

烯效唑对低温胁迫下绿豆初花期碳代谢、抗氧化系统及产量的影响

余明龙¹, 郑殿峰^{1,2,*}, 冯乃杰^{1,2}, 赵晶晶³, 王新欣³, 单莹³

¹广东海洋大学滨海农业学院, 广东湛江524088

²广东海洋大学深圳研究院, 广东深圳518108

³黑龙江八一农垦大学农学院, 黑龙江大庆163319

*通信作者(zdffnj@263.net)

摘要: 以绿豆‘绿丰5号’为材料, 研究15°C低温胁迫下叶面喷施50 mg·L⁻¹烯效唑(S3307)对初花期叶片碳代谢、抗氧化酶活性及产量的影响。结果表明: 外源喷施S3307能够显著增强低温胁迫下叶片过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)、蔗糖磷酸合成酶(PPS)和α-淀粉酶活性, 同时降低过氧化物酶(CAT)和蔗糖合成酶(SS)活性, 而对超氧化物歧化酶(SOD)、中性转化酶(NI)和酸性转化酶(AI)活性影响不显著; 促进可溶性糖、蔗糖和淀粉积累, 降低果糖含量; 抑制丙二醛(MDA)含量增加, 显著降低相对电导率(REC)、过氧化氢(H₂O₂)水平和超氧阴离子(O₂⁻)产生速率。此外, 叶面喷施S3307对低温胁迫下的产量损失具缓解作用, 但差异不显著。综上所述, 外源喷施S3307通过提高叶片碳代谢能力和抗氧化系统活性, 减轻了低温对绿豆造成的伤害, 从而在一定程度上缓解了低温胁迫下的产量损失。

关键词: 烯效唑; 绿豆; 低温胁迫; 碳代谢; 抗氧化系统

Effect of uniconazole on carbon metabolism, antioxidant system and yield of mung bean at initial flowering stage under low temperature stress

YU Minglong¹, ZHENG Dianfeng^{1,2,*}, FENG Naijie^{1,2}, ZHAO Jingjing³, WANG Xinxin³, SHAN Ying³

¹College of Coastal Agricultural Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang, Guangdong 524088, China

²Shenzhen Research Institute of Guangdong Ocean University, Shenzhen, Guangdong 518108, China

³College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China

*Corresponding author (zdffnj@263.net)

Abstract: This study was conducted with mung bean ‘Lüfeng5’ to investigate the effect of foliar spraying 50 mg·L⁻¹ uniconazole (S3307) on carbon metabolism, antioxidant enzyme activity, and yield at the initial flowering stage under low temperature stress of 15°C. The results showed that exogenous spraying of S3307 dramatically enhanced the activities of peroxidase (POD), ascorbate peroxidase (APX), glutathione reductase (GR), sucrose phosphate synthase (PPS), and α-amylase, diminished the activities of catalase (CAT) and sucrose synthase (SS), but had no significant effect on the activities of superoxide dismutase (SOD), neutral invertase (NI), and acid invertase (AI) in leaves under low temperature stress. Application of

收稿 2021-04-24 修定 2021-07-22

资助 国家自然科学基金(31871576)和国家重点研发计划(2019YFD1002205)。

S3307 promoted the accumulation of soluble sugar, sucrose and starch, decreased the content of fructose, inhibited the increase of malondialdehyde (MDA) content, and considerably reduced the relative electrical conductivity (REC), hydrogen peroxide (H_2O_2) level, and superoxide anion ($O_2^{\cdot-}$) production rate. Furthermore, foliar spraying S3307 could reduce the yield loss under low temperature stress, but there was no significant difference compared to the low temperature stress alone. In conclusion, the exogenous application of S3307 reduced the damage caused by low temperature to mung beans by improving the ability of carbon metabolism and the activity of the antioxidant system in leaves, thus alleviating the yield loss under low temperature stress.

Key words: uniconazole; mung bean; low temperature stress; carbon metabolism; antioxidant system

低温胁迫会引起植物体内生理代谢紊乱, 从而抑制植物生长和产量(Nahar等2015)。碳代谢与植物最终的产量形成密切相关, 且对低温敏感。研究发现低温胁迫能够抑制蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)和蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)活性, 同时增强淀粉酶活性, 降低植株体内淀粉和蔗糖含量(谷岩等2015; 王新欣等2020)。此外, 低温胁迫还会诱导活性氧(reactive oxygen species, ROS)在植株体内积累, 如超氧阴离子(superoxide anion, $O_2^{\cdot-}$)和过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)等。ROS在植物胁迫反应中具有双重作用, 低水平的ROS在信号转导中扮演第二信使的角色, 为植物生长和逆境响应所必需(Notaguchi和Okamoto 2015), 而高水平ROS会诱导膜脂质过氧化并加速植物衰老(Liu等2019b)。在细胞中, 这一过程会被一系列酶促抗氧化反应所缓解, 如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)等活性增加, 有助提高植物的耐受性。然而, 当低温持续时间延长时, ROS稳态就会失去平衡, 导致蛋白质变性(Choudhur等2017)、碳水化合物氧化(Nahar等2015)、酶活性降低(Li等2017), 甚至损伤核酸(Mittler 2002)造成细胞死亡。近年来, 利用植物生长调节剂缓解植物低温伤害的理论研究及其在生产上的实践越来越多, 这种高效且经济的技术对提高耐逆性具有重要意义。

烯效唑(uniconazole, S3307)是20世纪80年代开发应用的延缓型植物生长调节剂, 常被应用于

调控作物生长和发育、增强抗逆性等方面。Keshavarz和Khodabin (2019)等研究表明, 叶面喷施S3307通过增加可溶性糖积累, 上调SOD和CAT等抗氧化酶活性, 降低膜脂过氧化和相对电导率来提高菜豆幼苗对于旱胁迫的抵御能力, 最终诱导了产量的增加。Zhao等(2019)研究报道, 外源喷施S3307可保护光合结构免受低温损伤, 降低叶片 $O_2^{\cdot-}$ 水平, 从而增强大豆对低温胁迫的抵抗能力。

绿豆是一种重要的杂粮作物, 前人研究表明叶面喷施S3307对绿豆的生长具有积极的调控作用。黄文婷等(2020)发现, 外源喷施S3307可提高大田条件下大豆各生育时期叶片SS和SPS活性, 同时降低转化酶活性, 促进蔗糖合成。刘洋等(2016)指出, 田间条件下喷施S3307能够增强鼓粒期绿豆叶片SOD、POD和CAT活性, 提高净光合速率, 显著增加单株粒数及籽粒产量。初花期(R1期)是绿豆生殖生长的关键时期, 温度低于20℃时就会抑制开花结荚, 进而影响产量(李平等2021), 然而, 有关于S3307缓解低温胁迫下绿豆R1期碳代谢和抗氧化系统损伤的研究尚鲜有报道。为此, 本研究通过探究叶面喷施S3307对低温胁迫下绿豆叶片膜损伤、ROS积累、碳代谢以及抗氧化酶活性的影响, 明确S3307诱导绿豆抗寒性的生理机理, 以期为绿豆栽培减轻低温损伤提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试绿豆[*Vigna radiata* (L.) Wilczek]品种为‘绿丰5号’, 由国家杂粮工程技术研究中心提供。

供试植物生长调节剂为烯效唑(S3307), 由黑

龙江八一农垦大学化控实验室提供。

1.2 试验方法

试验于2017年在黑龙江省农业科学院盆栽场及人工气候室进行。栽培土壤为草甸黑钙土,含碱解氮 $166.1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,有效磷 $38.1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效钾 $173.0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,有机质 $35.1\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,pH 7.1。所用圆形塑料桶的规格为上直径20.0 cm,下直径28.0 cm,高23.0 cm,盆底有孔,透水良好,每盆装土18.0 kg,每18.0 kg的土中一次性施入0.15 kg硫酸铵(含氮21%)、0.05 kg磷酸二铵(含 P_2O_5 46%~48%)和0.13 kg硫酸钾(含 K_2O 50%),充分混匀。选择籽粒充实、颜色一致的绿豆种子,经质量浓度5%次氯酸钠消毒3 min后,再用蒸馏水冲洗3次,将消毒后的绿豆种子以正五边形播种于塑料桶中,每盆分别播种10粒,每穴2粒。生长至VC期(子叶期)进行间苗,每盆保留生长状况相同的5株幼苗,每穴1株。此后正常水分管理至R1期(初花期)。

于R1期叶面喷施 $50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ S3307 (Zhang等2007; Zhao等2019),并进行 15°C 低温胁迫(Funatsuki等2004; Takahashi等2005)。试验共设3个处理,每个处理50盆: (1) CK: 喷施清水,自然环境下生长; (2) LT: 喷施清水+ 15°C 低温胁迫; (3) LT+S: 喷施 $50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ S3307+ 15°C 低温胁迫。于喷施清水和S3307 36 h后在人工气候室中进行低温胁迫,光照正常,相对湿度为75%。分别在低温胁迫后1、2、3和4 d以及低温处理4 d后转移至自然环境下恢复4 d (处理后第8天)进行取样,共取样5次,取样部位均为倒三功能叶,用于相关生理生化指标测定。另外,在试验过程中分别将LT和LT+S处理的植株在低温胁迫后1、2、3和4 d的4盆植株转移至自然环境下,生长至R8期(完熟期)进行收获测产。试验采用完全随机区组设计,每个处理均为3次独立的生物学重复。

1.3 生理指标测定

参照Elstner和Heupel (1976)的方法测定 O_2^- 产生速率; 参照Brennan和Frenkel (1977)的方法测定 H_2O_2 含量; MDA含量采用硫代巴比妥酸法测定(Wu等2015); 相对电导率(relative electrical conductivity, REC)、 α -淀粉酶活性、 β -淀粉酶活性、果糖、可溶性糖、蔗糖和淀粉含量参照张志良(2003)的方

法测定; 酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutral invertase, NI)活性参照Mirajkar等(2016)的方法测定; SS和SPS活性参照高俊凤(2006)的方法测定; SOD、POD、CAT和APX活性参照Liu等(2019b)的方法测定; GR活性参照Foyer和Halliwell (1976)的方法测定。

1.4 产量及产量构成因素测定

成熟后随机选取10株绿豆,测定单株荚数、单株粒数及单株粒重,以单株粒重表示产量。

1.5 数据处理与统计分析

应用Microsoft Excel 365软件进行数据处理和分析, SPSS Statistics 26软件进行数据统计分析, 差异显著性检验通过单因素方差分析(ANOVA), Duncan's新复极差法比较得出, 最后使用Origin 2019软件进行绘图。

2 实验结果

2.1 烯效唑对低温胁迫下绿豆叶片膜损伤的影响

由图1可知, 与对照(CK)相比, 低温胁迫(LT)诱导叶片REC (图1-A)和MDA (图1-B)含量显著增加, 且随胁迫时间延长呈上升趋势, 分别较CK增加了13.24%~149.30%和140.17%~566.03%。与LT相比, LT+S处理显著降低了低温胁迫后2~4 d叶片REC含量和胁迫1 d叶片MDA含量, 降幅分别为14.77%~24.53%和17.86%。在正常生长条件下恢复4 d (处理第8天), LT和LT+S叶片REC迅速降低, 恢复到CK水平; MDA含量也有所下降, 但仍显著高于CK, LT+S处理后叶片REC和MDA恢复能力快于LT处理。说明低温胁迫导致叶片膜脂过氧化加剧, 并且这种损伤会随时间逐渐积累, 而喷施S3307能够缓解ROS对细胞造成的氧化损伤, 维持细胞膜的稳定性。

2.2 烯效唑对低温胁迫下绿豆叶片ROS含量的影响

如图2所示, 常温处理下叶片 O_2^- 产生速率(图2-A)和 H_2O_2 (图2-B)含量在处理期间变化较为平缓。与CK相比, LT诱导叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量显著提高, 且随胁迫时间延长逐渐增加, 分别较CK增加了109.93%~432.86%和29.73%~99.47%。在低温胁迫下, 叶面喷施S3307能够抑制细胞内 O_2^- 和 H_2O_2 积累, 表现为LT+S处理叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含

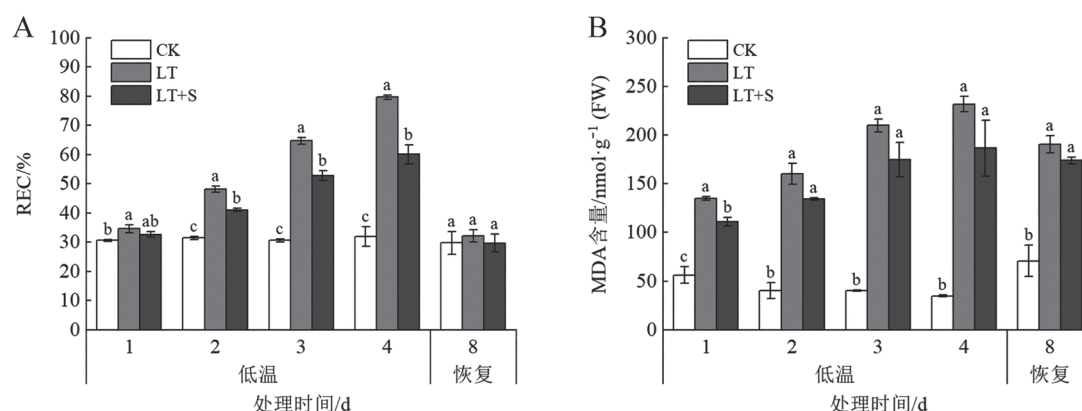
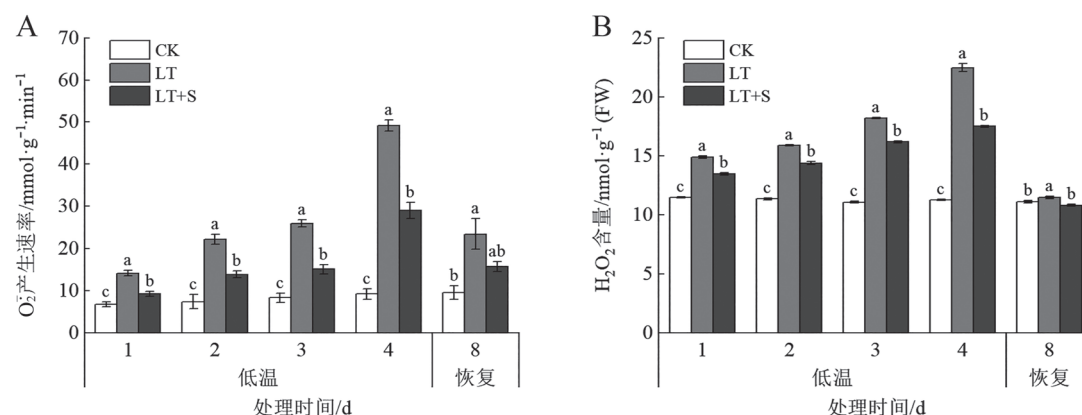


图1 烯效唑对低温胁迫及恢复后绿豆叶片相对电导率(A)和丙二醛含量(B)的影响

Fig. 1 Effects of uniconazole on relative electrical conductivity (REC) (A) and malondialdehyde (MDA) content (B) of mung bean leaves after low temperature stress and recovery

图2 烯效唑对低温胁迫及恢复后绿豆叶片 O_2^- 产生速率(A)和 H_2O_2 含量(B)的影响Fig. 2 Effects of uniconazole on O_2^- production rate (A) and H_2O_2 content (B) of mung bean leaves after low temperature stress and recovery

量均显著低于同期LT处理, 降幅分别为34.93%~41.77%和9.33%~22.20%。恢复生长4 d后, LT处理叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量仍显著高于CK, 而LT+S处理叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量均恢复到CK水平。可见, S3307在维持细胞内ROS稳态, 降低细胞氧化损伤方面发挥着积极作用。

2.3 烯效唑对低温胁迫下绿豆叶片糖类物质含量的影响

由图3可见, 低温胁迫能够促进叶片果糖(图3-A)和可溶性糖(图3-B)积累, 在胁迫4 d后达到最大, 分别较CK增加了32.41%~192.39%和56.52%~137.37%; 与LT相比, 喷施S3307进一步增加了叶片

可溶性糖含量, 在胁迫后1~4 d显著增加7.66%~20.39%, 但果糖含量表现出相反的变化趋势, LT+S叶片果糖含量在处理2~4 d期间较LT显著降低13.39%~24.46%; 正常条件下恢复4 d后, 叶片果糖和可溶性糖含量均快速下降, 但仍显著高于CK, LT+S比LT具有更高的可溶性糖含量和更低的果糖含量。蔗糖(图3-C)和淀粉(图3-D)含量在低温胁迫下分别较CK显著降低了22.37%~65.77%和67.49%~84.17%; 与LT相比, S3307处理能在一定程度上恢复低温胁迫对叶片蔗糖和淀粉含量的抑制, 蔗糖含量在1和4 d显著提高17.65%和49.44%, 淀粉含量在处理1~4 d显著提高47.86%~199.48%; 恢复生长

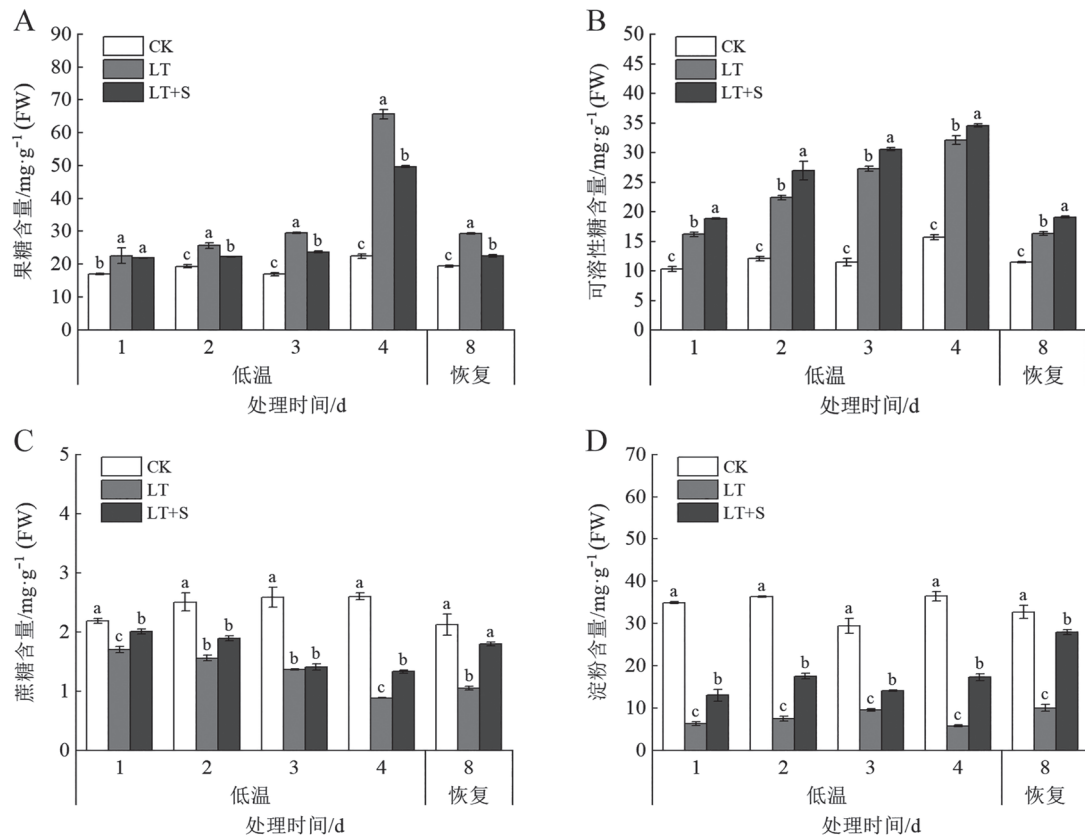


图3 烯效唑对低温胁迫及恢复后绿豆叶片果糖(A)、可溶性糖(B)、蔗糖(C)和淀粉(D)含量的影响

Fig. 3 Effects of uniconazole on the contents of fructose (A), soluble sugar (B), sucrose (C) and starch (D) of mung bean leaves after low temperature stress and recovery

4 d后, LT+S叶片蔗糖和淀粉含量恢复速度显著高于LT处理, 且蔗糖含量恢复到CK水平。说明S3307能通过调控糖类物质的合成与分解提高绿豆在低温胁迫下的适应能力。

2.4 烯效唑对低温胁迫下绿豆叶片碳代谢相关酶活性的影响

由图4可以看出, 与CK相比, 低温胁迫明显提高了叶片SS (图4-A)和 α -淀粉酶(图4-E)活性, 分别增加了73.66%~138.87%和17.00%~80.12%; 而SPS (图4-B)、AI (图4-C)和NI (图4-D)活性显著降低, 降幅分别为50.83%~67.67%、22.29%~48.80%和21.62%~38.27%。S3307处理增加了低温胁迫下叶片SPS和 α -淀粉酶活性, 分别较LT增加了65.04%~138.46%和14.34%~38.46%, SS活性较LT显著降低了23.96%~41.41%, 而AI和NI活性与LT差异不显著。

恢复正常生长4 d后, LT+S比LT具有更高的SPS活性以及更低的SS和 α -淀粉酶活性; LT和LT+S的NI活性恢复到CK水平, 但AI活性仍显著低于CK。LT和LT+S的 β -淀粉酶(图4-F)活性在胁迫后1、2和4 d与CK均无显著差异, 但LT+S在胁迫后3 d显著降低; 恢复生长后, LT+S的 β -淀粉酶活性显著高于CK和LT。

2.5 烯效唑对低温胁迫下绿豆叶片抗氧化酶活性的影响

如图5所示, 低温胁迫明显上调了叶片SOD (图5-A)、POD (图5-B)、APX (图5-D)和GR (图5-E)活性, 分别较CK增加了9.96%~29.17%、47.48%~211.55%、23.12%~127.97%和22.34%~34.69%; 而CAT (图5-C)活性在低温处理后显著降低, 降幅为21.66%~46.37%。与LT相比, S3307处理进一步增

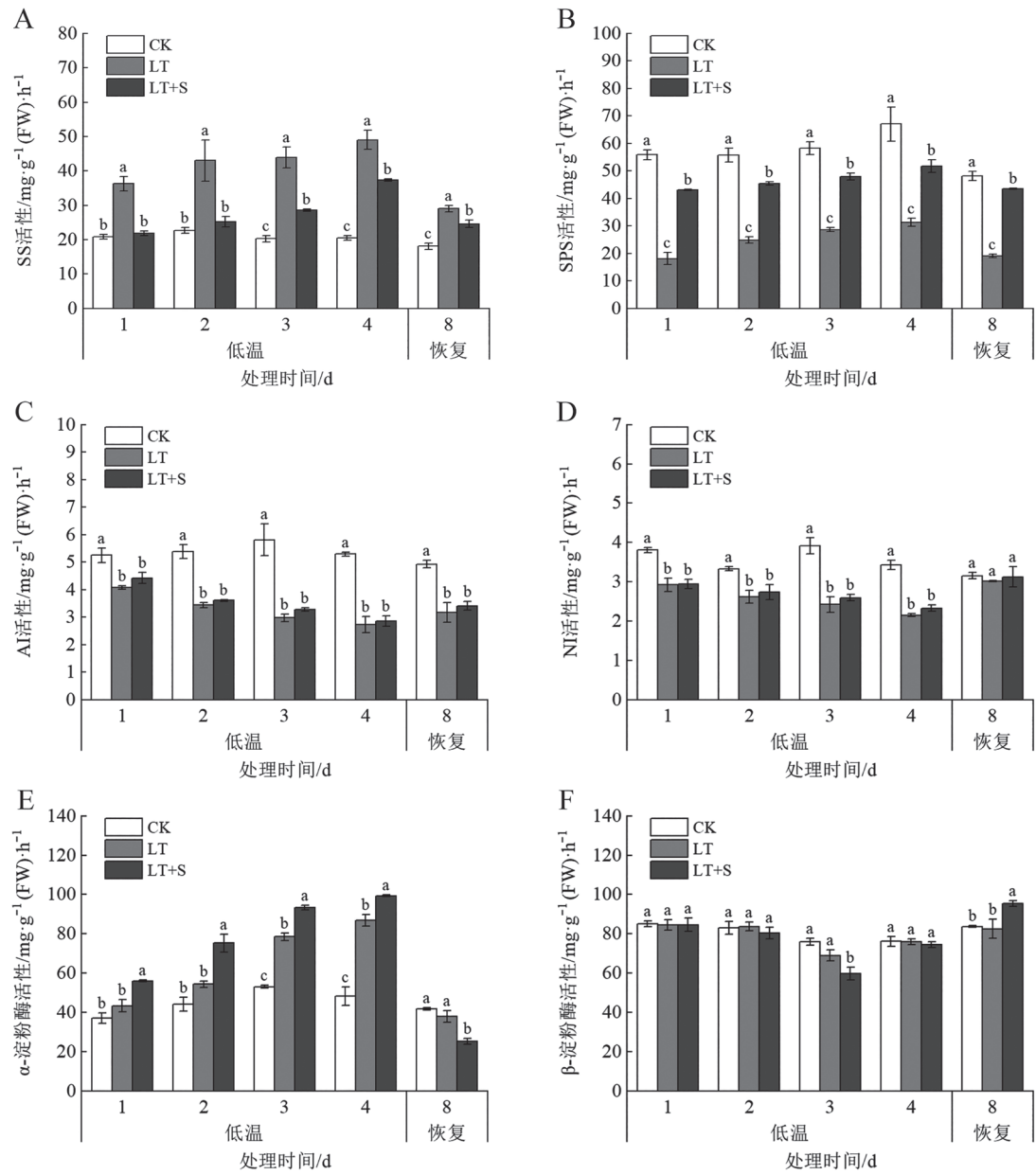


图4 烯效唑对低温胁迫及恢复后绿豆叶片碳代谢相关酶活性的影响

Fig. 4 Effects of uniconazole on activities of enzymes related to carbon metabolism of mung bean leaves after low temperature stress and recovery

加了叶片抗氧化酶活性, 其中SOD活性增加不显著, POD活性在1~4 d显著提高9.02%~42.73%, APX活性在2~4 d显著增强13.32%~24.26%, GR活性在1、2和4 d显著上调19.35%、21.53%和17.00%; S3307处理叶片CAT活性在胁迫后1~3 d与LT无显著差异, 但在4 d显著降低48.48%。恢复生长4 d后, 除CAT外

其余酶活性均有不同程度降低, 其中LT+S和LT叶片SOD活性恢复到CK水平, POD、APX和GR活性均显著高于CK, 但POD和APX在S3307处理后比LT处理具有更高的活性; LT+S和LT处理CAT活性均有所提高, 但仍显著低于CK。上述结果表明S3307处理能够进一步提高抗氧化酶活性, 增强ROS清除

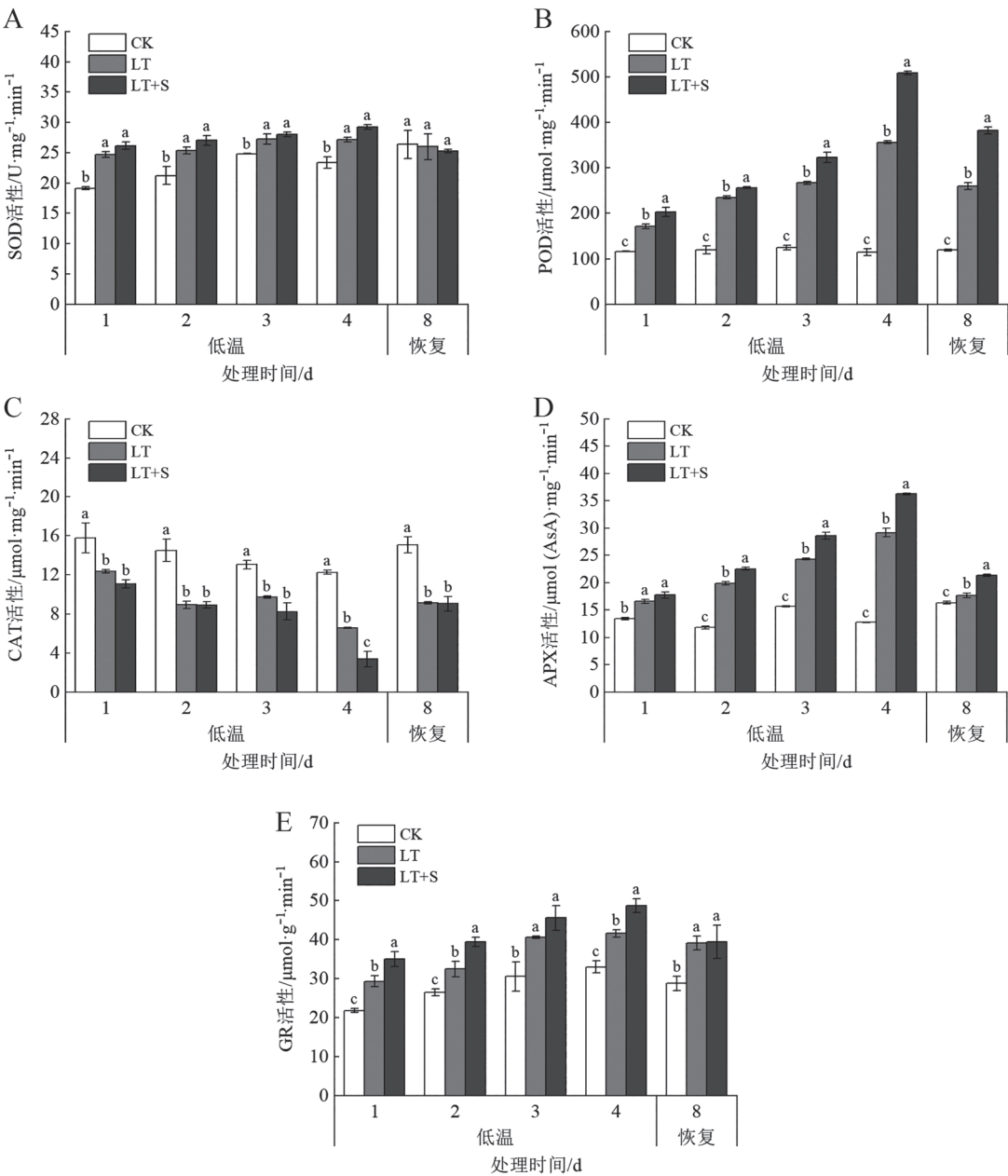


图5 烯效唑对低温胁迫及恢复后绿豆叶片抗氧化酶活性的影响
Fig. 5 Effects of uniconazole on the activities of antioxidant enzymes of mung bean leaves after low temperature stress and recovery

能力,从而有利于缓解低温胁迫造成的损伤。

2.6 烯效唑对低温胁迫下绿豆产量及其构成因素的影响

由表1可知,与CK相比,不同低温时间绿豆单株荚数和单株粒数均显著下降,产量在胁迫后3和

4 d显著降低,且变化趋势均表现为CK>LT1>LT2>LT3>LT4 (数字为胁迫处理时间,单位: d),低温胁迫后产量减少率分别为9.18%、11.61%、20.97%和36.33%。与LT相比,喷施S3307对绿豆单株荚数无显著性影响;单株粒数在胁迫3 d显著提高,4 d

表1 烯效唑对低温胁迫下绿豆产量及产量构成因素的影响
Table1 Effect of uniconazole on yield and yield components of mung bean under low temperature stress

处理	单株荚数	单株粒数	产量/g·株 ⁻¹
CK	20.4±0.3 ^a	112.6±10.1 ^a	5.34±0.10 ^a
LT1	10.7±0.1 ^b	95.0±7.3 ^b	4.85±0.08 ^{ab}
LT1+S	10.7±0.1 ^b	70.8±5.0 ^c	5.16±0.11 ^a
LT2	8.8±0.1 ^{bc}	56.0±6.9 ^{de}	4.72±0.08 ^{ab}
LT2+S	9.2±0.1 ^b	61.5±5.6 ^d	5.02±0.10 ^a
LT3	8.7±0.1 ^{bc}	58.0±5.0 ^{de}	4.22±0.07 ^b
LT3+S	8.4±0.1 ^{bc}	72.2±8.4 ^c	4.47±0.08 ^b
LT4	7.1±0.1 ^c	54.7±6.4 ^e	3.40±0.09 ^c
LT4+S	6.7±0.1 ^c	44.2±7.7 ^f	4.33±0.06 ^c

CK: 自然环境下生长; LT: R1期低温胁迫处理; LT+S: R1期低温胁迫+喷施50 mg·L⁻¹ S3307; 1~4表示R1期冷害胁迫时间(d); 同一列不同字母表示不同处理间差异显著(P<0.05)。

显著降低; 产量在胁迫后1、2、3和4 d分别较LT增加6.39%、6.36%、5.92%和27.35%, 但未达到差异显著水平。

3 讨论

低温胁迫能够诱导ROS (如O₂⁻和H₂O₂)积累, 前人研究表明低水平的ROS是植物响应环境胁迫所必需的, 但其过度积累会启动膜脂过氧化作用, 造成MDA含量增加, 而当MDA含量积累到一定程度时, REC就会上升, 导致膜通透性增大, 电解质外渗(王诗雅等2021)。REC和MDA也被认为是衡量膜结构完整性的重要指标(Liu等2019b)。本研究发现, 低温胁迫导致叶片O₂⁻产生速率、REC、MDA和H₂O₂含量均显著增加且随胁迫时间的延长上升幅度增大, 这与Zhao等(2016)在黄瓜中的研究结果一致, 说明低温胁迫诱导了膜脂过氧化加剧, 损伤了细胞膜。当细胞内ROS稳态被打破时, 植物体内存在的自由基清除途径将会启动以应对氧化胁迫(李琬等2020; 孙海燕等2020)。其中由SOD、POD、CAT、APX和GR等组成的抗氧化酶系统被认为是最主要的途径, 胁迫条件下, 提高上述抗氧化酶活性有利于维持细胞内较低水平的ROS, 从而能够在一定程度上缓解或防御低温胁迫(Liu等2019b; 张

俊康等2020)。本研究表明, 低温胁迫下叶片SOD、POD、APX和GR活性显著提高, 而CAT活性显著下降, 可见植物体内的抗氧化系统已被激活来抵御低温胁迫, SOD、POD、APX和GR活性受低温胁迫诱导, 而CAT活性对低温胁迫敏感, 也可能是高浓度H₂O₂反馈抑制CAT活性(Nahar等2015; Horváth等2007)。外源施加S3307可提高植物在逆境胁迫中的耐受性, 郑春芳等(2016)发现, 叶面喷施S3307能显著上调低温胁迫下秋茄叶片的SOD、POD和APX活性, 改善抗氧化系统运行, 缓解低温损伤; Zhao等(2019)也指出, S3307处理可有效增强不同耐冷性大豆叶片的CAT、POD、APX和GR活性。本研究表明, 低温和恢复期间, S3307处理可进一步增强叶片SOD、POD、APX和GR活性, 表明S3307提高了抗氧化系统活性, 在红小豆(项洪涛等2019)的研究中也报道了相似的结果。与前人研究不同的是, 我们发现低温胁迫下CAT活性在S3307处理后有所降低, 这可能是因为S3307对低温胁迫后叶片的CAT活性具有抑制作用, CAT活性降低会诱导H₂O₂积累, H₂O₂浓度提高, 有利于细胞膜结构中释放过氧化物酶(Bekheta等2009)。此外, 喷施S3307抑制了低温胁迫下叶片MDA含量和REC的增加, 同时维持了较低的O₂⁻和H₂O₂水平, 这也与低温胁迫下S3307处理后抗氧化酶活性提高的结果相一致。上述结果说明S3307可提高低温胁迫下绿豆叶片的抗氧化效率, 抑制ROS积累, 削弱膜脂过氧化损伤, 从而提高植株抵御低温胁迫的能力。

胁迫条件下碳代谢效率与植株生长以及产量形成密切相关, 而碳代谢相关酶活性可用于衡量碳代谢强度。本研究结果表明, 低温胁迫导致叶片蔗糖和淀粉含量降低, 同时提高了SS和α-淀粉酶活性, 抑制了SPS活性。SPS和SS是植物体内催化蔗糖合成的两种关键酶, 但在生物体内行使的功能却有所差异, SPS以果糖-6-磷酸为受体, 在蔗糖磷酸酶的作用下形成蔗糖; SS是一种可逆酶, 在植物体中可催化蔗糖合成或分解, 但通常认为SS主要催化蔗糖分解生成果糖(卢合全等2005)。由此可知, 低温胁迫造成蔗糖含量降低, 可能是由于蔗糖合成途径受阻而分解途径加快, 而淀粉含量降

低可能归因于淀粉酶活性增加,促进了淀粉水解。Qi等(2011)研究发现,增强SPS活性有利于蔗糖和淀粉积累,从而影响糖在植物体中的分配。AI和NI主要催化蔗糖或淀粉向己糖转化,促进果糖在叶片中积累(邹京南等2020)。本试验结果表明,叶片AI和NI活性在低温胁迫下显著降低,但果糖含量却显著提高,这可能是因为分解酶SS(分解方向)活性高于AI和NI,从而促进了果糖积累,这与葛淑芳等(2014)在烟草中的研究结果相似。黄文婷等(2020)发现,外源喷施S3307可促进大豆条件下大豆叶片蔗糖和淀粉积累,提高SS和SPS活性并降低转化酶活性。Liu等(2019a)研究指出,叶面喷施S3307通过调节叶片蔗糖和淀粉含量来提高结荚率和产量。本研究结果表明,LT+S处理叶片蔗糖和淀粉明显积累,SPS和 α -淀粉酶活性显著增强,但SS活性却显著降低,这可能是因为外源喷施S3307促进了蔗糖合成途径(SPS)而抑制了蔗糖分解方向(SS),蔗糖合成能力大于分解能力,蔗糖含量提高,这与邢兴华等(2019)研究在淹水胁迫下喷施二乙基二硫代氨基甲酸钠结果相似; α -淀粉酶活性、淀粉和可溶性糖含量同时增加,一个可能的解释是S3307处理使叶片蔗糖外运减少,从而提高了可溶性糖和淀粉等碳水化合物在叶片中的累积。此外,与LT相比,LT+S处理叶片NI和AI活性无显著变化,却降低了果糖含量,这可能归因于蔗糖分解方向活性降低。

绿豆花期对温度反应敏感(李平等2021),前人研究表明低温诱导叶片蔗糖含量降低,向外运输受阻,导致花器官无法获得充足的同化物,从而造成花大量脱落,最终导致减产(王新欣等2020)。本研究表明,低温胁迫降低了绿豆的单株荚数和单株粒数,最终降低产量,且低温胁迫时间越长,下降幅度越明显,这与在大豆(赵晶晶等2021)中的研究结果一致。与LT相比,低温条件下S3307处理能在一定程度上提高绿豆的单株荚数和单株粒数,从而缓解了低温胁迫下的产量损失,这与项洪涛等(2019)在红小豆上的研究结果一致。张洪鹏等(2016)研究也发现叶面喷施S3307能显著提高单株荚数,增加百粒重,提高大豆产量。

综上所述,低温胁迫造成植物体内ROS代谢紊

乱,加剧膜脂过氧化,降低碳代谢效率,从而导致产量降低。喷施S3307能通过提高SOD、POD、APX和GR等关键酶活性清除过量的 O_2^- 和 H_2O_2 ,缓解了细胞膜损伤,提高了低温胁迫下绿豆的抗氧化能力;另一方面,S3307通过增强碳代谢强度,增加叶片蔗糖和淀粉的积累,从而降低了低温胁迫下的产量损失。

参考文献(References)

- Bekheta MA, Abdelhamid MT, El-Morsi AA (2009). Physiological response of *Vicia faba* to prohexadione-calcium under saline conditions. *Planta Daninha*, 27 (4): 769–779
- Brennan T, Frenkel C (1977). Involvement of hydrogen peroxide in the regulation of senescence in pear. *Plant Physiol*, 59 (3): 411–416
- Choudhury FK, Rivero RM, Blumwald E, et al (2017). Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *Plant J*, 90 (5): 856–867
- Elstner EF, Heupel A (1976). Inhibition of nitrite formation from hydroxylammonium-chloride: a simple assay for superoxide dismutase. *Anal Biochem*, 70 (2): 616–620
- Foyer CH, Halliwell B (1976). The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism. *Planta*, 133 (1): 21–25
- Funatsuki H, Matsuba S, Kawaguchi K, et al (2004). Methods for evaluation of soybean chilling tolerance at the reproductive stage under artificial climatic conditions. *Plant Breed*, 123 (6): 558–563
- Gao JF (2006). *Experimental Guidance for Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [高俊凤 (2006). 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社]
- Ge SF, Zhang Y, Mei XM, et al (2014). Effect of exogenous salicylic acid on carbon metabolism of tobacco leaves under copper stress. *J Soil Water Conserv*, 28 (4): 324–329 (in Chinese with English abstract) [葛淑芳, 章艺, 梅笑漫等(2014). 外源水杨酸对铜胁迫下烟草叶片碳代谢的影响. 水土保持学报, 28 (4): 324–329]
- Gu Y, Cao MK, Zhang YQ, et al (2015). Effects of low temperature on photosynthetic fluorescence and enzyme activity of carbon metabolism of maize at booting stage. *Plant Physiol J*, 51 (6): 941–948 (in Chinese with English abstract) [谷岩, 曹梦可, 张玉秋等(2015). 低温对孕穗期玉米叶片光合及碳代谢酶活性的影响. 植物生理学报, 51 (6): 941–948]
- Horváth E, Szalai G, Janda T (2007). Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J Plant Growth Regul*, 26 (3): 290–300
- Huang WT, Feng NJ, Zheng DF, et al (2020). Effects of

- uniconazole and diethyl aminoethyl hexanoate on photosynthetic characteristics and carbon metabolism of soybean leaves. *Soybean Sci*, 39 (2): 243–251 (in Chinese with English abstract) [黄文婷, 冯乃杰, 郑殿峰等(2020). 烯效唑和胺鲜酯对大豆叶片光合特性与碳代谢的调控效应. *大豆科学*, 39 (2): 243–251]
- Keshavarz H, Khodabin G (2019). The role of uniconazole in improving physiological and biochemical attributes of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) subjected to drought stress. *J Crop Sci Biotech*, 22 (2): 161–168
- Li P, Lin GF, Xie SQ (2021). Research progress on the physiological growth response mechanism of mung bean to abiotic stress. *J Shanxi Agric Sci*, 49 (2): 247–252 (in Chinese with English abstract) [李平, 蔺桂芬, 谢淑芹 (2021). 绿豆对非生物逆境胁迫的生理生长应答机制响应研究进展. *山西农业科学*, 49 (2): 247–252]
- Li W, Xiang HT, He N, et al (2020). Effects of uniconazole on yield and stem anti-stress physiology of adzuki bean under low temperature stress during seedling stage. *Agric Res Arid Areas*, 38 (2): 199–206, 213 (in Chinese with English abstract) [李琬, 项洪涛, 何宁等(2020). 烯效唑对苗期低温胁迫下红小豆产量及茎部抗逆生理指标的影响. *干旱地区农业研究*, 38 (2): 199–206, 213]
- Li Z, Xu JG, Gao Y, et al (2017). The synergistic priming effect of exogenous salicylic acid and H_2O_2 on chilling tolerance enhancement during maize (*Zea mays* L.) seed germination. *Front Plant Sci*, 8: 1153
- Liu CJ, Feng NJ, Zheng DF, et al (2019a). Uniconazole and diethyl aminoethyl hexanoate increase soybean pod setting and yield by regulating sucrose and starch content. *J Sci Food Agr*, 99 (2): 748–758
- Liu XL, Zhang H, Jin YY, et al (2019b). Absciscic acid primes rice seedlings for enhanced tolerance to alkaline stress by upregulating antioxidant defense and stress tolerance-related genes. *Plant Soil*, 438 (1–2): 39–55
- Liu Y, Zheng DF, Feng NJ, et al (2016). Effects of spraying uniconazole and kinetin in leaves of carbon metabolism and grain yield on mung bean in R6. *Southwest China J Agric Sci*, 29 (7): 1584–1589 (in Chinese with English abstract) [刘洋, 郑殿峰, 冯乃杰等(2016). 鼓粒期叶施烯效唑和激动素对绿豆叶片碳代谢及籽粒产量的影响. *西南农业学报*, 29 (7): 1584–1589]
- Lu HQ, Shen FF, Liu LX, et al (2005). Recent advances in study on plant sucrose synthase. *Chin Agric Sci Bull*, 21 (7): 34–37, 57 (in Chinese with English abstract) [卢合全, 沈法富, 刘凌霄等(2005). 植物蔗糖合成酶功能与分子生物学研究进展. *中国农学通报*, 21 (7): 34–37, 57]
- Mirajkar SJ, Suprasanna P, Vaidya ER (2016). Spatial distribution and dynamics of sucrose metabolising enzymes in radiation induced mutants of sugarcane. *Plant Physiol Biochem*, 100: 85–93
- Mittler R (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci*, 7 (9): 405–410
- Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam MM, et al (2015). Exogenous spermidine alleviates low temperature injury in mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings by modulating ascorbate-glutathione and glyoxalase pathway. *Int J Mol Sci*, 16 (12): 30117–30132
- Notaguchi M, Okamoto S (2015). Dynamics of long-distance signaling via plant vascular tissues. *Front Plant Sci*, 6: 161
- Qi HY, Hua LJ, Zhao L, et al (2011). Carbohydrate metabolism in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seedlings and yield and fruit quality as affected by low night temperature and subsequent recovery. *Afr J Biotechnol*, 10 (30): 5743–5749
- Sun HY, Du DF, Guo W (2020). Effects of soaking seed with humic acid on antioxidant system of kidney bean (*Phaseolus vulgaris*) seedlings under low-temperature stress. *Plant Physiol J*, 56 (11): 2408–2416 (in Chinese with English abstract) [孙海燕, 牡丹凤, 郭伟(2020). 腐植酸浸种对低温胁迫下菜豆幼苗抗氧化系统的影响. *植物生理学报*, 56 (11): 2408–2416]
- Takahashi R, Benitez ER, Funatsuki H, et al (2005). Soybean maturity and pubescence color genes improve chilling tolerance. *Crop Sci*, 45 (4): 1387–1393
- Wang SY, Zheng DF, Xiang HT, et al (2021). Damage of AsA-GSH cycle of soybean leaves under waterlogging stress at initial flowing stage and the mitigation effect of uniconazole. *Sci Agric Sin*, 54 (2): 271–285 (in Chinese with English abstract) [王诗雅, 郑殿峰, 项洪涛等(2021). 初花期淹水胁迫对大豆叶片AsA-GSH循环的损伤及烯效唑的缓解效应. *中国农业科学*, 54 (2): 271–285]
- Wang XX, Zhao JJ, Feng NJ, et al (2020). Effects of low temperature stress on physiological activity and yield of different soybean canopy leaves of flowering stage. *Soybean Sci*, 39 (2): 252–259 (in Chinese with English abstract) [王新欣, 赵晶晶, 冯乃杰等(2020). 低温胁迫对大豆花期不同冠层叶片生理活性及产量的影响. *大豆科学*, 39 (2): 252–259]
- Wu ZC, Zhao XH, Sun XC, et al (2015). Antioxidant enzyme systems and the ascorbate-glutathione cycle as contributing factors to cadmium accumulation and tolerance in two oilseed rape cultivars (*Brassica napus* L.) under moderate cadmium stress. *Chemosphere*, 138: 526–536
- Xiang HT, Li W, He N, et al (2019). Effects of S_{3307} on physiology of chilling resistance in root and on yield of adzuki bean under low temperature stress during seedling stage. *Acta Pratac Sin*, 28 (7): 92–102 (in Chinese with English abstract) [项洪涛, 李琬, 何宁等(2019). 苗期低温胁迫下

- 烯效唑对红小豆根系抗寒生理及产量的影响. 草业学报, 28 (7): 92–102]
- Xing XH, Xu ZJ, Qi YJ, et al (2019). Effect of exogenous sodium diethyldithiocarbamate on carbon metabolism of soybean under waterlogging at flowering stage. *Chin J Oil Crop Sci*, 41 (1): 64–74 (in Chinese with English abstract) [邢兴华, 徐泽俊, 齐玉军等(2019). 外源二乙基二硫代氨基甲酸钠对花期淹水大豆碳代谢的影响. 中国油料作物学报, 41 (1): 64–74]
- Zhang HP, Zhang PP, Li B, et al (2016). Effects of uniconazole on leaf photosynthetic characteristics and yield of soybean under waterlogging stress. *Chin J Oil Crop Sci*, 38 (5): 611–618 (in Chinese with English abstract) [张洪鹏, 张盼盼, 李冰等(2016). 烯效唑对淹水胁迫下大豆叶片光合特性及产量的影响. 中国油料作物学报, 38 (5): 611–618]
- Zhang JK, Ma L, Wu SQ, et al (2020). Alleviation effect of exogenous melatonin on low temperature injury of *Acetivindia arguta*. *Plant Physiol J*, 56 (5): 1081–1087 (in Chinese with English abstract) [张俊康, 马丽, 吴姝青等 (2020). 外源褪黑素对软枣猕猴桃低温伤害的缓解效应. 植物生理学报, 56 (5): 1081–1087]
- Zhang MC, Duan LS, Tian XL, et al (2007). Uniconazole-induced tolerance of soybean to water deficit stress in relation to changes in photosynthesis, hormones and antioxidant system. *J Plant Physiol*, 164 (6): 709–717
- Zhang ZL (2003). *The Experimental Guide for Plant Physiology*. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [张志良(2003). 植物生理学实验指导. 3版. 北京: 高等教育出版社]
- Zhao HL, Ye L, Wang YP, et al (2016). Melatonin increases the chilling tolerance of chloroplast in cucumber seedlings by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate-glutathione cycle. *Front Plant Sci*, 7: 1814
- Zhao JJ, Feng NF, Wang XX, et al (2019). Uniconazole confers chilling stress tolerance in soybean (*Glycine max* L.) by modulating photosynthesis, photoinhibition, and activating oxygen metabolism system. *Photosynthetica*, 57 (2): 446–457
- Zhao JJ, Zhou N, Zheng DF (2021). Low temperature stress at soybean flowering stage: effect on sucrose metabolism of leaves and yield. *Chin Agric Sci Bull*, 37 (9): 1–8 (in Chinese with English abstract) [赵晶晶, 周浓, 郑殿峰(2021). 低温胁迫对大豆花期叶片蔗糖代谢及产量的影响. 中国农学通报, 37 (9): 1–8]
- Zheng CF, Chen JN, Qiu JB, et al (2016). Effect of uniconazole on photosynthesis and antioxidant system in *Kandelia obovata* seedlings under low temperature stress. *Plant Physiol J*, 52 (1): 109–116 (in Chinese with English abstract) [郑春芳, 陈继浓, 仇建标等(2016). 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗光合作用与抗氧化系统的影响. 植物生理学报, 52 (1): 109–116]
- Zou JN, Yu Q, Jin XJ, et al (2020). Effects of exogenous melatonin on physiology and yield of soybean during seed filling stage under drought stress. *Acta Agron Sin*, 46 (5): 745–758 (in Chinese with English abstract) [邹京南, 于奇, 金喜军等(2020). 外源褪黑素对干旱胁迫下大豆鼓粒期生理和产量的影响. 作物学报, 46 (5): 745–758]