荧光值显著降低。

2.4 缺硼处理对大豆干物质积累量的影响

如图 5 所示,大豆幼苗在缺硼处理和正常条件下干物质积累量随着处理时间推移呈逐渐增加的变化趋势;处理间干物质积累量表现为 CK > B-,分别在 T5 和 T6 时期差异达到显水平且在 T6(8 d)时期处理间差异较大,B-较 CK 降低了 28.25%,表明缺硼处理后大豆幼苗干物质积累量显著降低。

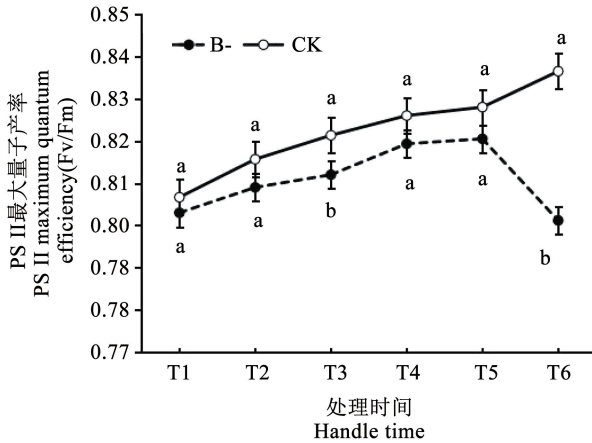


图 4 缺硼处理对大豆幼苗荧光值的影响

Fig.4 Effects of boron deficiency treatment on fluorescence value of soybean seedlings

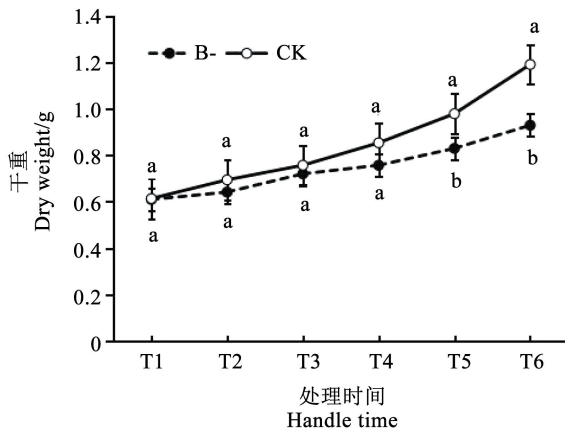


图 5 缺硼处理对大豆幼苗干物质积累量的影响

Fig.5 Effects of boron deficiency treatment on dry matter accumulation in soybean seedlings

2.5 缺硼处理对大豆保护性酶活性及丙二醛含量的影响

如图 6 所示,大豆幼苗在缺硼处理和正常环境下随着处理时间的推移,保护性酶活性(SOD、APX、CAT、POD)呈先增加后降低的变化趋势,而 CK 的丙二醛(MDA)含量呈增加趋势,B-呈先增加后降低的趋势,其中植株酶活性表现为根部 > 叶部。SOD 活性在 T1 ~ T3 时期大豆叶和根 B-处理均显著大于

CK;T4 ~ T5 时期大豆叶和根 B-处理均显著小于 CK;T6 时对照与处理差异达到高值,大豆叶与根 SOD 活性 B-较 CK 分别降低了 38.85% 和 39.09%。APX 酶活性在 T1 ~ T3 时期各处理表现为 CK 叶 (CKL) < B-叶 (B-L) < CK 根 (CKR) < B-根 (B-R), T4 ~ T6 为 B-L < B-R < CKL < CKR,其中 T6 时期差异对照与处理差异达到高值,大豆叶与根 APX 活性 B-较 CK 分别降低了 50.88% 和 48.23%。POD 与



CAT 活性在 T1 ~ T4 时,B-R 处理均显著高于其它各处理,T5 ~ T6 大小顺序为 B-L < B-R < CKL < CKR,且各处理间均存在显著差异,其中 T6 时对照与处理差异达到高值,大豆叶与根 POD 活性 B-较 CK 分别降低了 33. 23% 和 37. 17% ,大豆叶与根 CAT 酶活性 B-较 CK 分别降低了 19. 49% 和

32. 37% 。MDA 含量在 T1 ~ T3 时,各处理大小顺序为 CKL < B-L < CKR < B-R,T4 ~ T6 为 CKL < CKR < B-L < B-R 且各处理间均达到显著差异,其中在 T6 时差异达到高值,大豆叶与根 MDA 含量 B-较 CK 分别增加了 76. 17% 和 89. 99% 。

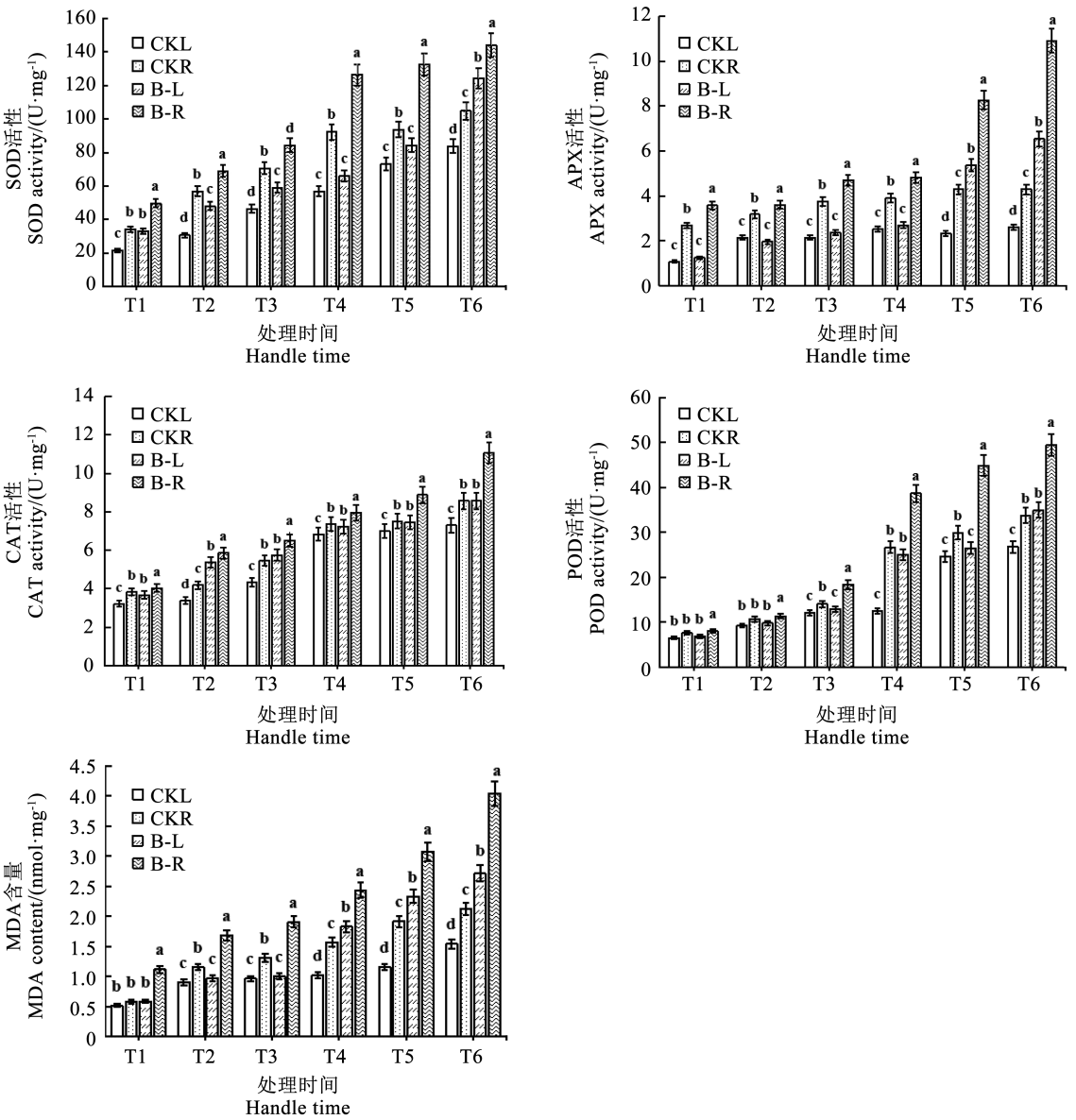


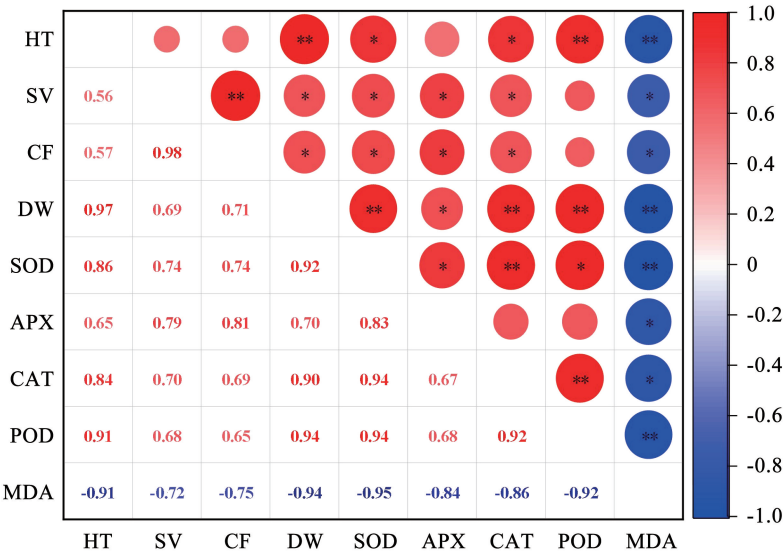
图 6 缺硼处理对大豆幼苗保护性酶活性及丙二醛含量的影响

Fig. 6 Effects of boron deficiency treatment on protective enzyme activities (SOD, CAT, APX and POD) and MDA content in soybean seedlings

2.6 缺硼处理大豆生理指标及酶活性的相关性分析

对大豆株高、SPAD 值、荧光值、干物质积累量及酶活性等指标进行相关性分析结果如图 7 所示,

大豆干物质积累量与株高、SPAD 值、荧光值、APX 酶活性呈显著正相关,与 SOD、CAT、POD 酶活性呈极显著正相关,相关系数分别为 0. 92,0. 90,0. 94; 与 MDA 含量呈极显著负相关,相关系数为 0. 94。



注:HT 为株高,SV 为 SPAD 值,CF 为荧光值,DW 为干物质积累量;\* 表示在 0.05 水平显著相关,\*\* 表示在 0.01 水平极显著相关。

Note: HT is plant height, SV is SPAD value, CF is fluorescence value, and DW is dry matter accumulation. \* indicates a significant correlation at the 0.05 level, and \*\* indicates a very significant correlation at the 0.01 level.

图 7 缺硼处理大豆生理指标及酶活性相关矩阵图

Fig. 7 Correlation matrix diagram of physiological indexes and enzyme activities of soybean treated with boron deficiency

3 讨论

大豆生长发育不仅受遗传因素的控制,还受到营养元素和环境因素的影响<sup>[11]</sup>。硼是大豆生长发育必需的一种微量元素。硼通过参与植物体内的各种代谢过程,直接或间接影响作物的抗逆性<sup>[9]</sup>。硼素缺失(硼胁迫)会抑制作物的生长,显著降低作物株高、光合效率、生物量,从而影响作物的产量。有研究发现,油菜缺硼后生长受到抑制,株高、干物质积累、光合作用显著下降<sup>[18]</sup>;棉花施硼幼苗的叶片光合速率比不施硼对照提高 60% 以上,光合物质产能大幅提高<sup>[19]</sup>;苧麻缺硼不仅光合速率低,且出现“午睡”现象致使其生长发育缓慢<sup>[20]</sup>;缺硼抑制了向日葵叶绿体的发育形成,同时也阻碍叶绿素的合成<sup>[21]</sup>;脐橙幼苗缺硼处理植株的株高和物质积累后显著降低,叶片出现失绿等症状<sup>[22]</sup>。Pereira 等<sup>[23]</sup>研究发现,缺硼处理后大豆光合效率显著下降,大豆植株发育受阻。本研究通过比较分析缺硼营养液培养(B-)和全营养液培养(CK)两种处理,发现缺硼处理后大豆幼苗生长发育缓慢,与前人研究结果一致<sup>[24]</sup>。大豆幼苗在缺硼处理和正常生长条件下,随着处理时间推移,株高和干物质含量呈

逐渐增加的变化趋势,处理间株高 CK > B-;SPAD 值和荧光值在正常环境下表现为逐渐上升的趋势,而缺硼处理后为先上升后下降的趋势,两处理间 SPAD 值表现为 CK > B-。由此可知,大豆缺失硼素后光合效率大幅降低,导致植株发育缓慢,干物质积累量显著下降。

在非生物胁迫下,作物光合作用和呼吸效应过程中会产生大量氧化物(O<sub>2</sub><sup>-</sup>、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>等),植物体内会产生酶类物质(SOD、CAT、AXP、POD)来清除细胞内的活性氧<sup>[24]</sup>。曾钰等<sup>[25]</sup>研究发现,低硼处理会降低棉花根和叶片中超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶和过氧化物酶活性,而丙二醛含量显著增加,过氧化氢酶活性无明显变化;徐建明等<sup>[26]</sup>发现,缺硼能引起小麦幼苗 SOD、POD 和 PPO 活性的升高,加施硼肥都能显著降低其活性;杜晨晴等<sup>[27]</sup>以柑橘苗为材料,缺硼处理下根系 MDA 含量比加硼时升高 4.5 倍;宋柏权等<sup>[28]</sup>在低硼素处理下发现,甜菜叶片 SOD、POD、CAT 活性下降,MDA 含量上升;刘鹏等<sup>[29]</sup>研究发现,在低缺硼处理下大豆抗坏血酸(AsA)的含量、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)的活性下降,丙二醛(MDA)的含量增

加。本研究结果表明,大豆幼苗在缺硼处理和正常环境下保护性酶活性(SOD、APX、CAT、POD)均表现为,随着生长时间的递进呈现先增加后降低的变化趋势,而丙二醛(MDA)含量随处理时间的增加而增加。在缺硼处理前期,植株通过保护性酶活性的增加,来帮助大豆在逆境中正常生长,而长期逆境胁迫后,这种活性氧的产生与清除之间的平衡会被破坏,保护性酶活显著下降,植物的氧化清除能力下降,活性氧量增加导致植株生长受阻<sup>[30-31]</sup>。大豆干物质积累量与株高、SPAD 值、荧光值、APX 酶活性呈显著正相关;与 SOD、CAT、POD 酶活性呈极显著正相关,相关系数分别为 0.92,0.90,0.94;与 MDA 含量呈极显著负相关,相关系数为 0.94。综上所述,保护性酶活性对大豆干物质积累起到关键作用,硼素的缺失会严重阻碍大豆正常生长发育。

4 结论

本研究以蒙科豆 9 号为试验材料,分析缺硼营养液培养(B-)和全营养液培养(CK)两种处理下,大豆的株高、SPAD 值、荧光值、干物质积累量及相关酶活性等数据。结果表明,缺失硼素后大豆幼苗生长发育抑制,保护酶活性会先升高以维持大豆正常生长,但长期胁迫会使保护性酶活显著下降,导致大豆生长受阻,干物质积累量减少。该研究明确了非生物逆境胁迫下硼素缺失对大豆幼苗生长发育及相关酶活性影响的规律,也为大豆微量元素肥料管理提供理论支持。

参考文献

[1] 唐江华,杜孝敬,徐文修,等. 秸秆全量还田下土壤氮素特征对耕作措施响应[J]. 作物杂志, 2022 (5): 135-140. (TANG J H, DU X J, XU W X, et al. Effects of tillage measures on soil nitrogen characteristics under total straw returning[J]. Crops, 2022(5): 135-140.)

[2] 张良军. 黄淮海地区大豆—玉米带状复合种植技术[J]. 农业工程技术, 2022, 42(17): 64-65. (ZHANG L J. Soybean-corn ribbon composite planting technology in the Yellow Huaihai region [J]. Agricultural Engineering Technology, 2022, 42 (17): 64-65.)

[3] 黄兴军,冉新月,吴树,等. 播期和密度对南疆春大豆光合特性及产量的影响[J]. 大豆科学, 2022, 41 (5): 546-556. (HUANG X J, RAN X Y, WU S, et al. Effect of sowing date and density on photosynthetic characteristics and yield of spring soybean in southern Xinjiang [J]. Soybean Science, 2022, 41 (5): 546-556.)

[4] 原程,张玉先,王孟雪,等. 中耕时间和深度对大豆光合特性

及产量形成的影响[J]. 中国农业科学, 2022, 55(15): 2911-2926. (YUAN C, ZHANG Y X, WANG M X, et al. Effects of intertillage time and depth on photosynthetic characteristics and yield formation of soybean [J]. Chinese Agricultural Science, 2022, 55(15): 2911-2926.)

[5] 吴涛,曾妮,李巍,等. 甘蓝型油菜扩展蛋白家族的全基因组鉴定及其对缺硼处理响应的差异分析[J]. 植物科学学报, 2021, 39(1): 59-75. (WU T, ZENG N, LI W, et al. Genome-wide identification of the expansin gene family and differences in transcriptional responses to boron deficiency in *Brassica napus* L. [J]. Plant Science Journal, 2021, 39(1): 59-75.)

[6] 曾紫君,曾钰,闫磊,等. 低硼及高缺硼处理对棉花幼苗生长与脯氨酸代谢的影响[J]. 作物学报, 2021, 47(8): 1616-1623. (ZENG Z J, ZENG Y, YAN L, et al. Effects of boron deficiency/toxicity on the growth and proline metabolism of cotton seedlings [J]. Journal of Crop Science, 2021, 47 (8): 1616-1623.)

[7] 黄玉芬,黄隆斌,严小龙,等. 磷硼耦合胁迫对大豆生长和磷、硼吸收的影响及基因型差异[J]. 华南农业大学学报, 2012, 33(2): 129-134. (HUANG Y F, HUANG L B, YAN X L, et al. Effects of phosphorus and boron coupled deficiency on soybean growth, phosphorus, boron uptake and the genetic variations [J]. Journal of South China Agricultural University, 2012, 33(2): 129-134.)

[8] 张丽梅,马欣,韩宝吉,等. 大豆-油菜轮作中不同硼肥及后效对作物产量的影响[J]. 中国农业科技导报, 2019, 21 (10): 133-139. (ZHANG L M, MA X, HAN B J, et al. Present and residual effectiveness of different boron fertilizers on the crop yield in soybean-rapeseed rotation [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2019, 21(10): 133-139.)

[9] 王海彤. 有机硼(GB)对大豆生长发育的影响[D]. 武汉:华中农业大学, 2019. (WANG H T. Effect of organic boron (GB) on soybean growth and development [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019.)

[10] 吴拓,杨刘,降志兵. 钼、锌、硼微量元素对大豆产量和品质的影响[J]. 南方农业, 2015, 9(31): 6-8. (WU T, YANG L, XIANG Z B. Effect of molybdenum, zinc and boron trace elements on yield and quality of soybean [J]. South China Agriculture, 2015, 9(31): 6-8.)

[11] 李强,苏二虎,陈广平,等. 增施硼肥对大豆农艺性状及产量的影响[J]. 北方农业学报, 2020, 48(6): 50-55. (LI Q, SU E H, CHEN G P, et al. Effects of increasing boron fertilizer on agronomic characters and yield in soybean [J]. Journal of Northern Agriculture, 2020, 48(6): 50-55.)

[12] 余明龙,左官强,李瑶,等. 调环酸钙对盐碱胁迫下大豆幼苗光合特性和保护酶活性的调节作用[J]. 中国油料作物学报, 2019, 41(5): 741-749. (YU M L, ZUO G Q, LI Y, et al. Effects of prohexadione-calcium on photosynthetic characteristics and protective enzyme activity of soybean seedlings under saline-alkali stress [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2019, 41 (5): 741-749.)

[13] 王玉斌,刘薇,张彦威,等. 乙烯对大豆幼苗盐胁迫响应的调

控机制研究[J]. 大豆科学, 2022, 41(5): 580-587. (WANG Y B, LIU W, ZHANG Y W, et al. Regulation mechanism in soybean seedling response to salt stress of ethylene[J]. Soybean Science, 2022, 41(5): 580-587.)

[14] 赵龙飞, 徐亚军, 邵璇, 等. 两株内生芽孢杆菌对盐胁迫下大豆幼苗超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性影响[J]. 微生物学通报, 2022, 49(5): 1664-1677. (ZHAO L F, XU Y J, SHAO X, et al. Two endophytic *Bacillus* strains from soybean nodules affect superoxide dismutase and peroxidase activities in soybean seedlings under salt stress[J]. Microbiology China, 2022, 49(5): 1664-1677.)

[15] 陈凤琼, 陈秋森, 刘汉林, 等. 不同外源试剂对菜用大豆低温胁迫的调控效应[J]. 大豆科学, 2022, 41(2): 165-171. (CHENG F Q, CHENG Q S, LIU H L, et al. Regulatory effects of different exogenous reagent on vegetable soybean under low temperature stress[J]. Soybean Science, 2022, 41(2): 165-171.)

[16] 马玉玲, 李爽, 王文佳, 等. 不同干旱胁迫程度对大豆叶片抗氧化特性的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2018, 49(4): 447-452. (MA Y L, LI S, WANG W J, et al. Effect of drought stress on antioxidant properties of soybean leaves[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2018, 49(4): 447-452.)

[17] ZENG H Q, WANG G P, ZHANG Y Q, et al. Genome-wide identification of phosphate-deficiency-responsive genes in soybean roots by high-throughput sequencing[J]. Plant Soil, 2016, 398: 207-227.

[18] 褚天铎, 陈家驹, 刘昌智, 等. 油菜缺硼花而不实原因的探讨[J]. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(1): 23-30. (CHU T D, CHEN J J, LIU C Z, et al. Exploring the causes of boron-deficient flowering in oilseed rape[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilization, 1996, 2(1): 23-30.)

[19] MORENO D L, QUIROGA I A, HE IBER B L, et al. El estrés por boro afecta la fotosíntesis y la síntesis de compuestos antioxidantes en plantas. Una revision[J]. Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas, 2016, 10(1): 137-148.

[20] 郑伟, 皮美美, 刘武定. 硼素营养对苧麻碳代谢的影响[J]. 华中农业大学学报, 1989, 8(4): 354-360. (ZHENG W, PI M M, LIU W D. A study on the effects of boron on the carbon metabolism of ramie[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1989, 8(4): 354-360.)

[21] 魏文学, 王运华, 孙香芝, 等. 缺硼条件下向日葵叶片叶绿体及线粒体解剖结构的观察[J]. 华中农业大学学报, 1989, 8(4): 361-363. (WEI W X, WANG Y H, SUN X Z, et al. Effects of boron on chloroplasts and mitochondria of leaf mesophyll cells of sunflower[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1989, 8(4): 361-363.)

[22] 刘桂东, 胡萍, 张婧卉, 等. 缺硼对脐橙幼苗硼分配及叶片细胞壁组分硼含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2018, 24(1): 179-186. (LIU G D, HU P, ZHANG J H, et al. Effect of boron deficiency on boron distribution in different plant parts and boron concentration in leaf cell wall components in navel orange plants[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2018, 24(1): 179-186.)

[23] PEREIRA Y C, NASCIMENTO A ND S, AGUIAR B T D S, et al. Anatomical modifications modulated by pretreatment with 24-epibrassinolide alleviate boron stress in soybean plants; Valuable repercussions on nutrient contents, photosynthesis, and biomass[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2022, 22(4): 4533-4550.

[24] SUN T, WANG Y P, WANG Z Y, et al. The effects of molybdenum and boron on the rhizosphere microorganisms and soil enzyme activities of soybean[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(3): 763-770.

[25] 曾钰, 闫磊, 刘亚林, 等. 外源脯氨酸对缺硼下棉花幼苗生长、生理特性以及脯氨酸代谢的影响[J]. 棉花学报, 2020, 2(3): 258-268. (ZENG Y, YAN L, LIU Y L, et al. Effects of exogenous proline on the growth, physiological characteristics, and proline metabolism of cotton seedlings under boron deficiency stress[J]. Cotton Science, 2020, 2(3): 258-268.)

[26] 徐建明, 汪鑫, 罗玉明, 等. 两种形态硼对小麦幼苗叶绿素荧光参数及保护酶活性的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(2): 149-155. (XU J M, WANG X, LUO Y M, et al. Effects of two forms of boron on antioxidant enzymes and chlorophyll fluorescence parameters of wheat seedlings[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2010, 25(2): 149-155.)

[27] 杜晨晴, 吴秀文, 闫磊, 等. 硼对酸性环境中枳砧幼苗不同部位矿质元素含量及根H<sup>+</sup>相关酶活性的影响[J]. 华中农业大学学报, 2019, 38(3): 47-52. (DU C Q, WU X W, YAN L, et al. Effects of boron on contents of elements and activities of H<sup>+</sup> related enzymes at different parts of trifoliate seedlings in low pH environment[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2019, 38(3): 47-52.)

[28] 宋柏权, 刘乃新, 吴玉梅, 等. 甜菜保护酶系统对缺硼处理响应及其与内源激素相关性研究[J]. 中国农学通报, 2015, 31(27): 198-202. (SONG B Q, LIU N X, WU Y M, et al. Effects of boron stress on protective enzyme system of sugar beet and its relationship with endogenous hormones[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(27): 198-202.)

[29] 刘鹏, 杨玉爱. 钼、硼对大豆叶片膜脂过氧化及体内保护系统的影响[J]. 植物学报, 2000(5): 461-466. (LIU P, YANG Y A. Effects of molybdenum and boron on membrane lipid peroxidation and endogenous protective systems of soybean leaves[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2000(5): 461-466.)

[30] LIU P, YANG Y S, XU G D, et al. The response of antioxidant enzymes of three soybean varieties to molybdenum and boron in soil with a connection to plant quality[J]. Plant Soil and Environment, 2005, 51(8): 351-359.

[31] 章艺, 刘鹏, 史锋, 等. 高铁胁迫对大豆叶片体内保护系统及膜脂过氧化的影响[J]. 中国油料作物学报, 2004(2): 66-69. (ZHANG Y, LIU P, SHI F, et al. Effects of excessive Fe<sup>2+</sup> on endogenous protective systems and membrane lipid peroxidation of soybean leaves[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2004(2): 66-69.)