西北植物学报，2024，44(8)：1181-1189
Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.
http://xbzwxb.alljournal.net/xbzwxb/home

引用格式：马媛媛，王智，曹金萍，等. 2，4-表油菜素内酯对盐碱胁迫下芸豆幼苗生长及生理特性的影响[J]. 西北植物学报，2024，44(8)：1181-1189.[MA Y Y，WANG Z，CAO J P，et al. Effects of 2，4-epibrassinolide on the growth and physiological characteristics of *Phaseolus vulgaris* seedlings under saline and alkaline stresses[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2024，44(8)：1181-1189.] **DOI**：10.7606/j.issn.1000-4025.20240138

2，4-表油菜素内酯对盐碱胁迫下芸豆幼苗生长及生理特性的影响

马媛媛，王　智，曹金萍，罗新锐，王玉萍*

（甘肃农业大学 园艺学院，兰州 730070）

摘　要　**【目的】**探讨外源 2，4-表油菜素内酯(2，4-EBR)缓解芸豆幼苗盐碱胁迫伤害的生理机制，为应用 2，4-EBR 缓解豆类植物盐碱胁迫提供依据。**【方法】**以盆栽‘芸选 2 号’幼苗为材料，研究在 100 mmol/L 盐碱胁迫下，喷施 0.1 mg/L 2，4-EBR 和 4.0 mg/L 油菜素内酯抑制剂芸苔素唑(BRZ)对幼苗生长、光合气体交换参数、抗氧化酶活性和渗透调节物质含量的影响。**【结果】**盐碱胁迫下芸豆叶片卷缩枯萎，株高、叶面积、主根长、光合色素含量、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)均显著下降($P<0.05$)，脯氨酸(Pro)、可溶性糖(SS)含量以及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性，相对电导率(REC)、丙二醛(MDA)含量和胞间 CO_2 浓度(C_i)显著升高。喷施 2，4-EBR 处理能缓解盐碱胁迫造成的叶片枯萎和卷缩，植株生长状况逐渐转好，同时有效降低幼苗叶片 REC、MDA 和 C_i，显著提高株高、叶面积、主根长、Pro、SS、P_n、T_r、G_s 及 SOD、POD、CAT 和 APX 活性，但外源 2，4-EBR 诱导的这些芸豆抗盐碱效应在加入 BRZ 后受到逆转。**【结论】**外源 2，4-EBR 处理能够提高芸豆叶片抗氧化系统酶活性和渗透调节物质含量，减轻盐碱胁迫造成的膜脂过氧化伤害及对光合作用的非气孔限制，促进幼苗生长，增强抗盐碱能力。

关键词　芸豆；盐碱胁迫；2，4-表油菜素内酯(2，4-EBR)；芸苔素唑(BRZ)；光合作用；渗透调节；抗氧化酶

中图分类号　Q945.78；S643.1　　**文献标志码**　A

Effects of 2，4-epibrassinolide on the growth and physiological characteristics of *Phaseolus vulgaris* seedlings under saline and alkaline stresses

MA Yuanyuan，WANG Zhi，CAO Jinping，LUO Xinrui，WANG Yuping*

（College of Horticulture，Gansu Agricultural University，Lanzhou 730000，China）

Abstract　[**Objective**] The study aims to explore the physiological mechanism of exogenous 2，4-epibrassinolide (2，4-EBR) in alleviating the damage caused by salt-alkali stress in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings，to provide a basis for the application of 2，4-EBR to alleviate salt-alkali stress in leguminous plants. [**Methods**] Using Shanxi red common bean ‘Yunxuan 2’ as the test material，the authors studied the effects of exogenous spraying of 0.1 mg/L 2，4-EBR and 4.0 mg/L brassinozole (BRZ) on the growth，photosynthetic gas parameters，antioxidant enzyme activity，and osmotic adjustment substance of common bean seedlings under saline-alkali stress at 100 mmol/L. [**Results**] Under saline-alkali stress，common

收稿日期：2024-03-04；**修改稿收到日期**：2024-04-16
基金项目：国家自然科学基金项目(31760351)；国家现代农业产业技术体系项目(CARS-08)
作者简介：马媛媛(1997—)，女，在读研究生，主要从事蔬菜遗传育种研究。E-mail：3117439934@qq.com
*通信作者：王玉萍，女，博士，教授，博士生导师，主要从事蔬菜遗传育种研究。E-mail：wangyp@gsau.edu.cn

bean leaves were curled and withered, and plant height, leaf area, main root length, synthetic pigment content, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), and stomatal conductance (G_s) were all decreased significantly ($P<0.05$), proline (Pro), soluble sugar (SS) content, and superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), and ascorbic acid peroxidase (APX) activities, relative conductivity (REC), malondialdehyde (MDA) content, and intercellular CO_2 concentration (C_i) were significantly increased. Exogenous spraying of 2,4-EBR alleviated the wilting and curling of leaves caused by salt-alkali stress, and the plant growth condition was gradually improved. Meanwhile, it effectively reduced the REC, MDA, and C_i in the leaves of the seedlings, and significantly increased plant height, leaf area, primary root length, Pro, SS, P_n, T_r, and G_s as well as SOD, POD, CAT, and APX activities. These salt-alkali resistant effects of common beans induced by exogenous 2,4-EBR were reversed by adding BRZ. [**Conclusion**] Exogenous 2,4-EBR treatment can reduce membrane lipid peroxidation damage caused by salt-alkali stress by increasing antioxidant system enzyme activity and osmotic adjustment substance content in common bean. It effectively removes the non-stomatal limiting factors that weaken the photosynthesis of common bean seedlings under saline-alkali stress, promotes seedling growth, and enhances the salt-alkali resistance of common bean seedlings.

Key words *Phaseolus vulgaris* L.; saline-alkali stress; 2,4-epibrassinolide (2,4-EBR); brassinazole (BRZ); photosynthesis; osmotic regulation; antioxidant enzyme

全世界盐碱地的面积约 9.543 8 亿 hm^2，其中中国占 9 913 万 hm^2，且广泛分布于辽、吉、黑、冀、鲁、豫、晋、新、陕、甘、宁、青、苏、浙、皖、闽、粤、内蒙古及西藏等 19 个省区[1]。土壤盐渍化引起的离子毒害及渗透胁迫严重影响植物生长发育，甚至会造成植物死亡[2]。盐碱土对植株的影响并不是单一的盐胁迫或碱胁迫，而是盐碱交互的复合迫害，且危害程度是盐碱胁迫＞碱胁迫＞盐胁迫[3]。研究表明，盐碱环境下植物会迅速合成并积累一定的渗透调节物质增加细胞溶质浓度，降低渗透势，维持细胞膨压，同时通过提高抗氧化酶活性缓解活性氧(ROS)造成的危害[4]，而喷施外源物质能较好地缓解盐碱胁迫对玉米、番茄、水稻、白菜等作物的伤害。因此，喷施外源物质是改善盐碱胁迫对植物生长抑制的有效途径。

油菜素内酯(brassinosteroids，BRs)是植物中普遍存在的一种甾醇类物质，具有高效、广谱、无毒的生理活性，已被公认为第六类植物激素。2,4-表油菜素内酯(2,4-epibrassionolide，2,4-EBR)是一种人工合成的高活性 BRs 类似物，能调控植物种子萌发、光合作用、生殖生长、逆境响应等途径的生理代谢，在农业生产中具有广泛的应用前景[5]。芸苔素唑(brassinozole，BRZ)是一种特定的 BRs 生物合成抑制剂，由于阻止了 C6 氧化途径中 6-脱氧甾酮(6-deoxteasterone)到 6-脱氧皮质酮(6-deoxcathasterone)时的羟基作用从而抑制 EBR 的合成[6]，为更加全面理解油菜素内酯的生理作用提供了另一条全新的途径。吴杨等[7]指出，外源 2,4-EBR 增加了抗氧化酶活性和脯氨酸、叶绿素的含量，减少了活性氧的积累，使大豆幼苗抗盐碱胁迫的能力增强。寇江涛[8]研究发现，外源 2,4-EBR 对维持燕麦幼苗中离子稳态平衡有正向调节作用，可以缓解盐胁迫下产生的离子毒害。此外，外源喷施 2,4-EBR 还可以促进植物内源 BRs 的合成，提高植物耐盐碱性[9]。目前，关于外源 2,4-EBR 缓解芸豆幼苗盐碱胁迫伤害的作用机理鲜见报道。

芸豆(*Phaseolus vulgaris* L.)，别名菜豆，为豆科菜豆属 1 年生草本植物，原产于美洲的墨西哥、阿根廷，中国华北、东北、西北地区栽培较多[10]。芸豆富含蛋白质、碳水化合物、钙以及丰富的 B 族维生素，可作为日常饮食的补充[11]。但芸豆对盐碱敏感，缓解芸豆盐碱胁迫是一个亟待解决的问题。研究外源物质缓解芸豆盐碱胁迫，对促进农业可持续发展具有重要意义。因此，本研究采用盆栽试验法考察在盐碱胁迫下叶面喷施 2,4-EBR 对芸豆幼苗生长、光合气体交换参数、抗氧化酶活性和渗透调节物质含量的影响，进一步认识 2,4-EBR 对植物盐碱胁迫的缓解效应，为生产应用 2,4-EBR 缓解豆类植物盐碱胁迫提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养与处理

以红芸豆品种‘芸选 2 号’(产自山西省岢岚县)为试验材料，先用 1%次氯酸钠消毒种子 10 min，再用清水冲洗数次，再用去离子水漂洗 3 次，最后浸泡于水中 12 h，之后置于铺有湿润滤纸的培养皿中待

其萌发 48 h，挑选生长一致的萌发种子种于盛有基质的塑料盆钵（7 cm×7 cm）中，基质为蛭石和珍珠岩（3∶1，$V∶V$），置于人工气候箱中培养，在 25 ℃/18 ℃（昼/夜），光周期 16 h/8 h（光/暗），光强 300 μmol/（m^2 · s），相对湿度 65%条件下培养。

三叶一心期选取长势均匀的芸豆幼苗进行处理。依据预试验结果确定试验处理液浓度，并设置 5 个处理：（1）CK，清水浇灌；（2）XP，100 mmol/L 盐碱胁迫处理（50 mmol/L NaCl＋50 mmol/L $NaHCO_3$ 溶液）；（3）XP＋EBR，盐碱胁迫＋0.1 mg/L EBR；（4）XP＋BRZ，盐碱胁迫＋4 mg/L BRZ；（5）XP＋EBR＋BRZ，盐碱胁迫＋0.1 mg/L EBR＋4 mg/L BRZ，在抑制芸豆植株内部 BRs 合成的基础上外源喷施 EBR，观察 EBR 对盐碱胁迫芸豆幼苗的影响。每组处理设置 3 个重复。每日 19∶00 叶面喷施 EBR 和 BRZ，喷至叶面有水珠滴落为止（10 mL），连续处理 8 d。每处理 9 盆，每盆 2 株。处理 8 d 取样，将幼苗叶片经液氮处理后保存在－80 ℃冰箱中，用于测定各项生理指标。

1.2　测定指标及方法

1.2.1　生长指标

将处理后的芸豆幼苗平铺在黑色背景板上，利用三脚架安装数码相机垂直拍摄幼苗形态；通过将线绳从幼苗茎基部延伸至顶端生长点测量株高；用米尺测量根长。用叶面积扫描仪（YMJ-C，浙江托普有限公司，中国）测量单个植株的整株叶片总面积，每个处理均进行 3 次重复。

1.2.2　生理指标

取出－80 ℃冰箱中保存的叶片样品，参照李合生[12]的方法，用氮蓝四唑法、愈创木酚法、紫外吸收法分别测定 SOD、POD、CAT 活性，用提取试剂盒测定 APX 活性；用紫外分光光度法、磺基水杨酸法分别测定叶绿素 a（Chl a）和类胡萝卜素（Car）含量；用蒽酮-乙酸乙酯法测定脯氨酸（Pro）、可溶性糖（SS）含量；用硫代巴比妥酸法、电导仪方法分别测定 MDA 含量及相对电导率（REC）。测定指标时每个处理均进行 3 次重复。

1.2.3　光合气体交换参数

于盐碱处理 7 d 后用便携式光合仪（Li-6400，LICOR Inc.，美国）活体测定芸豆幼苗第 2 片功能叶的净光合速率（P_n）、蒸腾速率（T_r）、胞间 CO_2 浓度（C_i）和气孔导度（G_s）。测定时光照强度为 800 μmol/（m^2 · s），温度为 25 ℃，CO_2 浓度为 400 μL/L，相对湿度为 75%，每个处理均进行 3 次重复。

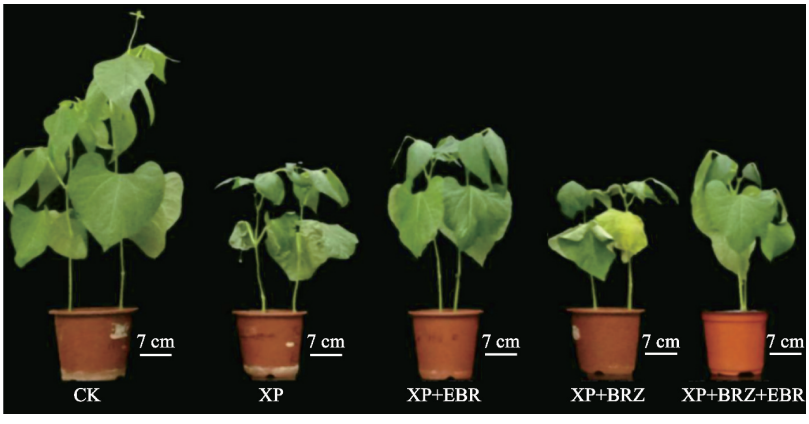
1.3　数据分析处理

用 Excel 2021 软件处理数据，数据表示为平均值±标准误。用 Duncan 法进行差异显著性多重比较（$P<0.05$），并用 Origin 2021 软件绘制相关图。

2　结果与分析

2.1　外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗生长的影响

芸豆幼苗形态在不同处理下变化较大（图 1）。其中，与 CK 相比，XP 处理植株叶片卷缩枯萎；与 XP 处理相比，XP＋BRZ 处理植株叶片更严重枯萎黄化，XP＋EBR 处理植株的生长明显得到恢复改善，但仍与 CK 有较大差异；与 XP＋BRZ 处理相比，XP＋BRZ＋EBR 处理缓解了盐碱胁迫造成的叶片枯萎、卷缩和黄化，叶片生长状况逐渐变好，但生长仍不及 XP＋EBR 处理。



CK. 清水对照；XP. 100 mmol/L 盐碱胁迫处理；EBR. 0.1 mg/L 2,4-表油菜素内酯；BRZ. 4 mg/L 芸苔素唑。下同。

图 1　外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗生长形态的影响

CK, water control. XP, 100 mmol/L saline-alkali stress. EBR, 0.1 mg/L 2,4-epibrassionolide. BRZ, 4 mg/L brassinozole. The same as below.

Fig. 1　Effects of exogenous 2,4-EBR and BRZ on morphology of common bean seedlings under saline-alkali stress

由表 1 可知，芸豆幼苗的株高、叶面积、主根长在 XP 处理下较 CK 分别显著降低了 38.01%、30.88% 和 33.91%（$P<0.05$），在 XP＋BRZ 处理下比 XP 处理又显著降低了 14.90%、11.23%、8.7%，说明在 XP 和 XP＋BRZ 处理下芸豆幼苗的生长发育受到严重抑制。

表 1 外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗生长的影响

Table 1 Effects of exogenous 2,4-EBR and BRZ on the growth of common bean seedlings under saline-stress

处理 Treatment	株高 Plant height /cm	叶面积 Leaf area /cm^2	主根长 Main root length/cm
CK	42.12±0.76a	25.39±0.57a	28.52±0.31a
XP	26.11±0.75d	17.55±0.12d	18.85±0.33d
XP＋EBR	36.47±0.32b	23.22±0.81b	25.50±0.42b
XP＋BRZ	22.22±0.66e	15.58±0.17e	17.21±0.48d
XP＋BRZ＋EBR	29.98±0.38c	19.42±0.36c	21.52±0.51c

注：同列不同小写字母表示不同处理间差异显著（$P<0.05$）。下同。

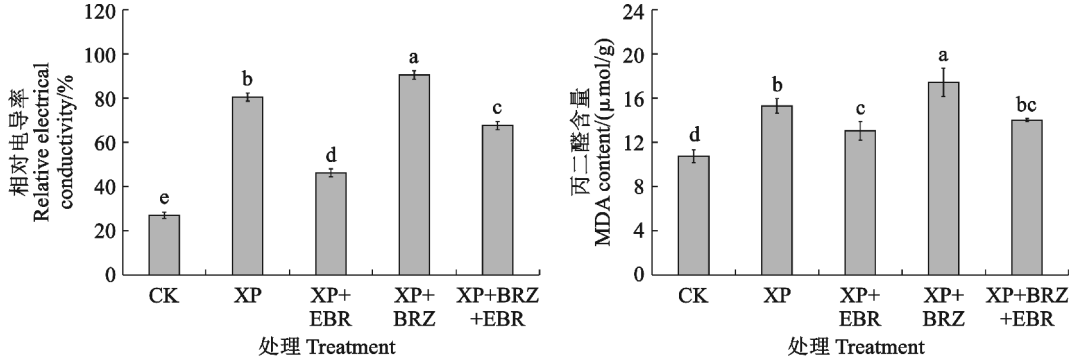
Notes: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between treatments ($P<0.05$). The same as below.

同时，与 XP（XP＋BRZ）处理相比，XP＋EBR（XP＋BRZ＋EBR）处理芸豆幼苗的生长指标均得到显著提高，株高、叶面积、主根长增幅分别为 39.68%（34.92%）、32.31%（24.65%）和 35.28%（25.04%），说明外源 EBR 能够一定程度缓解盐碱胁迫对芸豆幼苗生长的抑制作用，而施加抑制剂 BRZ 能逆转此作用。

2.2 外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗叶片中 REC 和 MDA 含量的影响

图 2 显示，芸豆幼苗叶片 REC、MDA 含量在 XP 处理下分别比 CK 显著增升高了 198.9%和 42.36%，在 XP＋BRZ 处理下则比 XP 处理进一步显著增加（$P<0.05$），并显著高于其余处理。

与 XP（XP＋BRZ）处理相比，XP＋EBR（XP＋BRZ＋EBR）处理幼苗 REC 和 MDA 含量分别显著降低了 42.53%（25.27%）和 14.85%（19.68%），但仍均显著高于对照水平。说明外源 EBR 能够一定程度缓解盐碱胁迫对芸豆幼苗叶片的膜质伤害，而这种缓解作用能被抑制剂 BRZ 逆转。



不同小写字母表示处理间差异显著（$P<0.05$）。下同。

图 2 外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗叶片 REC 和 MDA 含量的影响

Different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($P<0.05$). The same as below.

Fig. 2 Effects of exogenous 2,4-EBR and BRZ on relative conductivity and MDA content in leaves of common bean seedlings under saline-alkali stress

2.3 外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗叶片中抗氧化酶活性的影响

如图 3 所示，芸豆幼苗叶片抗氧化酶 POD、SOD、CAT 和 APX 活性在各处理下均比 CK 显著提高，在 XP 处理下增幅分别为 31.41%、13.54%、67.52%和 140.18%（$P<0.05$），在 XP＋EBR 处理下达到最高值，比相应 XP 处理分别显著提高了 76.07%、36.15%、50.80%、16.60%。与 XP 处理相比，XP＋BRZ 处理芸豆叶片 POD、SOD 和 CAT 活性均不同程度升高，且 POD 和 CAT 活性增加显著，此时 APX 活性则降低了 16.99%。与 XP＋BRZ 处理相比，XP＋BRZ＋EBR 处理幼苗叶片 POD、SOD、CAT、APX 活性分别显著增加了 26.86%、14.91%、6.88%、28.54%（$P<0.05$）。说明盐碱胁迫下芸豆植株自身存在氧化应激保护机制，能通过激活抗氧化酶的活性保护细胞免受氧化损伤，而外

源 EBR 处理能进一步诱导增强盐碱胁迫下叶片内抗氧化酶活性，而这种缓解作用能被抑制剂 BRZ 逆转。

2.4　外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

从图 4 看，芸豆幼苗叶片 Pro 和 SS 含量在各处理下均比 CK 不同程度增加，在 XP 处理下比 CK 分别增加 16.45%和 5.93%，在 XP＋BRZ 处理下比 XP 处理进一步分别显著增加了 15.20%和 107.91%。同时，XP＋EBR 处理芸豆叶片的 Pro 和 SS 含量比 XP 处理分别显著增加了 45.96%和 142.34%，XP＋BRZ＋EBR 处理芸豆叶片的 Pro 含量比 XP＋EBR 处理显著增加 20.19%，SS 含量则比 XP＋BRZ 处理则显著降低了 26.94%（$P<0.05$）。

以上结果说明，外源 EBR 处理能明显提高盐碱胁迫芸豆幼苗叶片中 Pro 和 SS 含量，且在 SS 含量上表现得更突出，而这种缓解作用能被抑制剂 BRZ 逆转。

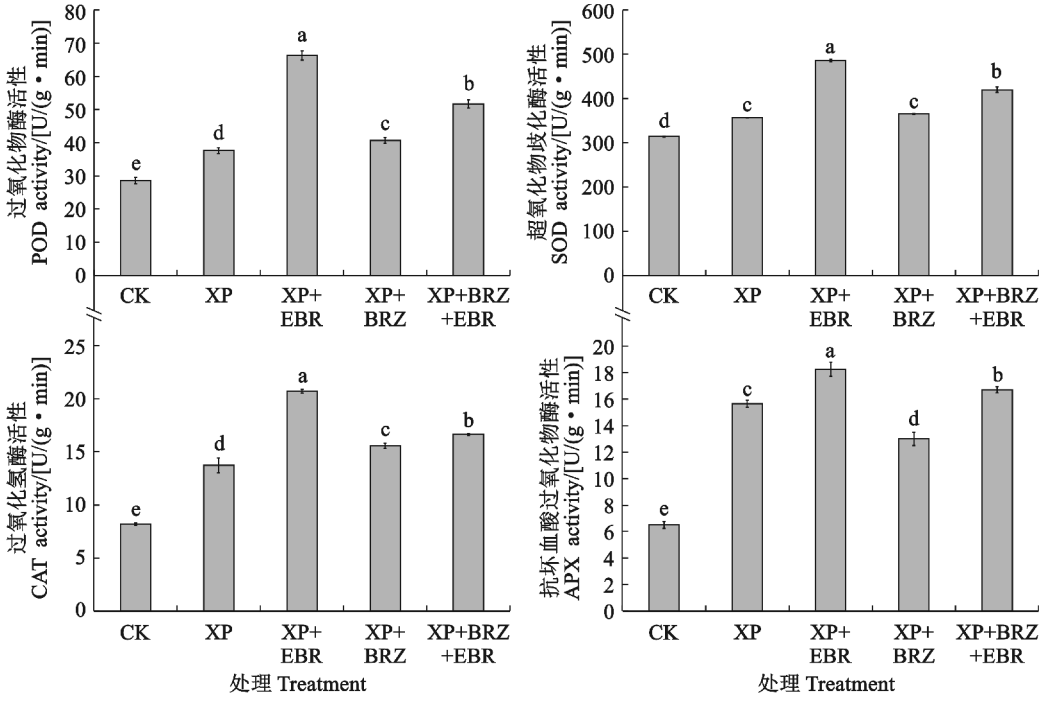


图 3　外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 3　Effects of exogenous 2,4-EBR and BRZ on antioxidant enzyme activities in leaves of common bean seedlings under saline-alkali stress

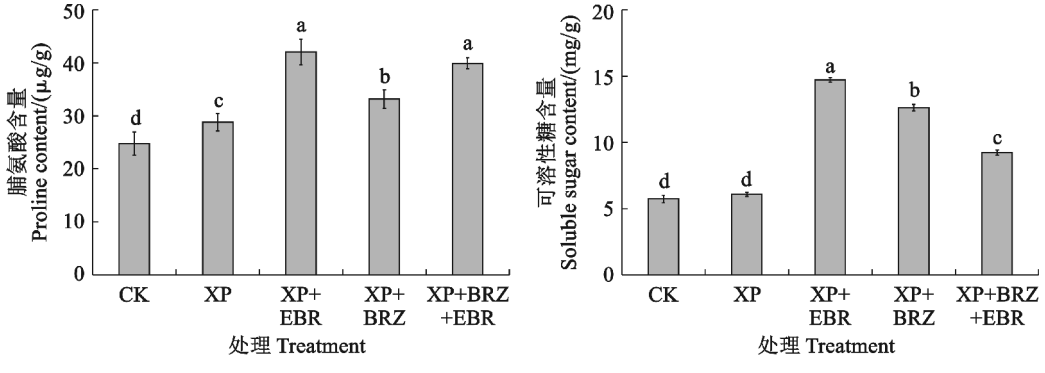


图 4　外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

Fig. 4　Effects of exogenous 2,4-EBR and BRZ on osmotic regulatory substances content in the leaves of common bean seedlings under saline-alkali stress

2.5 外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗光合色素含量的影响

各处理芸豆幼苗光合色素含量均比对照显著降低,Chl a/b 则比对照不同程度增加,且大多达到显著水平(表 2)。其中,芸豆叶片的 Chl a、Chl b、Chl (a+b)和 Car 含量在 XP 处理下比 CK 分别显著降低了 40.47%、51.35%、39.60%和 34.55%($P<0.05$),在 XP+BRZ 处理下又进一步比 XP 处理显著降低,而芸豆叶片的 Chl a/b 均显著升高;与 XP(XP+BRZ)处理相比,XP+EBR(XP+BRZ+EBR)处理芸豆叶片的 Chl a、Chl b、Chl (a+b)和 Car 分别显著增加了 24.84%(62.04%)、86.11%(106.67%)、54.44%(50%)、41.67%(37.5%),Chl a/b 显著降低了 4.38%(5.07%)。以上结果说明,外源 2,4-EBR 可有效缓解盐碱胁迫条件下光合色素含量降低,而这种缓解作用能被抑制剂 BRZ 逆转。

2.6 外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗光合气体交换的影响

由图 5 可知,与 CK 相比,各处理芸豆幼苗叶片 P_n、G_s 和 T_r 均显著降低,C_i 均显著升高。其中,芸豆幼苗叶片 P_n、G_s 和 T_r 在 XP 处理下比 CK 分别显著降低了 50.36%、19.76%和 14.22%,C_i 显著升高了 17.20%;与 XP 处理相比,XP+BRZ 处理进一步显著降低叶片 P_n、G_s 和 T_r,增加了 C_i,而 EBR 处理显著增加了叶片 P_n、G_s 和 T_r,显著降低 C_i。

表 2 外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗叶片光合色素含量的影响

Table 2 Effects of exogenous 2,4-EBR and BRZ on photosythetic pigment content in leaves of common bean seedlings under saline-alkali stress

处理 Treatment	叶绿素 a Chlorophyll a /(mg/g)	叶绿素 b Chlorophyll b /(mg/g)	叶绿素(a+b) Chlorophyll (a+b) /(mg/g)	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	类胡萝卜 Carotenoid /(mg/g)
CK	2.57±0.09a	0.74±0.04a	2.98±0.04a	3.43±0.02d	0.55±0.01a
XP	1.53±0.11d	0.36±0.02c	1.80±0.03d	3.65±0.03b	0.36±0.02d
XP+EBR	1.91±0.05b	0.67±0.03b	2.78±0.03b	3.49±0.02d	0.51±0.03b
XP+BRZ	1.08±0.04e	0.30±0.03d	1.74±0.02e	3.75±0.04a	0.32±0.03e
XP+BRZ+EBR	1.75±0.04c	0.62±0.04b	2.61±0.03c	3.56±0.03c	0.44±0.02c

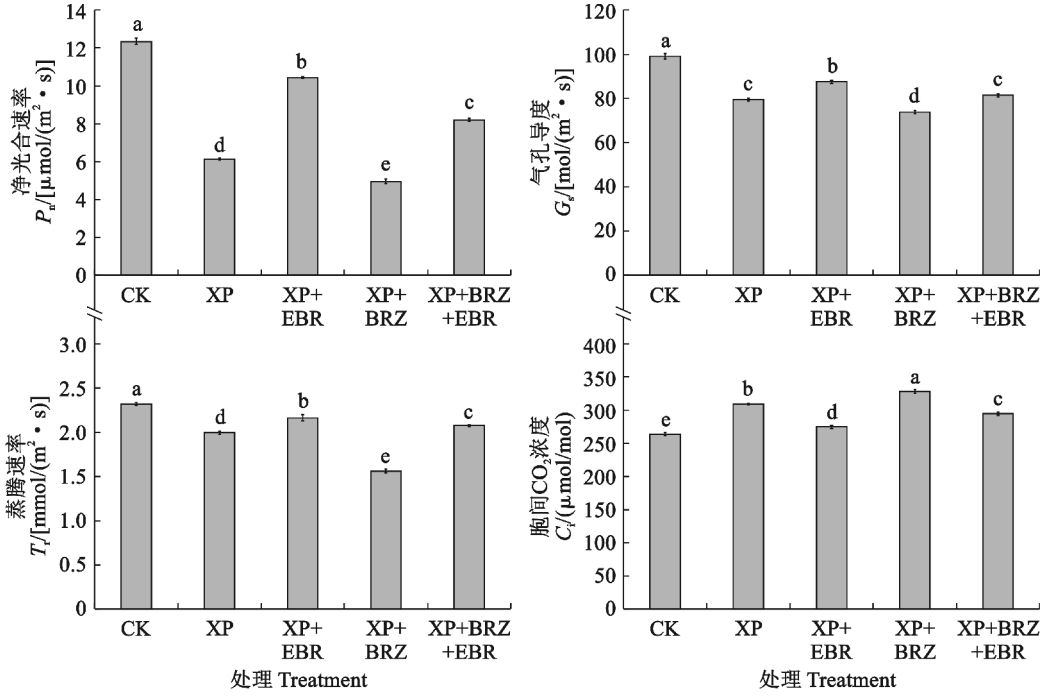


图 5 外源 2,4-EBR 和 BRZ 对盐碱胁迫下芸豆幼苗光合参数的影响

Fig. 5 Effects of exogenous 2,4-EBR and BRZ on photosynthetic parameters in common bean seedlings under saline-alkali stress

相较 XP（XP＋BRZ）处理，XP＋EBR（XP＋BRZ＋EBR）处理使芸豆叶片的 P_n、G_s、T_r 分别显著增加了 70.31%（65.32%）、10.15%（10.35%）、8.00%（33.33%），C_i 显著降低了 11.21%（10.20%）。以上结果说明在盐碱胁迫下各处理的光合作用被显著抑制，外源 2,4-EBR 可有效缓解这种抑制，而这种缓解作用能被抑制剂 BRZ 逆转。

3　讨　论

盐碱胁迫对植物生长发育的抑制主要表现为株高降低，叶片萎蔫、皱缩，根系生长受损，严重时会导致植株死亡[13]。本研究发现，与 CK 相比，盐碱胁迫使芸豆幼苗根系生长受到抑制，地上部分生长受到影响，导致叶片萎蔫，而盐碱胁迫下喷施抑制剂 BRZ 使芸豆植株株高、根长等进一步降低。这与李艳等[14]对南瓜的相关研究结果一致，说明喷施 BRZ 抑制了体内 BRs 的合成，导致植株内源 BRs 含量水平降低。同时，盐碱和盐碱＋抑制剂胁迫处理下，喷施 2,4-EBR 提高了芸豆植株的株高、叶面积、主根长度，说明外源 2,4-EBR 能有效缓解盐碱胁迫对芸豆生长的抑制。

光合作用是植物生长发育和代谢活动的能量来源，光合色素含量是反映植物光合能力的一个重要指标，环境因子改变会引起叶绿体色素含量变化，进而引起光合性能改变[15]。有研究[16]表明，盐碱胁迫下植物的光合作用效率下降受到叶片气孔因素和非气孔因素限制。随盐碱胁迫的加剧，当 C_i 和 G_s 同时具有下降趋势时才能说明 P_n 下降是由气孔因素限制造成，相反则为非气孔因素引起。本研究结果表明，与 CK 相比，盐碱胁迫使芸豆叶片的 Chl a、Chl b、Chl（a＋b）、Car、P_n、T_r 和 G_s 显著下降，Chl a/b 和 C_i 升高，说明盐碱胁迫会通过增强植物体内叶绿素分解酶活性来破坏植物叶绿素生物合成和降解的平衡，从而改变植物体内的叶绿素含量，而导致芸豆幼苗 P_n 下降是非气孔因素所致，这与吴春杏等[17]在玉米上的相关研究结果一致。同时，盐碱胁迫下喷施 BRZ 使芸豆叶片的 Chl a、Chl b、Chl（a＋b）、Car、P_n、T_r 和 G_s 进一步显著下降，Chl a/b 和 C_i 进一步升高；盐碱和盐碱＋抑制剂胁迫处理下，喷施 2,4-EBR 使芸豆幼苗光合色素含量以及 P_n、G_s、T_r 均有不同程度提高，C_i 显著下降，说明外源 2,4-EBR 可以缓解盐离子对叶绿体的损伤，增强类囊体膜的稳定性，从而促进叶片光合色素的合成积累，这与胡志辉等[18]对菜豆的相关研究结果一致，证明喷施 2,4-EBR 后维持了芸豆叶片类囊体膜稳定性，阻止叶绿素含量损失，同时证实了本课题组以前关于 2,4-EBR 不是通过提高气孔开放程度提高光合作用效率的论点[19]，进而显著提高芸豆幼苗的净光光合速率。

植物在面对盐碱胁迫时自身会合成一些渗透调节物质应对逆境，它们在调节渗透平衡和保护细胞结构方面发挥重要作用，其中可溶性糖和脯氨酸等是常见的渗透调节物质[20]。本研究表明，芸豆叶片 Pro 和 SS 含量在盐碱胁迫下均比 CK 显著增加，在盐碱胁迫下喷施 BRZ 处理也能进一步增加。在盐碱和盐碱＋抑制剂胁迫下，喷施 2,4-EBR 处理使芸豆叶片的 Pro 和 SS 含量均显著增加，与郑晓东等[21]在平邑甜茶上的研究结果类似，可能是 2,4-EBR 能通过提高吡咯啉-5-羧酸合成酶（P5CS）活性或抑制脯氨酸脱氢酸（PDH）的活性提高细胞内脯氨酸的积累量，缓解盐碱胁迫对生物膜造成的损害。

植物在正常的呼吸作用、光合作用和固氮作用过程中会产生有害活性氧（ROS），相对电导率变化可表示植物在逆境胁迫条件下质膜透性的变化[22]，而 MDA 含量高低可反映植物细胞膜膜脂过氧化程度[23]。植物体内的抗氧化酶系统是防御细胞过氧化损伤的重要酶促反应体系，SOD、POD、CAT 和 APX 是主要的抗氧化酶。SOD 能清除细胞中超量的超氧阴离子，将其歧化为 H_2O_2 和 O_2，在 POD 和 CAT 的催化作用下将其转化成无毒的 H_2O 和 O_2[24]。本研究结果表明，与 CK 相比，盐碱胁迫处理导致芸豆叶片 REC、MDA 含量及 SOD、POD、CTA 和 APX 活性明显升高，这可能是芸豆短期自发调节代谢，提高抗氧化酶活性以及时清除过多的活性氧。在盐碱和盐碱＋抑制剂胁迫下，喷施外源 2,4-EBR 后显著降低 REC、MDA 含量，进一步显著提高抗氧化酶活性，表明 2,4-EBR 处理能够减轻盐碱胁迫下芸豆幼苗细胞膜受伤害程度，激活抗氧化酶活性，提升植物自身抗氧化系统的防御能力，有效缓解芸豆幼苗受到的盐碱胁迫损害。

4　结　论

盐碱胁迫会抑制芸豆幼苗生长，降低叶绿素含量，产生膜脂过氧化伤害，引起植株光合速率下降。

外源 2,4-EBR 能提高盐碱胁迫下芸豆叶片的叶绿素含量和光合作用效率,通过解除导致光合作用下降的非气孔限制因素,缓解盐碱胁迫对芸豆幼苗的生长抑制。外源 2,4-EBR 还能显著提高芸豆幼苗的抗氧化酶活性以及促进渗透调节物质的积累,降低 MDA 含量和 REC,缓解盐碱胁迫导致的氧化损伤,减轻盐碱胁迫对芸豆幼苗的伤害作用。

参考文献:

[1] 朱紫檀,洪晓松,张晓宁,等. 盐地碱蓬耐盐碱响应机制研究进展[J]. 现代农业科技,2024(6):94-97.
ZHU Z T, HONG X S, ZHANG X N, *et al*. Research progress on saline-alkali tolerance response mechanism of *Suaeda salsa*[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2024(6): 94-97.

[2] FANG S M, HOU X, LIANG X L. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 667458.

[3] 翟婕陶,杨建华,绿旭林,等. 外源赤霉素对盐碱胁迫下苹果砧木 M26 幼苗生理特性的影响[J]. 甘肃农业大学学报,2023,12(26):1620.
ZHAI J T, YANG J H, XIAN X L, *et al*. Effect of exogenous gibberellins on physiological characteristics of apple rootstock M26 seedlings under saline stress[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2023, 12(26): 1620.

[4] 许浩宇,赵颖,阮倩,等. 不同混合盐碱下藜麦幼苗的抗性研究[J]. 草业学报,2023,32(1):122-130.
XU H Y, ZHAO Y, RUAN Q, *et al*. Resistance of quinoa seedlings under different salt-alkali stress levels[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(1): 122-130.

[5] KHAN R, MA X H, HUSSAIN Q, *et al*. Application of 2, 4-epibrassinolide improves drought tolerance in tobacco through physiological and biochemical mechanisms[J]. *Biology*, 2022, 11(8): 1192.

[6] HE X X, WAN Z L, JIN N, *et al*. Enhancement of cucumber resistance under salt stress by 2, 4-epibrassinolide lactones[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1023178.

[7] 吴杨,高慧纯,张必弦,等. 2,4-表油菜素内酯对盐碱胁迫下大豆生育、生理及细胞超微结构的影响[J]. 中国农业科学,2017,50(5):811-821.
WU Y, GAO H C, ZHANG B X, *et al*. Effects of 2,4-brassinolide on the fertility, physiological characteristics and cell ultra-structure of soybean under saline-alkali stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(5): 811-821.

[8] 寇江涛. 外源 EBR 对 NaCl 胁迫下燕麦幼苗无机离子吸收、运输和分配的影响[J]. 生态学杂志,2020,39(3):855-864.
KOU J T. Effects of exogenous 2, 4-epibrassinolide on the absorption, transportation and allocation of inorganic ions in *Avena sativa* L. seedlings under NaCl stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(3): 855-864.

[9] 刘丹,郭广昊,刘磊,等. 外源喷施油菜素内酯对碱胁迫下甜菜生长的影响[J]. 西北农业学报,2018,27(10):1461-1469.
LIU D, GUO G H, LIU L, *et al*. Effects of exogenous application of brassinolide on sugar beet growth under alkali stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2018, 27(10): 1461-1469.

[10] CERVERA-TORRES C, ARTHIKALA M K, LARA M, *et al*. Comprehensive analysis of *Phaseolus vulgaris SnRK* gene family and their expression during rhizobial and mycorrhizal symbiosis[J]. *Genes*, 2022, 13(11): 2107.

[11] 龙子轩,刘伟,王玉萍,等. 芸豆 *CBF* 基因家族鉴定及低温胁迫下的表达分析[J]. 农业生物技术学报,2023,31(12):2506-2518.
LONG Z X, LIU W, WANG Y P, *et al*. Identification of the *CBF* gene family in *Phaseolus vulgaris* and its expression analysis under low temperature stress[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2023, 31(12): 2506-2518.

[12] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000.

[13] 何海锋,吴娜,刘吉利,等. 盐碱条件下施磷对柳枝稷生长发育及耐盐性的影响[J]. 草业学报,2022,31(10):64-74.
HE H F, WU N, LIU J L, *et al*. Effects of phosphorus application on the growth and salt resistance of switchgrass under saline alkali conditions[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(10): 64-74.

[14] 李艳,马丽媛,张冠智,等. 赤霉素和油菜素内酯协同调控暗前远红光处理下南瓜下胚轴伸长生长机制[J]. 中国农业大学学报,2023,28(12):98-110.
LI Y, MA L Y, ZHANG G Z, *et al*. Mechanism of gibberellin and brassinolide synergistically regulating hypocotyl elongation of pumpkin under pre-dark far-red light treatment[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2023, 28(12): 98-110.

[15] 王晚霞,高立杨,张瑞,等. 2,4-表油菜素内酯对盐碱胁迫下垂丝海棠光合及生理特性的影响[J]. 果树学报,2021,38(9):1479-1490.

WANG W X, GAO L Y, ZHANG R, *et al*. Effects of 2, 4 epbrassinolide on photosynthetic and physiological characteristics of *Malusa halliana* under saline-alkali stress[J]. *Journal of Fruit Science*, 2021, 38(9): 1479-1490.

[16] 李宁，王美月，孙锦，等. 外源 2，4-表油菜素内酯对弱光胁迫下番茄幼苗生长及光合作用的影响[J]. 西北植物学报，2013，33(7)：1395-1402.
LI N, WANG M Y, SUN J, *et al*. Effects of exogenous 2，4-epibrassinolide on growth and photosynthesis of tomato seedlings under low light stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(7): 1395-1402.

[17] 吴春杏，胡志辉，鲁寒英，等. EBR 对盐胁迫下玉米幼苗光合及抗氧化系统的影响[J]. 江苏农业科学，2023，51(13)：109-116.
WU C X, HU Z H, LU H Y, *et al*. Effects of EBR on photosynthesis and antioxidant system of maize seedlings under salt stress[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(13): 109-116.

[18] 胡志辉，秦紫阳，汪艳杰，等. 2，4-表油菜素内酯对涝渍和盐胁迫下菜豆光合生理的影响[J]. 贵州农业科学，2024，52(1)：10-19.
HU Z H, QIN Z Y, WANG Y J, *et al*. Effect of 2，4-epibrassinolide on photosynthetic physiological characteristics of *Phaseolus vulgaris* under waterlogging and salt stress[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2024, 52(1): 10-19.

[19] 黄黎锋. 油菜素内酯在调节黄瓜光合作用和抗氧化系统中的作用[D]. 杭州：浙江大学，2005.

[20] 刘兵，贾旭梅，朱祖雷，等. 盐碱胁迫对垂丝海棠光合作用及渗透调节物质的影响[J]. 西北植物学报，2019，39(9)：1618-1626.
LIU B, JIA X M, ZHU Z L, *et al*. Effect of saline-alkali on photosynthesis and osmotic regulation substances of *Malus halliana* Koehne[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(9): 1618-1626.

[21] 郑晓东，袭祥利，李玉琪，等. 油菜素内酯对盐碱胁迫下平邑甜茶幼苗生长的影响及调控机理研究[J]. 园艺学报，2022，49(7)：1401-1414.
ZHENG X D, XI X L, LI Y Q, *et al*. Effects and regulating mechanism of exogenous brassinosteroids on the growth of *Malus hupehensis* under saline-alkali stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2022, 49(7): 1401-1414.

[22] 杜蕾，杨建宁，王星星，等. 外源 H_2O_2 对盐碱胁迫下苹果矮化砧木幼苗生理特性的影响[J]. 西北植物学报，2021，41(10)：1700-1710.
DU L, YANG J N, WANG X X, *et al*. Effect of exogenous H_2O_2 treatment on physiological characteristics of salt-alkali stressed seedlings of apple dwarf rootstock[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(10): 1700-1710.

[23] 刘建新，刘瑞瑞，刘秀丽，等. 盐碱胁迫下外源硫化氢对裸燕麦叶片氨基酸代谢过程的影响[J]. 草业学报，2023，32(2)：119-130.
LIU J X, LIU R R, LIU X L, *et al*. Effects of exogenous hydrogen sulfide on amino acid metabolism in naked oat leaves under saline-alkali stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(2): 119-130.

[24] 聂必林，巫利梅，如马南木·尼合买提，等. 外源褪黑素对复合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发和幼苗生长的缓解效应[J]. 西北植物学报，2021，41(10)：1711-1724.
NIE B L, WU L M, Rumanam Nigmat, *et al*. Alleviating effects of exogenous melatonin on seed germination and seedling growth of *Lycium ruthenicum* under complex salt-alkali stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(10): 1711-1724.