



三唑酮对大豆花期干旱胁迫下根系 AsA-GSH 循环的影响

刘风刚, 巨鹏飞, 王福政, 张守忠, 邢 邅, 江海东

(南京农业大学 农业部作物生理生态与生产管理重点实验室/江苏省现代作物生产协同创新中心/国家大豆改良中心, 江苏 南京 210095)

摘要:为研究干旱胁迫下喷施三唑酮对大豆花期根系耐旱性的影响,以大豆品种南农99-6为材料,通过盆栽试验,在初花期喷施三唑酮后,开始干旱胁迫处理,土壤相对含水量逐渐降至45%,干旱持续21 d后复水,研究干旱胁迫下喷施三唑酮对大豆根系膜脂过氧化程度、活性氧和抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环系统的影响。结果表明:相较于第21天的干旱(D)处理,干旱喷施三唑酮(TD)处理使整个花期干旱胁迫下根系中MDA含量降低了18.75%;O₂^{·-}产生速率和H₂O₂含量分别减少了10.05%和8.55%。TD处理增加了整个花期干旱胁迫下APX和GR活性;干旱胁迫后期增加了MDHAR活性并延缓了GPX和DHAR活性的降低。TD处理的第21天的AsA和GSH含量分别高于D处理17.67%和18.12%。在干旱复水后7 d TD比D处理维持了较高的抗氧化酶活性和抗氧化剂含量。以上结果表明:喷施三唑酮提高了干旱胁迫下大豆根系中抗氧化酶的活性,增强了AsA和GSH的再生能力,增加了抗氧化物质的含量,促进了大豆根系中活性氧的清除,减轻了膜脂过氧化程度。而复水后较高的抗氧化酶活性和抗氧化剂,促进了根系向正常生理状态的恢复。因此TD处理增强了大豆的抗旱性。

关键词:三唑酮; 大豆; 干旱胁迫; 根系; AsA-GSH 循环

Effect of Triadimefon on AsA-GSH Cycle of Soybean Roots Under Drought Stress at Flowering Stage

LIU Feng-gang, JU Peng-fei, WANG Fu-zheng, ZHANG Shou-zhong, XING Han, JIANG Hai-dong

(Key Laboratory of Crop Physiology Ecology and Production Management, Ministry of Agriculture, Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, National Center for Soybean Improvement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: In order to study the effects of spraying triadimefon on the drought tolerance of soybean roots under drought stress at flowering stage, the soybean variety Nannong 99-6 was used as the test material. After spraying triadimefon at the initial flowering stage, the drought stress treatment was started. The soil relative water content gradually decreased to 45%, and the drought continued for 21 d and then rehydrated. The effects of spraying triadimefon on the membrane lipid peroxidation, reactive oxygen species and ascorbate-glutathione cycle in soybean roots under drought stress were studied. The results showed that TD reduced the MDA content in the roots by 18.75%, the O₂^{·-} production rate and H₂O₂ content decreased by 10.05% and 8.55% respectively, compared with the D treatment on the 21st day. TD treatment increased the activity of APX and GR under drought stress during the whole flowering period, increased the activity of MDHAR and delayed the decrease of GPX and DHAR activity at the late stage of drought stress. The AsA and GSH contents on the 21 d of TD treatment were 17.76% and 18.12% higher than those of D treatment, respectively. Compared with D treatment, TD treatment maintained higher antioxidant enzyme activity and antioxidant content in 7 d after drought rehydration. The above results indicated that spraying triadimefon increased the activity of antioxidant enzymes in soybean roots under drought stress, enhanced the regeneration ability of AsA and GSH, increased the content of antioxidants, promoted the removal of reactive oxygen species in soybean roots, and alleviated the membrane lipid peroxidation. The higher antioxidant enzyme activity and antioxidant content after rehydration promoted the recovery of roots to normal physiological state. Therefore, TD treatment enhanced the drought resistance of soybean.

Keywords: Triadimefon; Soybean; Drought stress; Roots; Ascorbate-Glutathione Cycle

长江中下游地区在7、8月份多遇伏旱,正值大豆需水临界期花期,也是产量形成的关键时期,但大豆需水量高、根系不发达,受干旱影响极为明显^[1]。大豆是人类优质蛋白和食用油脂的重要来源,大豆花期干旱会引起大量落花落荚,造成严重的产量损失^[2]。根系作为植物吸收、运输和贮藏水分的重要器官,与抗旱性有密切关系^[3],对产量的

形成有积极作用,因此,如何增强大豆花期根系的抗旱性成为了研究的重点。有研究表明植物遭遇干旱胁迫会诱导活性氧(ROS)的积累,导致膜脂过氧化程度加剧,为维持植株正常代谢,植株通过增强细胞内抗氧化酶活性清除过量的ROS,以缓解干旱胁迫对植株正常代谢造成的影响^[4-5]。Ramirez等^[6]研究发现植物体内抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-

收稿日期:2019-03-05

基金项目:国家重大研发项目(2017YFD0101500)。

第一作者简介:刘风刚(1991-),男,硕士,主要从事作物生理生态研究。E-mail:2016101021@njau.edu.cn。

通讯作者:江海东(1968-),男,博士,副教授,主要从事油料作物栽培和逆境生理研究。E-mail:hdjiang@njau.edu.cn。

GSH)循环的快速有效运转,能减轻胁迫下 ROS 对植物的伤害,使植物更好的适应逆境。AsA-GSH 循环由抗氧化酶和抗氧化剂组成,抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)通过消耗抗氧化剂 AsA 和 GSH 清除 ROS,并生成单脱氢抗坏血酸(MDHA)和氧化型谷胱甘肽(GSSG),MDHA 不稳定、易被氧化形成脱氢抗坏血酸(DHA);单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)和脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)可将 MDHA 和 DHA 还原形成 AsA;谷胱甘肽还原酶(GR)将 GSSG 还原形成 GSH,协同合作减轻 ROS 的解毒作用^[7-8]。

此外,施用植物生长调节剂也是缓解干旱胁迫的有效途径之一,三唑酮(triadimefon)除了用做杀虫剂,还是一种植物生长调节剂,它有延缓植物生长,促进根系发育,提高根冠比,同时有在逆境下维持植物代谢平衡,提高抗氧化的能力^[9-10]。然而喷施三唑酮对大豆花期根系影响的研究鲜有报道,因此本试验以花期约 20~23 d 的大豆品种南农 99-6 为试验材料,通过整个花期干旱和干旱后复水处理,从活性氧及 AsA-GSH 循环中关键酶活性和抗氧化剂含量等方面进行研究,探讨喷施三唑酮对大豆花期干旱胁迫下根系的影响,为大豆的抗旱栽培提供化控理论依据和技术支持。

1 材料与方法

1.1 材料

供试大豆品种为南农 99-6(Nannong 99-6),由南京农业大学国家大豆改良中心提供。喷施药剂为 99.6% 的三唑酮原粉。

1.2 试验设计

2017~2018 年在南京农业大学牌楼实验基地进行盆栽试验,试验用盆直径 25.5 cm,盆高 20 cm。每盆装土 10 kg(土:育苗基质:河沙比例为 1:1:1),土壤中 N、P₂O₅、K₂O 施用量分别为 0.125, 0.25, 0.143 g·kg⁻¹。每盆播种 9 粒,三叶期定苗,每盆留长势一致的苗 4 株。

本试验为花期干旱处理,南农 99-6 花期为 20~23 d,因此干旱处理天数为 21 d,干旱 21 d 后复水,复水后第 7 d 取样,处理共计 28 d。在大豆始花期于防雨棚进行干旱控水处理,为减少土壤水分的蒸发,每盆土表均铺 2 cm 厚的棉花。试验共设 4 个处理,分别为正常对照 CK,干旱处理 D,正常喷施三唑酮 T,干旱喷施三唑酮处理 TD,其中 CK 和 D 喷施蒸馏水,T 和 TD 喷施浓度为 240 mg·L⁻¹ 的三唑酮溶液(喷施浓度根据预试验确定),叶片正反面均匀喷施,喷施处理时间为初花期的 16:00。喷施处理

后开始干旱处理,通过称重法控制土壤含水量,逐步减小至试验要求的土壤含水量,CK 和 T 保持相对含水量 75% 左右,D 和 TD 保持相对含水量 45% 左右。试验为随机区组设计,每处理 3 次重复。

1.3 测定项目与方法

于干旱处理后的 0, 7, 14, 21 d 和复水后第 7 天的 09:00 取样。大豆根系在水中快速清洗,选取距根尖 3 cm 的根样,经液氮冷冻后贮藏于 -40 ℃ 冰箱,用于测定相关生理指标。

1.3.1 MDA、H₂O₂ 和 O₂^{·-} 的测定 丙二醛(MDA)含量测定采用赵世杰等^[11]的改进方法,过氧化氢(H₂O₂)含量测定采用试剂盒(南京建成生物工程研究所提供)。超氧阴离子自由基(O₂^{·-})产生速率测定方法采用羟胺法^[12]。

1.3.2 APX、GR、MDHAR、DHAR 和 GPX 的提取与测定 抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)粗酶提取液及测定参照施海涛^[13]的方法,单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)和脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)提取和测定参考 Krivosheeva 等^[14]的方法。谷胱甘肽过氧化物酶活性(GPX)活性测定参考 Barbara 等^[15]的方法。

1.3.3 AsA 和 GSH 含量的测定 抗坏血酸(ASA)及还原型谷胱甘肽(GSH)的含量参照 Renu 等^[16]及 Wang 等^[17]的方法。

1.4 数据分析

数据为 3 次重复的平均值,采用 Excel 2007 进行数据统计,SPSS 17.0 进行显著性分析,采用 SigmaPlot 12.5 进行作图。

2 结果与分析

2.1 三唑酮对干旱胁迫下根系膜脂过氧化程度的影响

MDA 作为膜脂过氧化胁迫的最终产物,其变化反映干旱引起的氧化胁迫对细胞膜的损伤程度。由图 1 可知,干旱胁迫下,CK 处理根系中 MDA 含量有略微升高的趋势;与 CK 相比, T 处理喷施三唑酮后 14~21 d 显著降低了 MDA 的含量($P < 0.05$,下同)。D 处理喷施三唑酮 0~7 d 后 MDA 含量大幅增加,之后增加幅度相对减小。在 TD 处理喷施三唑酮 7~21 d 后显著抑制了 MDA 含量的增加,且 TD 相较于 D 处理显著降低了 MDA 的含量。喷施三唑酮 21 d 后,D 和 TD 分别比 CK 增加了 81.78% 和 47.71%。干旱复水后,D 处理 MDA 含量迅速减少,但高于 TD 处理,且二者显著高于 CK。说明喷施三唑酮能缓解活性氧导致的膜脂过氧化程度,干旱胁迫下效果更显著。

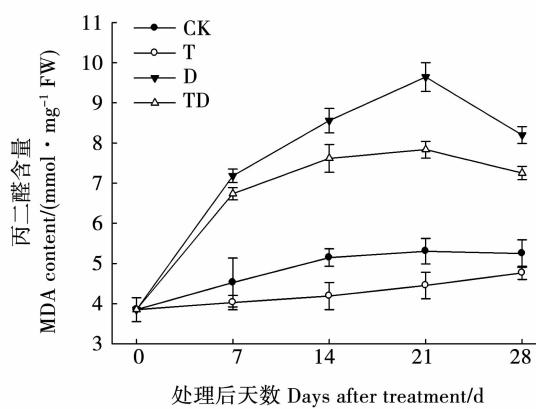


图1 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中MDA含量的影响

Fig. 1 Effect of TDM on MDA content in roots of soybean under drought stress

2.2 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中O₂⁻产生速率及H₂O₂含量的影响

2.2.1 对根系O₂⁻产生速率的影响 根中产生的过多的O₂⁻和H₂O₂等活性氧导致膜脂过氧化加剧,损伤细胞膜的系统,如图2a所示,正常条件下,根中

O₂⁻产生速率没有明显的变化,T处理轻微促进O₂⁻产生速率的增加,但和CK相比差异不显著。在0~21 d D处理促进了O₂⁻产生速率的显著增加,TD处理则显著抑制了O₂⁻产生速率的增加,D和TD处理均在干旱第21天时达到最大值,分别较CK处理O₂⁻产生速率增加了67.18%和50.38%。干旱复水后,D和TD处理O₂⁻产生速率显著降低,但仍显著高于CK。说明三唑酮能抑制干旱胁迫下O₂⁻产生速率的增加,且与根中MDA含量变化相一致。

2.2.2 对根系H₂O₂含量的影响 干旱胁迫也导致了另一重要的活性氧H₂O₂含量的增加(图2b)。CK和T处理与O₂⁻产生速率的趋势相似。随干旱时间的持续,根中H₂O₂含量显著增加,TD处理明显抑制了H₂O₂含量的增加,在14~21 d时D和TD处理间差异显著,胁迫第21天TD较D处理H₂O₂含量降低了8.55%。干旱复水后TD处理加快了H₂O₂的清除。可见,喷施三唑酮能加快对H₂O₂的清除,减轻氧化胁迫对细胞膜造成的伤害。

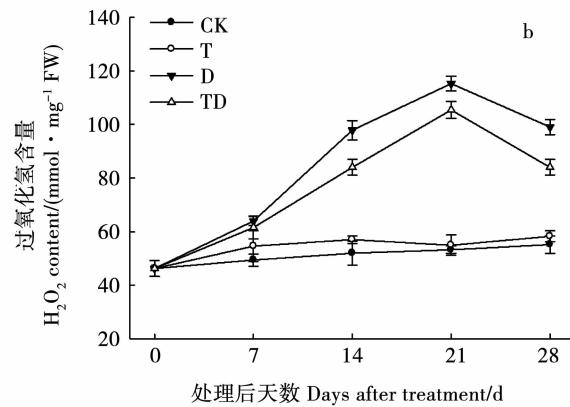


图2 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中O₂⁻产生速率及H₂O₂含量的影响

Fig. 2 Effect of TDM on levels of O₂⁻ and H₂O₂ in roots of soybean under drought stress

2.3 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中APX和GPX活性的影响

2.3.1 对大豆根系中APX活性的影响 APX和GPX是AsA-GSH循环中主要清除活性氧的酶类,APX以AsA为底物清除H₂O₂。如图3,正常条件下,APX活性呈现逐渐增加的趋势,T处理进一步增加了APX的活性,且在第14天时差异显著。干旱处理0~14 d,APX活性迅速增加,TD较D处理活性增加幅度较大,随着干旱时间的延长,APX活性开始降低,14~21 d时TD延缓了APX活性的降低。干旱复水后APX活性继续降低,TD高于T处理,且二者显著高于CK。表明干旱时喷施三唑酮能显著增加根系中APX活性或延缓其活性的降低,增强清

除活性氧H₂O₂的能力,减轻氧化胁迫,减少MDA的积累。

2.3.2 对大豆根系中GPX活性的影响 在处理期间,T处理的GPX活性整体略高于CK,仅第14天CK高于T处理。0~14 d,D处理诱导了GPX活性的迅速增加,增加幅度大于TD处理。14~21 d,D处理GPX活性急剧降低,而TD处理GPX活性轻微降低,第21天TD处理的GPX活性高于D处理23.97%。干旱复水后GPX活性持续降低,TD处理的GPX活性高于D处理。GPX能够利用GSH清除H₂O₂,试验结果说明喷施三唑酮能缓解干旱胁迫导致的GPX活性降低,增强根系抗氧化能力。

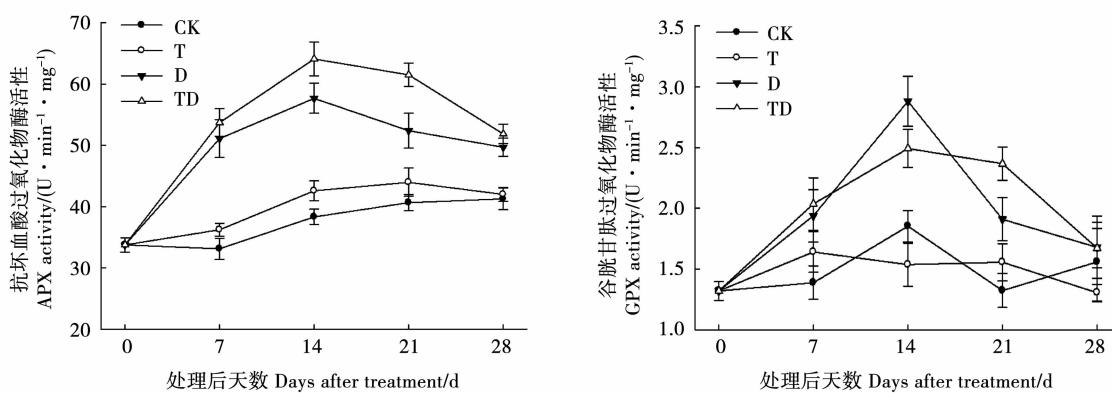


图 3 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中 APX 和 GPX 活性的影响

Fig. 3 Effect of TDM on activities of APX and GPX in roots of soybean under drought stress

2.4 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中 MDHAR、DHAR 和 GR 活性的影响

2.4.1 对根系中 MDHAR 活性的影响 MDHAR、DHAR 和 GR 是 AsA-GSH 循环中 AsA 和 GSH 再生的关键酶,MDHR 还原单脱氢抗坏血酸为 AsA。如图 4 所示,正常条件下,MDHAR 活性随处理时间的持续整体呈增加趋势,T 处理抑制了 MDHAR 活性的增加。干旱胁迫 0~7 d 对 MDHAR 活性影响不

明显。7~21 d,D 处理显著增加了 MDHAR 活性,在 7~14 d 时 TD 处理 MDHAR 活性低于 D 处理,但 14~21 d,MDHAR 活性逐渐超过 D 处理,且高于 D 处理 12.47%。干旱复水后 MDHAR 活性迅速降低,TD 处理延缓了酶活力的降低。说明三唑酮对 MDHAR 活性增加有抑制作用,同时对酶活力的降低有延缓作用。

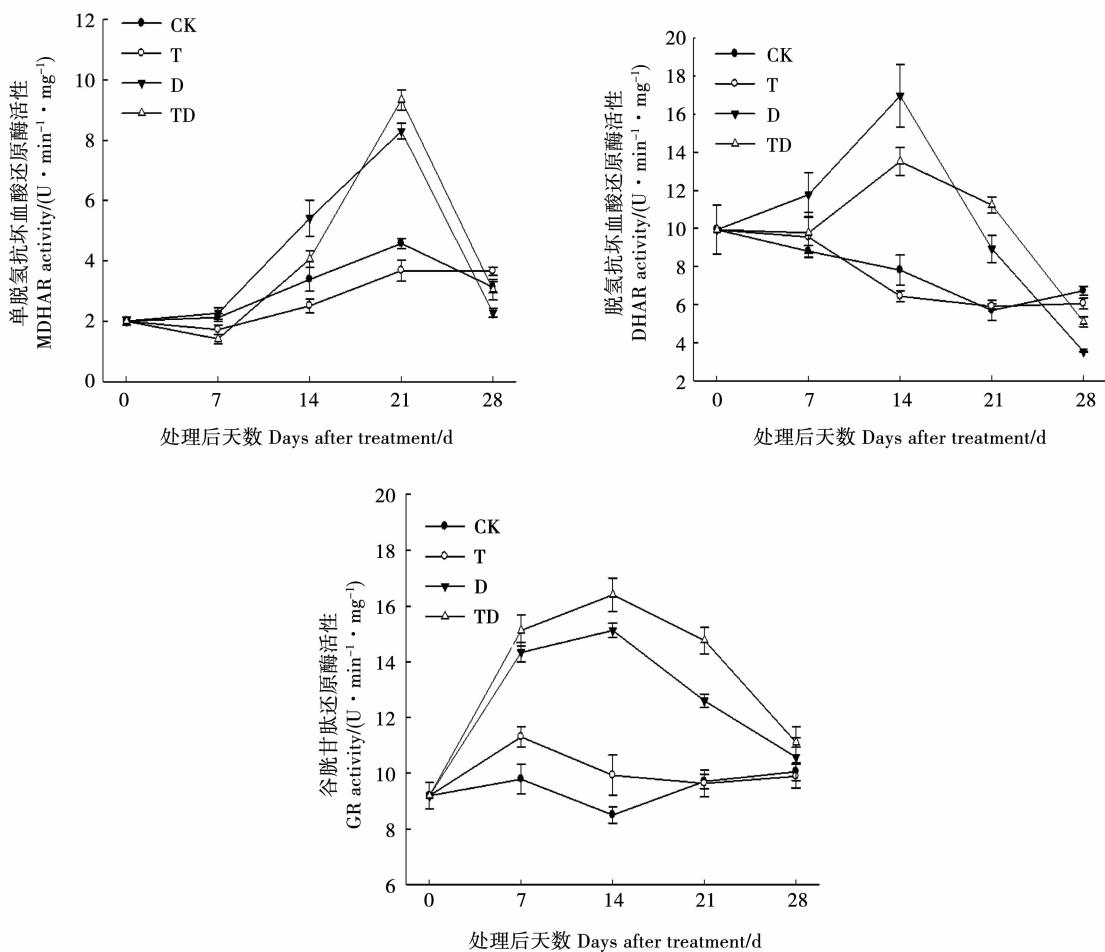
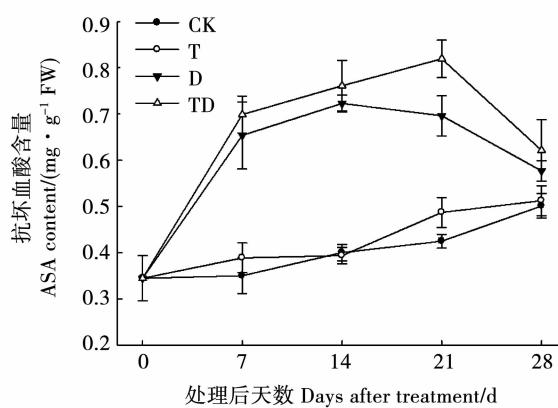


图 4 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中 MDHAR、DHAR 和 GR 活性的影响

Fig. 4 Effect of TDM on activities of MDHAR, DHAR and GR in roots of soybean under drought stress

2.4.2 对根系中 DHAR 活性的影响 单脱氢抗坏血酸不稳定,易脱氢生成脱氢抗坏血酸,DHAR 催化脱氢抗坏血酸和 GSH 生成 AsA 和氧化型谷胱甘肽。随着处理时间的持续,CK 和 T 处理的 DHAR 活性呈降低趋势,两处理无明显差异。0~14 d,D 处理大幅增加了 DHAR 活性,而 TD 处理的 DHAR 活性增加出现在 7~14 d,且低于 D 处理。14~21 d,D 和 TD 处理的 DHAR 活性显著降低,但 TD 处理降低幅度较小,且第 21 天高于 D 处理 25.74%。干旱复水后持续降低,TD 处理整体高于 D 处理,且低于 CK。表明三唑酮对 DHAR 活性增加有抑制作用,对酶活力的降低有延缓作用。

2.4.3 对根系中 GR 活性的影响 GR 可以催化氧化型谷胱甘肽生成 GSH。随着处理时间的持续,正常条件下,GR 活性呈现先轻微降低后增加的趋势,在 0~14 d T 处理明显增加了 GR 活性。干旱处理 0~7 d,GR 活性大幅升高,7~14 d 增加减缓,TD 和 D 处理趋势相同,GR 活性整体高于 D 处理,且第 14 天时 GR 活性高于 D 处理 8.45%。干旱处理 14~21 天酶活性开始降低,D 处理降低幅度比 TD 处理大。干旱复水后酶活性持续降低至 CK 水平,但 TD 处理 GR 活性高于 D 处理。说明三唑酮具有促进 GR 活性增加和延缓其活性降低的作用。



2.5 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中 AsA 和 GSH 含量的影响

2.5.1 对根系中 AsA 含量的影响 AsA 和 GSH 是 AsA-GSH 循环中重要的非酶抗氧化物质,AsA 是 APX 催化 H_2O_2 反应的底物。如图 5 所示,在整个处理期间,CK 处理和 T 处理轻微促进了 AsA 含量的增加,且两处理间无显著差异。干旱处理 0~7 d,AsA 含量大幅增加,第 14 天达到最大值后迅速降低,TD 处理和 D 处理相似,AsA 含量整体高于 D 处理,且最大值出现在第 21 天,高于 D 处理 17.67%。干旱复水后 AsA 含量迅速降低,但 TD 处理高于 D 处理,且两处均高于 CK 处理。说明三唑酮能促进 AsA 含量的增加并延缓其含量的减少。

2.5.2 对根系中 GSH 含量的影响 GSH 是 GR 催化氧化型谷胱甘肽生成的产物。处理期间,正常条件下 GSH 含量无明显变化,T 处理轻微促进了 GSH 含量的增加,但两处理间差异比较显著。D 处理 GSH 含量先大幅增加后趋于缓慢,第 14 天达到最大值后缓慢降低,TD 处理和 D 处理趋势相似,但 GSH 含量整体高于 D 处理,且最大值出现在第 21 天,且高于 D 处理 18.12%。干旱复水后 GSH 含量迅速降低,TD 处理延缓了其含量的降低。说明三唑酮具有促进 GSH 含量的增加和延缓其含量减少的作用。

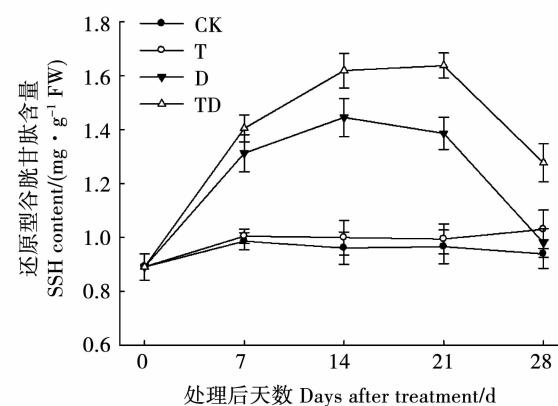


图 5 三唑酮对干旱胁迫下大豆根系中 AsA 和 GSH 含量的影响

Fig. 5 Effect of TDM on contents of AsA and GSH in roots of soybean under drought stress

3 讨论

作物在逆境胁迫下产生大量活性氧,活性氧的积累导致膜脂过氧化,破坏细胞结构,从而影响作物正常生长和发育^[18]。MDA 是膜脂过氧化主要产物,其含量变化可衡量逆境胁迫对植物伤害程度。本试验结果表明,在大豆花期随着干旱时间的延长,根系中 O_2^- 产生速率不断升高和 H_2O_2 含量持续增加,加深了膜脂过氧化程度,从而导致了 MDA 的

积累。而干旱喷施三唑酮显著降低了根中活性氧含量和 MDA 含量的积累,并且干旱复水后加快了活性氧和 MDA 含量的降低,与王利彬等^[19]的研究结果一致。表明三唑酮能缓解根系膜脂过氧化程度,增强根系的耐旱性。

AsA-GSH 循环中相关的抗氧化酶活性及抗氧化剂含量变化可反映大豆根系耐旱能力。干旱胁迫时,植物体内抗氧化酶活性升高,清除多余活性氧,氧化胁迫减轻,植物耐旱性增强,APX、GPX、

MDHAR、DHAR 和 GR 作为 AsA-GSH 循环主要酶类,APX 和 GPX 通过消耗 AsA 和 GSH 清除 H₂O₂; MDHAR、DHAR 和 GR 可使 AsA 和 GSH 再生^[8,20]。本研究结果表明,在整个花期干旱期间,APX、GPX、DHAR 和 GR 整体呈现先升后降的趋势,MDHAR 呈现持续升高的趋势,喷施三唑酮进一步促进了 APX、GPX 和 GR 活性的增加和干旱后期 MDHAR 和 DHAR 活性的升高,表明三唑酮处理增强了清除活性氧的能力,与江洪强等^[21]研究结果基本一致。在 0~14 d 酶活性上升速度逐渐减缓,14~21 d 酶活性开始降低。表明当大豆根系遭受干旱胁迫时,抗氧化酶活性急剧增加,此为大豆适应性反应,但随着干旱胁迫时间的延长,活性氧积累过多,产生与清除机制失衡时,过多的活性氧攻击酶蛋白,导致酶活性降低。复水后干旱胁迫解除,抗氧化酶活性逐渐降低,干旱对大豆根系造成伤害相对较小,复水逐渐恢复正常生理状态。不同植物组织对干旱胁迫响应不同,董守坤等^[22]研究结果表明,干旱胁迫复水后使大豆叶片 APX、DHAR、GR 等酶活性显著增加,原因是重度干旱胁迫造成了较大的伤害,复水后不能迅速恢复正常生理水平。

AsA 和 GSH 是 AsA-GSH 循环中重要的抗氧化剂,它们反应植物内氧化还原平衡状态,并且跟作物抗氧化胁迫能力密切相关。保持高含量 AsA 和 GSH 能够增加植物的抗氧化能力^[23]。本研究结果表明,AsA 和 GSH 含量在干旱处理的 0~14 d 增加幅度逐渐减小,14~21 d 表现为降低趋势,而喷施三唑酮处理 AsA 和 GSH 含量在干旱处理的 0~21 d 先迅速增加后缓慢增多,与吴园园等^[24]的研究基本相同。三唑酮在处理的 0~14 d,使 APX 活性升高,MDHAR 和 DHAR 活性低于干旱处理,因此 AsA 消耗增多,再生能力减弱,但根系中维持较高的 AsA 含量可能是喷施外源物质促进了新的 AsA 的合成^[25]。在 14~21 d MDHAR 和 DHAR 活性逐渐高于干旱处理,增强了 AsA 的再生,维持了根中 AsA 含量。干旱处理后 GR 的活性显著提高,而三唑酮对 GR 的活性有更明显的促进作用,这有助于保证根部高水平 GSH 含量的维持,也可能是在 14~21 d 的干旱胁迫下,GPX 能够保持高活性的重要原因。干旱复水后三唑酮处理保持高含量 AsA 和 GSH,能够继续保持抗氧化能力。水稻^[26]、大豆^[24]等作物相关研究表明,复水后 AsA 和 GSH 含量高是耐旱的一种表现,保持较高的抗氧化剂含量有助于快速恢复至正常生理状态。

4 结 论

综上所述,干旱导致大豆花期根系伤害的主要原因是体内活性氧代谢失调,喷施三唑酮能够在干旱胁迫下使 AsA 和 GSH 维持高含量,提高 APX 和 GR 活性和干旱后期 GPX、MDHAR、DHAR 活性,保证 AsA-GSH 循环持续有效运行,促进 AsA 和 GSH 再生,并且维持复水后较高的抗氧化酶活性和抗氧化剂含量,提高根系抗氧化能力,减轻膜脂过氧化程度,从而增强花期大豆根的耐旱性。

参考文献

- [1] 杨鹏辉,李贵全,郭丽,等. 干旱胁迫对不同抗旱大豆品种花荚期质膜透性的影响[J]. 干旱地区农业研究,2003,21(3):127-130. (Yang K P, Li G Q, Guo L, et al. Effect of drought stress on plasma membrane permeability of soybean varieties during flowering-podding stage[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2003, 21(3): 127-130.)
- [2] Liu F, Andersen M N, Jensen C R. Loss of pod set caused by drought stress is associated with water status and ABA content of reproductive structures in soybean[J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(3): 271-280.
- [3] 杨秀红,吴宗璞,张国栋. 大豆根系的研究[J]. 东北农业大学学报,2002,33(2): 203-208. (Yang X H, Wu Z P, Zhang G D. Study on soybean root system[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2002, 33(2): 203-208.)
- [4] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(12): 909-930.
- [5] Das K, Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants[J]. Frontiers in Environmental Science, 2014, 2: 53.
- [6] Ramírez L, Bartoli C G, Lamattina L. Glutathione and ascorbic acid protect *Arabidopsis* plants against detrimental effects of iron deficiency[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(11): 3169-3178.
- [7] Sarker U, Oba S. Catalase, superoxide dismutase and ascorbate-glutathione cycle enzymes confer drought tolerance of amaranthus tricolor[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 16496.
- [8] Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, et al. Reactive oxygen gene network of plants [J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(10): 490-498.
- [9] 吴园园. 三唑酮对花期大豆干旱胁迫及旱后复水条件下生长和生理特性的影响[D]. 南京:南京农业大学, 2013. (Wu Y Y. Effects of triadimefon on growth and physiological characteristics of soybean under drought and rewetting at flowering stage [D]. Nanjing: Nanjing Agriculture University, 2013.)
- [10] Jaleel C A, Gopi R, Lakshmanan G M A, et al. Triadimefon induced changes in the antioxidant metabolism and ajmalicine pro-

- duction in *Catharanthus roseus* (L.) G. Don [J]. Plant Science, 2006, 171(2): 271-276.
- [11] 赵世杰, 许长成, 邹琦, 等. 植物组织中丙二醛测定方法的改进 [J]. 植物生理学通讯, 1994(3): 207-210. (Zhao S J, Xu C C, Zhou J, et al. Improvement of method for measurement of malondialdehyde in plant tissue [J]. Plant Physiology Communications, 1994(3): 207-210.)
- [12] 王爱国. 植物的超氧物自由基与羟胺反应的定量关系 [J]. 植物生理学通讯, 1990(6): 55-57. (Wang A G. Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants [J]. Plant Physiology Communications, 1990(6): 55-57.)
- [13] 施海涛. 植物逆境生理学实验指导 [M]. 北京: 科学出版社, 2016. (Shi H T. Experimental guidance on plant stress physiology [M]. Beijing: Science Press, 2016.)
- [14] Krivosheeva A, Tao D L, Ottander C, et al. Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis in scots pine [J]. Planta, 1996, 200(3): 296-305.
- [15] Loggini B, Scartazza A, Brugnoli E, et al. Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought [J]. Plant Physiology, 1999, 119(3): 1091-1100.
- [16] Khanna-Chopra R, Selote D S. Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than-susceptible wheat cultivar under field conditions [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 60(2): 276-283.
- [17] Wang S Y, Jiao H J, Faust M. Changes in ascorbate, glutathione, and related enzyme activities during thidiazuron induced bud break of apple [J]. Physiologia Plantarum, 1991, 82(2): 231-236.
- [18] Ahmad P, Jaleel C A, Salem M A, et al. Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress [J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2010, 30(3): 161-175.
- [19] 王利彬, 祖伟, 董守坤, 等. 干旱程度及时期对复水后大豆生长和代谢补偿效应的影响 [J]. 农业工程学报, 2015, 31(11): 150-156. (Wang L P, Zu W, Dong S K, et al. Effects of drought stresses and times on compensation effect after re-watering in soybean [J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2015, 31(11): 150-156.)
- [20] Bartoli C G, Buet A, Grozoff G G, et al. Ascorbate-glutathione cycle and abiotic stress tolerance in plants [M]// Hossain M A, Munne-Bosch S, Burritt D J, et al. Ascorbic acid in plant growth, development and stress tolerance. Springer, Cham, 2017: 177-200.
- [21] 江洪强, 邢兴华, 周琴, 等. 外源 α -萘乙酸对花期长期干旱大豆叶片抗氧化系统的影响 [J]. 应用生态学报, 2015, 26(6): 1718-1726. (Jiang H Q, Xing X H, Zhou Q, et al. Effects of exogenous α -naphthaleneacetic acid on the antioxidation system in soybean leaves subjected to long-term drought stress during flowering [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(6): 1718-1726.)
- [22] 董守坤, 马玉玲, 李爽, 等. 干旱胁迫及复水对大豆抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2018(1): 10-18. (Dong S K, Ma Y L, Li S, et al. Effect of drought stress and re-watering on ascorbate-glutathione cycle of soybean [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2018(1): 10-18.)
- [23] 万林, 张曼, 钟飞燕, 等. H_2O_2 浸种处理对晚直播油菜苗期耐寒性的影响 [J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(6): 811. (Wan L, Zhang M, Zhong F Y, et al. Effects of seed soaking with hydrogen peroxide on seedling cold tolerance of late direct-sothing rape [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(6): 811.)
- [24] 吴园园, 田一丹, 刘丽欣, 等. 三唑酮预处理对花期大豆干旱胁迫及复水后生理特性及产量的影响 [J]. 核农学报, 2013, 27(11): 1749-1755. (Wu Y Y, Tian Y D, Liu L X, et al. Effects of triadimefon on physiological characteristics and yield of soybean under drought and rewetting at flowering stage [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2013, 27(11): 1749-1755.)
- [25] 邢兴华. α -萘乙酸缓解大豆花期逐渐干旱胁迫的生理机制 [D]. 南京: 南京农业大学, 2014. (Xing X H. Physiological mechanism for α -Naphthaleneacetic acid alleviating gradual drought in soybean cultivars during flowering stage [D]. Nanjing: Nanjing Agriculture University, 2014.)
- [26] 王贺正, 马均, 李旭毅, 等. 水分胁迫对水稻结实期活性氧产生和保护系统的影响 [J]. 中国农业科学, 2007, 40(7): 1379-1387. (Wang H Z, Ma J, Li X Y, et al. Effects of water stress on active oxygen generation and protection system in rice during grain filling stage [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007(7): 1379-1387.)