



外源壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆 光合作用及荧光特性的影响

王 聪¹, 杨恒山¹, 董永义¹, 贾俊英¹, 包金花¹, 吕德贵¹, 沈祥军²

(1 内蒙古民族大学 农学院, 内蒙古通辽 028042; 2 沈阳农业大学 园艺学院, 沈阳 110000)

摘 要: 采用蛭石栽培, 以耐盐性不同的 2 个菜用大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.] 品种为试材, 研究外源壳聚糖对 NaCl 胁迫下幼苗叶片光合及叶绿素荧光参数的影响, 探讨外源壳聚糖调控菜用大豆光合作用的生理机制。结果显示: (1) 外源壳聚糖通过诱导非气孔因素显著缓解了盐敏感品种‘理想高产 95-1’(LX) 在胁迫第 6、9、12 天时净光合速率(P_n) 的下降, 但胁迫第 15 天该作用消失; 通过同时诱导气孔因素和非气孔因素缓解了耐盐品种‘绿领特早’(LL) 在胁迫第 3、6 天时 P_n 的下降, 其后 P_n 下降的缓解则主要通过诱导非气孔因素实现, 且 LL 的 P_n 较盐处理的增幅均高于同期的 LX。(2) 外源壳聚糖阻止了 LX 在盐胁迫第 12 天、LL 在胁迫第 15 天时非光化学猝灭系数(NPQ) 的下降; 外源壳聚糖显著缓解了 LL 在盐胁迫第 15 时光化学猝灭系数(q_p)、实际光化学效率(Φ_{psII}) 的下降。(3) 无盐条件下, 外源壳聚糖在处理早期通过诱导气孔导度(G_s)、 q_p 及 Φ_{psII} 等气孔和非气孔因素显著提高了两品种菜用大豆的 P_n , 但中、后期该作用消失。研究表明, 菜用大豆具有潜在的抗逆性, 外源壳聚糖在 NaCl 胁迫下对菜用大豆的作用与无盐条件下不同; 壳聚糖只有在菜用大豆受到盐胁迫伤害时才可诱导其潜在的抗盐性, 但其诱导途径、诱导时效、诱导效果因品种耐盐性不同而异; 耐盐品种 LL 具有较强、持久且多元的潜在抗逆能力, 这可能是其经壳聚糖诱导后能维持相对较高 P_n 的重要原因之一。

关键词: 外源壳聚糖; NaCl 胁迫; 菜用大豆; 不同品种; 光合作用

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effects of Exogenous Ehitosan on Photosynthesis and Fluorescence Characteristics of Vegetable Soybean under NaCl Stress

WANG Cong¹, YANG Hengshan¹, DONG Yongyi¹, JIA Junying¹,
BAO Jinhua¹, LÜ Degui¹, SHEN Xiangjun²

(1 College of Agriculture, Inner Mongolia University for Nationalities, Tongliao, Inner Mongolia 028042, China; 2 College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110000, China)

Abstract: In order to investigate the physiological regulation mechanism of exogenous chitosan on vegetable soybean photosynthesis, we studied the effects of exogenous chitosan on photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters in seedling leaves of two vegetable soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] cultivars with different salt tolerance under NaCl stress by adopting vermiculite culture. The results showed: (1) exogenous chitosan alleviated the decline of net photosynthetic rate (P_n) of salt-sensitive cultivar LX markedly at the 6th, 9th and 12th days of salinity by inducing non stomatal factors, but this effect disappeared after 15 days of salt stress. For salt-tolerant cultivar LL, chitosan reduced the decline of P_n significantly at the 3rd and 6th days of salinity by inducing stomatal factors and non stomatal factors simultaneously, and reduced that of the 9th, 12th and 15th days of salt treatment mainly by inducing non stomatal

收稿日期: 2014-12-08; 修改稿收到日期: 2015-06-03

基金项目: 国家自然科学基金(31260472, 31260483); 内蒙古民族大学科研创新团队计划(NMD1003)

作者简介: 王 聪(1968-), 男, 博士, 教授, 硕士生导师, 主要从事蔬菜生理生态和生物技术研究。E-mail: tongliaowangcong@163.com

factors, and its growth of P_n compare with NaCl treatment were higher than that of LX. (2) Exogenous chitosan prevented the decline of non photochemical quenching coefficient (NPQ) of LX after 12 days of salinity, and prevented the decline of NPQ and markedly alleviated the decline of photochemical quenching coefficient (q_p) and actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) of LL after 15 days of salinity. (3) Under no NaCl condition, chitosan increased the P_n of two vegetable soybean cultivars significantly by inducing stomatal factors and non stomatal factors such as stomatal conductance (G_s), q_p and Φ_{PSII} at the early stage of spraying chitosan, but these effects disappeared at middle and later stage. All the results suggest that: vegetable soybean has potential resistance. The effects of exogenous chitosan on vegetable soybean under NaCl stress differ from those of no NaCl condition. Chitosan can only induce potential salt resistance of vegetable soybean when it is injured by salt stress. However, the induction route, induction timeline and induction effect of chitosan on vegetable soybean were different because of different salt tolerance of vegetable soybean. The salt tolerant cultivar LL has strong, durable and multiple potential resistance ability, which may play an important role in maintaining relatively higher P_n induced by chitosan.

Key words: exogenous chitosan; NaCl stress; vegetable soybean; different varieties; photosynthesis

盐胁迫已成为引起植物产量和品质下降的一种主要的非生物胁迫类型。提高作物的抗盐胁迫能力,已经成为现代植物研究工作中亟待解决的关键问题之一。现实生产中,迫切需要一种简单可行且廉价、清洁的方法来提高植物的耐盐性。壳聚糖(Chitosan, CTS)是甲壳素脱乙酰化后得到的一种聚氨基葡萄糖,甲壳素广泛存在于节肢类动物的翅膀、甲壳以及许多真菌的细胞壁中。甲壳素在自然界的合成量仅次于纤维素,是地球上第二大可再生资源,是一种非常廉价、清洁的化学物质。壳聚糖既具有普通多糖类分子的特性,又具有许多独特的功能,被认为是很有潜力的非生物胁迫抗性诱导剂。壳聚糖可提高低温胁迫下玉米的发芽指数,缩短发芽时间;提高可溶性糖及过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性,降低丙二醛(MDA)含量,进而提高玉米的干物质量^[1]。水分胁迫下喷施不同浓度的壳聚糖可明显降低辣椒幼苗活性氧清除系统中超氧化物歧化酶(SOD)和 POD 的活性,提高可溶性蛋白质、谷胱甘肽(GSH)及抗坏血酸(AsA)的含量,降低细胞质膜相对透性和 MDA 的含量。外源壳聚糖可以通过提高其抗氧化物质的含量(非酶机制),有效地阻止辣椒体内 MDA 积累,缓解水分胁迫对辣椒幼苗造成的膜脂过氧化,增强辣椒幼苗的抗旱性^[2]。干旱胁迫下,壳聚糖通过降低 AsA-GSH 循环活性以提高 H_2O_2 含量,进而刺激水稻生长,这也说明 H_2O_2 是壳聚糖诱导抗旱反应过程中的信号分子^[3]。上述研究也表明,外源壳聚糖对相同胁迫下不同种类植物的抗性诱导机制不尽相同。

关于外源壳聚糖缓解逆境胁迫方面的报道较多,但壳聚糖对盐胁迫下菜用大豆的光合作用有何

影响?是否可缓解盐胁迫对其造成的负面影响?尚未见报道。本试验以抗性不同的 2 个菜用大豆品种为研究对象,用壳聚糖溶液喷施菜用大豆幼苗叶片,研究盐胁迫下壳聚糖对菜用大豆叶片气孔调节、气体交换及光合电子传递等的影响,旨在探明外源壳聚糖调控菜用大豆光合作用的生理机制,以期壳聚糖作为抗盐剂的开发应用提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试材培育

菜用大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.] 品种选用盐敏感品种‘理想高产 95-1’(LX)和耐盐品种‘绿领特早’(LL)^[4], 试验于 2013 年 5 月 20 日至 7 月 9 日在沈阳农业大学试验基地日光温室内进行。干种子直播于上直径 25 cm、下直径 15 cm、高 20 cm 的塑料盆中,蛭石作基质,浇灌日本园试营养液,每盆定苗 4 株。真叶展开后每 3 d 浇 1/4 浓度日本园试营养液 1 次,每盆浇液 0.5 L。

1.2 CTS 诱导及 NaCl 处理

试验设如下处理:(1)对照(CK):叶面喷洒清水,根部浇灌营养液;(2)处理 1(T_1):叶面喷洒 CTS 溶液,根部浇灌营养液;(3)处理 2(T_2):叶面喷洒清水,根部浇灌溶有 NaCl 的营养液;(4)处理 3(T_3):叶面喷洒 CTS 溶液,根部浇灌溶有 NaCl 的营养液。每处理 10 盆,3 次重复。NaCl 处理的适宜浓度为 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$,该浓度下,盐敏感品种 LX 表现为重度胁迫,盐害指数达 40.00;耐盐品种 LL 表现为轻度胁迫,盐害指数为 6.67^[4];CTS 处理的适宜浓度为 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (2013 年预备试验筛选)。

2 片真叶完全展开后,用手持小型喷雾器将

CTS 溶液均匀喷洒在幼苗叶片的正面和背面,以量足但不下滴为宜,对照和 T_3 喷洒清水。诱导处理 5 d 后进行 NaCl 处理,NaCl 溶于 1/4 浓度日本园试营养液,均匀浇入 T_2 和 T_3 基质中,每 3 d 浇液 1 次,浇液量同上。对照和 T_1 仅浇营养液。

1.3 测定项目及方法

NaCl 处理 0 d 开始测定,以后每 3 d 测定 1 次,共测定 6 次。以第一片完全展开的三出复叶顶叶为测试对象。处理 15 d (T_2 处理植株叶片出现明显褪绿、黄化症状)后测幼苗全株干重。

光合参数用 GFS-3000 光合仪(德国 WALZ 公司生产)于上午 9:00~11:30 测定。气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶片周围空气 CO_2 浓度(C_a)及净光合速率(P_n)由光合测定系统直接读出;气孔限制值(L_s)= $1 - C_i/C_a$ 。测定过程中光强约为 $800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,大气温度范围为 $(25 \pm 2) ^\circ C$,大气 CO_2 浓度范围为 $(487 \pm 10) \mu mol \cdot L^{-1}$ 。每次测定重复 10 次。

在测定叶片光合参数的同时,用 Dual-PAM-100 荧光仪测定叶绿素荧光参数。叶片经暗适应 30 min 后,测定光化学猝灭系数(q_p)、非光化学猝灭系数(NPQ)、实际光化学效率(Φ_{PSII})。每次测定重复 6 次。

1.4 数据处理

采用 SPSS 软件对试验数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆干重的影响

由图 1 可知,NaCl 胁迫 15 d 后,菜用大豆品种

LX 及 LL 经 T_1 处理后的干重均与对照无显著差异; T_2 条件下,两品种的干重均显著低于对照,降幅分别为 28%、19%; T_3 处理显著提高了 LX 及 LL 的干重,较 T_2 的增幅分别为 15%、25%,且 LL 的干重达对照水平。表明 NaCl 胁迫显著抑制了菜用大豆干质量的增加,外源壳聚糖可阻止或缓解盐胁迫对其生长的抑制作用,但对耐盐品种诱导效果更佳;无盐条件下,外源壳聚糖对菜用大豆干质量的诱导作用不显著。

2.2 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆光合参数的影响

2.2.1 净光合速率(P_n) 由图 2 可知, T_1 处理后,LX 和 LL 的 P_n 在盐胁迫第 0、3 天(喷施壳聚糖第

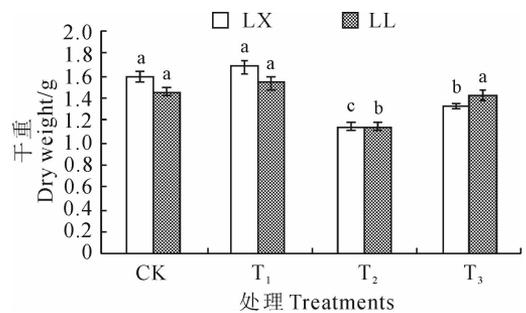


图 1 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆干重的影响 LX. 理想高产 95-1; LL. 绿领特早; CK. 对照; T_1 . CTS; T_2 . NaCl; T_3 . NaCl+CTS; 不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Fig. 1 Effect of chitosan on dry weight of vegetable soybean under NaCl stress

LX. Lixianggaochan 95-1; LL. Lülingtezhao; CK. Contrast; T_1 . CTS; T_2 . NaCl; T_3 . NaCl+CTS; Different letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level; the same as below

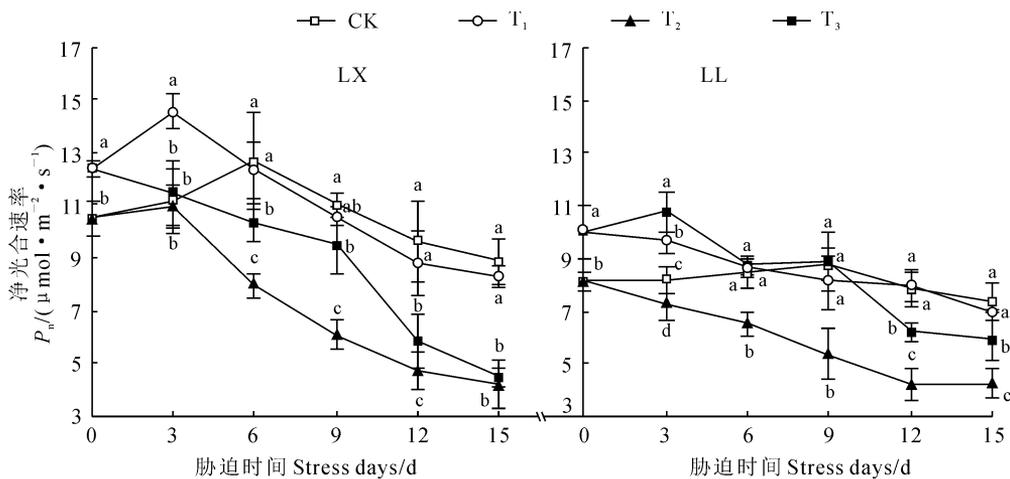


图 2 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆 P_n 的影响

Fig. 2 Effect of chitosan on P_n of vegetable soybean under NaCl stress

5、8 天,下同)时均显著高于对照,之后均未受到显著影响。其中,LX 的 P_n 经 T_2 处理第 6~15 天时均显著低于对照,第 15 天时降幅达 52%; T_3 处理使第 6、9、12 天时的 P_n 较 T_2 显著升高,但第 15 天时回落到 T_2 水平。LL 的 P_n 经 T_2 处理后在整个胁迫期间均较对照显著降低,但降幅均低于同期的 LX;其 P_n 经 T_3 处理后均大幅升高,其中第 3 天时显著高于对照,第 6、9 天时达对照水平,且增幅均高于同期的 LX。以上结果表明 NaCl 胁迫下,外源壳聚糖对菜用大豆的 P_n 有促进诱导作用,但诱导时期、诱导效果均因品种而异;无盐条件下,壳聚糖对两品种菜用大豆前期的 P_n 均有促进诱导作用;壳聚糖的诱导作用具有时效性。

2.2.2 气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r) 图 3 显示, T_1 条件下,两品种 G_s 在第 0、3 天时均较对照显著增高,其余时期均未受显著影响。LX 的 G_s 经 T_2 处理第 6、9、12 天时均较对照显著降低, T_3 处理并未对其 G_s 产生显著影响;LL 的 G_s 在 T_2 处理整个胁迫期间均显著低于对照, T_3 处理第 3、6 天时较 T_2 显著升高,但显著低于对照,其后均维持在 T_2 水平。两品种菜用大豆的 T_r 在各处理下均与 G_s 的变

化趋势一致。这表明壳聚糖在 NaCl 胁迫下对菜用大豆 G_s 的影响因品种耐盐性强弱而异,且无盐或盐胁迫下壳聚糖对 G_s 的调节作用均具有时效性; G_s 的大小直接体现了气孔的开张程度,而外源壳聚糖可通过影响气孔运动,进而影响气孔开度。

2.2.3 胞间 CO_2 浓度(C_i) 两品种菜用大豆 C_i 在 T_1 处理第 0、3 天时显著高于对照,其后均未见显著影响。LX 的 C_i 经 T_2 处理后第 6、15 天时显著高于对照,其余时期均维持在对照水平;与 T_2 相比,LX 的 C_i 在 T_3 处理后第 3、15 天时无显著变化,其余时期均显著降低。LL 的 C_i 在 T_2 处理第 3~12 天时均较对照显著降低,第 15 天显著升高; T_3 处理使其整个胁迫期间 C_i 均比 T_2 显著降低(图 4)。

2.2.4 气孔限制值(L_s) 由图 5 可知,两品种菜用大豆经 T_1 处理后,第 0、3 天时的 L_s 较对照显著降低,其后均未产生显著影响。LX 的 L_s 在 T_2 处理第 3、9、12 天时维持在对照水平,其余时期均显著低于对照;与 T_2 相比,其 L_s 在 T_3 处理第 3 天时未受显著影响,第 6、9、12 天时显著升高,第 15 天时回落到 T_2 水平。LL 的 L_s 在 T_2 处理第 3~12 天时均较对照显著升高,第 15 天时显著降低,而 T_3 处理

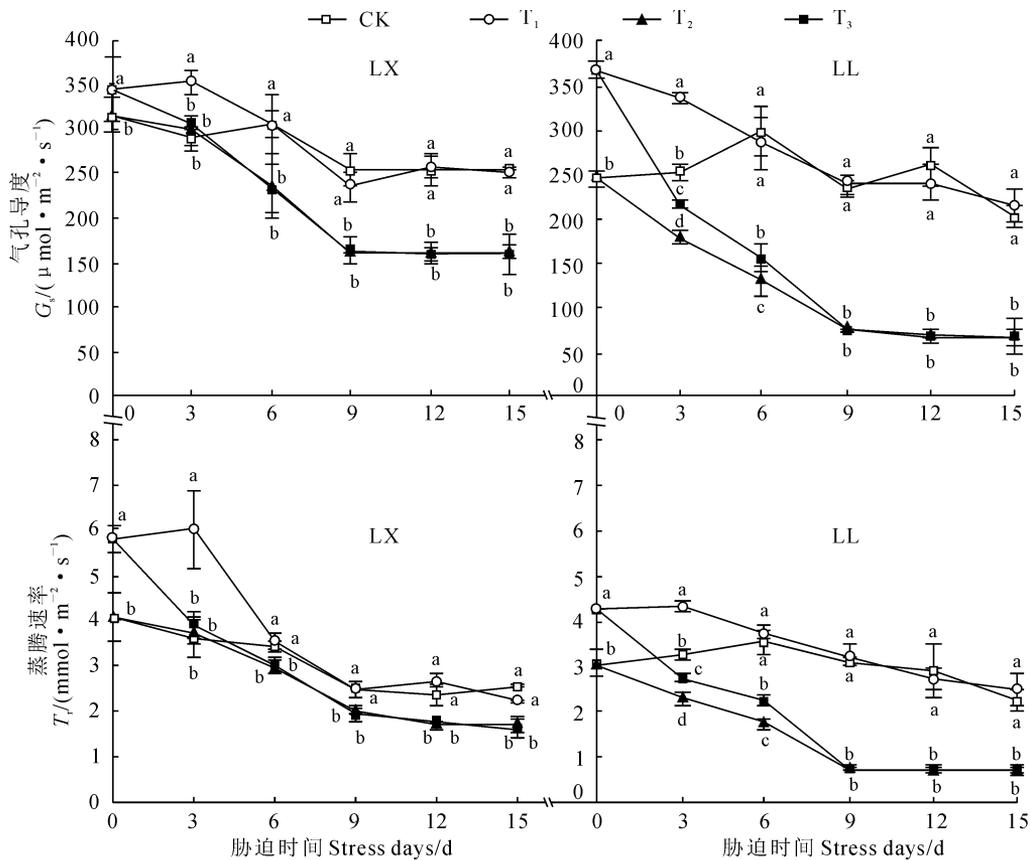


图 3 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆 G_s 和 T_r 的影响

Fig. 3 Effect of chitosan on G_s and T_r of vegetable soybean under NaCl stress

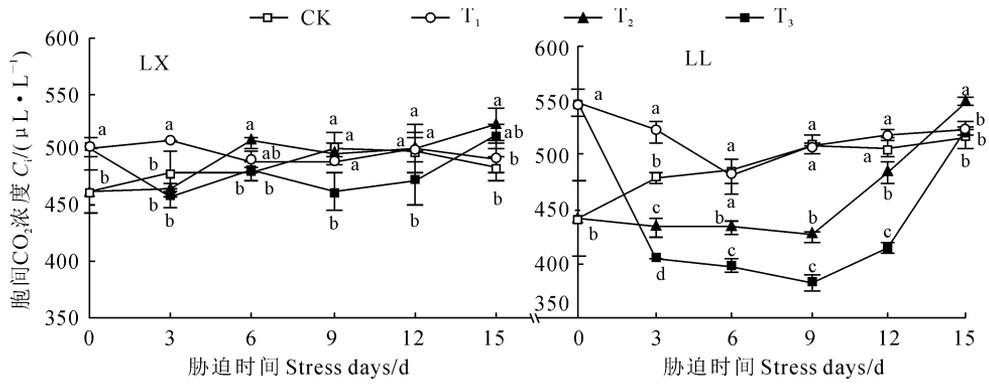


图4 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆 C_i 的影响

Fig. 4 Effect of chitosan on C_i of vegetable soybean under NaCl stress

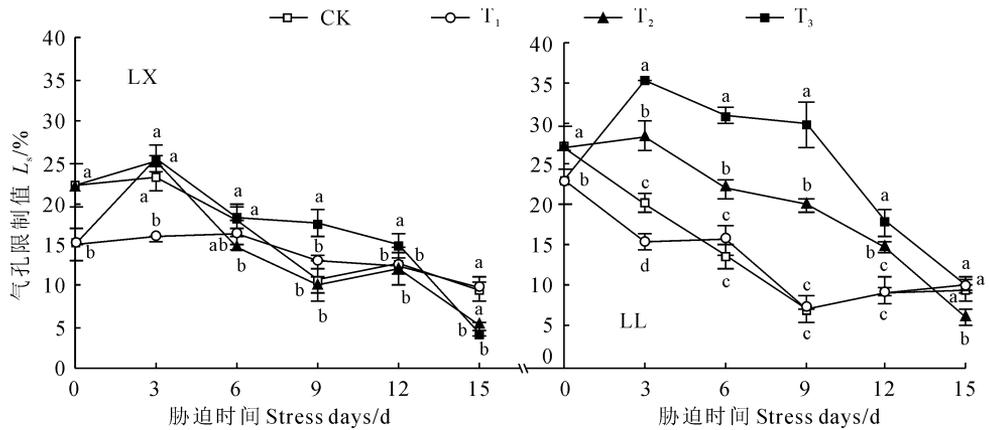


图5 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆 L_s 的影响

Fig. 5 Effect of chitosan on L_s of vegetable soybean under NaCl stress

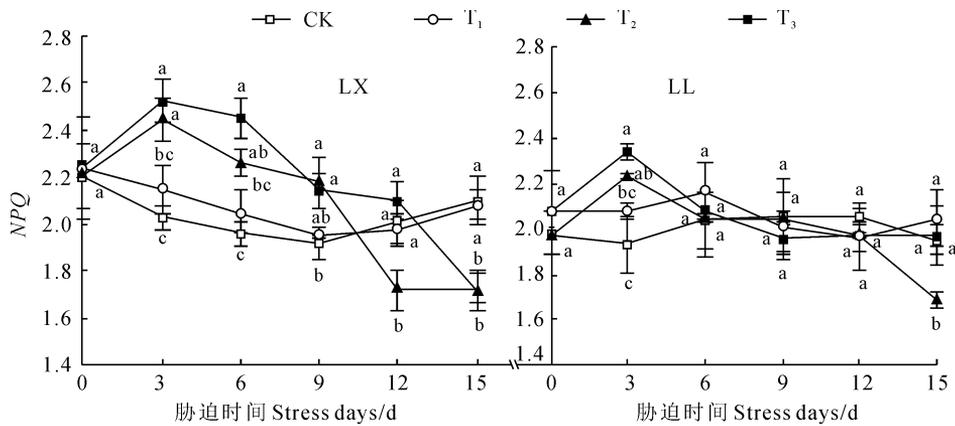


图6 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆 NPQ 的影响

Fig. 6 Effect of chitosan on NPQ of vegetable soybean under NaCl stress

使整个胁迫期间的 L_s 均比 T_2 显著升高。

2.3 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆叶绿素荧光参数的影响

2.3.1 光化学猝灭系数 (q_p) 和实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 图7 显示, LX 经 T_1 处理后, 其第 3、6 天时的 q_p 及 Φ_{PSII} 均显著高于对照, 其余时期均未受到显

著影响; 经 T_2 处理第 3 天时的 q_p 及 Φ_{PSII} 较对照显著升高, 之后维持在对照水平, 至第 15 天时均显著下降; T_3 处理在整个期间均未对 q_p 及 Φ_{PSII} 产生显著影响。LL 的 q_p 及 Φ_{PSII} 在 T_1 处理第 0 天时显著高于对照, 其后均未受到显著影响; 其 q_p 及 Φ_{PSII} 在 T_2 处理第 15 天时较对照显著降低, 而 T_3 处理显著

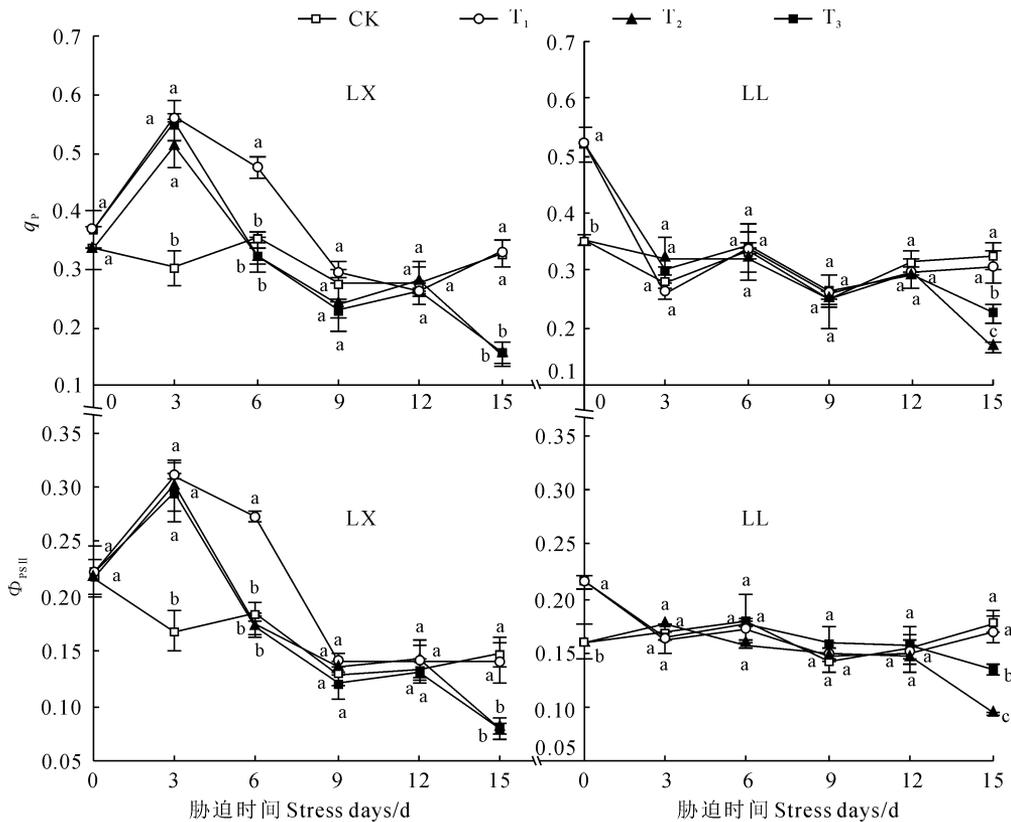


图 7 壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆 q_p 和 Φ_{PSII} 的影响

Fig. 7 Effect of chitosan on q_p and Φ_{PSII} of vegetable soybean under NaCl stress

提高了此期的 q_p 及 Φ_{PSII} , 但两处理均显著低于对照。表明外源壳聚糖显著诱导了无盐条件下两品种菜用大豆处理早期的 q_p 及 Φ_{PSII} , 而对盐胁迫条件下的 q_p 及 Φ_{PSII} 未产生显著影响(LX)或仅在胁迫末期产生显著诱导作用(LL); 壳聚糖的诱导作用具有时效性。

2.3.2 非光化学猝灭系数(NPQ) 由图 6 可知, T_1 处理在整个试验期间均未对两品种菜用大豆的 NPQ 产生显著影响。LX 的 NPQ 在 T_2 处理第 3、6、9 天时均显著高于对照, 至第 12、15 天时则较对照显著降低; T_3 处理显著提高了其胁迫第 12 天时的 NPQ, 且达对照水平, 其余时期均与 T_2 无显著差异。LL 经 T_2 处理第 3 天时的 NPQ 显著高于对照, 第 6、9、12 天时维持在对照水平, 至第 15 天时则显著降低; T_3 处理使胁迫 15 天时的 NPQ 比 T_2 处理显著升高, 且达对照水平, 其余时期均未产生显著影响。说明盐胁迫前期对两品种菜用大豆的 NPQ 产生了显著的促进作用, 随着胁迫时间的延长, 该促进作用消失, NPQ 显著下降, 外源壳聚糖能够阻止 NPQ 的下降, 但其作用具有时效性, 且对不同品种的作用不同; 无盐条件下, 壳聚糖对菜用大豆的热耗

散能力无显著诱导作用。

3 讨论

3.1 NaCl 胁迫下外源壳聚糖对菜用大豆光合参数的诱导效应

植物 P_n 变化的原因可分为气孔因素(主要是受气孔导度的影响)和非气孔因素(受叶肉细胞光合活性的影响, 如光合作用相关酶的活性, 光系统 II 反应中心电子流的状态等)。一般地, P_n 、 G_s 和 C_i 下降, L_s 上升, 则 P_n 的下降主要由气孔限制引起; P_n 、 G_s 和 L_s 下降, C_i 上升, 或 P_n 、 G_s 下降, C_i 、 L_s 无显著变化, 则 P_n 的下降主要由非气孔限制引起^[5-9]。而通过调控诱导气孔或非气孔因素则可能提高 P_n , 或阻止、缓解 P_n 的下降。

在盐胁迫条件下黑麦草^[10]、玉米^[11]等光合作用下降的主要原因是非气孔限制; 而水稻盐敏感品种光合作用下降的主要因素是气孔限制, 耐盐品种在盐胁迫下的光合作用上升, 其中气孔因素、非气孔因素对光合能力的提高均发挥了重要作用^[12]。说明盐胁迫对不同种类、不同品种植物光合作用产生的影响不同。本研究结果显示, NaCl 胁迫下, 盐敏感

菜用大豆品种 LX 在胁迫第 6、15 天时 P_n 、 G_s (T_r)、 L_s 下降, C_i 升高; 胁迫第 9、12 天时 P_n 、 G_s (T_r) 下降, C_i 、 L_s 无显著变化, 说明非气孔限制是导致其 P_n 下降的主要原因, 这与刘建新等^[10]、车永梅等^[11] 的研究结果相近; 喷施壳聚糖后, P_n 、 L_s 在胁迫第 6、9、12 天时均较盐处理显著升高, G_s (T_r) 无显著变化, C_i 显著下降, 表明壳聚糖可通过诱导非气孔因素显著缓解盐胁迫下 P_n 的下降。第 15 天时的 P_n 、 G_s (T_r)、 C_i 、 L_s 均与盐处理无显著差异, 表明壳聚糖的作用具有时效性。

耐盐品种 LL 在胁迫第 3~12 天时均表现为 P_n 、 G_s (T_r)、 C_i 下降, L_s 升高; 胁迫第 15 天时表现为 P_n 、 G_s (T_r)、 L_s 下降, C_i 升高, 说明 LL 在胁迫第 3~12 天时 P_n 的下降主要是由气孔限制引起, 第 15 天时主要是非气孔限制所致。这与李海波等^[12] 的研究结果不同, 可能与不同种类植物抗盐能力差异较大有关。壳聚糖处理后, 胁迫第 3 天时的 P_n 、 G_s (T_r)、 L_s 较盐处理显著升高, C_i 显著下降; 胁迫第 6 天时的 P_n 、 G_s (T_r) 升高, C_i 、 L_s 与盐处理无显著差异, 且两时期 P_n 的增幅 (51%、34%) 均明显高于 G_s 的增幅 (21%、20%), 表明外源壳聚糖不仅通过诱导气孔因素, 同时还可能通过诱导非气孔因素来阻止或减轻 P_n 的下降。这与李艳等^[13] 针对油菜的研究结果相近。胁迫第 9~15 天时的 P_n 、 L_s 较盐处理显著升高, G_s (T_r) 无显著变化, C_i 显著下降, 又说明胁迫中后期壳聚糖主要通过诱导非气孔因素来缓解其 P_n 的下降。

3.2 NaCl 胁迫下外源壳聚糖对菜用大豆叶绿素荧光参数的诱导效应

q_p 反映 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额^[14]。 Φ_{PSII} 是 PS II 反应中心在部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率^[15], NPQ 则是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散的部分^[16]。本研究表明, NaCl 胁迫下, 两品种菜用大豆的 q_p 、 Φ_{PSII} 及 NPQ 表现为胁迫前、中期显著高于对照或与对照无显著差异, 后期 (第 12、15 天) 显著低于对照, 这与刘建新等^[10] 关于黑麦草的研究结果相近, 但与车永梅等^[11] 关于玉米、孙璐等^[17] 关于高粱的研究结果不同, 反映了植物叶绿素荧光参数受盐胁迫影响的多样性。壳聚糖处理显著提高了 LX 在胁迫第 12 天时的 NPQ 及 LL 在胁迫第 15 天时的 NPQ 及 q_p 、 Φ_{PSII} , 而对 LX 胁迫第 15 天时的 NPQ 及 q_p 、 Φ_{PSII} 无显著影响。这

与上述“壳聚糖通过诱导非气孔因素显著缓解了 LX 在胁迫第 12 天时、LL 在胁迫第 15 天时 P_n 的下降, 而对 LX 在胁迫第 15 天时的 P_n 无显著影响”的结果相吻合。这也说明 PS II 的光合电子传递活性、捕获效率及热耗散能力可能是盐胁迫后期影响菜用大豆 P_n 变化的重要的非气孔因素。

3.3 无盐条件下外源壳聚糖对菜用大豆光合作用的诱导效应

本研究显示, 无盐条件下, 外源壳聚糖通过诱导 G_s 、 q_p 及 Φ_{PSII} 等气孔、非气孔因素显著提高了两品种菜用大豆前期的 P_n 。有研究表明, 外源壳聚糖可诱导植物表皮释放 H_2O_2 、增加保卫细胞的 Ca^{2+} 浓度, 进而诱导气孔孔径减小或气孔关闭, 这是植物防止病菌入侵的早期防御反应之一^[18-20]。至于本研究中外源壳聚糖导致两品种菜用大豆早期 G_s 升高, 一时还难以解释, 有待于进一步研究。不过可以肯定的是, 无盐条件下, 外源壳聚糖对菜用大豆光合作用的影响是一个复杂的过程, 其作用具有时效性, 且对不同品种的作用不同。

综合上述研究结果, 本研究表明了以下几点: (1) 在 NaCl 胁迫和无盐条件下, 外源壳聚糖对菜用大豆光合作用的影响不同, 这可能是其启动了不同的应答机制所致^[21-24]。(2) NaCl 胁迫下, 外源壳聚糖可显著促进菜用大豆的光合作用, 但其诱导作用只有在 P_n 、 G_s 、 E 、 q_p 、 Φ_{PSII} 及 NPQ 等受到显著抑制的情况下才显现。说明菜用大豆具有潜在的抗逆性, 当其在逆境下受到胁迫伤害时, 外源壳聚糖可诱导其潜在抗逆能力, 调动抗逆协调机制, 以阻止伤害或降低其伤害程度。(3) NaCl 胁迫下, 外源壳聚糖对耐盐特性不同的两品种菜用大豆的诱导途径、诱导时效、诱导效果均不同, 耐盐品种 LL 表现出较强、持久且多元的潜在抗逆能力, 这可能是其在外源壳聚糖作用下能维持相对较高的同化力, 进而维持相对较高干质量的重要原因之一。

植物光合作用是一个非常复杂的生理过程, 除光合及叶绿素荧光参数外, 还要受到多种因素的影响, 因此, NaCl 胁迫下外源物质促进光合作用的机制也十分复杂, 仅从某一侧面或某个环节去研究外源物质在 NaCl 胁迫下对光合作用的影响还远远不够。NaCl 胁迫下, 外源壳聚糖如何影响叶绿素代谢、活性氧代谢、光合相关蛋白质代谢以及叶黄素循环等热耗散途径, 进而影响光合作用, 均还需进一步深入研究。

参考文献:

- [1] GUAN Y J, HU J, WANG X J, *et al.* Seed priming with chitosan improves maize germination and seedling growth in relation to physiological changes under low temperature stress[J]. *Journal of Zhejiang University SCIENCE B*, 2009, **10**(6): 427–433.
- [2] MA Y X(马彦霞), YU J H(郁继华), ZHANG G B(张国斌), *et al.* Protective effects of exogenous chitosan on oxidative damage in pepper seedling leaves under water stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2012, **45**(10): 1 964–1 971(in Chinese).
- [3] PONGPRAYOON W, ROYTRAKUL S, PICHAYANGKURA R, *et al.* The role of hydrogen peroxide in chitosan-induced resistance to osmotic stress in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Growth Regulation*, 2013, **70**: 159–173.
- [4] WANG C(王 聪), ZHU Y L(朱月林), YANG L F(杨立飞), *et al.* Screening of vegetable soybean cultivars for salt tolerance and their physiological characteristics[J]. *Jiangsu Journal of Agricultura Science* (江苏农业学报), 2009, **25**(3): 621–627(in Chinese).
- [5] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**: 317–345.
- [6] KHAN W M, PRITHIVIRAJ B, SMITH D L. Effect of foliar application of chitin and chitosan oligosaccharides on photosynthesis of maize and soybean[J]. *Photosynthetica*, 2002, **40**(4): 621–624.
- [7] KOU W F(寇伟锋), LIU ZH P(刘兆普), *et al.* Effects of sea water at different concentrations on the photosynthesis and chlorophyll-fluorescence properties of oil sunflower seedlings[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2006, **26**(1): 73–77(in Chinese).
- [8] YIN Z P(尹颀鹏), LIU X M(刘雪梅), SHANG ZH W(商志伟), *et al.* Response of photosynthesis and chlorophyll II fluorescence parameters to different drought stress in *Cerasus humilis* Bunge[J]. *Plant Physiology Journal* (植物生理学报), 2011, **47**(5): 452–458(in Chinese).
- [9] WONG S C, COWAN I R, FARQUHAR G D. Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. II. Influences of water stress and photoinhibition[J]. *Plant Physiology*, 1985, **78**: 830–834.
- [10] LIU J X(刘建新), HU H B(胡浩斌), WANG X(王 鑫). Effects of exogenous silicon on active oxygen metabolism and photosynthetic parameters of lolium perenne seedlings under salt stress[J]. *Chinese Journal of Grassland* (中国草地学报), 2008, **30**(5): 25–30(in Chinese).
- [11] CHE Y M(车永梅), TANG J(唐 静), CHEN K(陈 康), *et al.* Effects of nitric oxide on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic characteristics of maize seedling under salt stress[J]. *Journal of Maize Sciences* (玉米科学), 2009, **17**(3): 91–94(in Chinese).
- [12] LI H B(李海波), CHEN W F(陈温福), LI Q Y(李全英). Responses of rice leaf photosynthetic parameters to light intensity under NaCl stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(9): 1 588–1 592(in Chinese).
- [13] LI Y(李 艳), ZHAO X M(赵小明), XIA X Y(夏秀英), *et al.* Effects of oligochitosan on photosynthetic parameters of *Brassica napus* seedlings under drought stress[J]. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2008, **34**(2): 326–329(in Chinese).
- [14] WANG K B(王可芬), XU CH H(许春辉), ZHAO F H(赵福洪), *et al.* The effects of water stress on some in vivo chlorophyll a fluorescence parameters of wheat flag leaves[J]. *Acta Biophysica Sinica* (生物物理学报), 1997, **13**(2): 273–278(in Chinese).
- [15] MARTINEZ-CARRASCO R, SÁNCHEZ-RODRIGUEZ J, PÉREZ P. Changes in chlorophyll fluorescence during the course of photoperiod and in response to drought in *Casuarina equisetifolia* Forst. and Forst[J]. *Photosynthetica*, 2002, **40**(3): 363–368.
- [16] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W, HEBER U, *et al.* Inhibition of zeaxanthin formation and of rapid changes in radiationless energy dissipation by dithiothreitol in spinach leaves and chloroplast[J]. *Plant Physiology*, 1990, **92**: 293–301.
- [17] SUN L(孙 璐), ZHOU Y F(周宇飞), LI F X(李丰先), *et al.* Impacts of salt stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of sorghum seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2012, **45**(16): 3 265–3 272(in Chinese).
- [18] LEE S, CHOI H, SUH S, *et al.* Oligogalacturonic acid and chitosan reduce stomatal aperture by inducing the evolution of reactive oxygen species from guard cells of tomato and *Commelina communis*[J]. *Plant Physiology*, 1999, **121**: 147–152.
- [19] ROBERTS M R. 14-3-3 proteins find new partners in plant cell signaling[J]. *Trends in Plant Science*, 2003, **8**: 218–223.
- [20] CHINNUSAMY V, JAGENDORF A, ZHU J K. Understanding and improving salt tolerance in plants[J]. *Crop Science*, 2005, **45**: 437–448.
- [21] LINK V L, HOFMANN M G, SINHA A K, *et al.* Biochemical evidence for the activation of distinct subsets of mitogen-activated protein kinases by voltage and defence-related stimuli[J]. *Plant Physiology*, 2002, **128**(1): 271–281.
- [22] REN D, YANG H, ZHANG S. Cell death mediated by MAPK is associated with hydrogen peroxide production in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, **277**(1): 559–565.
- [23] POVERO T, LORETI E, PUCCIARIELLO C, *et al.* Transcript profiling of chitosan-treated *Arabidopsis* seedlings[J]. *Journal of Plant Research*, 2011, **124**: 619–629.
- [24] LIU T T, LIU Z X, SONG C J, *et al.* Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor[J]. *Science*, 2012, **336**(6 085): 1 160–1 164.