干旱胁迫对不同大豆品种叶片光合及生理特性的影响

徐晨¹, 张鹏², 徐克章², 李大勇², 季平², 冯引娣², 赵兰坡^{3*}

(1. 吉林农业大学中药材学院, 吉林 长春, 130118; 2. 吉林农业大学农学院, 吉林 长春, 130118;

3. 吉林农业大学资源与环境学院, 吉林 长春, 130118)

摘要: 采用盆栽试验, 研究了干旱胁迫对4个抗旱大豆品种和4个普通大豆品种叶片的光合特性、叶绿素荧光特性和一些生理特性的影响。结果表明, 干旱胁迫下R₂、R₄、R₆三个时期大豆叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均呈下降趋势, 普通品种相比抗旱品种下降更为显著; 在R₂期, 胞间二氧化碳浓度(C_i)下降较大, 普通品种的下降最为显著, 表观叶肉导度(AMC)变化极小; 在R₄期和R₆期, C_i下降幅度变小, AMC呈下降趋势, 以普通品种的下降最为显著, 推测光合能力下降可能与非气孔限制因素有关。干旱胁迫下光合电子传递量子效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭(qP)和表观光合量子传递效率(ETR)均降低, 非光化学猝灭(NPQ)升高, 原初光能转化效率(Fv/Fm)变化不大。干旱胁迫下叶片丙二醛、脯氨酸和可溶性糖含量增加。

关键词: 大豆 (*Glycine max* L.); 干旱胁迫; 光合作用; 气孔限制作用; 水分利用效率

中图分类号: Q945.11, S565.101 文献标识码: A 文章编号: 1007-9084(2013)06-0674-06

Effects of drought stress on leaf photosynthesis and some physiological traits in different soybean cultivars

XU Chen¹, ZHANG Peng², XU Ke-zhang², LI Da-yong², JI Ping², FENG Yin-di², ZHAO Lan-po^{3*}

(1. College of Traditional Chinese Medicine, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China;

2. College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun 130118 China;

3. College of Resource and Environmental Science, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: Variation of photosynthetic characteristics, leaf chlorophyll fluorescence characteristics and some physiological characteristics of four drought-resistant soybean varieties and four ordinary soybean varieties were investigated under drought stress. The results showed that the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of three growth stages were declined under drought stress. The ordinary soybean varieties were more declined than drought-resistant varieties. The intercellular CO₂ concentration (C_i), especially of the ordinary soybean varieties decreased significantly at R₂ stage. The apparent mesophyll conductance (AMC) had no obvious change at R₂. The C_i decreased less than R₂ and the AMC decreased at R₄ and R₆. The ordinary varieties decreased significantly. This suggested that the stomatal limitation might have led to photosynthesis decline. The photosynthetic electron transfer quantum efficiency (Φ_{PSII}) and photochemical quenching (qP) and apparent photosynthetic quantum transfer efficiency (ETR) decreased and the photochemical quenching (NPQ) increased under drought stress. The original light energy transformation efficiency (Fv/Fm) showed no apparent change. The MDA, proline and soluble sugar content increased under drought stress.

Key words: Soybean (*Glycine max* L.); Drought stress; Photosynthesis; Stomatal limitation; Water usage efficiency

大豆是吉林省三大主要栽培作物之一, 由于土壤肥沃、雨水充沛的耕地主要用于玉米的生产, 大豆

主要种植在半干旱的西部地区,且种植面积逐年萎缩。研究干旱胁迫条件下大豆植株的生理响应特性的变化,对吉林省大豆生产具有重要的理论和实践意义。大豆是需水较多的作物,许多研究表明,在干旱胁迫条件下,植物表现为生长缓慢^[1~4],光合生产能力下降^[5~7],光系统转化能力下降^[8~11],生理生化特性受到影响^[5,12~16]。筛选抗旱型大豆品种,研究干旱条件下大豆的生理应变机制、物质生产和产量形成特性对于干旱条件下大豆的生产具有重要的理论和实践意义。袁野等^[17]利用48h种子的发芽率作为大豆品种抗旱的指标,对吉林省108个不同年代主推大豆品种的抗旱性进行了筛选,证明大豆品种间抗旱能力存在显著差异。干旱胁迫条件下大豆生理特性的研究表明,干旱条件下大豆植株的生理响应和抗旱能力是多种生理特性共同响应的结果^[5,13]。本文以4个抗旱大豆品种和4个普通大豆品种为材料,研究不同品种在不同生育期对干旱胁迫的光合响应特性、叶绿素荧光响应特性以及叶片一些生理特性的变化,期望为研究干旱条件下大豆品种的生理响应机制和产量形成特性,提供一定的理论依据。

1 材料方法

1.1 材料

供试大豆品种(材料)共8个,其中抗旱品种为四粒黄、吉林35号、吉林45号和吉林47号;普通品种为吉林3号、吉林11号、吉林36号和吉林54号。由吉林省农业科学院大豆研究所品种资源室和吉林农业大学农学院大豆种质资源室提供。

1.2 材料培养

大豆材料在生长室进行盆栽培养,盆的直径为35cm,高度为30cm。采用吉林农业大学试验田土壤,每盆用风干土5kg加入100g有机肥混匀后装盆。每天光照12h,昼夜温度分别为 $22 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 和 $17 \pm 0.5^\circ\text{C}$,湿度控制在 $60\% \pm 5\%$ 。环境 CO_2 浓度为 $350 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,生长期叶片上表面光量子密度为 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。每个品种种植6盆,对照组和处理组各为3盆,每盆8株,待真叶平展后每盆定苗4株,处理组大豆品种从初花期(R1)开始进行胁迫处理,胁迫后以复水第2d土壤含水量在 $9\% \sim 11\%$ 为准(通过称重土壤来确定),胁迫处理后使植株处于中度萎蔫状态,对照组正常供水,土壤含水量在 35% 左右。在R2期、R4期和R6期进行光合特性和生理指标的测定,在R2期和R6期进行叶绿素荧光特性的测定。每项指标重复测定3次,取平

均值。

1.3 生理指标的测定方法

1.3.1 光合特性 用Li-6400型便携式光合作用测定系统(Li-cor公司),测定3个时期功能叶片(上数第4节)的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾作用(Tr)和胞间二氧化碳浓度(Ci)。测定时间为上午9:00-11:00,光量子密度为 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的固定红蓝光源,测定部位为功能叶片三出复叶的中间小叶片。

气孔限制百分率(Ls)是按照 $Ls = (1 - Ci/Ca) \times 100\%$ 公式计算的,式中:Ca为环境 CO_2 浓度(即仪器进气口的 CO_2 浓度);表观叶肉导度(AMC)是通过净光合速率与胞间二氧化碳浓度的比值(Pn/Ci)来计算的,用于估测非气孔限制作用,即RuBP Case的活性。

水分利用效率(WUE)是通过净光合速率与蒸腾速率的比值(Pn/Tr)来计算的。

1.3.2 叶绿素荧光特性 用Li-6400型便携式光合作用测定系统(Li-Cor公司),采用荧光叶室测定R2期和R6期暗适应状态下(将植株置于黑暗状态下2h以上)的原初光能转换效率(F_v/F_m),光适应下的光合电子传递量子效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭(qP)和非光化学猝灭(NPQ)、表观光合量子传递效率(ETR)。

1.3.3 丙二醛含量 采用硫代巴比妥酸显色法进行测定^[18]。

1.3.4 可溶性糖含量 采用蒽酮法进行测定^[18]。

1.3.5 脯氨酸含量 采用茚三酮显色法进行测定^[18]。

1.4 数据处理

文中所有数据均为3次重复的平均值,其中抗旱品种数据为4个抗旱大豆品种数据的平均值,普通品种数据为4个普通大豆品种数据的平均值,利用Excel 2003和DPS v7.05版数据处理系统进行数据处理。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对植株光合特性的影响

表1可以看出,在正常供水条件下,抗旱品种和普通品种叶片的Pn在3个时期基本一致。在干旱胁迫条件下,三个时期叶片的Pn均呈下降变化,但不同品种下降的百分率不同,抗旱品种下降较小,而普通品种Pn的下降比较大。干旱胁迫下抗旱品种在R2、R4和R6时期处理较对照分别下降了23.7%、62.8%和48%,而普通品种分别下降了

48.5%、71.8%和77.8%。无论是在正常供水条件下,还是在水分胁迫条件下叶片 Pn 与 Gs 均呈一致性变化。从不同时期 Ci 与气孔限制值(Ls)的变化来看,R2 期的胞间二氧化碳浓度(Ci)下降较大,Ls 也较大,而在 R4 和 R6 期,干旱处理的叶片,Ci 下降较小,Ls 也随之变小,同时,AMC 变小,说明非气孔限制因素在增加,光合速率下降的原因可能来自于非气孔限制因素。从 Tr 的变化来看,三个时期抗旱大豆品种与普通大豆品种的对照变化并不大,在干旱胁迫条件下,植株的 Tr 表现为下降,在 R2 期抗旱品种与普通品种下降幅度基本一致,分别为 47.9%和 48.8%,但在 R4 期和 R6 期,普通品种的 Tr 下降较大,分别下降了 76.3%和 83.2%,而抗旱品种分

别下降了 63.1%和 69%。在 R2 期和 R4 期,抗旱大豆品种和普通大豆品种的水分利用效率(WUE)在干旱胁迫下变化均不明显,但普通品种的 WUE 无论是正常供水条件下还是干旱胁迫条件下,均显著低于抗旱品种,其中 R2 期分别降低 20.3%和 45.6%,在 R4 期分别降低 37.1%和 24.0%,同时,在干旱胁迫条件下,普通品种的 Ls 在 R2 期呈显著增加,在 R4 期变化虽不显著,但也比对照组增加了 33.3%。这说明普通品种在胁迫处理初期受水分抑制影响较大,光合的降低主要是来自于气孔的限制。但在 R6 期,普通品种在干旱胁迫条件下的 WUE 高于抗旱品种,主要原因是干旱胁迫下普通品种叶片变黄早衰而导致 Tr 显著降低($P < 0.01$)所造成的。

表 1 干旱胁迫对大豆叶片光合特性的影响

Table 1 Effects of drought stress on photosynthetic indices in soybean leaves

生育期 Growth stage	指标 Index	抗旱品种 Drought-tolerant varieties		普通品种 Ordinary varieties	
		对照 CK	旱处理 Drought treatment	对照 CK	旱处理 Drought treatment
开花期 Flowering stage	Pn/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	19.1 ± 1.01Aa	14.57 ± 1.26Ab	20.1 ± 1.62Aa	10.36 ± 1.71Bb
	Gs/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.07 ± 0.01Aa	0.05 ± 0.004Aa	0.06 ± 0.003Aa	0.05 ± 0.01Aa
	Tr/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.94 ± 0.12Aa	0.49 ± 0.17Bb	1.25 ± 0.08Aa	0.64 ± 0.19Bb
	WUE/($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	20.23 ± 2.89Aa	29.79 ± 3.15Aa	16.13 ± 1.85Aa	16.21 ± 2.12Aa
	Ci/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	276 ± 13.95Aa	211 ± 11.52Aa	303 ± 15.02Aa	142 ± 3.04Bb
	Ls/%	21 ± 1.57Aa	40 ± 2.45Aa	14 ± 1.89Aa	60 ± 3.78Bb
	AMC/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.07 ± 0.001Aa	0.07 ± 0.003Aa	0.07 ± 0.002Aa	0.07 ± 0.003Aa
结荚期 Pod setting	Pn/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	20.23 ± 1.99Aa	7.52 ± 1.70Bb	19.9 ± 3.11Aa	5.62 ± 0.90Bb
	Gs/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.07 ± 0.01Aa	0.04 ± 0.01Ab	0.07 ± 0.01Aa	0.02 ± 0.001Bb
	Tr/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	1.11 ± 0.10Aa	0.41 ± 0.06Bb	1.73 ± 0.12Aa	0.41 ± 0.03Bb
	WUE/($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	18.31 ± 1.45Aa	18.21 ± 1.22Aa	11.52 ± 0.75Aa	13.84 ± 1.62Aa
	Ci/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	253.5 ± 11.33Aa	205.5 ± 12.96Aa	247 ± 8.94Aa	194 ± 7.88Aa
	Ls/%	28 ± 1.78Aa	42 ± 2.74Aa	30 ± 1.51Aa	45 ± 2.98Aa
	AMC/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.08 ± 0.01Aa	0.04 ± 0.002Bb	0.08 ± 0.003Aa	0.03 ± 0.001Bb
鼓粒期 Seed filling stage	Pn/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	22.5 ± 2.25Aa	11.7 ± 1.56Bb	20.3 ± 2.57Aa	4.5 ± 0.56Bb
	Gs/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.06 ± 0.01Aa	0.03 ± 0.004Bb	0.06 ± 0.003Aa	0.01 ± 0.003Bb
	Tr/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	1.26 ± 0.25Aa	0.39 ± 0.06Bb	1.25 ± 0.12Aa	0.21 ± 0.08Bb
	WUE/($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	17.93 ± 1.45Aa	21.77 ± 2.94Aa	16.18 ± 1.24Aa	29.84 ± 2.27Ab
	Ci/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	298 ± 13.42Aa	258 ± 8.58Aa	285 ± 5.77Aa	202 ± 6.62Aa
	Ls/%	15.1 ± 2.63Aa	27.2 ± 5.72Aa	18 ± 2.98Aa	43 ± 8.52Bb
	AMC/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.08 ± 0.003Aa	0.05 ± 0.001Bb	0.07 ± 0.002Aa	0.02 ± 0.001Bb

注:表中数据为3次数值的平均值及其标准差;同一行中注明不同大写字母的值差异达0.01显著水平,不同小写字母的值差异达0.05显著水平;下同

Note: The data are the average of the value and the standard deviation of three duplicates; Values followed by a different capital and lowercase letters were significantly different at 0.01 and 0.05 levels in same control, respectively. Same as below

2.2 干旱胁迫对植株叶绿素荧光特性的影响

由表2可知,原初光能转换效率(Fv/Fm)、光化学猝灭(qP)、表观光合量子传递效率(ETR)和光适应下的光合电子传递量子效率(Φ_{PSII})在干旱胁迫条件下均呈下降变化,其中, Fv/Fm 在两个生育期差异并不显著,普通品种下降的幅度大于抗旱品种;抗旱品种和普通品种的 Φ_{PSII} 在R6期下降幅度较R2期大,分别下降了11.3%和15.0%。抗旱品种较普通品种有更高的qP和ETR,在R6期,正常供水条件下抗旱品种的qP和ETR分别高于普通品种

8.7%和4.4%,胁迫后分别高出9.5%和7.1%,这说明抗旱品种具有更高的电子传递效率和光化学效率。抗旱品种和普通品种的NPQ在干旱胁迫后均呈增长趋势,在R6期增加的幅度大于R2期,抗旱品种在R2期和R6期分别增加13.3%和17.9%,普通品种分别增加7.04%和9.2%,同时,抗旱品种胁迫后的NPQ增加幅度大于普通品种。从叶绿素荧光特性五个指标的比较中可以看出,干旱胁迫所导致的各项指标的变化均不显著,这说明干旱对PSII的破坏并不严重。但R6期的各项指标的变化

幅度较 R2 期更大,说明随着干旱胁迫时间的增加, PSII 遭到的破坏也在缓慢增加。

表 2 干旱胁迫对大豆叶片叶绿素荧光特性的影响

Table 2 Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters in soybean leaves

时期 Stage	参数 Parameter	抗旱品种 Drought-tolerant varieties		普通品种 Ordinary varieties	
		对照 CK	旱处理 Drought treatment	对照 CK	旱处理 Drought treatment
开花期 Flowering stage	Fv/Fm	0.80 ± 0.01 Aa	0.78 ± 0.02 Aa	0.79 ± 0.01 Aa	0.75 ± 0.01 Aa
	qP	0.86 ± 0.01 Aa	0.80 ± 0.03 Aa	0.85 ± 0.001 Aa	0.76 ± 0.02 Aa
	NPQ	0.65 ± 0.01 Aa	0.75 ± 0.03 Ab	0.66 ± 0.06 Aa	0.71 ± 0.07 Aa
	ETR	111.5 ± 3.55 Aa	104.6 ± 7.21 Aa	108.5 ± 4.26 Aa	100.7 ± 5.22 Aa
	Φ_{PSII}	0.62 ± 0.01 Aa	0.60 ± 0.02 Aa	0.62 ± 0.01 Aa	0.59 ± 0.03 Aa
鼓粒期 Seed filling stage	Fv/Fm	0.83 ± 0.003 Aa	0.81 ± 0.01 Aa	0.82 ± 0.004 Aa	0.77 ± 0.01 Aa
	qP	0.92 ± 0.01 Aa	0.83 ± 0.02 Aa	0.84 ± 0.01 Aa	0.76 ± 0.02 Aa
	NPQ	0.69 ± 0.01 Aa	0.84 ± 0.01 Ab	0.69 ± 0.01 Aa	0.76 ± 0.02 Aa
	ETR	130.8 ± 2.76 Aa	119.1 ± 4.63 Aa	125.1 ± 6.35 Aa	110.7 ± 1.82 Aa
	Φ_{PSII}	0.62 ± 0.03 Aa	0.55 ± 0.02 Aa	0.60 ± 0.01 Aa	0.51 ± 0.01 Aa

2.3 对植株生理特性的影响

注: a:抗旱品种-对照, b:抗旱品种-处理,
c:普通品种-对照, d:普通品种-处理

Note: a; drought-tolerant varieties (CK), b; drought-tolerant varieties (treatment), c; ordinary varieties (CK), d; ordinary varieties (treatment)

图 1 干旱胁迫对不同时期大豆叶片丙二醛 (A)、可溶性糖 (B) 和脯氨酸 (C) 浓度的影响

Fig.1 Effects of drought stress on content of MDA (A), soluble sugar (B) and proline (C) in soybean leaves at R2, R4 and R6 stages

从图 1A 可以看出,在干旱胁迫条件下,叶肉细胞内的丙二醛含量增加,其中以 R6 期最为显著 ($P < 0.05$)。从不同时期叶片丙二醛含量的变化来

看,正常供水处理的抗旱大豆品种和普通大豆品种在 R2 期和 R4 期的丙二醛含量均较低,在干旱胁迫条件下,丙二醛含量的增长百分率也较少,在 R2 期分别增加 14.3% 和 25.0%,在 R4 期分别增加 15.1% 和 22.2%。但在 R6 期,对照和处理的大豆叶片的丙二醛含量均比 R2 期和 R4 期高,在干旱胁迫条件下,丙二醛含量呈显著增长趋势 ($P < 0.05$),抗旱品种和普通品种分别增加 41.7% 和 46.7%。从图 1B 和图 1C 可以看出,在干旱胁迫条件下,脯氨酸和可溶性糖含量均呈增长趋势,其中可溶性糖含量在 R6 期呈显著增加 ($P < 0.05$),抗旱品种和普通品种分别增加了 20.5% 和 23.4%,脯氨酸含量在 R4 期增加的幅度较高,抗旱品种和普通品种分别增加 18.8% 和 15.4%。从整个生育期来看,正常供水条件下叶片可溶性糖的含量是呈增长趋势的,在 R6 期达到最高,且在胁迫后可溶性糖含量的增加也较为显著。而在正常供水条件下脯氨酸的含量是呈下降趋势的,在 R6 期尤为明显。胁迫处理后叶片的脯氨酸含量虽高于对照叶片脯氨酸含量,但在 R6 期,抗旱品种和普通品种脯氨酸含量仍低于 R2 期和 R4 期。

3 结论与讨论

本文结果表明,干旱胁迫显著降低了植株叶片的 P_n 、 T_r 和 G_s ,这与大多数研究结果一致^[19-22]。关于干旱胁迫下叶片 P_n 下降的原因,一直是研究的热点问题,本研究结果表明,干旱胁迫条件下光合下降的原因受不同生育期叶片 G_i 和 L_s 变化的影响, R2 期 G_i 值下降较大, L_s 也较高,普通品种的 L_s 已达到 40%,说明 R2 期干旱胁迫有气孔限制因素的存在,但在 R4 期和 R6 期, G_i 下降较小, L_s 也降低,同时,表观叶肉导度 (AMC) 也呈下降变化,推测光

合作用的降低可能来自非气孔限制因素。在 R2 期和 R4 期,抗旱品种和普通品种在干旱胁迫条件下叶片的水分利用效率(WUE)与对照植株并没有发生明显变化,说明在干旱胁迫条件下抗旱品种植株对水分的利用均具有较强的调节作用,这与张晓芳等^[19]的研究结果基本一致。

已有研究表明,干旱胁迫导致植物光合机构 PSII 破坏^[9],本研究结果表明,抗旱大豆品种和普通大豆品种在干旱胁迫下原初光能转换效率(F_v/F_m)、光合电子传递量子效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭(qP)和表观光合量子传递效率(ETR)均降低,非光化学猝灭(NPQ)升高,其中抗旱大豆品种较普通品种有较高的电子传递效率和光化学效率,这与前文中 Pn 在胁迫后发生的变化基本一致, NPQ 反映的是 PSII 吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散^[11]。抗旱大豆品种在干旱胁迫下 NPQ 升高的幅度大于普通大豆品种,且在 R6 期呈显著上升($P < 0.05$),而普通大豆品种 NPQ 上升的幅度较小,这说明普通大豆品种的光合保护机构更易遭到破坏,而抗旱大豆品种更能有效地避免 PSII 光合机构遭到破坏。PSII 系统主要通过热耗散的形式来减少过剩光能对植物本身造成的破坏^[23]。从不同生育期来看,在 R6 期, Φ_{PSII} 下降的百分率大于 R2 期,这说明随着干旱胁迫时间的增加,PSII 系统受到了不同程度的破坏,这可能也是 Pn 下降的非气孔限制因素之一。在干旱胁迫条件下,qP 下降的百分率低于同生育期 Pn 下降的百分率,这说明用于光化学反应光能有一部分通过光呼吸过程而消耗,Massacci 等^[8]对棉花的研究结果也表明,干旱胁迫下 qP 的光能有一部分用于光呼吸过程。正常供水条件下,抗旱大豆品种和普通大豆品种 F_v/F_m 几乎不发生变化,这与 Massacci 等^[8]和孙海峰等^[11]的研究结果基本一致。整个生育期 F_v/F_m 在胁迫处理后略有下降,抗旱品种较普通品种下降幅度小,说明普通大豆品种较抗旱大豆品种在中度萎蔫时对水分胁迫的响应更为敏感。

在干旱胁迫初期(R2 期和 R4 期),大豆体内 MDA 的含量并没有显著增加,而在 R6 期,抗旱品种和普通品种 MDA 含量显著增加,这说明在胁迫初期,大豆对细胞膜脂氧化有一定的防御作用,MDA 的积累与膜脂过氧化所引起的膜结构的破坏没有显著相关,可能有其它生理反应参与了膜结构损伤的防御过程,这与王启明^[14]和李明等^[15]的研究结果基本一致。在胁迫后期,抗旱大豆品种和普通大豆品种 MDA 含量的增长幅度较大,这说明随着胁迫

时间的增加,MDA 在大豆叶片中大量积累,这时大豆已无法对细胞膜脂的过氧化作用起太大的防御作用。脯氨酸和可溶性糖是渗透性调节物质,植物在干旱胁迫条件下,体内会积累脯氨酸和可溶性糖来降低细胞的膜脂过氧化作用,从而缓解干旱胁迫对植物带来的伤害。研究结果也表明,在不同的生育期,脯氨酸和可溶性糖的变化趋势不同。在正常供水条件下,可溶性糖含量在三个生育期内呈缓慢增长趋势,而脯氨酸含量在三个生育期内呈缓慢下降趋势。可溶性糖和脯氨酸的变化有互补的趋势,这与张美云等^[24]的研究结果基本一致。从图 1C 可以看出,在干旱胁迫条件下,抗旱品种比普通品种积累了更多的脯氨酸以有效地抵御干旱所带来的伤害,叶片脯氨酸含量可以成为大豆抗旱的一个参考指标。

本文结果表明,干旱胁迫降低了大豆植株叶片的光合能力,使光系统 II 光化学传递效率下降,同时,导致膜结构遭到破坏、渗透性调节物质增加。

参考文献:

- [1] Ashraf M. Inducing drought tolerance in plants: Recent advances[J]. *Biotechnology Advances*, 2010, 28: 169 - 183.
- [2] Sapeta H, Costa J M, Lourenço T, et al. Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 85: 76 - 84.
- [3] França M G C, Thi A T P, Pimentel C, et al. Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, 43: 227 - 237.
- [4] 白莉萍, 隋方功, 孙朝晖, 等. 土壤水分胁迫对玉米形态发育及产量的影响[J]. *生态学报*, 2004, 7(7): 1 556 - 1 560.
- [5] 任海洋, 童淑媛, 杜维广, 等. 结荚鼓粒期土壤水分胁迫对不同大豆品种形态和生理特性的影响[J]. *中国油料作物学报*, 2011, 33(4): 362 - 367.
- [6] Shanguan Z P, Shao M G, Dyckmans J. Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1999, 154: 753 - 758.
- [7] 李志军, 罗青红, 伍维模, 等. 干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. *干旱区研究*, 2009, 1(1): 45 - 52.
- [8] Massacci A, Nabiev S M, Pietrosanti L, et al. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions

- studied by gas - exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2008, 46: 189 - 195.
- [9] White A J, Critchley C. Rapid light curves: a new fluorescence method assess the state of the photosynthetic apparatus [J]. *Photosynthesis Research*, 1999, 59 (1): 63 - 72.
- [10] Mishra K B, Iannacone R, Petrozza A, et al. Engineered drought tolerance in tomato plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission [J]. *Plant Science*, 2012, 182: 79 - 86.
- [11] 孙海锋, 战 勇, 林海荣, 等. 花期干旱对不同基因型大豆叶绿素荧光特性的影响 [J]. *大豆科学*, 2008, 2 (1): 56 - 59.
- [12] 高 蕾, 刘丽君, 董守坤, 等. 干旱胁迫对大豆幼苗叶片生理生化特性的影响 [J]. *东北农业大学学报*, 2009, 40 (8): 1 - 4.
- [13] 王 敏, 张从宇, 马同富, 等. 大豆品种苗期抗旱性研究 [J]. *中国油料作物学报*, 2004, 26 (3): 29 - 32.
- [14] 王启明, 徐心诚, 马原松, 等. 干旱胁迫下大豆开花期的生理生化变化与抗旱性的关系 [J]. *干旱地区农业研究*, 2005, 23 (4): 98 - 102.
- [15] 李 明, 王根轩. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响 [J]. *生态学报*, 2002, 22 (4): 503 - 507.
- [16] 卢琼琼, 宋新山, 严登华. 高温干旱双重胁迫对大豆光合特性的影响 [J]. *湖北农业科学*, 2012, 51 (10): 1 971 - 1 974.
- [17] 袁 野, 邴 鑫, 徐克章, 等. 大豆品种抗旱性早期鉴定方法 [J]. *中国油料作物学报*, 2010, 32 (4): 518 - 524.
- [18] 张治安, 陈展宇. *植物生理学实验技术* [M]. 长春: 吉林大学出版社, 2008.
- [19] 张晓芳, 贾志宽, 朱翠林, 等. 水分胁迫对大豆结荚期光合生理及生物量的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2012, 30 (4): 97 - 104.
- [20] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响 [J]. *生态学报*, 2011, 31 (5): 1 303 - 1 311.
- [21] 尹颢鹏, 刘雪梅, 商志伟, 等. 不同干旱胁迫下欧李光合及叶绿素荧光参数的响应 [J]. *植物生理学报*, 2011, 47 (3): 452 - 458.
- [22] 李 娟, 彭镇华, 高 健, 等. 干旱胁迫下黄条金刚竹的光合和叶绿素荧光特性 [J]. *应用生态学报*, 2011, 22 (6): 1 395 - 1 402.
- [23] 卜令铎, 张仁和, 韩苗苗, 等. 苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应 [J]. *生态学报*, 2010, 30 (5): 1 184 - 1 191.
- [24] 张美云, 钱 吉, 郑师章. 渗透胁迫下野生大豆游离脯氨酸和可溶性糖的变化 [J]. *复旦学报: 自然科学版*, 2001, 40 (5): 558 - 561.

(责任编辑: 王丽芳)