文章编号:1000-7601(2025)05-0047-12 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2025.05.05

外源 6-BA 对盐碱胁迫下大豆种子和幼苗生理特性和相关基因表达的影响

李蔚佳[1,3],于 淼[1],魏嘉谊[1],马世乐[1],周 阳[1],
吴 许[1],关维明[1],杜吉到[1,2,3],杜艳丽[1,2,3]

(1. 黑龙江八一农垦大学农学院,黑龙江 大庆 163319;2. 黑龙江省盐碱地改良工程技术研究中心,黑龙江 大庆 163319;
3.国家杂粮工程技术研究中心种质资源创新实验室,黑龙江 大庆 163319)

摘 要:以大豆品种‘合农 95’和‘牛眼睛’为试验材料,通过种子萌发和幼苗生长试验,比较盐碱胁迫下外源 6-苄基腺嘌呤(6-BA)对种子萌发、生长,抗氧化系统、内源激素调节其及相关基因表达等的影响,探讨外源 6-BA 缓解盐碱胁迫下大豆种子萌发障碍和幼苗生长抑制的作用机理。结果表明:盐碱胁迫处理能够诱导大豆种子和幼苗中 ROS 积累,导致细胞氧化损伤现象,造成萌发期大豆的胚根长、干物质量、胚根体积、胚根面积和胚根直径较正常处理分别下降 78.34%~81.00%、52.31%~63.40%、67.37%~80.62%、85.15%~85.20%和 15.49%~45.52%。60 μmol·L^{-1}的 6-BA 能通过调控胚根抗氧化防御系统和 ROS 积累,提高两个大豆品种在盐碱胁迫下的发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数,增加幅度分别为 33.33%、7.32% ~ 51.85%、20.76% ~ 32.27%和 2.80% ~ 49.09%。外源添加 6-BA 能够改变不同大豆品种中内源激素(包括 tZ、GA_3、IAA 和 ABA)的含量,在‘合农 95’中的激素含量增加7.85%~16.37%,‘牛眼睛’中降低 5.56%~12.77%,同时通过调控细胞分裂素代谢和信号调节相关基因的表达水平缓解盐碱胁迫对胚根生长的抑制,提升胚根干物质量、根体积、根面积和根直径,增幅分别为 88.71%~145.55%、117.90%~465.00%、78.64%~98.87%和 124.82%~235.48%。外源 6-BA 处理较盐碱处理叶片的叶色值和气孔导度分别提升 77.90%~89.62%和 118.85%~125.67%,有效增强大豆幼苗的光合作用,提高大豆幼苗抗氧化能力,进而促进地下根瘤形成和根系生长,使根长和干物质量分别增加 1.55%~17.00%和 70.43%~75.36%。

关键词:大豆;6-BA;盐碱胁迫;种子萌发;幼苗;抗逆生理

中图分类号:S565.1; Q945.78 **文献标志码**:A

Effects of exogenous 6-BA on physiological characteristics and related gene expression of soybean seeds and seedlings under saline-alkali stress

LI Weijia[1,3], YU Miao [1], WEI Jiayi[1], MA Shile[1], ZHOU Yang[1],
WU Xu[1], GUAN Weiming[1], DU Jidao[1,2,3], DU Yanli[1,2,3]

(1. *College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang* 163319, *China*; 2. *Heilongjiang Saline-alkali Land Lmprovement Engineering Technology Research Center, Daqing, Heilongjiang* 163319, *China*; 3. *National Coarse Cereals Engineering Research Center Crop Germplasm Resource Innovation Laboratory, Daqing, Heilongjiang* 163319, *China*)

Abstract: This study investigated the mechanism of exogenous 6-benzyladenine (6-BA) in alleviating salt-alkali stress on soybean seed germination and seedling growth using two soybean cultivars, ‘Henong 95’ and ‘Niuyanjing’. Through seed germination and seedling growth experiments, the effects of salt-alkali stress and 6-BA treatment on germination parameters, growth indicators, antioxidant systems, endogenous hormone regulation, and related gene expression were compared. The results showed that salt-alkali stress induced ROS accumulation in soy-

收稿日期:2024-10-09 **修回日期**:2024-12-19

基金项目:省基金:东北北部高油大豆促油增产关键技术研究(2023ZD0403106);黑龙江省自然科学基金联合引导项目(LH2024C077);黑龙江八一农垦大学引进人才科研启动计划基金(XYB202006);省基金:耐盐碱大豆种质的应用及抗盐碱栽培技术示范(LJGX-CG2022-111);黑龙江八一农垦大学研究生创新科研项目(NXYYJSCX2023-Y06)

作者简介:李蔚佳(2000-),女,黑龙江哈尔滨人,硕士研究生,研究方向为作物逆境生理与分子调控。E-mail: lwj200012@163.com

通信作者:杜艳丽(1991-),女,黑龙江鸡西人,副教授,博士,主要从事作物种质资源创新与逆境生理调控研究。E-mail: dy10305@sina.cn

bean seeds and seedlings, causing oxidative damage and significant reductions in radicle length (78.34%~81.00%), dry mass (52.31%~63.40%), radicle volume (67.37%~80.62%), radicle surface area (85.15%~85.20%), and root diameter (15.49%~45.52%) compared to controls. Application of 60 μmol · L^{-1} 6-BA enhanced salt-stress tolerance by regulating the antioxidant defense system and ROS accumulation, and improved germination rate (33.33%), germination potential (7.32%~51.85%), germination index (20.76%~32.27%), and vigor index (2.80%~49.09%) in both cultivars. Exogenous 6-BA modified endogenous hormone levels (tZ, GA3, IAA, and ABA), increasing their contents by 7.85%~16.37% in 'Henong 95' while decreasing them by 5.56%~12.77% in 'Niuyanjing'. This treatment alleviated radicle growth inhibition by regulating cytokinin metabolism and signaling-related genes, significantly improving radicle dry matter mass (88.71%~145.55%), root volume (117.90%~465.00%), root surface area (78.64%~98.87%), and root diameter (124.82%~235.48%). Compared to salt-alkali treatment alone, 6-BA application increased leaf color value (77.90%~89.62%) and stomatal conductance (118.85%~125.67%), effectively enhancing photosynthetic capacity and antioxidant activity in seedlings. These improvements promoted underground nodule formation and root growth, resulting in increased root length (1.55%~17.00%) and dry matter mass (70.43%~75.36%).

Keywords: soybean; 6-BA; saline-alkali stress; seed germination; seedling; anti-stress physiology

大豆是食用油、优质蛋白质和工业产品的重要来源,是一种重要的经济作物[1]。黑龙江省是我国大豆的主要产区之一,1965—2023年,黑龙江省大豆的种植面积和产量连续59年位居全国首位[2]。黑龙江省西部地区常年种植大豆的面积约为60万hm^2,该地区约有56.08万hm^2土地为盐碱土,土壤pH值在7.9~8.2之间,属于苏打盐碱类型土壤,约占松嫩平原现有耕地面积的7%[3]。大豆作为一种对中度盐碱环境敏感的作物,其在黑龙江省盐碱地区的栽培受到限制,盐碱胁迫会对植物产生离子毒害、渗透胁迫、活性氧胁迫以及高pH值胁迫等,破坏植物生理代谢的稳定性,从而影响种子的萌发率、生物量积累、产量和品质[4]。当前,盐碱胁迫已成为影响大豆实现高产的重要因素。

细胞分裂素是一种重要的植物激素,参与多种生理过程,如细胞分裂、细胞分化、顶端优势、维管分化以及响应各种环境胁迫[5]。6-苄氨基腺嘌呤(6-BA)是一种人工合成的细胞分裂素,作为外源物质广泛应用于农、林业生产。种子萌发是生命的起始阶段,直接决定植物的形态建成与否,因此被视为评估植物盐碱耐性的关键阶段。刘清玮等[6]研究发现,在盐胁迫下,60 mmol · L^{-1}的6-BA显著提高了菘蓝种子的发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数。研究表明,6-BA能够增强作物体内的抗氧化系统,有效清除活性氧(reactive oxygen species,ROS),从而减轻逆境对植株的氧化损伤[7]。蔡美杰等[8]的研究则发现,在盐胁迫下,叶面喷施100 mg · L^{-1}的6-BAP可以提高甘蓝幼苗超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化物酶(peroxidase, POD)的活性,并降低丙二醛(malondialdehyde, MDA)的积累,从而减轻盐胁迫对甘蓝幼苗的伤害。此外,喷施0.05 g · L^{-1}的6-BA还能够通过调节叶片中内源激素水平,提高玉米叶片在热胁迫下的光合能力[9]。细胞分裂素对豆科植物根瘤菌的增殖有促进作用,其作为根瘤器官发育和根毛侵染的中心调节因子,对皮层细胞的分裂和根瘤原基的形成起正向调节作用[10]。

为探究外源6-BA对盐碱胁迫下大豆生长和生理特性的影响,本试验以耐盐碱能力不同的'合农95'和'牛眼睛'大豆种子为试材,分析盐碱胁迫下外源添加6-BA对大豆种子萌发、幼苗生长、抗氧化系统、光合特性、激素含量、细胞分裂素代谢和响应相关基因 *GmCYP735A1*、*GmLOG14*、*GmUGT76C2*、*GmUGT85A1*、*GmAHK3*、*GmAHP3*、*GmARR1*、*GmARR6*和*GmARR9*表达的影响。试验结果能够从生理和分子水平解析6-BA调控盐碱胁迫下大豆萌发和幼苗生长的作用机制,为耐盐碱大豆栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

大豆品种'牛眼睛'(NYJ,耐盐碱品种)和'合农95'(HN95,不耐盐碱品种)由国家杂粮工程技术研究中心种质资源创新实验室提供。幼苗期试验用土采用大庆盐碱地区原位盐碱土,pH值9.32,电导率为688μS · cm^{-1}。6-苄氨基嘌呤(6-BA)购于阿勒山(广州)生物科技有限公司。

1.2 试验设计

1.2.1 大豆萌发期试验 选取大小均匀饱满、无病虫斑的大豆种子,使用5%(V/V)次氯酸钠浸泡消

毒 10 min,使用蒸馏水反复冲洗 5 遍。采用纸间发芽法进行种子萌发试验。将种子均匀摆放在铺有 2 层滤纸的培养皿(直径为 9 cm)中,并于种子上覆盖一层干滤纸,每皿包含 15 粒大豆种子。每日更换滤纸,并分别加入 7 mL 相应处理液,将培养皿置于 25℃黑暗条件下萌发。每一个培养皿视为一个试验单元,每次试验设置 3 个试验单元,每个处理进行 3 次重复试验。从发芽的第 1 天开始计算,每天 14∶30记录种子的萌发数(幼根达种子长或胚芽达 50%种子长计为萌发),共计数 7 天。在第 7 天时分离大豆种子的胚根,将用于生理指标和分子指标检测的样品于液氮速冻 5 min 后,置于-80℃冰箱保存,其余样品进行干物质量测定。试验设置 7 个处理:①CK:去离子水;②SA:80 mmol·L^{-1}混合盐碱溶液(NaCl∶Na_2SO_4∶$NaHCO_3$∶Na_2CO_3按照 1∶9∶9∶1 的摩尔比例混合,模拟黑龙江省大庆市地区盐碱土壤成分比例)[11];③SA+20:在混合盐碱溶液中添加 20 μmol·L^{-1} 6-BA;④SA+40:在混合盐碱溶液中添加 40 μmol·L^{-1} 6-BA;⑤SA+60:在混合盐碱溶液中添加 60 μmol·L^{-1}6-BA;⑥SA+80:在混合盐碱溶液中添加 80 μmol·L^{-1} 6-BA;⑦SA+100:在混合盐碱溶液中添加 100 μmol·L^{-1} 6-BA。

1.2.2　大豆幼苗期试验　选取大小均匀饱满、无病虫斑的大豆种子播种于装有 1 kg 盐碱土的盆(盆高:12 cm;盆底直径:10 cm)中,常规田间管理。待大豆植株生长至 V1 时期时,进行 6-BA 叶面喷施处理,分别设置 2 个处理:①SA:叶面喷施蒸馏水;②SA+6-BA:叶面喷施 60 μmol·L^{-1} 6-BA 水溶液。处理液均匀喷洒至叶片的正反面,以湿润不流滴为宜,每株喷施约 1.0 mL,连续喷施 3 d。以每盆 3 株幼苗视为 1 个试验单元,每个处理重复 3 次。喷施结束后第 15 天对植株进行光合气体交换参数、叶绿素荧光参数和叶绿素含量的测定。用水将盆中的土壤冲洗干净,从子叶节处将大豆根系剪下,使用滤纸吸干多余水分。根系样品置于液氮速冻 5 min 后,放在-20℃冰箱中保存,用于生理指标检测。进行干物质量测定的根系样品在测定完生长数据后置于 80℃烘箱中烘干至恒重。

1.3　测定指标和方法

1.3.1　发芽指标测定

发芽率(germination rate, Gr)=$n_1/N\times100\%$

发芽势(germination potential, Gp)=$n_2/N\times100\%$

发芽指数(germination index, Gi)=$\sum(Gt/Dt)$

活力指数(vitality index, Vi)=$Gi\times W$

式中,n_1为种子总发芽数;n_2为 3 d 时种子发芽数;N为种子总数;Gt 为在 t 天时的发芽数;Dt 为对应的发芽天数;W 为胚根长平均值,g。

1.3.2　大豆生长指标测定　取不同处理种胚和幼苗,置扫描仪(Epson Perfection V850 Pro, Seiko Epson Corporation,Japan)上进行扫描拍照,利用 Image J 软件测量种胚和幼苗主根长、根直径、根体积、根面积和根瘤直径等。80℃下烘干至恒重,测定种胚和幼苗根干物质量。

1.3.3　种胚和幼苗抗氧化系统指标测定酶液的提取　参照李合生[12]方法测定 O_2^- 含量;用氮蓝四唑(NBT)法[12]测定 SOD 活性;采用愈创木酚法[12]测定 POD 活性;用硫代巴比妥酸法[12]测定 MDA 含量。

1.3.4　种胚内源激素含量的测定　本试验使用酶联免疫试剂盒(96 孔)进行激素含量的测定,操作步骤参照试剂盒说明书(上海赫澎生物)。

1.3.5　幼苗光合特性及叶绿素荧光的测定　选择晴朗无云的天气,在大豆光周期起始后 3~5 h(当地时间 9∶00—11∶30),使用光合测定仪 LI-6400(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)对主茎上倒三叶片(功能叶)的光合速率进行测定,测定指标包括:净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。用便携式多功能植物测量仪 Multispe Q (PhotosynQ, USA)测定叶绿素荧光参数。测定内容包括:PSⅡ实际光合量子产量($\Phi PS\text{Ⅱ}$)、电子传递速率(ETR)、PSⅡ最大光能转化效率(F_v/F_o)、PSⅡ光能转化效率(F_v/F_m)。用 SPAD-502Plus 叶绿素含量测定仪(柯尼卡美能达,中国)测定叶色值。

1.3.6　qRT-PCR　使用 TransZol Plant(TransGen Biotech,北京)提取大豆 RNA,选用 TransScript All-in-One first-strand cDNA Synthesis Super Mix(TransScript, 北京)反转录试剂盒完成大豆 RNA 的反转录。利用前期选定 *GmCYP735A1*、*GmLOG14*、*GmUGT76C2*、*GmUGT85A1*、*GmAHK3*、*GmAHP3*、*GmARR1*、*GmARR6*、*GmARR9* 基因进行实时荧光定量 PCR 验证基因表达分析,内参基因选用 *GmActin*,所用引物见表 1。

1.4　数据统计与分析

采用 Microsoft Excel 2019 对数据进行统计分析,用 GraphPad Prism 8 软件作图,用 Adobe Photoshop 2019 CC 进行辅助绘图,SPSS 23.0 软件对测定指标进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 外源6-BA对盐碱胁迫下大豆种子萌发的影响

由表2可见,与对照相比,盐碱胁迫下两个大豆品种的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数均被显著抑制($P<0.05$):HN95的SA处理组4个发芽指标较CK组分别显著降低46.67%、40.00%、31.94%、86.83%;NYJ的SA处理组4个发芽指标较CK组分别显著降低17.78%、8.89%、8.21%、79.92%。与SA处理相比较,外源添加不同浓度的6-BA对大豆品种发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数的影响表现为先增加后降低的趋势。综合来看,60 μmol·L^{-1}的6-BA对盐碱胁迫下大豆萌发指标的提升幅度最大。具体表现为:与SA相比较,HN95的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数增加幅度分别为33.33%、51.85%($P<0.05$)、32.27%($P<0.05$)、49.09%($P<0.05$);NYJ的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数增加幅度分别为33.33%($P<0.05$)、7.32%($P<0.05$)、20.76%($P<0.05$)、2.80%。

如图1所示(见55页)与对照相比,盐碱胁迫下两个大豆品种的根长、干物质量、根体积、根面积和根直径均被显著抑制($P<0.05$)。HN95的SA处理组上述5个生长指标较CK组分别显著降低81.00%、63.40%、80.62%、85.15%和15.49%;NYJ的SA处理组5个生长指标较CK组分别显著降低78.34%、52.31%、67.37%、85.20%和45.52%。与SA处理相比较,6-BA的加入则可以明显改善盐碱对干物质量、根体积、根面积和根直径的抑制效应,表现为先增加后降低的趋势,但对植物根长的作用表现存在差异。综合来看,60 μmol·L^{-1}的6-BA对盐碱胁迫下大豆胚根生长指标的影响最大,具体表现为:与SA相比较,显著上调HN95的根长、干物质量、根体积、根面积和根直径,增加幅度分别为16.82%、145.55%、465.00%、78.64%和124.82%($P<0.05$);NYJ的干物质量、根体积、根面积和根直径增加幅度分别为88.71%、117.90%、98.87%和235.48%,但显著下调NYJ的根长,下降幅度为12.97%($P<0.05$)。

表1 qRT-PCR所用引物

Table 1 Primers for qRT-PCR

基因 Gene name	正向引物 Forward primer (5′-3′)	反向引物 Reverse primer (5′-3′)
GmCYP735A1	ATGGTGAAGAGTGGCGCC	TTCCACCATGTGCCCAGC
GmLOG14	GGCTCAGCTTGGCATCCA	GGCGAGCTTTGGGGCTAA
GmUGT76C2	GGGTGATTCGACCTGGGC	CTCCCACTGCAGGATGGC
GmUGT85A1	ATCTTGTGGCGGGCGAAA	TGCAGGGTGAGTCAGCAC
GmAHK3	GGGCTAGGATGCTGCAGG	GATCGATGGCTGAGGGGC
GmAHP3	TGAAGATGCGGAGAGGCT	TGCTGGAGCTGCTACCCT
GmARR1	ACACGCTTCCTCCAGTGG	CTTCAGTGCACCGGCTGA
GmARR6	TGCCGGAAGTTGGTGGTG	ACCGCTCGATCACCTTGC
GmARR9	GGGGATGGCTGCAGAGTC	GGTTCTGAGGAGCCTCTCA
GmActin	TGTGTTGTGTTTGTCGGAACCC	ACGCAGCAAAGTCCTGAAACTC

表2 不同浓度6-BA对大豆种子萌发的影响

Table 2 Effects of different concentrations of 6-BA on the germination of soybean seed

处理 Treatment	发芽率 Germination rate/%		发芽势 Sprouting potential/%		发芽指数 Germination index		活力指数 Vitality index	
	HN95	NYJ	HN95	NYJ	HN95	NYJ	HN95	NYJ
CK	100.00±0.00a	100.00±0.00a	100.00±0.00a	100.00±0.00a	22.76±0.58a	22.26±1.53bc	276.53±7.01a	290.78±7.90a
SA	53.33±6.67b	82.22±7.70b	60.00±11.55c	91.11±3.85b	15.49±4.01b	20.43±1.30c	36.42±9.43cd	58.40±3.72b
SA+20	53.33±11.55b	91.11±3.85a	66.67±17.64c	91.11±3.85b	15.73±3.30b	22.22±0.98bc	32.90±6.90d	44.61±1.97bc
SA+40	66.67±17.64b	95.56±3.85a	77.78±13.88cb	97.78±3.85ab	17.44±2.13b	23.54±0.38ab	39.48±4.82cd	46.34±0.75bc
SA+60	71.11±10.18b	100.00±0.00a	91.11±3.85ab	97.78±3.85ab	20.49±2.99ab	24.68±1.23a	54.30±3.75b	60.04±2.98b
SA+80	64.44±13.88b	95.56±7.70a	80.00±6.67abc	95.56±7.70ab	20.38±1.41ab	23.34±1.41ab	45.84±6.68bc	52.47±3.17bc
SA+100	60.00±6.67b	93.33±0.00a	68.89±13.88c	97.78±3.85ab	16.34±2.30b	22.67±0.55ab	30.59±4.31d	42.01±1.01c

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

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

2.2　外源 6-BA 对盐碱胁迫下大豆胚根氧化损伤的影响

如图 2 所示,与对照相比较,盐碱胁迫处理显著增加两个大豆品种 SOD 和 POD 活性,增加幅度分别为 21.75% ~ 23.37% 和 27.28% ~ 41.89% ($P<0.05$)。与 SA 处理相比较,SOD 和 POD 活性随外源 6-BA 浓度的升高呈现先减弱后增强的趋势,60 μmol · L^{-1}的 6-BA 对盐碱胁迫下大豆 SOD 和 POD 活性抑制幅度最大($P<0.05$)。具体表现为:与 SA 相比较,HN95 的 SOD 和 POD 活性下降幅度分别为 8.36%和 58.99%;NYJ 的 SOD 和 POD 活性下降幅度分别为13.21%和 44.51%。

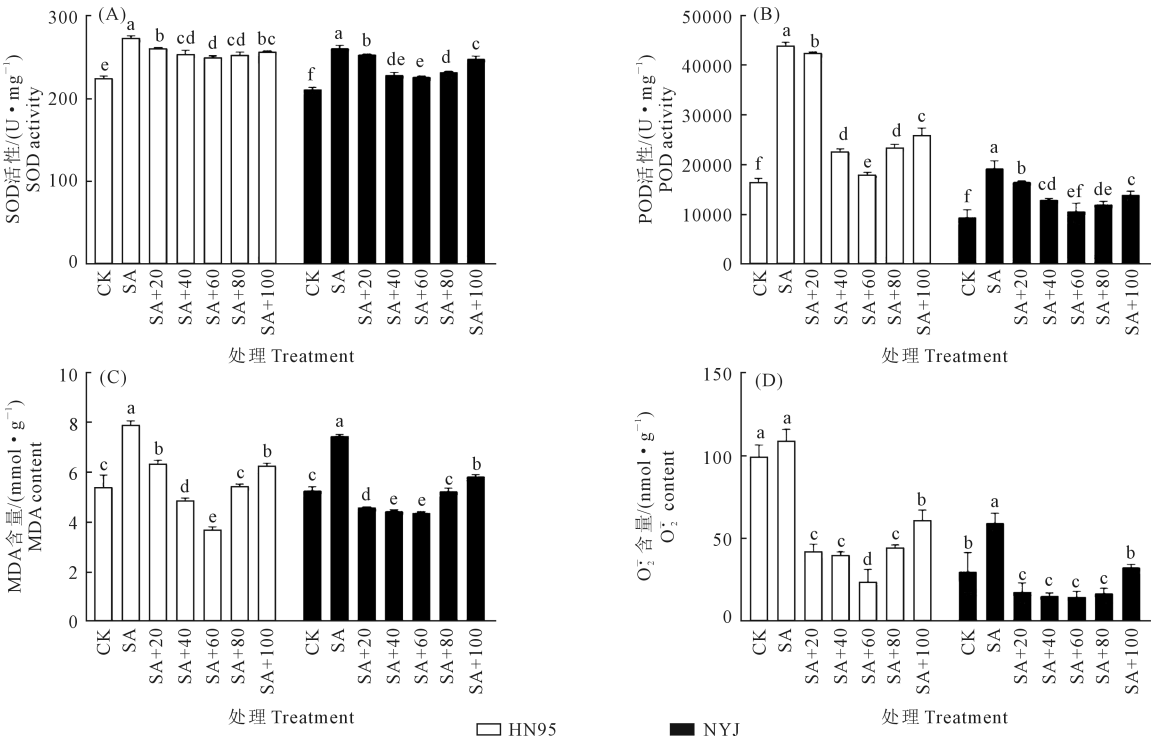
与对照相比较,盐碱胁迫处理显著($P<0.05$)增加两个大豆品种的 MDA 和 O_2^-含量,增加幅度分别为 41.30%~46.24%和 9.64%~96.15%。与 SA 处理相比较,MDA 和 O_2^-含量随着外源 6-BA 浓度的增加呈现先逐渐减弱再升高的趋势,60 μmol · L^{-1}的 6-BA 处理下盐碱胁迫大豆 MDA 和 O_2^-含量下降幅度最大($P<0.05$)。具体表现为:与 SA 相比较,HN95 的 MDA 和 O_2^-含量下降幅度分别为 46.81%和 77.92%;NYJ 的 MDA 和 O_2^-含量下降幅度分别为 58.74%和 74.85%。

2.3　外源 6-BA 对盐碱胁迫下大豆胚根内源激素的影响

如图 3 所示,与对照相比,盐碱胁迫下两个大豆品种的 tZ、GA_3、IAA 和 ABA 含量变化存在差异。HN95 的 SA 处理组 4 个内源激素含量较 CK 组分别显著降低 12.31%、7.54%、17.02% 和 8.94% ($P<0.05$);NYJ 的 SA 处理组 4 个内源激素含量较 CK 组分别显著增加 9.60%、10.82%、18.78%和 11.91%($P<0.05$)。与 SA 处理相比,外源添加 60 μmol · L^{-1}的 6-BA 使 HN95 胚根中 tZ、GA_3、IAA 和 ABA 含量分别显著增加 7.85%、16.37%、15.27%和 13.35%($P<0.05$);使 NYJ 胚根中 tZ、GA_3、IAA 和 ABA 的含量分别显著降低 5.56%、12.77%、12.07%和 9.89%($P<0.05$)。

2.4　外源 6-BA 对盐碱胁迫下大豆胚根细胞分裂素代谢和信号调节相关基因表达的影响

如图 4 所示,与对照相比,盐碱胁迫处理对萌发期 HN95 和 NYJ 胚根中细胞分裂素代谢途径关键基因(*GmCYP735A1*、*GmLOG14*、*GmUGT76C2*、*GmUGT85A1*)和细胞分裂素信号传导关键基因(*GmAHK3*、*GmAHP3*、*GmARR1*、*GmARR6*、*GmARR9*)的表达水平影响存在差异。在 HN95 中,盐碱胁迫处理显著降低 *CYP735A1*、*GmLOG14*、*GmUGT76C2*、*GmAHP3*、*GmARR1*、*GmARR6*



注:不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著($P<0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments of the same variety ($P<0.05$), the same below.

图 2　外源不同浓度 6-BA 处理对盐碱胁迫下 HN95 和 NYJ 胚根氧化损伤的影响

Fig.2　Effects of exogenous 6-BA treatment at different concentrations on oxidative stress in HN95 and NYJ radicles under saline-alkali stress

和 *GmARR9* 基因的表达量,下降幅度分别为 30.43%、81.39%、8.74%、79.25%、55.07%和 62.68%(P<0.05),但显著上调 *GmUGT85A1* 和 *GmAHK3* 的表达水平,增加幅度分别为 35.59%和 85.15%(P<0.05);在 NYJ 中,盐碱胁迫处理显著降低 *GmCYP735A1*、*GmLOG14*、*GmUGT76C2*、*GmUGT85A1*、*GmAHK3*、*GmARR1*、*GmARR6*、*GmARR9* 的表达水平,下降幅度分别为 89.40%、86.65%、63.49%、63.99%、76.32%、35.54%、42.71%、30.64%(P<0.05),但显著上调 *GmAHP3* 的表达水平,增幅为 92.19%(P<0.05)。

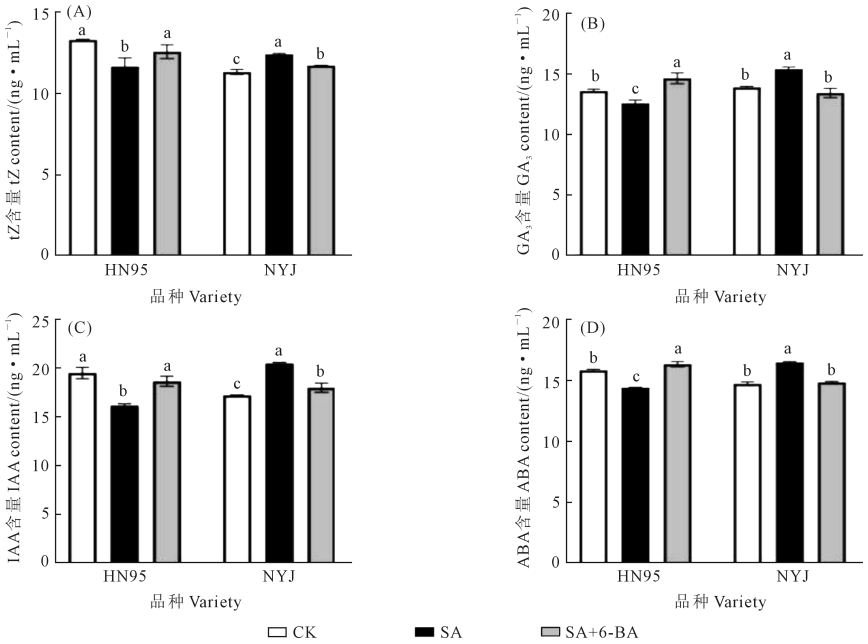


图 3 盐碱胁迫下 6-BA 对大豆胚根中内源激素含量的影响

Fig.3 Effects of 6-BA on endogenous hormone content in soybean embryonic roots under saline-alkali stress

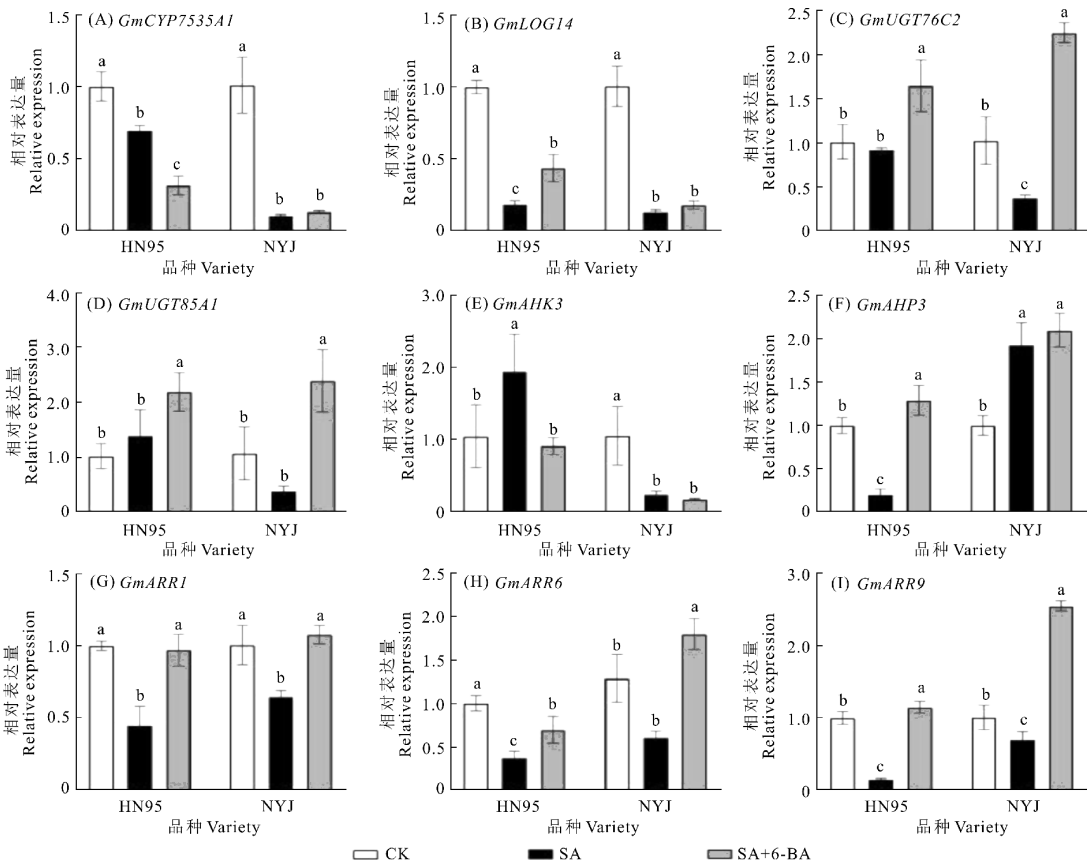


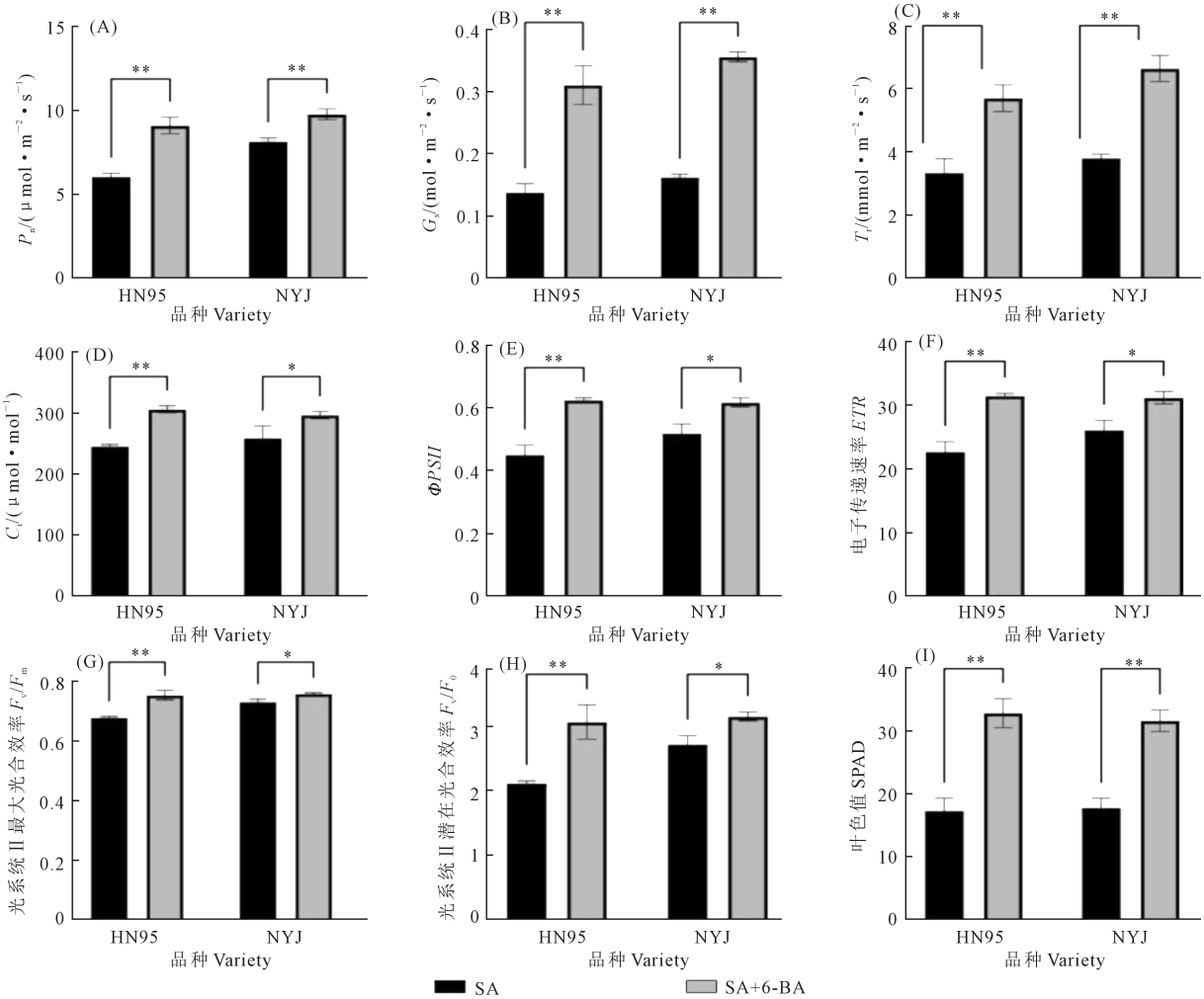
图 4 外源 6-BA 对盐碱胁迫下大豆胚根细胞分裂素相关基因表达的影响

Fig.4 Effects of exogenous 6-BA on the expression of cytokinin-related genes in soybean radicles under saline-alkali stress

与 SA 处理相比较,外源添加 60 μmol · L^{-1}的 6-BA 后,显著改变了细胞分裂素代谢途径关键基因(*GmCYP735A1*、*GmLOG14*、*GmUGT76C2*、*GmUGT85A1*)和细胞分裂素信号传导关键基因(*GmAHK3*、*GmAHP3*、*GmARR1*、*GmARR6*、*GmARR9*)的表达水平。具体表现为:HN95 中的 *GmLOG14*、*GmUGT76C2*、*GmUGT85A1*、*GmAHP3*、*GmARR1*、*GmARR6*、*GmARR9* 的表达量显著上调 134.59%、78.27%、58.22%、522.09%、115.87%、85.87%、656.04%(P<0.05),但 *GmCYP735A1* 和 *AHK3* 的表达较盐碱胁迫则分别显著下调54.43%和 52.78%(P<0.05);NYJ 中的 *GmCYP735A1*、*GmLOG14*、*GmUGT76C2*、*GmUGT85A1*、*GmAHP3*、*GmARR1*、*GmARR6* 和 *GmARR9* 的表达量分别显著上调25.29%、35.08%、500.92%、521.43%、9.08%、66.21%、195.08%和 264.29%(P<0.05),但 *GmAHP3* 基因表达量显著下调 26.55%(P<0.05)。这表明盐碱胁迫可能会通过调节细胞分裂素的代谢和信号传导控制内源细胞分裂素含量,品种的盐碱抗性不同,主要调控的方式不同。

2.5　外源 6-BA 对盐碱胁迫下大豆叶片光合特性的影响

如图 5 所示,与 SA 处理相比较,外源喷施 60 μmol · L^{-1}的 6-BA 显著上调了大豆品种的光合指标、荧光参数和叶色值。具体表现为:HN95 的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2浓度(C_i)分别显著增加了 50.22%、125.67%、70.89%、24.56%(P<0.05);NYJ 的 4 个光合参数分别显著增加了 19.92%、118.85%、74.82%、14.54%(P<0.05)。并且 HN95 的实际光合效率($\Phi PSII$)、电子传递速率(ETR)、光系统Ⅱ潜在光合效率(F_v/F_0)、光系统Ⅱ最大光合效率(F_v/F_m)分别显著增加了38.65%、38.62%、11.03%、44.81%(P<0.05);NYJ 的 4 个荧光参数分别显著增加了 19.09%、19.54%、3.79%、15.77%(P<0.05)。HN95 与 NYJ 的叶色值分别显著增加了 89.62%和 77.90%(P<0.05)。



注:* 和 * * 分别代表差异显著性水平为 P<0.05 和 P<0.01。下同。

Note: * and * * represent significant levels of differences of P<0.05 and P<0.01, respectively. The same below.

图 5　外源 6-BA 对盐碱胁迫下大豆幼苗叶片气体交换、叶绿素荧光和叶色值的影响

Fig.5　Effects of exogenous 6-BA on gas exchange, chlorophyll fluorescence and SPAD value in soybean seedling leaves under salt-alkali stress

2.6 外源6-BA对盐碱胁迫下大豆幼苗根系生长及结瘤的影响

如图6所示,与SA处理相比较,外源喷施60 μmol·L^{-1}的6-BA显著改善了大豆品种的根系生长。具体表现为:HN95与NYJ的根长较SA处理组分别显著增加了1.55%与17.00%($P<0.05$),根系干物质量分别显著增加了70.43%与75.36%($P<0.05$)。且外源喷施6-BA后HN95和NYJ出现结瘤现象,NYJ的结瘤数和结瘤直径均高于HN95,分别显著增加了100%和40.33%($P<0.05$)。

2.7 外源6-BA对盐碱胁迫下大豆幼苗根系氧化损伤的影响

如图7所示,与SA处理相比,外源60 μmol·L^{-1}的6-BA对HN95和NYJ幼苗根系的SOD和POD活性影响存在差异。在NYJ中SOD和POD活性分别显著上升了144.72%和109.82%($P<0.05$);HN95中POD酶活性显著上升了73.31%($P<0.05$),但SOD活性显著降低了24.13%($P<0.05$)。进一步分析发现,与SA处理相比,外源60 μmol·L^{-1}的6-BA显著降低了HN95和NYJ幼苗根系中MDA和O_2^-的含量。在HN95中MDA和O_2^-的含量分别显著降低了54.33%和10.24%($P<0.05$);NYJ中的MDA和O_2^-含量分别显著降低了46.53%和9.05%($P<0.05$)。

3 讨 论

3.1 外源6-BA参与盐碱胁迫下大豆的形态建成

发芽率、发芽势、发芽指数以及活力指数是衡量种子萌发速度、种子活力水平以及幼苗茁壮成长潜力的重要指标[13]。苏文静等[14]研究发现,随着盐碱胁迫程度的加重,大豆种子发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数等指标显著降低。本研究结果表明,盐碱胁迫显著抑制大豆种子发芽势、发芽率、发芽指数和活力指数,同时抑制大豆种子胚根的伸长和生物量的积累,且盐碱敏感品种HN95的下降幅度显著大于耐盐碱品种NYJ。这些结果表明盐碱耐性不同的大豆品种对盐碱胁迫的响应存在差异。6-BA是一种促进植物生长的激素物质,已被证实能够提高植物抗逆能力[15]。蔡美杰等[8]的研究发现50~400 mg·L^{-1}的外源6-BA处理能够显著提高盐胁迫下甘蓝种子发芽势、发芽率、发芽指数等指标,而600~800 mg·L^{-1}的6-BA处理对种子萌发有一定的抑制作用。在本研究中,经过60 μmol·L^{-1}的6-BA处理后大豆种子的发芽指标和农艺性状较SA处理显著增加。说明60 μmol·L^{-1}的6-BA处理可以缓解盐碱胁迫对于大豆种子萌发的抑制。

根系是作物干物质量增长的基础,作物根系的发育、分布、活性与地上部的生长发育、植株形态、叶片光合特性及产量形成密切相关[16]。Riefler等[17]研究表明,拟南芥中适宜浓度的细胞分裂素可促进种子萌发、芽的分化、茎的伸长以及根的生长等。细胞分裂素对豆科植物的固氮能力也具有促进作用,适宜的细胞分裂素可以促进根瘤菌的增殖,增加结瘤数[18]。本研究中,60 μmol·L^{-1}的6-BA对盐碱胁迫下大豆植株的根长和根生物量积累具有促进作用,这表明6-BA能够有效改善大豆在逆境下的根系发育。本研究结果表明盐碱胁迫处理抑制了两个大豆品种根瘤菌的形成,而外源喷施6-BA能够促进根瘤的形成和生长,增强固氮能力。

3.2 外源6-BA调控盐碱胁迫下大豆的氧化防御系统

在盐碱环境中,ROS的积累会导致植物细胞损伤,抑制光合作用,进而影响其正常的生理功能[19]。植物在遭受盐碱胁迫时,体内的O_2^-和H_2O_2等ROS会大量生成,当植物体内的ROS超过阈值时,植物就会受到氧化胁迫,导致细胞膜脂过氧化产生大量MDA[20]。本试验结果表明盐碱胁迫处理后大豆植株O_2^-大量积累,MDA含量显著增加,而外源6-BA的施用能够显著降低植物体内ROS的含量,减轻植物的细胞膜损伤。其可能的调控机理有以下几种:一方面,6-BA对植物体内ROS积累的能力具有一定削弱作用,进而降低MDA含量,缓解植物的氧化损伤,这也是减少ROS积累、有效保护细胞膜的关键一步,因此能够在一定程度上缓解盐碱胁迫的影响。另一方面,植物清除活性氧主要依靠抗氧化酶类(SOD、POD、抗坏血酸过氧化物酶和过氧化氢酶)以及非酶类的抗氧化分子(抗坏血酸AsA和谷胱甘肽GSH)[21-22]。本研究表明,6-BA抑制了盐碱胁迫下SOD和POD活性的增强,但是植物体内的ROS含量和质膜损伤程度也呈现显著降低的趋势,表明6-BA可能通过调节非酶类抗氧化物质以应对非生物胁迫带来的氧化损伤。

植物在不同发育阶段,其抗氧化酶活性会发生变化,并且不同的盐碱耐性品种在遭受盐碱胁迫时,其生理应激反应也存在差异[23]。本研究中,大豆苗期根系中SOD和POD酶活性出现与萌发期不同的变化趋势,但ROS含量和质膜损伤程度则出现相同的下降趋势,这说明外源6-BA的添加能够有效缓解盐碱胁迫导致的氧化自由基损伤和增强抗氧化酶活性。

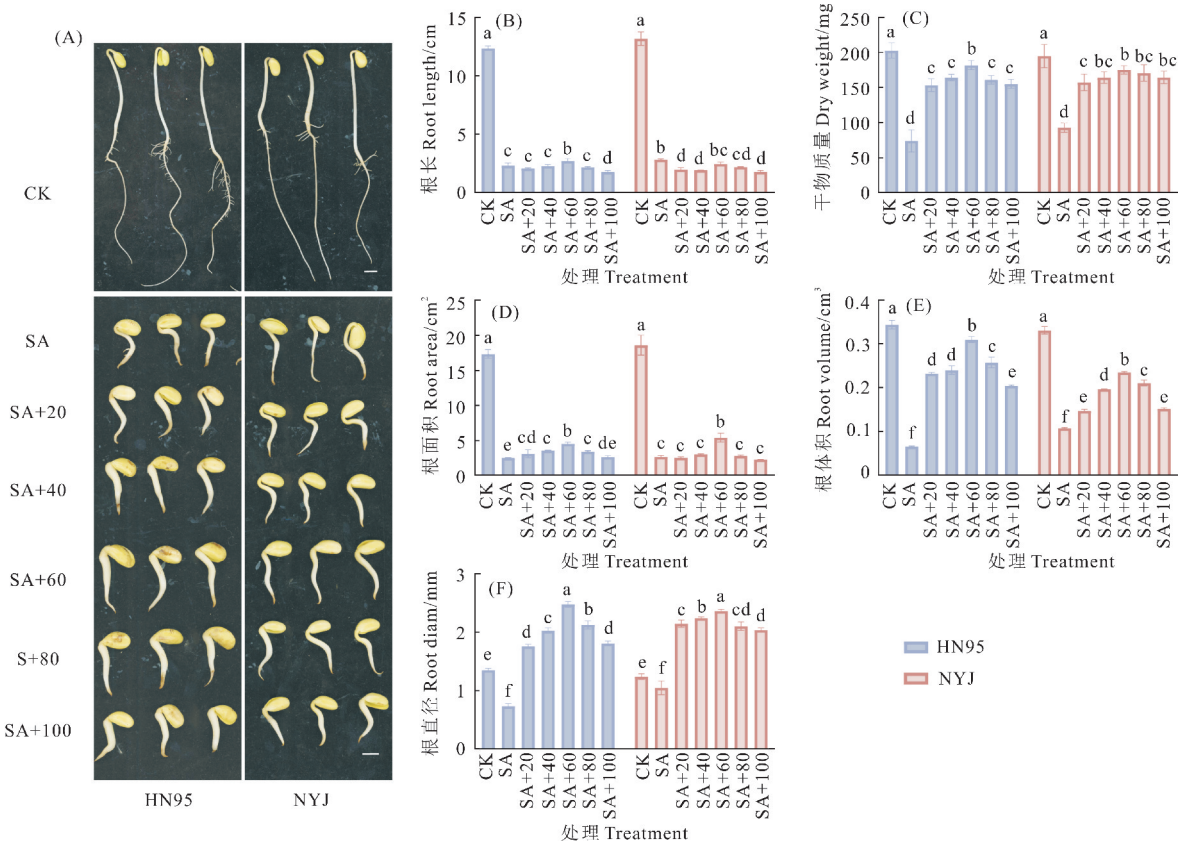


图 1　外源不同浓度 6-BA 处理对盐碱胁迫下 HN95 和 NYJ 种子生长的影响

Fig.1　Effects of exogenous different concentrations of 6-BA on the growth of HN95 and NYJ seeds under saline-alkali stress

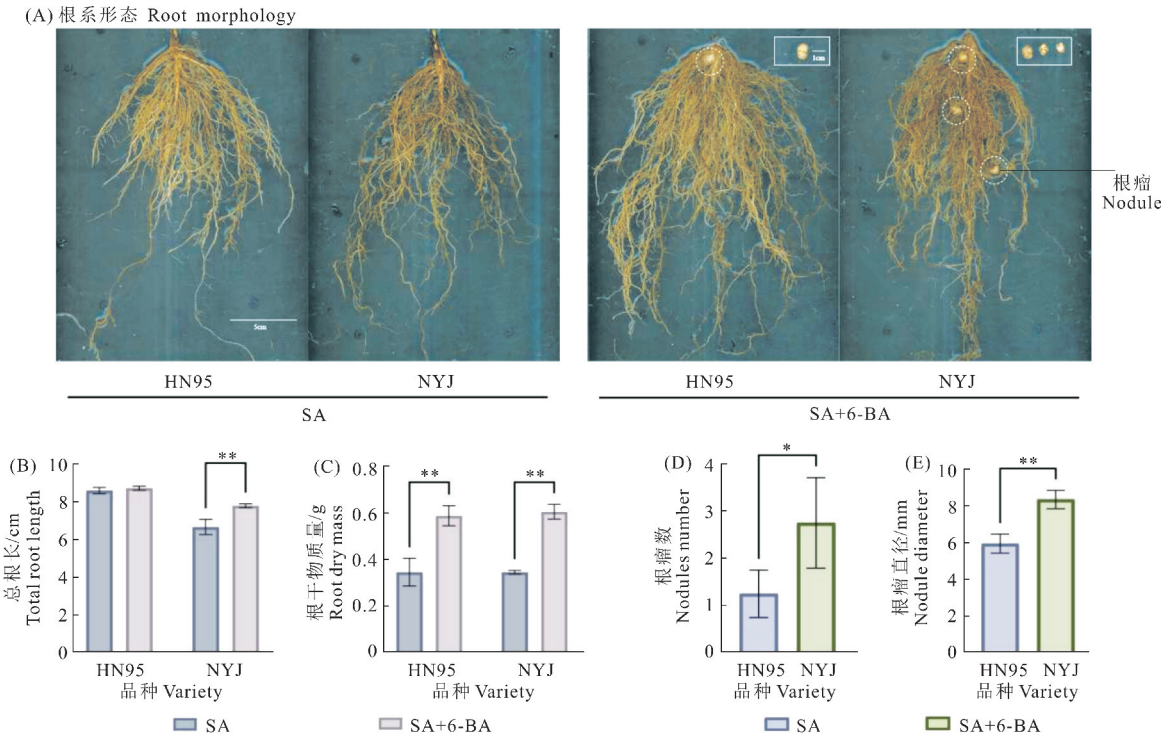
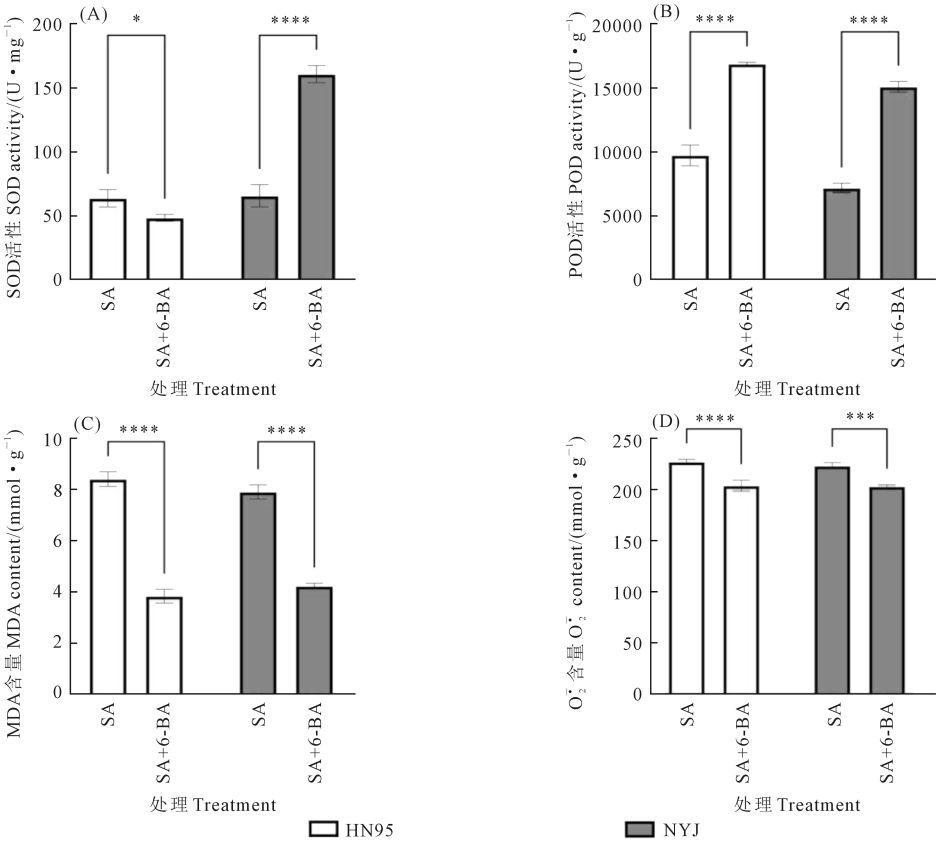


图 6　外源 6-BA 对盐碱胁迫下大豆幼苗根部生长的影响

Fig.6　Effects of exogenous 6-BA on roots growth of soybean seedlings under saline-alkali stress



注：＊＊＊和＊＊＊＊分别表示差异显著性水平为 $P<0.001$ 和 $P<0.0001$。

Note: ＊＊＊ and ＊＊＊＊ represent significant levels of difference of $P<0.001$ and $P<0.0001$, respectively.

图 7 外源不同浓度 6-BA 处理对盐碱胁迫下 HN95 和 NYJ 幼苗根系氧化损伤的影响

Fig.7 Effects of exogenous different concentrations of 6-BA treatment on oxidative damage to root systems of HN95 and NYJ seedlings under saline-alkali stress

3.3 外源 6-BA 参与盐碱胁迫下大豆内源激素的调节

细胞分裂素是能够直接促进侧芽生长的一类植物激素，其具有两种主要活性形式的可移动分子。第一种形式是反式玉米素（tZ），它在根中合成，并通过木质部向顶端转运到茎。第二种是 N6-（Δ2-异戊烯基）腺嘌呤（iP），在枝条上产生，通过韧皮部向根部移动[24]。细胞分裂素的调控途径由多个基因共同参与，如 *CYP735A1* 是一种催化 tZ 生物合成的细胞色素 P450 单加氧酶基因[25]；*LOG* 作为编码细胞分裂素的激活酶基因，参与细胞分裂素的合成[26]；*AHK*3 是负责感知细胞分裂素及受体蛋白之间的相互应答，并进行下游信号转导的关键基因[27]；*AHP3* 受到细胞分裂素的诱导，并且能够通过反馈机制调控细胞分裂素的活性[28]；*ARR* 基因介导细胞分裂素转录网络，指导激素交叉调节[29]。细胞分裂素的活性也受到表观调控的影响。例如，*UGT76C1* 与 *UGT76C2* 在植物体内能够使细胞分裂素发生 N-糖基化修饰，从而使细胞分裂素失活，并参与调控植物对细胞分裂素的响应[30]。

本试验结果表明，SA 处理导致 HN95 和 NYJ 中多个细胞分裂素代谢基因（如 *GmCYP735A1*、*GmLOG14*、*GmUGT76C2*）和信号转导基因（如 *GmARR1*、*GmARR6*、*GmARR9*）显著下调，而 *GmUGT85A1*、*GmAHK3* 和 *GmAHP3* 的表达水平则在不同大豆品种中呈现不同表达趋势。通过对内源 tZ 的测定发现，SA 处理降低了盐敏感品种 HN95 大豆胚根中的 tZ，而耐盐碱品种 NYJ 在盐碱胁迫下的内源激素水平则显著升高。以上结果反映了不同大豆品种在逆境响应中的基因调控具有差异，进而影响植物内源细胞分裂素的生成。

此外，外源 6-BA 处理显著促进大豆中细胞分裂素合成相关基因 *GmLOG14*，以及细胞分裂素代谢基因 *GmUGT76C2* 和 *GmUGT85A1* 的表达，而 tZ 合成相关基因 *GmCYP735A1* 的表达水平则呈现下降或不变的状态。与信号转导途径方面相关的 *GmAHP3*、*GmARR1*、*GmARR6*、*GmARR9* 等基因的表达虽呈上升趋势，但 *GmAHK3* 基因的表达则在两品

种中显著下调。通过内源 tZ 含量测定来看,6-BA 调节大豆内源 tZ 含量恢复至 CK 水平。这可能是由于外源 6-BA 促进植物体内细胞分裂素大量合成,使得细胞分裂素转运以及代谢相关基因大量表达。而植物细胞分裂素主要存在形式为 tZ 和 iP,iP 也可能参与到了对 tZ 的调控之中,因此内源 tZ 的变化未与相关合成基因的趋势保持一致。以上结果表明,外源 6-BA 可能会通过调节植物体内细胞分裂素的代谢和信号传导控制内源细胞分裂素含量以应对盐碱胁迫,品种的盐碱抗性不同,主要调控的方式不同。研究表明,当遭受逆境胁迫时,内源激素含量会呈现复杂的变化趋势来调节植物的生理机能,植物种子的内源激素和种子萌发环境共同调控种子的萌发与休眠,IAA 和 GA_3能够提高种子的萌发率、缩短发芽时间,并对幼苗的营养生长有促进作用。脱落酸(ABA)主要功能包括抑制种子萌发、调控植物生长和促进衰老[31]。本研究结果显示,与 CK 处理相比,SA 处理显著降低了盐碱敏感品种 HN95 大豆胚根中的内源 ABA、IAA 和 GA_3 水平,而耐盐碱品种 NYJ 在盐碱胁迫下的内源激素水平则显著升高,表明不同大豆品种对非生物胁迫的内源激素响应敏感性存在差异。这种差异的原因可能在于,盐碱敏感品种应对胁迫的能力较弱,无法在遭受胁迫时迅速调整自身的激素水平以适应不利的生长环境,而耐盐碱品种则能够通过快速调整激素水平来应对环境变化。此外,外源喷施 6-BA 对盐碱敏感品种和耐盐碱品种的内源激素影响也存在差异。在盐碱胁迫条件下,敏感品种 HN95 在外源 6-BA 处理后,ABA、IAA 和 GA_3激素的含量显著升高,而耐盐碱品种 NYJ 的胚根中这些激素的含量则显著降低,此结果与付丽娜[32]的研究结果一致,表明内源激素的代谢和含量变化会受到外源喷施的影响。

3.4　外源 6-BA 增强盐碱胁迫下大豆的光合能力

6-BA 已被证实有利于植物缓解盐胁迫导致的光合作用下降[33]。本试验结果表明,盐碱胁迫显著下调了大豆的光合指标。在盐碱胁迫条件下,施用 6-BA 显著提高了两个大豆品种的 P_n、G_s、T_r 和 C_i 等光合指标。已有研究表明,盐碱胁迫导致大豆叶片的 P_n显著降低,这主要是由于气孔关闭和叶绿体损伤,气孔关闭减少了 CO_2的供应,而叶绿体的损害则影响了光能的吸收与转化[34]。施加外源 6-BA 后,P_n得到显著提高,这可能是因为 6-BA 调节了气孔的开度,增加了 CO_2的吸收,同时保护了叶绿体的结构与功能。本研究结果表明外源喷施 6-BA 能够显著缓解盐碱胁迫造成的两个大豆品种 F_v/F_m 和 $\Phi PSII$ 的下降。这可能是因为 6-BA 能够保护光反应系统并增强光能的转化效率,同时提升植物的抗氧化能力[35]。此外,盐碱胁迫导致叶绿素含量显著下降,而施用 6-BA 后,叶绿素含量显著提高,这与已有研究结果一致[36]。这些结果表明 6-BA 有助于促进叶绿素的合成,进而增强盐碱胁迫下大豆叶片的光能吸收与转化能力。

4　结　论

1)盐碱胁迫处理诱导大豆种子和幼苗中 ROS 积累,出现细胞氧化损伤现象,同时造成内源激素的紊乱,抑制了大豆根系的生长,导致胚根的根长、干物质量、根体积、根面积和根直径较正常处理分别下降 78.34%~81.00%、52.31%~63.40%、67.37%~80.62%、85.15%~85.20%和 15.49%~45.52%。

2)外源 60 μmol · L^{-1}可有效缓解盐碱胁迫对大豆生长的不利影响,调控胚根抗氧化防御系统和 ROS 积累,提高两个大豆品种在盐碱胁迫下的发芽率(33.33%)、发芽势(7.32% ~ 51.85%)、发芽指数(20.76% ~ 32.27%)和活力指数(2.80% ~ 49.09%),同时通过调控细胞分裂素代谢和信号调节相关基因的表达水平维持内源激素(包括 tZ、GA3、IAA 和 ABA)含量的稳定,在 HN95 中的激素含量增加 7.85%~16.37%,NYJ 中降低 5.56%~12.77%,缓解盐碱胁迫对胚根生长的抑制,提升胚根干物质量(88.71%~145.55%)、根体积(117.90%~465.00%)、根面积(78.64% ~ 98.87%)和根直径(124.82% ~ 235.48%)。

3)外源施加 6-BA 有利于提高盐碱胁迫下大豆幼苗的光合速率(14.54%~125.67%)、促进叶绿素的合成(77.90%~89.62%),增强光能的吸收与转化效率(3.79%~44.81%),同时对大豆根瘤形成和根系生长有促进作用,使根长和干物质量分别增加 1.55%~17.00%和 70.43%~75.36%,增强大豆固氮能力。

参 考 文 献:

[1] WANG F, CHEN H W, LI Q T, et al. GmWRKY27 interacts with GmMYB174 to reduce expression of GmNAC29 for stress tolerance in soybean plants[J]. The Plant Journal, 2015, 83(2): 224-236.

[2] 国家统计局. 2023 中国第三产业统计年鉴[M]. 北京: 中国统计出版社, 2023: 387-389.
National Bureau of Statistics.2023 China third industry statistical yearbook[M]. Beijing: China Statistics Press, 2023: 387-389.

[3] 王浩男. 松嫩平原盐碱地景观格局演化及驱动力分析[D]. 长春:

吉林大学, 2021.
WANG H N.The Saline-alkali land analysis of landscape pattern evolution and driving forces in Songnen plain[D]. Changchun: Jilin University, 2021.

[4] 于崧, 张婷婷, 于立河, 等. 盐碱胁迫对小麦种子萌发特性的影响[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2019, 31(2): 20-27.
YU S, ZHANG T T, YU L H, et al.Effects of saline-alkali stress on germination and physiological characteristics of wheat seeds[J]. Journal of Heilongjiang August First Land Reclamation University, 2019, 31(2): 20-27.

[5] FERREIRA F J, KIEBER J J. Cytokinin signaling[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2005, 8(5): 518-525.

[6] 刘清玮, 宋宇鹏, 高延辉. 6-BA处理对盐碱胁迫下菘蓝种子萌发的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(24): 115-118.
LIU Q W, SONG Y P, GAO Y H.Effect of 6-BA Treatment on seed germination of *Isatis indigotica* fortune under saline-alkali stress[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(24): 115-118.

[7] 刘涛涛, 王雯, 王言, 等. 外源ABA缓解干旱胁迫下马铃薯叶片损伤的生理机制[J]. 甘肃农业大学学报, 2025, 60(2): 89-96, 105.
LIU T T, WANG W, WANG Y, et al. Effect of exogenous ABA on physiological indexes of potato leaves under drought stress[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2025, 60(2): 89-96, 105.

[8] 蔡美杰, 张恩慧, 张鑫鑫, 等. 外源6-BA对盐胁迫下甘蓝种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(4): 123-129.
CAI M J, ZHANG E H, ZHANG X X, et al. Effects of exogenous 6-BA on seed germination and seedling growth of *Brassica oleracea* var. Capitata under salt stress[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2020, 48(4): 123-129.

[9] LI Y, HAN X, REN H, et al. Exogenous SA or 6-BA maintains photosynthetic activity in maize leaves under high temperature stress[J]. The Crop Journal, 2023, 11(2):605-617.

[10] 刘薇, 赵振芳, 冯永君, 等. 植物激素在豆科植物根瘤形成和发育过程中的调控作用[J]. 大豆科学, 2013, 32(2): 262-266.
LIU W, ZHAO Z F, FENG Y J, et al. Regulation of plant hormones on the formation and development of legumes root nodules[J]. Soybean Science, 2013, 32(2): 262-266.

[11] 韩毅强, 高亚梅, 杜艳丽, 等. 大豆耐盐碱种质资源鉴定[J]. 中国油料作物学报,2021,43(6):1016-1024.
HAN Y Q, GAO Y M, DU Y L, et al. Identification of saline-alkali tolerant germplasm resources of soybean during the whole growth stage[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2021, 43(6): 1016-1024.

[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: 167-169.
LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M].Beijing: Higher Education Press, 2000: 167-169.

[13] GU R T, ZHOU Y, SONG X Y, et al. Effects of temperature and salinity on *Ruppia sinensis* seed germination, seedling establishment, and seedling growth[J]. Marine Pollution Bulletin, 2018, 134: 177-185.

[14] 苏文静, 赵曼儒, 丁小飞, 等. 大豆种子萌发对盐碱混合胁迫的响应[J]. 黑龙江农业科学, 2024, (5): 13-18.
SU W J, ZHAO M R, DING X F, et al. Response of soybeanseed germination to saline-alkaline stresses[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2024, (5): 13-18.

[15] HU J, REN B Z, DONG S T, et al. 6-Benzyladenine increasing subsequent waterlogging-induced waterlogging tolerance of summer maize by increasing hormone signal transduction[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 2022, 1509(1): 89-112.

[16] 凌启鸿, 陆卫平. 水稻根系分布与叶角关系的研究初报[J]. 作物学报, 1989, (2): 123-131.
LING Q H, LU W P.The relationship between root distribution and leaf angle in rice plant[J]. Acta Agronomica Sinica, 1989, (2): 123-131.

[17] RIEFLER M, NOVAK O, STRNAD M, et al. *Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism[J]. The Plant Cell, 2006, 18(1): 40-54.

[18] NANDWAL A S, BHARTI S. Effect of kinetin and indole acetic acid on growth,yield and nitrogen fixing efficiency of nodules in pea (*Pisum sativum* L.)[J]. New Delhi:Indian Journal of Plant Physiology, 1982, 25(4): 358-363.

[19] PIZZIO G A. Abscisic acid perception and signaling in *Chenopodium quinoa*[J]. Stresses, 2023, 3(1): 22-32.

[20] GARIPOVA S R, MARKOVA O V, FEDOROVA K A, et al. Malondialdehyde and proline content in bean cultivars following the inoculation with endophytic bacteria[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2022, 44(9): 89.

[21] ANJUM N A, AHMAD I, MOHMOOD I, et al. Modulation of glutathione and its related enzymes in plants'responses to toxic metals and metalloids-a review[J]. Environmental and Experimental Botany, 2012, 75: 307-324.

[22] SETH C S, REMANS T, KEUNEN E, et al. Phytoextraction of toxic metals: a central role for glutathione[J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(2): 334-346.

[23] HUANG X, WU Y Q, ZHANG S S, et al. Changes in antioxidant substances and antioxidant enzyme activities in raspberry fruits at different developmental stages[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 321: 112314.

[24] KUDO T, KIBA T, SAKAKIBARA H. Metabolism and long-distance translocation of cytokinins[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2010, 52(1): 53-60.

[25] TAKEI K, YAMAYA T, SAKAKIBARA H. *Arabidopsis* CYP735A1 and CYP735A2 encode cytokinin hydroxylases that catalyze the biosynthesis of trans-zeatin[J]. Journal of Biological Chemistry, 2004, 279(40): 41866-41872.

[26] MAYAKA J B, HUANG Q H, XIAO Y X, et al. The lonely guy (LOG) homologue SiRe_0427 from the thermophilic archaeon *Sulfolobus islandicus* REY15A is a phosphoribohydrolase representing a novel group[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2019, 85(20): e01739-19.

(下转第78页)