



# 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

王新欣<sup>1</sup>, 赵晶晶<sup>1</sup>, 冯乃杰<sup>1,2</sup>, 郑殿峰<sup>1,2</sup>

(1. 黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江 大庆 163319; 2. 广东海洋大学 农学院, 广东 湛江 524088)

**摘要:**为研究花期低温胁迫对不同品种大豆不同冠层叶片生理活性和产量的影响,以垦丰 16 和合丰 50 为试验材料,于大豆开花期进行低温及恢复处理,采用人工模拟自然环境低温的方式,研究低温对大豆花期不同冠层叶片叶绿素、蔗糖、淀粉、淀粉酶及产量的影响。结果表明:大豆花期遭遇低温胁迫显著降低了单株粒重,随低温胁迫时间的延长,其下降幅度逐渐增加,2 年内合丰 50 各处理从上到下各冠层粒重减少幅度依次为 17.96% ~ 32.89%、3.46% ~ 10.79% 和 23.24% ~ 45.35%,垦丰 16 各处理从上到下各冠层粒重减少幅度依次为 1.63% ~ 38.83%、7.67% ~ 30.45% 和 2.91% ~ 21.22%。两品种的单株荚数和单株粒数也有不同程度的减少。随低温处理时间的延长,不同冠层叶片叶绿素、淀粉和蔗糖含量逐渐降低,叶片淀粉酶活性逐渐增加,自然环境下恢复过程中上述指标呈相反的变化趋势。大豆花期遭遇低温胁迫致使叶片叶绿素含量降低,不利于叶片进行光合作用,叶片内淀粉和蔗糖含量急剧减少且不能在 4 d 内恢复,不利于大豆产量的形成,推断这是低温胁迫造成大豆减产的重要原因。

**关键词:**大豆;低温胁迫;花期;不同冠层;叶片;生理代谢;产量

## Effects of Low Temperature Stress on Physiological Activity and Yield of Different Soybean Canopy Leaves of Flowering Stage

WANG Xin-xin<sup>1</sup>, ZHAO Jing-jing<sup>1</sup>, FENG Nai-jie<sup>2,1</sup>, ZHENG Dian-feng<sup>1,2</sup>

(1. Agronomy College of Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China; 2. College of Agricultural, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

**Abstract:** In order to study the effects of low temperature stress on physiological activity and yield of different soybean canopy leaves at flowering stage, Kenfeng 16 and Hefeng 50 were used as materials to study the effects of low temperature on chlorophyll content, sucrose, starch, amylase and yield of soybean canopy leaves at flowering stage by artificial simulation of low temperature in natural environment. The results showed that the seed weight per plant decreased significantly under low temperature stress at flowering stage. With the prolongation of low temperature stress time, the decreasing extent of seed weight per plant increased gradually. In two years, the seed weight of each canopy of Hefeng 50 treatment decreased by 17.96% - 32.89%, 3.46% - 10.79% and 23.24% - 45.35% respectively from top to bottom. Kenfeng 16 treatment decreased by 1.63% - 38.83%, 7.67% - 30.45% and 2.91% - 21.22% respectively. In addition, the pod number and seed number per plant of the two varieties also decreased in varying degrees. With the prolongation of low temperature treatment time, chlorophyll, starch and sucrose contents in leaves of different canopy layers decreased gradually, and amylase activity in leaves gradually increased. The above indexes showed the opposite trend during the recovery process under natural environment. The chlorophyll content of soybean leaves decreased due to low temperature stress at flowering stage, which was not conducive to photosynthesis of soybean leaves. The starch and sucrose content in soybean leaves decreased sharply and could not be restored within 4 d, which was not conducive to the formation of soybean yield, and it is inferred to be an important reason for soybean yield reduction under low temperature stress.

**Keywords:** Soybean; Low temperature stress; Flowering stage; Different canopy; Leaf; Physiological metabolism; Yield

近年来,作物非生物逆境生理是科学家们研究的热点,但对于作物逆境的研究多集中于干旱、盐碱胁迫等,对于低温胁迫的研究相对较少<sup>[1-3]</sup>。以往对低温胁迫的研究主要集中于小麦<sup>[4]</sup>和番茄<sup>[5-6]</sup>等作物,低温胁迫造成大豆减产的机理国内鲜有报道。黑龙江省是我国春大豆主要种植区,属寒温带半湿润大陆性气候,低温胁迫是常遇到的自然灾害之一,同时低温也是降低大豆产量的主要因素之

一。大豆是全冠层结荚作物,其产量的高低与冠层结构密切相关,而不同冠层对产量的贡献不一<sup>[7]</sup>,花期是决定大豆产量高低的关键生育期。王萍等<sup>[2-3]</sup>研究发现,大豆花期遭遇低温胁迫会导致单株粒数减少,这是降低大豆单株粒重的主要原因之一。因此,研究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,对指导黑龙江乃至东北地区大豆生产实践具有重要意义。

收稿日期:2019-03-28

基金项目:国家自然科学基金(31871576);中央引导地方科技发展项目(ZY16C07);黑龙江八一农垦大学农学院研究生创新项目(YJSCX2019-Y106)。

第一作者简介:王新欣(1995-),女,硕士,主要从事作物逆境生理研究。E-mail:wx18345965640@163.com。

通讯作者:冯乃杰(1970-),女,博士,研究员,博导,主要从事作物化学调控技术与原理研究。E-mail:byndfnj@126.com;

郑殿峰(1969-),男,博士,研究员,博导,主要从事作物化学调控及大豆生理研究。E-mail:byndzdf@126.com。

叶片是植物进行光合作用的场所,也是植物合成有机物和获得能量的根本来源,大豆光合产物以淀粉的形式储存在叶片中,夜间经碳代谢作用分解为蔗糖运输到各器官中为新组织提供所需的碳源<sup>[8]</sup>。正常生长情况下,大豆植株叶片叶绿素含量表现为上、中层大于下层<sup>[9]</sup>。而短暂的非生物胁迫环境会使植株叶片内淀粉和蔗糖含量迅速下降接近为零,葡萄糖和果糖含量升高<sup>[10]</sup>。在低温胁迫下,植物组织内碳水化合物积累是常见的现象,并有许多酶参与此过程。Zeng 等<sup>[4]</sup>研究发现,低温胁迫初期,植物组织内积累了较多的碳水化合物,随着气温的降低,积累量逐渐减少;并且减少了细胞质与叶绿体间磷酸循环,限制了 Rubisco 再生所需的 ATP<sup>[11]</sup>。Qi 等<sup>[5]</sup>和 Miao 等<sup>[12]</sup>以番茄为试验材料,进行夜间低温胁迫处理后发现,低温胁迫提高了叶片内果糖、蔗糖和淀粉含量,降低了转化酶和蔗糖酶(SS)活性,显著提高了蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性,果实内蔗糖和果糖含量没有变化,而夜间低温胁迫诱导花梗蔗糖含量的减少;也有研究表明低温胁迫恢复后,叶片内淀粉含量和酸性转化酶(AIn)活性难以恢复到对照水平<sup>[6]</sup>。

已有大量关于荚粒分布与产量关系的研究,表明不同大豆品种各冠层荚数、粒数和粒重分配比例表现为上部>中部>下部的趋势,上部和中部是产量的主体部分,占单株粒重的 87.4%~95.5%<sup>[13-16]</sup>。Hampton 等<sup>[17]</sup>认为植株下部粒重偏低的主要原因在于百粒重较低。大豆产量形成是在基因型和生长环境共同作用下通过多种生理生化途径完成的<sup>[18]</sup>,因此,在基因型一定的情况下,唐江华等<sup>[19]</sup>认为不同的耕作方式对大豆各冠层产量具有不同的调控效果,土壤实施耕作处理的单株荚数和粒数主要分布于主茎的中层和上层,免耕处理的单株荚数和粒数主要分布于主茎中层和下层。适宜的植株高度、底荚高度、主茎节间数等形态特征也是增加大豆产量的关键因素<sup>[20]</sup>。

本研究于大豆花期进行低温胁迫,测定不同冠层叶片生理活性及产量的变化,采用自然与人工模拟环境相结合的手段,从不同冠层叶片生理活性方面揭示大豆应激 R1 期低温胁迫的代谢机制,丰富相关理论研究及技术体系,旨在为指导东北地区大豆抗低温研究和生产提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试大豆品种为合丰 50 和垦丰 16。

### 1.2 试验设计

试验于 2016 和 2017 年在黑龙江省农业科学院盆栽场及人工气候室进行,种子播种于塑料桶内,桶底直径 20.0 cm,桶口直径 28.0 cm,高 23.0 cm,每盆呈“☆”型种植,每穴 2 粒种子,于大豆的 V2 期定苗 1 株,以桶为 1 个试验单元,采用完全随机试验设计。本试验大豆生理数据为 2016 年数据,产量数据为 2016 和 2017 年两年的数据。

试验土壤类型为黑土,土壤基本状况为:碱解氮含量为 166.1 mg·kg<sup>-1</sup>,有效磷含量为 38.1 mg·kg<sup>-1</sup>,速效钾含量为 173.0 mg·kg<sup>-1</sup>,有机质含量为 35.1 g·kg<sup>-1</sup>,pH6.75。按 N:P:K=1.00:2.49:1.66 比例,一次性施入 0.15 kg 硫酸铵(含 N 21%)、0.13 kg 硫酸钾(含 K 50%)和磷酸二铵(含 P 46%~48%),充分混匀。

叶片生理活性测定试验于花期进行低温处理 4 d,而后将植株搬到自然环境下恢复 4 d,共处理 8 d。设置低温处理(C),条件为昼夜 15℃恒温<sup>[10]</sup>,光照条件正常,相对湿度为 75%±2%。正常条件为对照处理(CK),25℃恒温。植株节位按植株平均高度将冠层分为上、中、下 3 部分。

产量及其构成因素测定试验于花期进行低温处理 4 d,低温条件同上,正常条件为对照处理。2 个大豆品种分别低温处理 1~4 d,分别表示为 C1~C4,成熟期收获测产。

### 1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶绿素含量测定 低温胁迫 1 d 后,于每天 9:00~11:00 选取冠层各部分固定叶片测定叶绿素含量。用便携式 SPAD-502 型叶绿素仪分别测定各叶片的叶绿素含量。为减少误差,每天测定同一功能叶的同一部位。

1.3.2 碳代谢相关指标测定 于低温处理后第一天开始每天取样,连续取样 8 d,每次选取 5 株带回室内,按照节间数进行冠层划分,取各层叶片速冻于液氮中,再转入-40℃冰箱中保存,待样品全部收集完毕后测定碳代谢相关指标,4 次重复。参照 Hu 等<sup>[21]</sup>方法测定淀粉含量;参照 Williard 等<sup>[22]</sup>方法测定蔗糖含量;参照 Suksoon 等<sup>[23]</sup>方法测定淀粉酶活性。

1.3.3 产量及其构成因素测定 于 R8 期进行收获测产,选取具有代表性的 10 株,根据植株节位将冠层划分为上、中、下 3 部分,进行单株荚数、单株粒数及单株粒重的测定,盆栽试验以单株粒重表示产量。

### 1.4 数据分析

采用 Excel 2013 进行数据的录入、整理,用

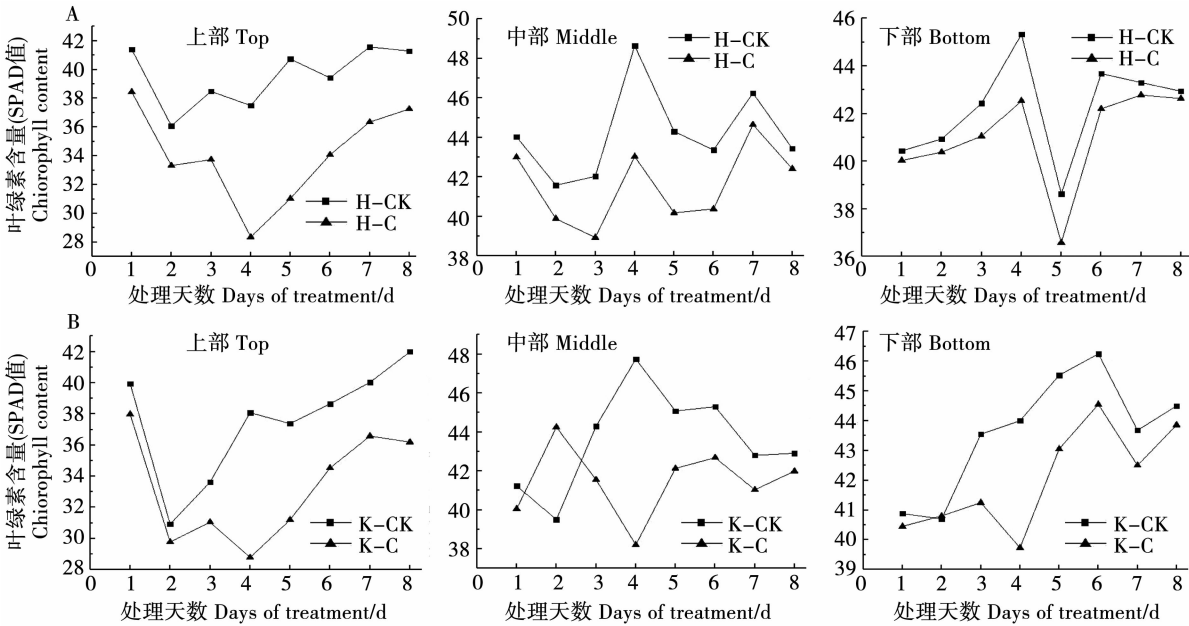
SPSS 19.0 进行方差分析,用 Origin 9.1 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对大豆不同冠层叶片叶绿素含量的影响

随着低温处理时间(1~4 d)的延长,不同冠层叶片叶绿素含量逐渐降低,叶绿素含量减少幅度表现为上部>中部>下部,不同品种间呈现相同的变化规律。合丰 50 各冠层叶绿素含量从上到下的下降幅度依次为 7.13%~24.38%、2.33%~11.56%

和 0.99%~6.18%,垦丰 16 的下降幅度依次为 4.94%~21.80%、2.85%~7.33% 和 1.04%~7.27%。随着恢复处理时间(5~8 d)的延长,不同冠层叶片叶绿素含量逐渐增加,自然环境下恢复 4 d 时,合丰 50 各冠层叶片的叶绿素含量依次为 37.26、42.41 和 42.63,较 CK 依次减少了 9.76%、2.37% 和 0.73%,垦丰 16 各冠层叶片的叶绿素含量依次为 36.19、41.99 和 43.86,比 CK 依次减少了 4.81%、2.16% 和 1.44%(图 1)。



A 合丰 50;B 垦丰 16。H-CK:合丰 50 正常恒温处理;H-C:合丰 50 低温处理;K-CK:垦丰 16 正常恒温处理;K-C:垦丰 16 低温处理。下同。

A:Hefeng 50; B: Kenfeng 16; H-CK: Normal thermostatic treatment of Hefeng 50; H-C: Low temperature treatment of Hefeng 50; K-CK: Normal thermostatic treatment of Kenfeng 16; K-C: Low temperature treatment of Kenfeng 16. The same below.

图 1 低温胁迫及恢复过程中大豆各冠层叶片叶绿素含量的变化  
Fig. 1 Changes of chlorophyll content in different canopy leaves of soybean under low temperature stress and recovery

2.2 低温胁迫对大豆碳代谢相关指标的影响

2.2.1 叶片淀粉含量 如图 2 所示:随着低温处理时间(1~4 d)的延长,不同冠层叶片淀粉含量逐渐降低,淀粉含量减少幅度表现为上部>中部>下部,不同品种间呈现相同的变化规律。合丰 50 各冠层淀粉含量从上到下的下降幅度依次为 15.27%~39.75%、16.15%~31.30% 和 9.98%~29.60%,垦丰 16 的下降幅度依次为 13.05%~29.87%、12.67%~26.41% 和 9.71~23.67%。随着恢复处理时间(5~8 d)的延长,不同冠层叶片淀粉含量逐渐增加,自然环境下恢复 4 d 时,合丰 50 各冠层叶片的淀粉含量依次为 38.03、36.59 和 32.51 mg·g<sup>-1</sup>,比 CK 依次减少了 9.05%、6.18% 和 5.84%,垦丰 16 各冠层叶片的淀粉含量依次为 41.09、36.06 和

35.93 mg·g<sup>-1</sup>,较 CK 依次减少了 7.74%、6.81% 和 3.72%,可见,短期时间(4 d)内大豆下部叶片的淀粉含量可以恢复到对照水平,中部和下部叶片的淀粉含量恢复较慢。  
2.2.2 叶片蔗糖含量 蔗糖作为大豆叶片光合同化物运输的主要形式,其含量的高低反映了该时期“源”器官的同化物供应能力。如图 3 所示:随着低温处理时间(1~4 d)的延长,不同冠层叶片蔗糖含量逐渐降低,其含量减少幅度表现为上部>中部>下部,不同品种间呈现相同的变化规律。合丰 50 各冠层蔗糖含量从上到下的下降幅度依次为 28.70%~61.27%、23.27%~54.46% 和 19.18%~49.68%,垦丰 16 的下降幅度依次为 32.03%~49.70%、27.28%~42.86% 和 21.67%~46.52%。随着恢

复处理时间(5~8 d)的延长,不同冠层叶片蔗糖含量逐渐增加,自然环境下恢复4 d时,合丰50各冠层叶片的蔗糖含量依次为3.97、3.72和2.54 mg·g<sup>-1</sup>,比CK依次减少了21.73%、25.05%和29.64%,垦丰16各冠层叶片的淀粉含量依次为3.65、3.70和3.69 mg·g<sup>-1</sup>,比CK依次减少了29.20%、30.14%和26.61%,可见,短期时间(4 d)内大豆各冠层叶片的蔗糖含量较难恢复到对照水平。

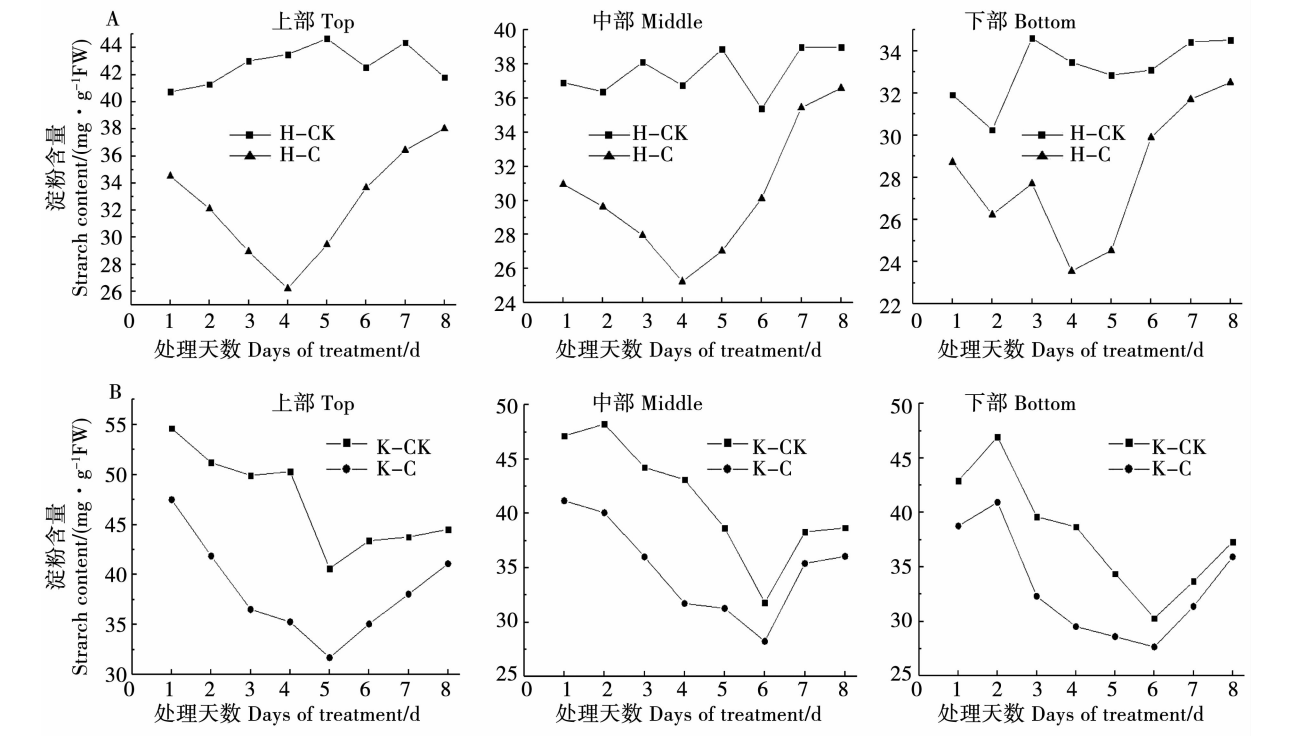


图2 低温胁迫及恢复过程中大豆各冠层叶片淀粉含量的变化

Fig. 2 Changes of starch content in different canopy leaves of soybean under low temperature stress and recovery

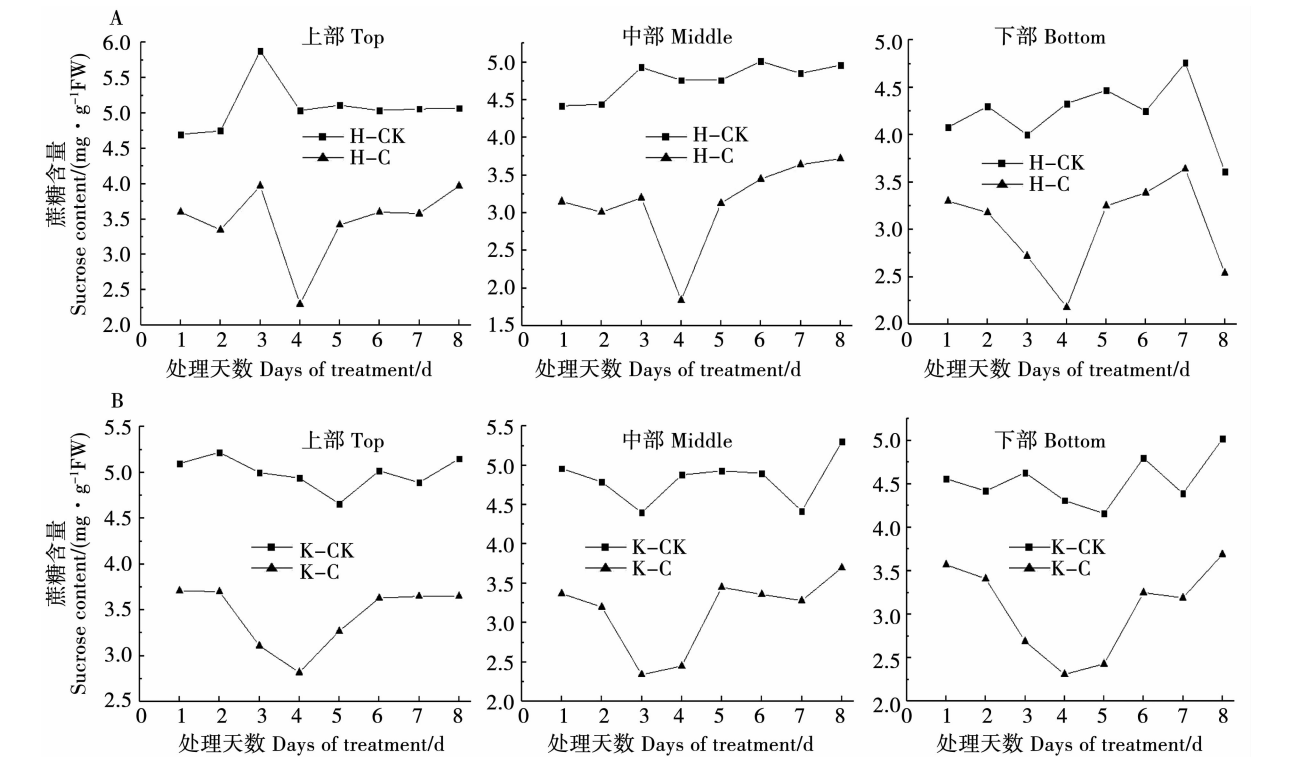


图3 低温胁迫及恢复过程中大豆各冠层叶片蔗糖含量的变化

Fig. 3 Changes of sucrose content in different canopy leaves of soybean under low temperature stress and recovery

2.2.3 叶片淀粉酶活性 如图4所示:自然环境下,不同冠层淀粉酶活性大小依序为中、下部>上部,而低温胁迫使叶片淀粉酶活性显著升高,合丰50各冠淀粉酶活性从上到下的增长幅度依次为17.14%~54.83%、59.97%~106.05%和108.02%~166.81%,垦丰16的增长幅度依次为10.39%~

52.38%、29.60%~52.28%和12.61%~81.57%。随着自然环境下恢复时间的延长,叶片内淀粉酶活性逐渐降低,但始终高于对照,上、下两部分叶片淀粉酶活性与对照的差距逐渐缩小,但中部叶片淀粉酶活性在短期内难以恢复到对照水平,两品种间形成相同的变化趋势。

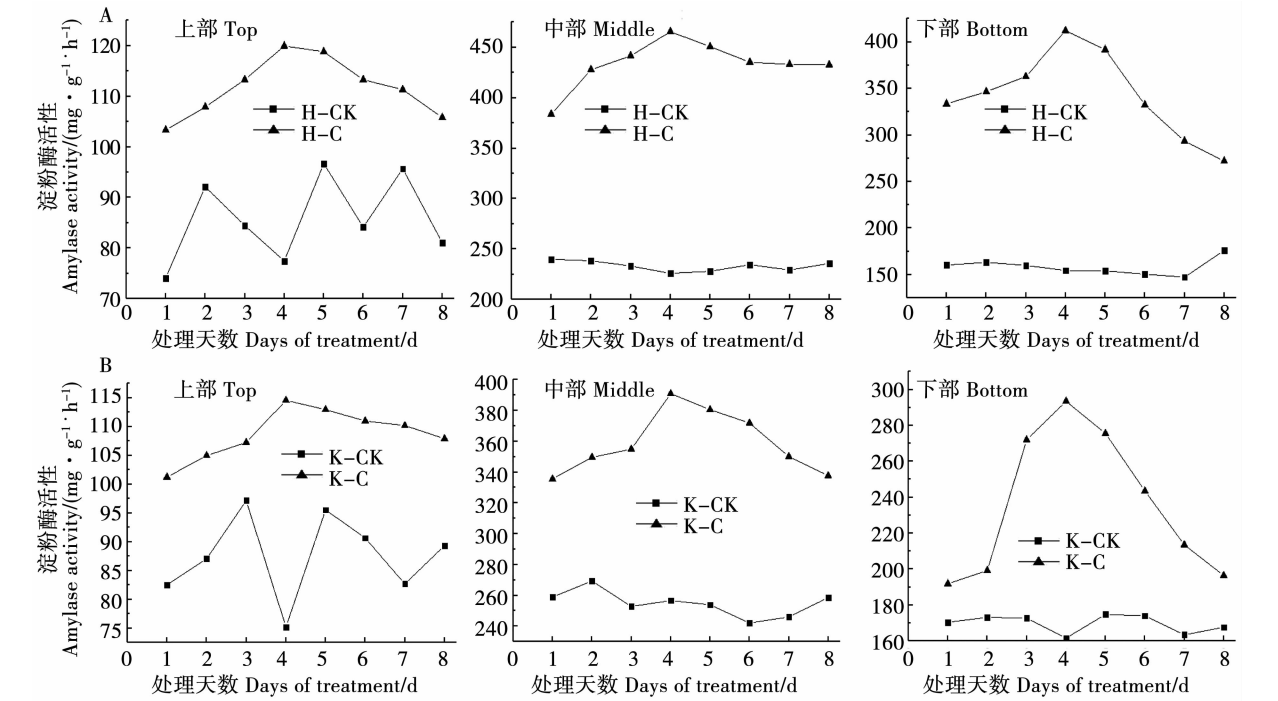


图4 低温胁迫及恢复过程中大豆各冠层叶片淀粉酶活性的变化

Fig.4 Changes of amylase activity in different canopy leaves of soybean under low temperature stress and recovery

2.3 低温胁迫对大豆不同冠层产量及其构成因素的影响

2.3.1 对粒重的影响 花期遭遇低温胁迫显著减少了合丰50和垦丰16的单株粒重,且降低了不同冠层粒重。随着低温处理时间(1~4 d)的延长,不同冠层粒重逐渐降低。就不同冠层粒重变化规律而言,两年内合丰50各处理不同冠层粒重大小依序为上部>中部>下部,与对照相比,从上到下各冠层粒重减少幅度依次为17.96%~32.89%、3.46%~10.79%和23.24%~45.35%。可见,花期遭遇低温胁迫不利于合丰50上部和下部产量的形成。两年内垦丰16各处理不同冠层粒重大小依序为中部>上部>下部,与对照相比,从上到下各冠层粒重减少幅度依次为1.63%~38.83%、7.67%~30.45%和2.91%~21.22%。可见,低温胁迫不利于垦丰16中部产量的形成(表1)。

2.3.2 对荚数的影响 花期遭遇低温胁迫显著减少了合丰50和垦丰16的单株荚数,且降低了不同冠层荚数,随着低温处理时间(1~4 d)的延长,不同冠层荚数逐渐降低。就不同冠层荚数变化规律而

言,合丰50和垦丰16各冠层荚数大小顺序为中、上部>下部,与各自对照相比,两年内合丰50从上到下各冠层荚数减少幅度依次为23.25%~37.77%、2.54%~17.46%和29.28%~50.76%,两年内垦丰16从上到下各冠层荚数减少幅度依次为8.84%~11.69%、16.70%~25.73%和5.04%~12.87%(表2)。

2.3.3 对粒数的影响 花期遭遇低温胁迫显著减少了合丰50和垦丰16的单株粒数,且降低了不同冠层粒数,随着低温处理时间(1~4 d)的延长,不同冠层粒数逐渐降低。就不同冠层粒数变化规律而言,两年内合丰50各处理不同冠层粒数大小依序为上部>中部>下部,与对照相比,从上到下各冠层粒数减少幅度依次为17.66%~28.12%、2.02%~15.58%和37.05%~50.18%;两年内垦丰16各处理不同冠层粒数大小依序为中部>上部>下部,与对照相比,从上到下各冠层粒重减少幅度依次为8.61%~31.35%、6.98%~43.42%和0.44%~21.30%(表3)。

表 1 低温胁迫对大豆不同冠层粒重的影响

Table 1 Effect of low temperature stress on seed weight of different canopy in soybean (g)

年份 Year	处理方式 Treatment	合丰 50 Hefeng 50				垦丰 16 Kenfeng 16			
		上部 Top	中部 Middle	下部 Bottom	整株 Whole plant	上部 Top	中部 Middle	下部 Bottom	整株 Whole plant
2016	CK	4.26 a	3.49 a	2.02 a	9.77 a	2.44 a	4.25 a	2.42 a	9.10 a
	C1	3.49 b	2.91 b	1.44 c	7.84 b	2.47 a	3.79 b	2.44 a	8.70 ab
	C2	3.31 b	2.61 bc	1.92 a	7.83 b	2.36 a	3.71 b	2.58 a	8.65 ab
	C3	3.22 b	2.45 c	1.49 c	7.16 c	2.48 a	3.69 b	2.11 b	8.24 b
	C4	2.90 c	2.40 c	1.65 b	6.95 c	2.44 a	2.81 c	1.25 c	6.50 c
2017	CK	4.86 a	3.80 a	1.25 a	9.91 a	3.88 a	4.59 a	0.90 b	9.37 a
	C1	4.56 a	3.76 a	0.65 c	8.90 b	3.31 a	3.93 b	0.93 a	8.17 b
	C2	3.31 b	3.76 a	0.80 b	7.87 c	2.37 b	4.47 ab	0.81 a	7.65 c
	C3	2.54 c	3.89 a	0.91 b	7.34 d	3.59 a	3.35 c	0.31 b	7.25 cd
	C4	1.99 d	3.84 a	1.20 a	7.03 d	2.78 b	3.35 c	0.90 a	7.04 d

不同小写字母表示处理间差异显著( $P<0.05$ )。下同。  
Different lowercase indicate significant difference at different treatments( $P<0.05$ ). The same below.

表 2 低温胁迫对大豆不同冠层荚数的影响

Table 2 Effect of low temperature stress on pod number of different canopy in soybean

年份 Year	处理方式 Treatment	合丰 50 Hefeng 50				垦丰 16 Kenfeng 16			
		上部 Top	中部 Middle	下部 Bottom	整株 Whole plant	上部 Top	中部 Middle	下部 Bottom	整株 Whole plant
2016	CK	13.50 a	11.50 a	7.60 a	32.60 a	10.10 a	12.90 a	2.20 a	25.20 a
	C1	10.74 b	10.30 b	4.03 c	25.06 b	7.50 b	9.00 c	2.00 a	18.50 c
	C2	8.74 c	9.25 c	6.71 b	24.70 b	10.00 a	9.50 c	2.00 a	21.50 b
	C3	8.70 c	8.90 c	4.79 c	22.40 c	9.60 a	9.80 b	2.20 a	21.60 b
	C4	8.64 c	9.00 c	4.17 c	21.81 c	8.90 ab	11.20 ab	2.30 a	22.40 b
2017	CK	15.50 a	10.80 b	3.80 a	30.10 a	6.30 a	12.80 a	5.50 a	24.60 a
	C1	13.00 b	9.09 c	1.82 c	23.90 b	5.70 a	12.30 ab	5.50 a	23.50 a
	C2	14.80 ab	12.00 a	2.50 b	29.30 a	5.40 ab	11.30 b	5.00 a	21.70 b
	C3	14.90 ab	11.10 b	2.80 b	28.80 a	5.00 b	11.60 b	4.70 ab	21.30 b
	C4	7.70 c	11.40 b	3.80 a	22.90 b	4.90 b	7.90 c	2.90 b	15.70 c

表 3 低温胁迫对大豆不同冠层粒数的影响

Table 3 Effect of low temperature stress on seed number of different canopy in soybean

年份 Year	处理方式 Treatment	合丰 50 Hefeng 50				垦丰 16 Kenfeng 16			
		上部 Top	中部 Middle	下部 Bottom	整株 Whole plant	上部 Top	中部 Middle	下部 Bottom	整株 Whole plant
2016	CK	33.60 a	31.10 a	10.50 a	75.20 a	15.90 a	28.50 a	10.80 a	55.20 a
	C1	25.74 b	19.50 b	7.37 b	52.60 b	15.40 a	27.70 a	11.90 a	55.00 a
	C2	23.80 b	20.20 b	7.20 b	51.20 b	12.20 b	26.10 a	10.80 a	49.10 b
	C3	21.50 c	18.30 bc	7.93 b	47.73 bc	14.70 ab	23.80 b	11.10 a	49.60 b
	C4	17.98 c	17.89 c	8.54 b	44.40 c	12.90 b	14.10 c	10.70 a	37.70 c
2017	CK	29.90 a	21.40 b	6.50 a	57.80 a	30.00 a	32.50 a	7.10 a	69.60 a
	C1	24.18 b	18.82 c	4.36 b	47.36 c	25.10 b	27.90 b	6.10 ab	59.10 b
	C2	21.20 bc	24.00 a	6.10 a	51.30 bc	27.00 ab	30.70 a	4.30 b	62.00 b
	C3	24.10 b	21.90 b	5.90 ab	51.90 b	28.90 ab	26.40 b	5.50 b	60.80 b
	C4	15.20 c	21.00 b	5.90 ab	42.10 d	17.50 c	20.70 c	6.50 ab	44.70 c

3 讨论

叶片内叶绿素含量的高低可以反映作物生理活性的强弱。自然环境下,大豆植株叶片叶绿素含量表现为上、中层>下层<sup>[9,24]</sup>,倒三叶和倒九叶叶绿素含量与其产量呈正相关,与其单株荚数和单株粒数呈显著正相关,可见,叶片内叶绿素含量的降低不利于产量的增加。本研究表明,大豆花期遭遇低温胁迫使各冠层叶片叶绿素含量逐渐降低,其减少幅度表现为上部>中部>下部,并且大豆上部叶片的叶绿素含量在短期内(4 d)难恢复到对照水平。

叶片内的叶绿体同化 CO<sub>2</sub>生成磷酸丙糖经由磷酸丙糖转运蛋白介导运入细胞质中最终合成蔗糖,未被运转到细胞质中的磷酸丙糖经一系列反应最终合成淀粉贮藏在叶绿体中<sup>[25]</sup>,而光合作用对低温胁迫最为敏感,也就是说植物经过光合作用形成的同化物质代谢也易受低温胁迫的影响。前人研究发现<sup>[4,5,11-12]</sup>,低温胁迫可以提高叶片内果糖、蔗糖和淀粉含量<sup>[5,12]</sup>,胁迫恢复后,叶片内淀粉含量难以恢复到对照水平<sup>[9]</sup>。Liu 等<sup>[10]</sup>研究发现,短暂的非生物胁迫环境会使植株叶片内淀粉和蔗糖含量迅速下降。而本研究结果表明,低温胁迫下,大豆不同冠层叶片内淀粉和蔗糖含量显著降低,淀粉酶活性显著提高,通常情况下,淀粉酶活性和淀粉含量呈负相关<sup>[24]</sup>,这说明淀粉酶活性的显著提高促进了叶片内淀粉的水解过程,致使其含量降低。

低温胁迫减产效果已得到了许多学者的验证,并从不同生理机制进行了探讨,认为花期低温胁迫造成大豆减产的主要原因是低温影响了叶片光合产物的输出,使总状花序的花和荚不能从叶片(源器官)得到充足的光合同化物,致使顶端的花荚发育不良,甚至大量脱落,降低结荚率<sup>[26-27]</sup>,王萍等<sup>[2-3]</sup>研究发现,大豆花期遭遇低温胁迫时,一粒荚数增多,二粒荚数、三粒荚数以及单株荚数减少,导致单株粒数下降,是降低大豆单株粒重的主要原因之一。可见,花期低温胁迫对大豆荚和籽粒的形成有较大的影响。此外,还发现变温处理对大豆荚和籽粒形成的影响小于恒温处理。本研究结果表明,大豆花期遭遇低温胁迫显著降低了两大豆品种不同冠层荚数、粒数和粒重以及单株荚数和单株粒数,最终降低其产量。

4 结论

随低温处理时间的延长,两个品种不同冠层叶片叶绿素、淀粉和蔗糖含量逐渐降低,叶片淀粉酶活性逐渐增加,自然环境下恢复过程中上述指标呈

相反的变化趋势。大豆花期遭遇低温胁迫显著降低了单株粒重,随低温胁迫时间的延长,其下降幅度逐渐增加,不同品种间的表现存在差异,两年内合丰 50 减产幅度大于垦丰 16,主要原因在于低温胁迫不利于合丰 50 上、下部产量的形成,而垦丰 16 仅中部产量受损严重,此外,两品种的单数荚数和单株粒数也有不同程度的减少。

参考文献

[1] Ohnishi S, Miyoshi T, Shirai S. Low temperature stress at different flower developmental stages affects pollen development, pollination, and pod set in soybean[J]. Environmental and Experimental Botany, 2010, 69(1): 56-62.

[2] 王萍, 陶丹, 宋海星, 等. 大豆品种对花期低温反应的研究[J]. 作物杂志, 2000(2): 5-6. (Wang P, Tao D, Song H X, et al. Study on response of soybean varieties to low temperature at flowering stage[J]. Crop Magazine, 2000(2): 5-6.)

[3] 王萍, 宋海星, 马淑英, 等. 花期低温对大豆荚和籽粒形成的影响[J]. 中国油料作物学报, 2000(2): 34-36. (Wang P, Song H X, Ma S Y, et al. Effects of low temperature at blooming on podding and seedfilling in soybean varieties[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2000(2): 34-36.)

[4] Zeng Y, Yu J, Cang J, et al. Detection of sugar accumulation and expression levels of correlative key enzymes in winter wheat (*Triticum aestivum*) at low temperatures[J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2011, 75(4): 681-687.

[5] Qi H, Hua L, Zhao L, et al. Carbohydrate metabolism in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seedlings and yield and fruit quality as affected by low night temperature and subsequent recovery[J]. African Journal of Biotechnology, 2013, 10(30): 5743-5749.

[6] Liu Y F, Qi M F, Li T L. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery[J]. Plant Science, 2012, 196(11): 8-17.

[7] Board J E. Soybean cultivar differences on light interception and leaves area index during seedfilling[J]. Agronomy Journal, 2004, 96(1): 305-310.

[8] Minubo K. Effect of growing soybean plants under continuous light on leaves photosynthetic rate and other characteristics concerning biomass production[J]. Journal of Agronomy, 2008, 7(2): 156-162.

[9] 宫香伟, 刘春娟, 冯乃杰, 等. S3307 和 DTA-6 对大豆不同冠层叶片光合特性及产量的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(10): 1867-1876. (Gong X W, Liu C J, Feng N J, et al. Effects of plant growth regulators S3307 and DTA-6 on photosynthetic characteristics and yield in soybean canopy[J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(10): 1867-1876.)

[10] Liu F, Jensen C R, Andersen M N. Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development; Its implication in altering pod set[J]. Field Crops Research, 2004, 86(1): 1-13.

[11] Bertamini M, Muthuchelian K, Rubinigg M, et al. Low-night temperature increased the photoinhibition of photosynthesis in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) leaves[J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 57(1-2): 25-31.

[12] Miao M,Xu X, Chen X, et al. Cucumber carbohydrate metabolism and translocation under chilling night temperature[J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(5): 621-628.

[13] 金剑, 刘晓冰, 王光华. 不同熟期大豆 R4-R5 期冠层某些生理生态性状与产量的关系[J]. 中国农业科学, 2004, 37(9): 1293-1300. (Jin J, Liu X B, Wang G H. Some eco-physiological characteristics at Rt-Rs stage in relation to soybean yield differing in maturities[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(9): 1293-1300. )

[14] Adam N M, Mcdonald M B, Henderlong P R. The influence of seed position, planting and harvesting dates on soybean seed quality[J]. Seed Science and Technology, 1989, 17(1): 143-152.

[15] 冯引弟, 张科, 徐克章, 等. 不同结荚习性大豆节位间产量和品质的相关性研究[J]. 大豆科学, 2016, 35(6): 932-936. (Feng Y D, Zhang K, Xu K Z, et al. Correlations of yield and quality at each node in soybean with different growth habits[J]. Soybean Science, 2016, 35(6): 932-936. )

[16] 张富厚, 董普辉, 韩赞平, 等. 大豆荚粒空间分布特性及其与产量的相关性[J]. 贵州农业科学, 2017, 45(11): 23-26. (Zhang F H, Dong P H, Han Z P, et al. Spatial distribution characteristics of pod-seed and correlations between yield and pod-seed distribution in soybean[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2017, 45(11): 23-26. )

[17] Hampton J G, Kahre L, Gastel A J G V, et al. Quality seed-from production to evaluation[J]. Seed Science and Technology, 1996, 24(2): 393-407.

[18] 吴奇峰, 相吉山, 董志新. 大豆植株不同冠层籽粒干物质积累动态及产量分布[J]. 大豆科学, 2011, 30(4): 596-601. (Wu Q F, Xiang J S, Dong Z X. Seed dry matter dynamic accumulation and yield distribution in different canopy of soybean[J]. Soybean Science, 2011, 30(4): 596-601. )

[19] 唐江华, 苏丽丽, 张永强, 等. 不同耕作方式对北疆夏大豆荚粒空间分布及产量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(6): 113-116, 166. (Tang J H, Su L L, Zhang Y Q, et al. Effects of tillage patterns on spatial distribution of seeds and yield of summer soybean in north Xinjiang[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2015, 33(6): 113-116, 166. )

[20] Xue A O, Zhao M H, Qian Z, et al. Study on plant morphological traits and production characteristics of super high-yielding soybean[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2013, 12(7): 1173-1182.

[21] Hu L P, Meng F Z, Wang S H, et al. Changes in carbohydrate levels and their metabolic enzymes in leaves, phloem sap and mesocarp during cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit development[J]. Scientia Horticulturae, 2009, 121(2): 131-137.

[22] Williard L M, Slattery M. The colorimetric determination of easily hydrolysable fructose units in dextran preparation[J]. Analytical Chemistry, 1945, 27: 33-36.

[23] Suksoon L, Jaehyeun K. Total sugars,  $\alpha$ -amylase activity, and germination after priming of normal and aged rice seeds[J]. The Korean Journal of Crop Science, 2000, 45: 108-111.

[24] 刘春娟, 冯乃杰, 郑殿峰, 等. S<sub>3</sub>(3307) 和 DTA-6 对大豆叶片生理活性及产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(3): 626-633. (Liu C J, Feng N J, Zheng D F, et al. Effects of plant growth regulators S3307 and DTA-6 on the leaf physiological activity and yield of soybean[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2016, 22(3): 626-633. )

[25] Chopra J, Kaur N, Gupta A K. Ontogenic changes in enzymes of carbon metabolism in relation to carbohydrate status in developing mung bean reproductive structures[J]. Phytochemistry, 2000, 53: 539-548.

[26] Yamamoto T, Narikawa T. Survey report on cool weather injury in Hokkaido. Part III. Upland crops[R]. Agriculture, Forestry and Fishes Research Council, Ministry of Agriculture and Forestry, 1966: 161-180.

[27] Matsukawa I. Report of cool weather damage in 1993 in Hokkaido[J]. Miscellaneous Publication of Hokkaido Prefect, 1994, 23: 36-41.