

文章编号 :1003- 8701(2012)03- 0007- 05

# 野生大豆(*Glycine soja*)光合生理学研究进展

马爽,宗婷,邵帅,孟昭来,周妍,石连旋\*

(东北师范大学生命科学学院,长春 130024)

**摘要:**野生大豆是栽培大豆的近缘野生物种,具有较强的抗逆性和适应能力,可利用野生大豆资源拓宽大豆遗传基础、改良栽培大豆。近年来,国内外野生大豆研究已经取得了一定的进步。本文从光合生理学的角度,综述了近年来野生大豆的研究进展,旨为我国野生大豆科研和生产提供参考。

**关键词:**野生大豆;光合生理;进展

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

## Advances in Studies on Photosynthetic Physiology of Wild Soybean (*Glycine soja*)

MA Shuang, ZONG Ting, SHAO Shuai, MENG Zhao-lai, ZHOU Yan, SHI Lian-xuan\*

(School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

**Abstract:** Wild soybean (*Glycine soja*), the wild relatives of cultivated soybean species with a strong resistance and adaptability, can be used to broaden the soybean genetic basis and improved cultivated soybean. After development for many years, researches on wild soybean have made some progress at home and abroad. The recent progress on the studies of wild soybean were reviewed from the perspective of photosynthetic physiology, which aims to provide a reference to research and production of wild soybean in China.

**Keywords:** Wild soybean (*Glycine soja*); Photosynthetic physiology; Advance

野生大豆(*Glycine soja*)属于蝶形花科大豆属,是栽培大豆的近缘野生物种。目前对野生大豆开展了包括生态学、结构植物学、品质化学、植物保护等基础生物学研究。研究显示,野生大豆化学品质特异,同时具有抗病、抗虫、抗旱、耐贫瘠等较强的抗逆性和适应能力<sup>[1]</sup>。同时,对野生大豆应用方面也取得了一定的成绩。例如,在大豆雄性不育系的应用、高蛋白中间材料的筛选、丰产中间材料的筛选、小粒黄豆新品种的选育等<sup>[2]</sup>。这些都显示出,野生大豆具有广泛的有利性状,利用野生大豆资源拓宽大豆遗传基础、改良栽培大豆方法是可行的。

野生大豆同其它绿色植物一样,从太阳辐射中

获得能量,并用这种能量合成光合物。通过对野生大豆光合作用的研究,可为选择优良品种、改进栽培措施、提高产量和品质等提供理论依据。本文就野生大豆光合作用这方面的研究进展作简要介绍,旨在为我国野生大豆科研和生产提供参考。

### 1 野生大豆叶片的光合速率

一般来讲,野生大豆叶片总体的光合速率低于栽培大豆,但在不同生长时期表现是不同的,在营养生长期野生大豆的光合速率高于栽培大豆,生殖生长期则低于栽培大豆<sup>[3]</sup>。野生大豆光合速率在结荚鼓粒初期高,鼓粒中后期随叶绿素含量的减少而明显下降。叶绿素含量和光合作用速率在鼓粒期均呈显著正相关( $r=0.94^{**}$ ),在苗期、花期和结荚期相关不显著<sup>[4]</sup>。

从进化角度来看是合乎道理的,因为野生大豆百粒重只有3g以下,半野生大豆5~10g,演化到栽培大豆达到18g以上,因此生殖生长期尤其鼓粒期的栽培大豆叶片的光合速率高于野生

收稿日期:2012-01-04

基金项目:吉林省科技厅应用基础基金(20100577)

作者简介:马爽(1988-),女,硕士,主要从事大豆光合生理与逆境生理生态学研究。

通讯作者:石连旋,男,博士,副教授,E-mail:lianxuanshi@nenu.edu.cn

大豆。

## 2 叶绿素与光合速率

结合在类囊体膜上的叶绿素具有吸收、传递、转换光能的作用,因此其含量与光合速率有着密切的关系。研究显示,大豆叶绿素含量与光合速率只在鼓粒期呈显著正相关,这是由于鼓粒之前叶片含有足够的叶绿素,表明叶绿素不是限制光合作用的主要因素。鼓粒期叶绿素含量随叶片含氮量的降低而显著下降,其量减少到一定程度后,限制了光合作用的速率。苗以农等测定 6 个野生大豆表明,叶绿素含量为  $3.09 \sim 4.03 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$ ,在不同野生大豆间存在显著差异。在栽培品种和野生种间,大豆叶绿素 a/b 比值有明显差异,栽培种为 3.08 高于野生种 2.85,说明,栽培种叶绿素 a 含量相对较多,野生种叶绿素 b 相对含量较高。而且,栽培品种叶绿素(a+b)的吸收光谱峰值高于野生大豆<sup>[5]</sup>。杨文杰等的研究结果认为,野生大豆和栽培大豆在不同生育期叶片叶绿素含量均有显著不同。野生大豆和栽培大豆一样,上层长成叶绿素含量在开花初期最高,以后逐渐降低,鼓粒期明显下降。栽培大豆叶绿素平均为  $4.34 \text{ mg/dm}^2$ ,野生大豆叶绿素平均为  $3.97 \text{ mg/dm}^2$ 。野生大豆单位叶面积叶绿素含量低于栽培大豆,但野生大豆单位叶片鲜重叶绿素含量高于栽培大豆,这主要是由于野生大豆叶片较薄的缘故。野生大豆叶绿素 a 和 b 的比值小于栽培大豆占叶绿素 b 的相对含量高于栽培大豆,表明了野生大豆具有阴性植物的特点<sup>[4]</sup>。研究表明不同进化类型大豆的捕光叶绿素 a/b 蛋白复合体占全部叶绿素蛋白复合体的相对含量依次是,野生型 > 中间型 > 栽培型;捕光叶绿素 a/b 蛋白复合体带的叶绿素 a/b 值依次为,野生型 < 中间型 < 栽培型。研究表明,野生大豆与栽培大豆相比,具有相对多的捕光叶绿素蛋白复合体,使之能利用漫射光和弱光进行光合作用,保证光合产物的供给。野生型、中间型大豆与栽培大豆相比,表现出阴生植物的某些特点<sup>[6]</sup>。前人研究显示,野生大豆叶绿素含量在分枝期高,结荚期下降,鼓粒期继续下降,光合速率亦表现出分枝期 > 结荚期 > 鼓粒期。野生大豆光合速率在营养生长期虽高于其他两种类型的大豆,但在决定产量的关键时期(结荚、鼓粒期),光合速率明显下降。这可能是导致野生大豆最终产量远低于栽培大豆的原因之一。叶绿素含量:野生型 < 半野生型 < 栽培型。光合速度与叶绿素含量呈正相关<sup>[3]</sup>。

## 3 叶片含氮量与光合速率

氮是构成光合作用蛋白质的基础物质,缺氮能影响叶绿素、电子传递体、辅酶、ATP 等物质的形成。因此叶片全氮含量与光合作用密切相关。野生大豆不同时期叶片全氮含量差异显著,栽培大豆差异极显著。野生大豆和栽培大豆叶片全氮含量在结荚期最高,以后逐渐下降,鼓粒期明显下降。叶片光合速率在结荚期最高,以后随全氮含量的下降而降低,两者呈显著正相关( $r=0.84^*$ )<sup>[4]</sup>。一些研究者认为大豆叶片全氮含量从鼓粒期开始明显下降<sup>[7]</sup>。Sinclair 等称这个过程为大豆的“自我毁灭”<sup>[8]</sup>。杨文杰等认为,无限结荚习性的的大豆叶片全氮含量从鼓粒期开始明显下降,同上述结果相符。有限结荚习性的的大豆叶片全氮含量在鼓粒期下降较缓慢。鼓粒期叶片含氮量下降,是由于子粒发育需要大量的氮素,而这时大豆硝酸还原酶尤其大豆根瘤固氮酶活性下降<sup>[9]</sup>。大豆从土壤中吸收的氮和根瘤菌固定的氮不能满足子粒发育的需要,迫使叶片中的氮向子粒转移。随着叶片全氮含量的下降,叶绿素含量减少,光合作用速率随之降低。这时正是大豆产量形成的重要时期,延长叶片光合作用的功能,能显著地增加产量。因此生产实践中在大豆鼓粒期保持叶片具有较高水平的氮素,对于防止叶片早衰,保持较高的光合作用速率对于增加产量是十分重要的。野生大豆为无限结荚习性,叶片全氮含量也从鼓粒期开始下降,但速度比较缓慢。

## 4 RuBP 羧化酶与光合速率

大豆属  $C_3$  植物。在高等植物中 RuBP 羧化酶含量可高达叶片中可溶性蛋白的 50%。RuBP 羧化酶是  $C_3$  植物光合固定碳循环中的关键酶,它的活力常常是决定光合速率大小的重要因素,因此与光合速率密切相关。野生大豆 RuBP 羧化酶活性在分枝期高,在结荚期活性降低,鼓粒期继续降低,光合速率表现出分枝期 > 结荚期 > 鼓粒期,RuBP 羧化酶活性与光合速率在分枝期和鼓粒期呈正相关。不同品种在不同生育阶段的 RuBP 羧化酶活性不同,野生大豆只有在分枝期时 RuBP 羧化酶活性明显高于半野生和栽培大豆,在鼓粒期时 RuBP 羧化酶活性明显低于半野生和栽培大豆<sup>[3]</sup>。

## 5 比叶重与光合速率

比叶重是指单位叶面积的干重或鲜重,表示叶片的厚度和密度。研究表明,在分枝期,野生大豆光合速率和比叶重明显高于栽培大豆,而半野生大豆只略高于栽培大豆,比叶重为半野生 > 栽培;结荚期,野生大豆光合速率低于半野生及栽培大豆,半野生大豆居于中间,而比叶重为半野生 < 野生,野生 < 栽培大豆;在鼓粒期,野生大豆的光合速率继续下降,远低于栽培大豆及半野生大豆,比叶重亦表现为野生 < 半野生,半野生 < 栽培大豆的趋势。3 种大豆比叶重变化均为由分枝期到结荚期变低,再由结荚期到鼓粒期升高的过程;而野生大豆光合速率随着生长发育越来越小,半野生和栽培大豆越来越大<sup>[3]</sup>。

## 6 光与光合速率

光是光合作用的能量来源,所以光的强度对光合作用影响极大。大豆叶片的光合速率自光补偿点开始,随着强度增加光合速率增大,当光照强度继续增加到一定程度时,光合速率不再随光强的增加而增加(曲线变平),表现出光饱和现象,这时的光强称为光饱和点。杨文杰等在 25℃ 下,测得野生大豆光饱和点为 4 万米烛光,栽培大豆为 6 万米烛光<sup>[4]</sup>。

迄今为止,光抑制这一概念主要是指 PSII 的光抑制,因为长期以来人们认为 D1 蛋白是光抑制的主要位点<sup>[10]</sup>,而且在强光下 PSI 要比 PSII 稳定得多<sup>[11]</sup>,但是在低温、弱光下,一些冷敏感植物如黄瓜等的 PSI 受到伤害要大于 PSII<sup>[12]</sup>。且任丽丽发现,在弱光、低温条件下,野生大豆的光合作用会受到抑制。随着低温弱光胁迫时间的延长,山东栽培大豆和两种野生大豆的最大荧光和最大光化学效率都下降,表明 3 种大豆的光合机构均被逐渐破坏。但是栽培和野生大豆被破坏的程度不同,具体表现为:栽培大豆 PSII 受体侧和反应中心受到破坏,PSI 功能减弱,而且 PSII 和 PSI 之间的协调被破坏;但是,两种野生大豆 PSII 的活性以及 PSII 和 PSI 之间的协调性要显著优于栽培大豆<sup>[13]</sup>。

不同的光周期也影响到植物的光合作用。周三等研究发现,经短日照处理的野生大豆植株生长减慢、光合速率降低,且随着日长缩短,生长和光合速率的下降程度增加<sup>[14]</sup>。

此外,光质不同也会影响植物的光合速率。杨文杰等在不同光质下测定野生大豆和栽培大豆的光合速率,发现两者在白光下的光合速率较低。在

红光下的光合速率大于在蓝、绿光下的,与红菜豆有相似结果,且蓝光下的光合速率大于在绿光下的光合速率。野生大豆在蓝、绿光下的光合速率相对高于栽培大豆<sup>[4]</sup>。

## 7 温度与光合速率

在一定温度范围内,当温度增高时,酶促反应的速率增强,光合速率加快。在低温中,酶促反应下降,故限制了光合作用的进行。光合作用在高温时降低的原因,一方面是高温破坏叶绿素和细胞质的结构,并使酶钝化;另一方面是在高温时,呼吸速率大于光合速率,因此,虽然真正光合作用增大,但受呼吸作用的牵制,表现光合作用降低。杨文杰等在大豆开花初,15~40℃、6 万米烛光光照下测定大豆光合速率,表明,光合速率随着温度的升高而升高,30℃ 时最高,40℃ 时又下降。野生大豆和栽培大豆的最适温度为 25~30℃,但温度在 30℃ 以上时,野生大豆的光合速率比栽培大豆下降的缓慢,表明野生大豆光合作用对温度的适应比栽培大豆强<sup>[4]</sup>。

研究表明,在强光下生长的植物叶绿素 a 和 b 比值大,在弱光下生长的植物叶片厚度变薄,叶片越薄光饱和点越低,在强光下的光合速率也低<sup>[15]</sup>。野生大豆在自然条件下生长在杂草丛中、灌木林下,缠绕于其它植物上,叶片互相遮阴,并经常处于漫射光中,光照强度较低,而且较短波长的光较多。由于野生大豆长期适应这种环境,同栽培大豆相比叶片较薄,光饱和点较低,单位叶片鲜重叶绿素含量较高,叶绿素 a 和 b 比值小,叶绿素 b 的相对含量较高,而叶绿素 b 在蓝紫光部分的吸收带宽,因此野生大豆能更有效利用较短波长的光,而在蓝紫光下的光合速率也就相对高于栽培大豆。综上所述,野生大豆具有适应生长在隐蔽环境下阴生植物的光合特性。

由于野生大豆具有阴生植物光合作用特性,不同品系间光合速率又存在差异。因此,如能利用野生大豆作为亲本之一,选育在密植情况下能相对有效利用田间叶片互相遮阴而产生的漫射光、弱光下的大豆品种,将为提高大豆产量提供一条新的途径。

任丽丽研究表明,在低温、弱光条件下,野生大豆的光合作用会受到抑制。低温下植物 CO<sub>2</sub> 同化受阻,电子传递链被过度还原,因而即使是弱光胁迫下,也会产生过剩的光能,对光系统造成伤害<sup>[16]</sup>。且发现,随着低温弱光胁迫时间的延长,山东栽培



大豆和两种野生大豆的最大荧光和最大光化学效率都下降,表明3种大豆的光合机构均被逐渐破坏<sup>[13]</sup>。

## 8 盐胁迫与光合速率

大量研究证明,盐胁迫下,植物叶片失水,引起气孔关闭,CO<sub>2</sub>供应不足,导致植物光合速率下降<sup>[17]</sup>。且在盐胁迫时,植物光合能力降低,作物严重减产。Kao等在对3种野生大豆盐胁迫下的光合研究中也发现,其中耐盐野生大豆光合下降的主要原因是气孔限制,盐敏感野生大豆光合下降的主要原因是非气孔限制<sup>[18]</sup>,而耐盐性居中的野生大豆光合下降则是由气孔因素和非气孔因素共同影响的<sup>[19]</sup>。Yang等的研究表明,盐胁迫下野生大豆光合速率降低是由于盐胁迫引起气孔关闭,从而导致细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度降低造成。同时,研究还发现,盐胁迫下植物光合能力的降低还和非气孔限制有关,这可能与实验材料、处理浓度和处理时间等的不同有关。盐胁迫下植物叶绿素酶活性提高,叶绿素b的降解加速<sup>[20]</sup>,Rubisco活性和含量下降,碳同化能力减弱。此外,盐胁迫对光化学效率和电子传递的影响,也可以导致植物光合作用的下降。现已证明,在盐胁迫条件下植物光合能力的下降与叶绿体中盐离子浓度有很密切的关系。这可能是由于盐离子可以抑制光系统I(PSI)和光系统II(PSII)的活性,降低PSII光能捕获效率,减弱PSII原初电荷分离能力,抑制PSII受体侧QA-QB和PSII供体侧OEC-Y的电子传递<sup>[21]</sup>,导致PSII活性降低。

任丽丽等在NaCl胁迫下对野生大豆和栽培大豆进行实验,发现当NaCl浓度大于40 mmol·L<sup>-1</sup>时,大豆叶片的光合速率开始下降,因此认为其羧化效率的下降可能是导致光合速率下降的一个主要因素。其中,在低盐浓度下东营野生大豆羧化效率和净光合速率上升,说明一定浓度的NaCl对这种野生大豆的正常生长更为有利;高盐浓度下其羧化效率的下降幅度较小,可能是其光合能力受影响较小的一个重要原因。此外,NaCl短期胁迫下,通过JIP-test可以分析系统II各部分受伤害的程度,结果表明,大豆叶片光系统II的受体侧受到了较重伤害,但野生大豆能够维持相对较高的羧化效率和光系统II活性,对NaCl胁迫有较强的抗性,从这可看出野生大豆是改良和提高栽培大豆抗逆性的优良资源<sup>[13,22]</sup>。且随着NaCl浓度的增加,3种大豆幼苗特别是栽培大豆的净光合速

率和气孔导度都明显下降,但同时细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度明显升高。Farquhar等认为只有当气孔导度与细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度以相同的方向变化时,才能确定光合下降是气孔限制造成的<sup>[23]</sup>。任丽丽根据光合作用限制的这一判断依据可以断定,NaCl短期胁迫下,气孔导度下降不是这3种大豆幼苗净光合速率降低的原因<sup>[13]</sup>。其他实验表明,盐胁迫下植物体内活性氧的过度积累会伤害光合作用器官,导致光合能力降低,而活性氧清除系统作为盐胁迫下保护叶绿体免受氧化伤害的重要防线,与植物的耐盐性有着密切的关系<sup>[24]</sup>。薛忠财认为,野生大豆叶片的光合机构并不比栽培大豆更抗盐,但是,在盐胁迫条件下,野生大豆能通过根部对Na<sup>+</sup>的积累和其他相关的选择和转运机制有效地降低叶片中Na<sup>+</sup>含量,维持较高K<sup>+</sup>含量,保护叶片的光合机构免受Na<sup>+</sup>的伤害,维持较高的光合性能,保证其在盐渍条件下的正常生长,这是野生大豆比栽培大豆更抗盐的原因之一,也是野生大豆抗盐的一种主要机制<sup>[25]</sup>。

具体是什么原因导致盐胁迫下植物的光合能力减弱,目前尚无统一的认识,这可能与实验中所用的植物材料不同、或所用同种植物材料,但实验期植物所处的生育期不同、或因为盐胁迫的方式和程度不同有关。

## 9 研究展望

野生大豆光合作用的研究是野生大豆同行共同关注的问题,虽已取得了一定的成果,但在生产中仍有许多问题未得到解决,今后应重视以下方面的研究,必将给生产者带来性状更优良的野生大豆品种。

### 9.1 群体研究

野生大豆光合作用的研究绝大多数是测定分析单叶光合特性,以单株体和单面积上群体作对象的光合作用研究比其他作物要少,单叶的高光合并不一定有高的收益率,加强群体光合作用的研究,为生产上调整植株、优化群体结构,提高单位面积上的群体光能利用率和同化产物的转化率是今后研究的一个方向。

### 9.2 研究深度

野生大豆光合器官结构、功能以及光合作用的影响、限制因子等方面研究不多,另外光合作用外界因素多变以及内、外因素间的相互作用构成了光合作用影响因素的随机多变性、复杂性和不稳定性,有些研究只对一个或几个因素进行了简

单试验和分析,有的试验还是在室内或人工可控条件下进行,所以在不同株体上的多因素的试验模拟和田间试验结果的综合分析还有待进一步加强和完善。

### 9.3 胁迫研究

上述研究多停留在光合作用基本特性上,关于野生大豆光合机理的深入研究较少,尤其是在强光、高温、低温、干旱等逆境条件下光合作用机理研究更少。有关野生大豆胁迫条件下的光合作用研究也有一些报道<sup>[13]</sup>,但多是单一胁迫或单程胁迫,多种胁迫和循环胁迫研究较少。值得注意的是,目前对于野生大豆的基础生理学和生物化学研究,尤其是抗盐碱生理学机理和适应机制还远远不足,制约了野生大豆在抗逆性牧草的选育、抗盐碱栽培大豆新品种选育以及退化草地的恢复治理等方面的有效利用。因此,加强光合生理与其他逆境生理的结合,深层分析野生大豆光合生理生态研究也是一个重要的研究方向。

参考文献:

- [1] 岳德荣,郭守桂,单玉莲. 野生大豆(*Glycine soja*)抗蚜鉴定技术方法研究初报[J]. 吉林农业科学,1988(3):1-3.
- [2] 庄炳昌. 中国野生大豆生物学研究[M]. 北京:科学出版社,1999:119-124.
- [3] 付永彩,张贤泽. 野生、半野生及栽培大豆的几个主要光合特性的研究[J]. 大豆科学,1993,12(3):255-258.
- [4] 杨文杰,苗以农. 野生大豆和栽培大豆光合作用特性的比较研究[J]. 大豆科学,1983,2(2):83-92.
- [5] 苗以农,唐树廷,杨文杰,等. 大豆叶绿素含量研究简报[J]. 吉林农业科学,1982(4):27-29.
- [6] 张明春,苗以农. 不同类型大豆叶绿素-蛋白复合体比较研究[J]. 大豆科学,1988,7(4):277-282.
- [7] Young J. K. Soybean leaf N as influenced by seedbed preparation methods and stages of growth [J]. Agron J,1979(71):500-573.
- [8] Sinclair T. R. Analysis of the carbon and nitrogen limitation to soybean[J]. Agron J,1976(68):319-324.
- [9] Lawn R. J. Symbiotic nitrogen fixation in soybean. I. Effect of photosynthetic Source-Sink manipulations [J]. Crop Sci,1974(14):11-16.
- [10] Aro E. M.,Virgin I.,Andersson B.. Photoinhibition of photosystem II:Inactivation protein damage and turnover [J]. Biochim Biophys Acta,1993(1143):113-134.
- [11] Powles, S.B. . Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light[J]. Ann. Rev. Plant Physiol,1984(35):15-44.
- [12] Li X.G.,Bi Y.P.,Zhao S.J., et al. Cooperation of xanthophyll cycle with water-water cycle in the protection of photosystems I and II against inactivation during chilling stress under low irradiance[J]. Photosynthetica,2005,43(2):261-266.
- [13] 任丽丽. 短期 NaCl 胁迫和低温弱光胁迫对两种野生大豆光合系统功能的影响[D]. 山东农业大学,2007.
- [14] 周三,赵可夫. 耐盐野生大豆(*Glycine soja*)的光周期效应[J]. 植物生理与分子生物学,2002,28(2):145-152.
- [15] 产户义次主编,薛德榕译. 作物的光合作用与物质生产[M]. 北京:科学出版社,1979:41-142.
- [16] Yordanov I.,Velikova V. Photoinhibition of Photosystem[J]. Bulg J Plant Physiol,2000(26):70-92.
- [17] Yang Y.,Jiang D.-A.,Xu H.-X, et al. Cyclic electron flow around photosystem I is required for adaptation to salt stress in wild soybean species *Glycine cyrtoloba* ACC547[J]. Biol. Planta,2006(50):586-590.
- [18] 薛忠财. 野生大豆 (*Glycine soja*) 和栽培大豆(*Glycine max*)光合机构对 NaCl 处理的不同响应[D]. 山东农业大学,2011.
- [19] Kao W.-Y., Tsai T.-T., Shih C.-N. Photosynthetic gas exchange and chlorophyll a fluorescence of three wild soybean species in response to NaCl treatments[J]. Photosynthetica,2003(41):415-419.
- [20] Karimi G.,Ghorbanli M,Heidari H, et al. The effects of NaCl on growth,water relations, osmolytes and ion content in *Kochia prostrata*[J]. Biol. Planta,2005(49):301-304.
- [21] Lu C.M.,Vonshak A. Effects of salinity stress on photosystem II function in cyanobacterial *Spirulina platensis* cells[J]. Physi Plant,2002(114):405-413.
- [22] 任丽丽,李海雷,赵自国,等. NaCl 胁迫对野生大豆和栽培大豆生理生化的影响研究 [J]. 湖南农业科学,2010(7):59-61,66.
- [23] Farquhar GD,Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthetic [J]. Ann Rev Plant Physiol,1982(33):317-345.
- [24] Mittova V,Tal M,Volokita M, et al. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon Pennellii* [J]. Plant Cell Envir,2003(2):845-856.
- [25] 薛忠财,高辉远,柳洁,等. 野生大豆和栽培大豆光合机构对 NaCl 胁迫的不同响应 [J]. 生态学报,2011,31(11):3101-3109.