

干旱条件下大豆叶水分状况与渗透调节

邹琦 孙广玉

(山东农业大学栽培生理研究所,泰安,271018)

王滔

(山东省农科院作物研究所,济南,250100)

摘要

本试验利用夏大豆品种鲁豆4号和小粒豆1号为材料,研究了叶片水分状况和渗透调节对水分胁迫的响应特性。土壤的缓慢水分胁迫降低了两个大豆叶片的最低水势 $[\psi_w(\min)]$ 及相对含水量(RWC),鲁豆4号降低的程度大于小粒豆1号,说明鲁豆4号的御旱能力不及小粒豆1号。在分枝期和开花期,水分胁迫降低了叶片的饱和渗透势 (ψ_s^0) ,叶片仍可维持一定的膨压,说明大豆在此生育期内具有渗透调节能力;结荚期和鼓粒期水分胁迫只使 ψ_s^0 轻微降低,膨压则急剧减小或消失,甚至出现负值,说明此期渗透调节能力很小或完全消失。

在快速土壤水分胁迫下,两大豆品种均无渗透调节能力。

关键词 大豆;水分胁迫;渗透调节

植物在干旱条件下可通过渗透调节^[18]与弹性调节^[25]两种方式维持一定的生长速率。近年来,渗透调节的研究已成为逆境生理研究的热点。已知许多农作物如小麦^[19,20]、水稻^[13]、玉米^[9]、高粱^[9,14]、甜菜^[10]、向日葵^[22]、棉花^[8,12]等具有渗透调节能力,并发现渗透能力的强弱与作物及品种的抗旱性有一定关系^[15,20]。关于大豆有无渗透调节能力,意见不一,Turner等^[21]认为没有,而Cortes和Sincliar^[11]、Wenkert等^[26]则认为有。作者在研究小粒大豆水分生理特性的过程中,发现小粒豆1号抗旱能力优于普通大豆品种鲁豆4号^[5,6],为了揭示这种差别是否与渗透调节有关,我们研究了这两个大豆品种在不同生育阶段的叶水分状况及其渗透调节能力对水分胁迫的响应,旨在进一步明确大豆是否能通

* 本文于1993年9月8日收到。

This paper was received on Sep. 8, 1993.

过渗透调节来适应干旱的环境。

材料与方法

(一)材料的种植与干旱处理

供试品种为鲁豆 4 号及小粒豆 1 号(原品系号 7605)。在不同水分状况下的产量及其构成因素表明,小粒豆 1 号的抗旱性明显优于鲁豆 4 号^[5]。

试验于 1987 年在山东农业大学进行,全部试验采用盆栽。培养盆内径 20cm,高 25cm,每盆装干土 8.65kg,土壤田间持水量为 27%。每盆保留三株,盆土含水量用称重法控制,补水时将植株重量减去。土壤水分分为四个等级:对照(ck)为 80—85%(田间持水量的百分数,下同)、轻度水分胁迫(T_1)为 65—70%、中度水分胁迫(T_2)为 50—55%、严重水分胁迫(T_3)为 35—40%。各处理分别在两个大豆的分枝期、开花期、结荚期和鼓粒期进行。

(二)水分状况的测定

叶水势测定用压力室法^[1],主要测定中午时的最低水势 $[\psi(\min)]$;叶片饱和渗透势(ψ_s)的测定用冰点降低法^[2];叶片相对含水量(RWC)的测定用饱和称重法:取顶端第 1 片完全展开叶,迅速称出鲜重,然后浸入水中,在室内散射光下充分饱和(6 小时),称饱和鲜重,随即在 105℃ 温度下杀死叶片,在 65℃ 下烘至恒重,按下式计算 RWC:

$$\text{相对含水量(RWC)\%} = \frac{\text{自然鲜重} - \text{干重}}{\text{饱和鲜重} - \text{干重}} \times 100$$

压力—容积曲线(即 P—V 曲线)的制作,参照王万里^[1]的方法,以 ψ_w 为纵座标, RWC^{-1} 为横座标作图,从曲线中可求得下列参数:

1. 叶片渗透势(ψ_s):P—V 曲线中直线部分与曲线部分的交点为膨压消失点,此点的水势值可看作叶肉细胞的平均渗透势,或简称叶片渗透势。

2. 某一水势值下的膨压(ψ_p):利用 P—V 曲线中各水势值与相应的渗透势(由 P—V 曲线的直线外延部分算出)之差求得,即 $\psi_p = \psi_w - \psi_s$ 。

结果与讨论

(一)水分胁迫对叶片水分状况的影响

水分胁迫对植物水分生理参数的影响首先表现在叶片相对含水量的减少和水势的下降。表 1 和表 2 是两个大豆品种在不同生育期遭受不同程度水分胁迫时 $\psi_w(\min)$ 及相对应的 RWC 的变化情形。可以看出,随着水分胁迫的加剧,两品种 $\psi_w(\min)$ 和 RWC 均明显下降,水分处理间 F 检验均达差异极显著水平。多重比较结果,两个大豆 T_2 和 T_3 处理与对照的差异均达到极显著水平。但不同生育期和不同品种 $\psi_w(\min)$ 和 RWC 降低的程度不同。以不同生育期的严重水分胁迫而论,均以分枝期受影响最轻,开花、结荚两期次之,鼓粒期最严重;中度和轻度水分胁迫处理,不同生育期受影响程度差异不很显著。这说

明,大豆鼓粒期对严重水分胁迫最敏感。众所周知,鼓粒期是大豆产量形成的关键时期,此期干旱对单株产量的影响最大^[4,27]。所以,为了保证大豆高产,应特别注意鼓粒期水分状况的改善。

两品种相比,同一水分胁迫处理,尤其是中度(T₂)和严重(T₃)水分胁迫,鲁豆4号 $\psi_w(\text{min})$ 和RWC下降程度均大于小粒豆1号。如鼓粒期的T₃处理,鲁豆4号的 $\psi_w(\text{min})$ 及RWC分别为-3.10MPa和58.0%,而小粒豆1号则分别为-2.15MPa和69.3%。

根据Levitt^[16]和Turner^[23]对作物抗旱性的划分,作物在干旱环境下保持较高含水量而避免伤害的能力称为御旱性。御旱性的强弱也可用 $\psi_w(\text{min})$ 的高低来衡量。凡在干旱条件下能维持叶片较高水势的,可认为其御旱性较强。张新雄^[3],Kein与Kronstad^[15]分别利用水势鉴定了大豆和小麦品种的抗旱性,均得到较好的结果。根据鲁豆4号和小粒豆1号在不同干旱情况下 $\psi_w(\text{min})$ 降低的程度,可以断定小粒豆1号比鲁豆4号的御旱能力强,特别在鼓粒期表现尤为突出。至于御旱能力差异是由于根系吸水能力的差异,还是由于叶片保水能力的差异所致,尚难肯定。但从小粒豆1号遇到严重干旱时特别是在鼓粒期遇旱时蒸腾强度明显高于鲁豆4号的(待发表资料)来推测,则吸水能力较强可能是小粒豆1号御旱能力强的原因。

表1 水分胁迫对鲁豆4号最低水势和相对含水量的影响

Table 1 Effects of water stress on $\psi_w(\text{min})$ and RWC in leaves of soybean Ludou No. 4

生育期 Growth period	水分处理 Water stress treatment	叶片最低水势 $\psi_w(\text{min})$			相对含水量 RWC		
		平均值 Mean value (Mpa)	LSR 测验*	% (略去页号)	平均值 Mean value (Mpa)	LSR 测验*	%
分枝期 Branching period	CK	-0.65	a A	100	87.8	a A	100
	T ₁	-0.89	b B	137	84.6	a A	96
	T ₂	-1.11	c C	171	81.6	b B	93
	T ₃	-1.41	d D	217	78.0	c C	89
开花期 Flowering period	CK	-0.77	a A	100	89.2	a A	100
	T ₁	-1.02	b B	153	85.2	b B	96
	T ₂	-1.21	c C	157	81.7	c C	92
	T ₃	-1.94	d D	252	74.8	d D	84
结荚期 Pod-setting period	CK	-0.65	a A	100	91.2	a A	100
	T ₁	-1.02	b B	157	90.2	a A	99
	T ₂	-1.31	c C	202	85.3	b B	94
	T ₃	-1.65	d D	254	76.6	c C	84
鼓粒期 Seed-filling period	CK	-0.65	a A	100	89.0	a A	100
	T ₁	-0.82	b B	146	86.2	a A	97
	T ₂	-1.49	c C	266	81.7	b B	92
	T ₃	-3.10	d D	554	58.0	c C	65

* 两平均值间所注小写字母不同者,表示差异显著(P<0.05);大写字母不同者,表示差异极显著(P<0.01)

表 2 水分胁迫对小粒豆 1 号最低水势和相对含水量的影响

Table 2 Effects of water stress on $\psi_w(\text{min})$ and RWC in leaves of soybean SGS No. 1

生育期 Growth period	水分处理 Water stress treatment	叶片最低水势 $\psi_w(\text{min})$			相对含水量 RWC		
		平均值 Mean value (Mpa)	LSR 测验	% (略去负号)	平均值 Mean value (Mpa)	LSR 测验	%
分枝期 Branching period	CK	-0.73	a A	100	90.8	a A	100
	T ₁	-0.93	b B	127	85.4	b B	94
	T ₂	-1.08	c C	148	83.6	b B	92
	T ₃	-1.36	d D	186	81.4	c C	90
开花期 Flowering period	CK	-0.63	a A	100	90.9	a A	100
	T ₁	-0.87	b B	138	87.4	b B	96
	T ₂	-1.16	c C	184	84.1	c C	93
	T ₃	-1.45	d D	230	81.8	d D	90
结荚期 Pod-setting period	CK	-0.48	a A	100	93.1	a A	100
	T ₁	-0.85	b B	177	90.1	a A	97
	T ₂	-1.22	c C	254	86.9	b B	93
	T ₃	-1.48	d D	308	80.1	c C	86
鼓粒期 Seed-filling period	CK	-0.97	a A	100	84.9	a A	100
	T ₁	-1.05	b B	108	84.2	a AB	99
	T ₂	-1.43	c B	147	79.9	b B	94
	T ₃	-2.15	d C	222	69.3	c C	82

* 两平均值间所注小写字母不同者,表示差异显著($P < 0.05$);大写字母不同者,表示差异极显著($P < 0.01$)。

比较不同生育期两个大豆品种的 $\psi_w(\text{min})$ 和 RWC 在水分胁迫条件下的下降幅度,可以看出其御旱能力都是分枝期最强,鼓粒期最弱,开花期与结荚期适中。即御旱能力随生育期推迟而逐渐下降。

(二)渗透调节对水分胁迫的响应

渗透调节是指逆境条件下主动累积溶质的能力。在渗透调节研究中,为了排除叶片失水使细胞液被动浓缩而造成的渗透势下降的干扰,一般均以饱和渗透势(ψ_s°)作为比较的基础,可直接判断不同水分胁迫下溶质积累情况。

图 1、2 分别表示鲁豆 4 号和小粒豆 1 号在水分胁迫下 ψ_s° 对 $\psi_w(\text{min})$ 的响应,可以看出:

1. 两个大豆品种在长期水分胁迫下都具有渗透调节能力。随着 $\psi_w(\text{min})$ 的降低, ψ_s° 亦降低,实际降低幅度最大值可达 0.9MPa 左右(鲁豆 4 号、分枝期)。
2. 不同生育期渗透调节能力不同。两个大豆品种都是在分枝期渗透能力最强,开花期稍有减弱,结荚期明显减弱。这一结果同 Sionit 和 Kramer^[27], Cortes^[11] 等所得结论相似。
3. 两品种渗透调节能力可以用 $\Delta\psi_s^\circ/\Delta\psi_w(\text{min})$ 比值来表示。比值愈大,渗透调节能力愈强。表 3 是两品种不同生育期各水分处理的平均渗透调节能力的计算结果。可以看

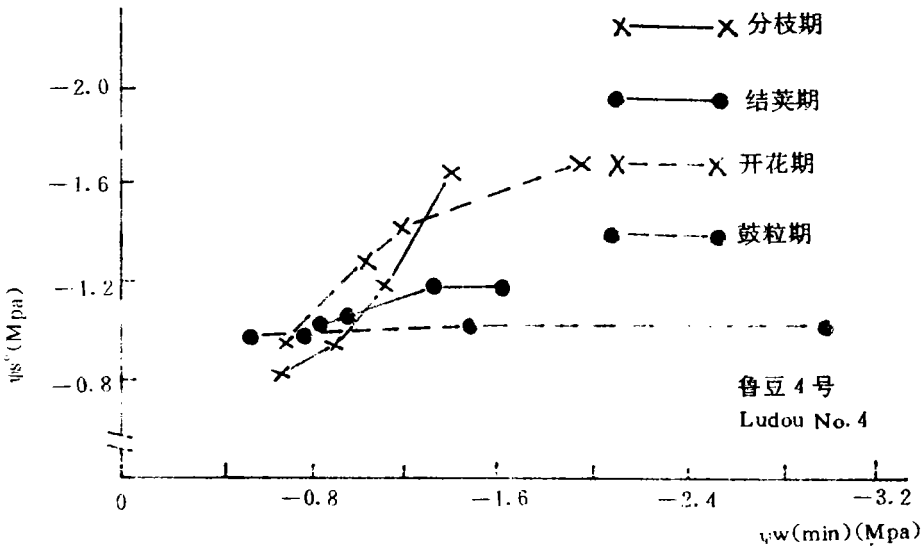


图1 鲁豆4号在水分胁迫下饱和渗透势 ψ_s° 对最低水势 $\psi_w(\min)$ 的响应
Fig. 1 Responses of ψ_s° to $\psi_w(\min)$ in leaves of Ludou No. 4 under water stress

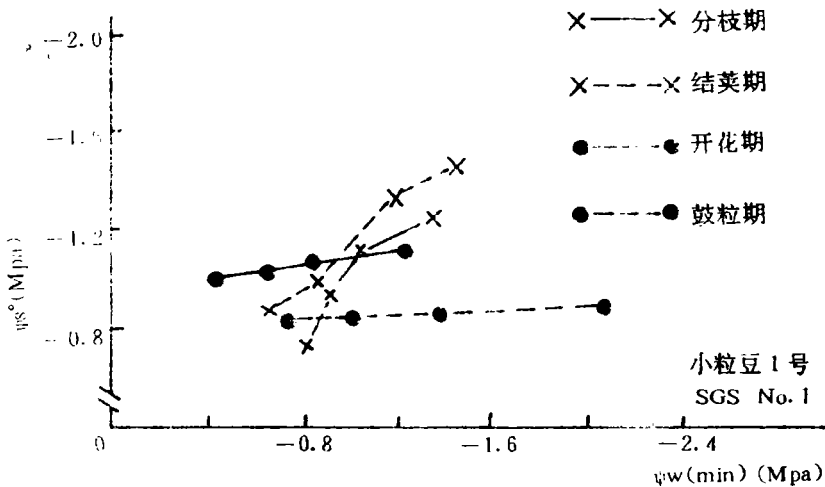


图2 小粒豆1号在水分胁迫下饱和渗透势 ψ_s° 对最低水势 $\psi_w(\min)$ 的响应
Fig. 2 Responses of ψ_s° to $\psi_w(\min)$ in leaves of SGS No. 1 under water stress

出:鲁豆4号分枝期渗透调节能力稍强于小粒豆1号,但差异不显著($P=0.102$),鼓粒期两品种渗透调节能力都已基本丧失。开花期与结荚期则小粒豆1号的渗透调节能力显著地高于鲁豆4号,差异达极显著水平。

表 3 大豆不同生育期平均渗透能力的比较 $\Delta\psi_s^\circ/\Delta\psi_w(\text{min})$
Table 3 Comparison of osmotic adjustment in soybean during different growth periods

品 种 CV.	各生育期渗透能力 $\Delta\psi_s^\circ/\Delta\psi_w(\text{min})$ Osmotic adjustment during different growth periods			
	分枝期 Branching period	开花期 Flowering period	结荚期 Pod-setting period	鼓粒期 Seed-filling period
鲁豆 4 号 Ludou No. 4	1. 10	0. 54	0. 17	0. 09
小粒豆 1 号 SGS No. 1	1. 02	0. 73 * *	0. 44 * *	0. 10

* * 表示两品种差异极显著($P<0.01$)

据李德全等⁽⁷⁾对小麦的研究,渗透调节能力强的秦麦 3 号自拔节至乳熟 5 个生育期在不同程度的水分胁迫条件下,其渗透能力(以 $\Delta\psi_s^\circ/\Delta\psi_w(\text{min})$ 计),变动在 0.35—1.25 之间,平均值为 0.59,与本试验中两大豆品种分枝、开花期及小粒豆 1 号结荚期渗透能力相当。看来,大豆不但具有渗透调节能力,而且在某些生育期的渗透调节能力并不亚于小麦。

4. 渗透调节的主要作用在于维持水分胁迫下细胞的膨压,使植物在低水势下仍能维持一定的生长速度,并保持气孔开放。为了进一步了解渗透调节在这方面的作用,利用压力室技术测绘出各水分胁迫处理时的叶片压力——容积曲线,找出叶片的渗透势 ψ_s ,根据 $\psi_p = \psi_w - \psi_s$ 求压力势,此值即代表叶细胞的平均膨压。计算结果如表 4。

由表 4 可以看出,随水分胁迫的加剧,叶片最低水势 [$\psi_{w(\text{min})}$] 及相应的渗透势均有不同程度的下降。一般来说,水势的下降幅度大于渗透势的下降幅度,因而使压力势有所减小。但这种趋势在分枝期与开花期不十分突出,只有小粒豆 1 号开花期 ψ_p 下降较多,但膨压的绝对值小粒豆 1 号均明显大于鲁豆 4 号。结荚期,两品种 ψ_p 均随水分胁迫而明显下降,鲁豆 4 号严重水分胁迫处理(T_3) ψ_p 甚至降为负值,而小粒豆 1 号则在 T_3 处理中仍可维持正膨压。在鼓粒期,水分胁迫使两个大豆叶片的膨压均变为负值,但在中度(T_2)和严重(T_3)水分胁迫下,小粒豆 1 号的膨压仍比鲁豆 4 号高些,表现出品种间维持膨压能力的差别。

以上结果说明,两个大豆品种均可通过渗透调节在一定程度上维持膨压,但这种能力因不同生育期及不同品种而有差异,一般是生育前期维持膨压的能力好于生育后期;小粒豆 1 号好于鲁豆 4 号。

(三)快速水分胁迫对渗透调节的影响

大豆的渗透调节能力除受生育期的影响外,也受水分胁迫速率的影响。在盆栽大豆开花期停止浇水,进行 3 天的快速水分胁迫,结果第 3 天的 $\psi_w(\text{min})$ 明显降低,但 ψ_s° 只有轻微下降,鲁豆 4 号只降低了 0.05MPa,小粒豆 1 号下降了 0.04MPa(表 5),说明在快速水分胁迫下,两大豆品种均无渗透调节能力。这一结果同 Jones 和 Rawson⁽¹⁴⁾在高粱上的结果相似。

表 4 水分胁迫对两个大豆品种不同生育期水分参数的影响

Table 4 effects of water stress on variables of water relations for two soybean cultivars during different growth periods

生育期 Growth periods	处理	鲁豆 4 号 Ludou No. 4			小粒豆 1 号 SGS No. 1		
		水势 $\psi_w(\text{min})$ (MPa)	渗透势 ψ_s (MPa)	压力势 ψ_p (MPa)	水势 $\psi_w(\text{min})$ (MPa)	渗透势 ψ_s (MPa)	压力势 ψ_p (MPa)
分枝期 Branching period	CK	-0.57	-0.27	0.30	-0.58	-1.23	0.65
	T ₁	-0.86	-1.03	0.17	-1.10	-1.63	0.53
	T ₂	-1.31	-1.48	0.17	-1.28	-1.72	0.44
	T ₃	-1.45	-1.70	0.25	-1.43	-1.91	0.48
开花期 Flowering period	CK	-0.70	-1.02	0.32	-0.38	-1.75	1.37
	T ₁	0.92	-1.23	0.31	-0.66	-1.91	1.25
	T ₂	-1.53	-1.76	0.23	-1.42	-2.22	0.80
	T ₃	-2.14	-2.46	0.32	-2.02	-2.49	0.47
结荚期 Pod-setting period	CK	-0.64	-1.70	1.06	-0.67	-2.01	1.34
	T ₁	-1.36	-1.83	0.47	-1.20	-2.08	0.88
	T ₂	-1.62	-1.93	0.31	-1.60	-2.09	0.49
	T ₃	-2.10	-1.94	-0.61	-1.95	-2.15	0.20
鼓粒期 Seed-filling period	CK	-0.99	-1.91	0.92	-1.17	-1.45	0.28
	T ₁	-1.96	-1.92	-0.04	-1.37	-1.58	-0.21
	T ₂	-2.72	-1.93	-0.79	-1.70	-1.59	-0.11
	T ₃	-3.57	-2.31	-1.26	-2.21	-2.19	-0.02

表 5 快速水分胁迫对 ψ_s° 的影响(开花期)

Table 5 Effects of quickly developed water stress on ψ_w s in soybean plants

胁迫天数 No. of days from the starting of stress		品种 CV.	鲁豆 4 号 Ludou No. 4		小粒豆 1 号 SGS No. 1	
		指标 Parameter	$\psi_w(\text{min})$ (MPa)	ψ_s° (MPa)	$\psi_w(\text{min})$ (MPa)	ψ_s° (MPa)
第 1 天 The first day			-0.98±0.07 a A	-1.04±0.05 a A	-0.81±0.07 a A	-0.99±0.09 a A
第 3 天 The third day			-2.01±0.14 b B	-1.09±0.04 a A	-1.93±0.11 b B	-1.03±0.01 a A

注： $\psi_w(\text{min})$ ——叶片最低水势； ψ_s° ——饱和渗透势。

参考文献

- [1] 王万里, 1984, 植物生理学通讯, (3): 52—57
- [2] 李德全等, 1988, 山东农业科学, (1): 42—45
- [3] 张新雄, 1985, 台湾大学农学院研究报告, 25 (1): 1—10
- [4] 费家骅、仲崇儒主编, 1986, 中国夏大豆栽培与综合利用, 山东科学技术出版社, P166
- [5] 邹琦等, 1993, 山东农业科学, (3): 30—31
- [6] 孙广玉等, 1991, 植物学报, 33 (1): 43—49
- [7] 李德全等, 1990, 植物学通报, 7 (4): 43—48
- [8] Ackerson CR, 1985, *Plant Physiol.*, 77: 309—312
- [9] Acevedo E, 1979, *Plant Physiol.*, 64: 476—480
- [10] Biscoe PV, 1979, *J. Expt. Bot.*, 23: 930—940
- [11] Cottes PM and Sinclair T R, 1986, *Crop Sci.*, 26: 993—998
- [12] Cutler JM, 1977, *Agr. J.*, 69: 773—779
- [13] Hsiao TC, 1984, *Plant Physiol.*, 75: 338—341
- [14] Jones MM and Rawson HM, 1979, *Plant Physiol.*, 45: 103—111
- [15] Kein DL and Kronstad WE, 1981, *Crop Sci.*, 21: 11—14
- [16] Levitt J, 1980, *Responses of Plants to Environmental Stresses*, 2nd ed. Vol. II Academic Press. New York.
- [17] Morgan JM and AG Condon, 1986, *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 523—532
- [18] Morgan JM, 1984, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 35: 299—319
- [19] Munns R et al., 1979, *Aust. J. Plant Physiol.*, 6: 379—389
- [20] Morgan JM et al., 1986, *Aust. J. Agric. Res.*, 37: 449—457
- [21] Turner NC et al., 1978, *Aust. J. Plant Physiol.*, 5: 179—194
- [22] Turner NC et al., 1978, *Aust. J. Plant Physiol.*, 5: 597—608
- [23] Turner NC, 1986, *Aust. J. Plant Physiol.*, 8: 175—190
- [24] Turner NC and Madeleine MJ, 1980, In *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, 87—104, A. Wiley—Interscience Publication, New York.
- [25] Tyree MT and Jarvis PG, 1982, In O. L. Longe et al (ed), *Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Vol. 12B*. PP. 35—78, Springer—Verlag. Berlin
- [26] Wenkert W et al., 1978, *Ann. Bot.*, 42: 295—307
- [27] Sionit N and Kramer PJ, 1977, *Agro. J.*, 69: 274—278

WATER RELATIONS AND OSMOTIC ADJUSTMENT IN SOYBEAN PLANTS UNDER DROUGHT STRESS

Zou Qi Sun Guangyu

(*Laboratory of Plant Physiology, Shandong Agricultural University*)

Wang Tao

(*Institute of Crop Science, Shandong Academy of Agriculture Sciences*)

Abstract

Responses of leaf water relations and osmotic adjustment to water stress were studied with two soybean (*Glycine max*) cultivars—summer soybean Ludou No. 4 and small—grain soybean (SGS) No. 1. Minimum leaf water potential ($\psi_w(\text{min})$) and relative water content (RWC) of both cultivars were reduced along with gradually developing of soil water stress, yet in Ludou No. 4 ($\psi_w(\text{min})$) and RWC reduced more quickly than those in SGS No. 1, implying that drought resistance of Ludou No. 4 was less than SGS No. 1. During branching and flowering periods, the saturated osmotic potential (ψ_s°) of leaves for both cultivars were reduced along with gradually developed water stress. As a result, the turgor pressure of leaves could be maintain positive, suggesting that osmotic adjustment existed in soybean plants during these periods. During pod—setting and seed—filling periods, however, the ψ_s° reduced just slightly owing to water stress. as a result, the turgor pressure sharply reduced, disappeared, even turned to negative, suggesting that the osmotic adjustment was rather limited or absent at all during these two periods.

As water stress developed very quickly, osmotic adjustment could not be observed in neither of the two cultivars.

Key words Soybean (*Glycine max*); Water stress; Osmotic adjustment