



花期和鼓粒期低温胁迫对大豆叶片生理特性及产量的影响

黄深富¹, 郑殿峰^{1,2}, 项洪涛^{1,2}

(1. 广东海洋大学 滨海农业学院, 广东 湛江 524088; 2. 黑龙江省农业机械工程科学研究院 绥化分院, 黑龙江 绥化 152054)

摘要:为研究花期和鼓粒期低温胁迫对大豆叶片生理特性及产量的影响,探讨大豆在不同时期遭遇低温胁迫的生理响应机制及恢复效应,以合丰 50 为材料,采用盆栽试验,设置花期自然环境温度处理(T1)、花期低温处理(T2)、鼓粒期自然环境温度处理(T3)、鼓粒期低温处理(T4),低温处理持续时间为 4 d,胁迫结束后进行为期 4 d 的复温处理,分析不同时期低温胁迫(15 ℃)对大豆叶片膜脂过氧化、抗氧化酶、渗透调节物质及产量的影响。结果表明:花期和鼓粒期低温处理均显著降低大豆的产量,在低温处理 1 d 和 4 d 后,花期分别减产 15.96% 和 36.64%,鼓粒期分别减产 24.06% 和 50.56%。花期低温胁迫显著降低大豆单株荚数和单株粒数,鼓粒期低温胁迫显著降低大豆百粒重。在低温处理期间,随着低温持续时间延长,不同时期大豆叶片丙二醛(MDA)、过氧化氢(H₂O₂)、渗透调节物质含量、超氧阴离子(O₂⁻)产生速率、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性均呈上升趋势,过氧化氢酶(CAT)活性呈下降趋势,在恢复期间有所缓解但均未达到对照水平。由此可见,低温胁迫加剧大豆叶片细胞膜脂过氧化作用,大豆植株可通过增加渗透调节物质含量和调节抗氧化酶活性,从而在一定程度上抵御低温胁迫。花期低温胁迫主要通过减少单株荚数和单株粒数显著降低大豆产量,鼓粒期遭受低温胁迫主要抑制了大豆灌浆结实过程从而导致产量降低。

关键词:低温胁迫;大豆;花期;鼓粒期;生理特性;产量

Effects of Low Temperature Stress on Physiological Characteristics and Yield of Soybean Leaves During Flowering and Seed Filling Stages

HUANG Shenfu¹, ZHENG Dianfeng^{1,2}, XIANG Hongtao^{1,2}

(1. College of Coastal Agriculture Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China; 2. Suihua Branch, Heilongjiang Academy of Agricultural Machinery Sciences, Suihua 152054, China)

Abstract: To study the effects of low temperature stress on the physiological characteristics and yield of soybean leaves at flowering and bulging periods, and to explore the physiological response mechanism and recovery effect of soybean under low temperature stress at different periods, we used Hefeng 50 as the material and set up the natural ambient temperature treatment at flowering stage (T1), low temperature stress treatment at flowering stage (T2), ambient temperature treatment at seed filling stage (T3) and low temperature stress treatment at seed filling stage (T4). The duration of low temperature stress was 4 d, and 4 d rewarming treatment was conducted after the stress ended. We analyzed the effects of low temperature stress (15 ℃) on membrane lipid peroxidation, antioxidant enzymes, osmoregulatory substances and yield of soybean leaves at different periods. The results showed that the low temperature stress treatment significantly reduced the yield of soybean at both flowering and grain bulge stages, with 15.96% and 36.64% yield reduction at flowering stage and 24.06% and 50.56% yield reduction at grain bulge stage after 1 d and 4 d of low temperature stress, respectively. Low temperature stress at anthesis significantly reduced the number of pods and grains per plant in soybean, and low temperature stress at the bulge stage significantly reduced the 100-seed weight of soybean. During the low temperature stress treatment, malondialdehyde (MDA), hydrogen peroxide (H₂O₂), osmoregulatory substance content, superoxide anion (O₂⁻) production rate, superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) activities of soybean leaves showed an increasing trend and catalase (CAT) activity showed a decreasing trend with the duration of low temperature stress, which was alleviated during the recovery period. However, they did not reach the control level. It is evident that low temperature stress exacerbates cellular membrane lipid peroxidation in soybean leaves and that soybean plants can withstand low temperature stress to some extent by increasing the content of osmoregulatory substances and regulating the activities of antioxidant enzymes. Low temperature stress at anthesis significantly reduced soybean yield mainly by reducing the number of pods and grains per plant, while chilling stress at bulge stage mainly inhibited the process of soybean grain filling and fruit set, resulting in lower yield.

Keywords: low temperature stress; soybeans; flowering period; seed filling stage; physiological characteristics; yield

收稿日期: 2023-04-13

基金项目: 国家自然科学基金(31871576)。

第一作者: 黄深富(1996—), 男, 硕士研究生, 主要从事作物逆境生理研究。E-mail: hshenfu@163.com。

通讯作者: 郑殿峰(1969—), 男, 博士研究生, 教授, 主要从事作物逆境生理研究。E-mail: zhengdf@gdou.edu.cn;

项洪涛(1982—), 男, 博士, 副研究员, 主要从事食用豆栽培生理及化控研究。E-mail: xianght@163.com。

大豆[*Glycine max* (Linn.) Merr.]富含蛋白质、矿物质、维生素和碳水化合物,其营养价值和经济价值与谷类作物相近,是中国最重要的粮食兼油料作物之一^[1],被广泛应用于人类的日常生产、生活和畜牧业中^[2]。黑龙江省作为我国大豆主要种植区,属寒温带与温带大陆性气候,低温胁迫成为当地大豆种植主要面临的非生物胁迫之一^[3]。目前,我国大豆产量依然不足,中国已成为世界第一的大豆进口国^[4]。因此,大豆的产量和品质的保证和提升,对保障我国粮食安全至关重要。

大豆花期与鼓粒期是对温度较为敏感的时期^[5-6],是决定大豆产量和品质形成的关键阶段。王萍等^[7]研究发现,花期低温胁迫导致大豆产量严重减少。绝大多数植株瘪荚、败育都是发生在鼓粒初期。植物可以通过改变形态和调节体内一系列的生理变化从而抵御低温胁迫所带来的不良影响^[8]。植物在自然温度环境下可通过保护酶系统维持自身 ROS 平衡,常见的保护酶有 CAT、POD 和 SOD。上述 3 种酶通过相互协作将植物体内产生的 ROS 及时清除,在一定程度上缓解 ROS 在低温胁迫时对植物体造成的损伤^[9]。低温胁迫导致保护酶系统遭到破坏,进而破坏植物细胞稳态^[10]。刘日林等^[11]关于菜豆的研究中,发现细胞内 SOD、POD、CAT 活性在遭受轻度低温胁迫时,呈现先升后降的趋势,表明植物在轻度低温胁迫下,可以通过快速清除体内过量的 ROS 从而维持植株正常的生理代谢活动,但随着低温胁迫程度的加深,该清除能力逐渐遭到破坏。植物遭受低温胁迫时,其体内的渗透调节物质含量往往会大量增加,以维持细胞膜的渗透性,稳定膜结构^[12]。侯爽等^[13]研究发现,烟草幼苗体内的脯氨酸含量的在低温胁迫下显著上升。还有研究指出,高等植物可以通过增加体内可溶性糖含量和脯氨酸含量维持细胞渗透压,从而适应低温环境^[14]。渗透调节物质的积累是植物适应低温胁迫的策略^[15]。孙玉珺^[16]研究表明,低温胁迫下玉米叶片脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白的含量显著增加,植株通过维持较高水平的细胞内渗透调节物质的浓度来降低由于低温环境造成的氧化损伤。

在大豆的研究发现,叶片脯氨酸和可溶性糖含量随低温胁迫持续天数的延长呈不断上升的趋势,可溶性蛋白的含量呈现先升后降的趋势^[17]。作物通过增加渗透调节物质含量来抵御低温胁迫,在玉米^[18]、小麦^[19]、茄子^[20]等作物上均得到广泛验证。但目前关于低温胁迫对大豆叶片的生理响应机制研究相对较少,且多集中于花期,对于大豆在鼓粒期响应低温胁迫的生理机制研究仍非常有限。

低温胁迫导致作物的产量和品质严重降低,制约农业生产^[21]。低温胁迫可以通过影响植物生长发育,对植物体的生理机能、细胞膜组分及其机构产生直接或间接的影响^[22-25]。随着全球极端气候变化现象的日益频发,如何制定大豆在不同生育期遭受低温胁迫的应对策略,已成为目前我国大豆种植过程中迫切需要解决的科学问题。本研究于大豆不同时期进行低温胁迫,通过测定大豆叶片膜脂过氧化作用、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量和产量等指标,分析大豆在不同时期遭遇低温胁迫的生理响应机制,旨在为保障黑龙江地区大豆生产提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

大豆品种为合丰 50,由黑龙江八一农垦大学国家杂粮工程技术研究中心提供。

1.2 试验设计

本试验于 2021 和 2022 年在黑龙江省农业科学院盆栽场(126°63'E,45°75'N)进行,并在人工气候室内进行低温处理。盆栽用桶的规格为上口直径 30.0 cm、下口直径为 23.0 cm、高 32.0 cm。盆栽用桶底部配有小孔,起泄水、通风作用。试验用土(栽培土:细沙=3:1)充分混匀后使用,每盆装土 18.0 kg,定时浇水避免发生干旱胁迫。将大豆种子充分消毒后清洗干净,随后进行播种。V2 期进行间苗,去除过大或过小的幼苗,每穴保留 1 株长势适中的幼苗,在整个试验期间及时管理以免发生病虫害。

试验采用完全随机试验设计,设置 4 次重复。试验共有 4 个处理方式,每个品种的每个处理设置 50 盆,如下为具体处理方式。T1:花期于自然环境

温度下生长;T2:花期低温处理;T3:鼓粒期于自然环境温度下生长;T4:鼓粒期低温处理。处理温度设置为 15 ℃,低温持续处理时间设置为 4 d,在低温胁迫结束后转移至室外进行为期 4 d 的复温处理。处理期间内光照条件正常。于低温处理后的第 1 天和第 4 天及低温胁迫处理结束后的第 1 天和第 4 天,上述各处理分别将大豆倒三功能叶片挂上标签进行标记,随后各处理分别取倒三功能叶片进行叶片生理活性取样及测定;分别选择 4 盆长势一致的大豆植株,于花期和鼓粒期低温胁迫处理结束后的第 1 天和第 4 天从人工气候室转移至室外,R8 期进行测产。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 活性氧含量 H_2O_2 含量测定参照 Patterson 等^[26]的方法;MDA 含量测定采用硫代巴比妥酸 TBA 法^[27]; O_2^- 产生速率测定采用羟胺法^[28]。

1.3.2 抗氧化酶活性 SOD 活性测定采用氮蓝四唑(NBT)比色法^[29];POD 活性测定采用愈创木酚比色法^[30];CAT 活性测定参照 Huang 等^[31]。

1.3.3 渗透调节物质含量 可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法^[32];可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法^[33];游离脯氨酸含量测定采用磺基水杨酸法^[34]。

1.3.4 产量及产量构成因素 各个处理选取长势一致的 10 株植株在完熟期(R8 期)进行收获测产,计录各处理的单株粒数、单株荚数、百粒重和单株粒重,取平均值,产量用单株粒重表示。

1.4 数据分析

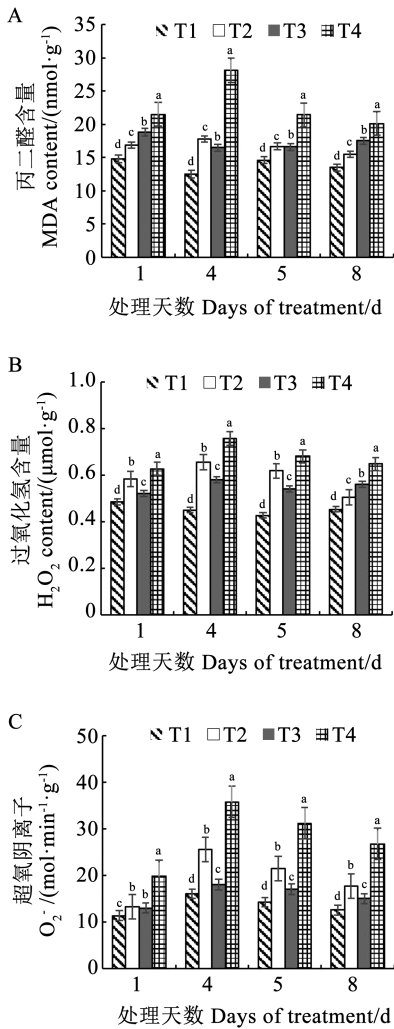
采用 IBM SPSS Statistics 25.0 软件对数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA, $P < 0.05$)和邓肯多重比较(Duncan's multiple comparisons, $P < 0.05$)。采用 Origin 2023 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同时期低温胁迫对大豆膜脂过氧化的影响

2.1.1 MDA 含量 由图 1A 可知,处理期间不同时期大豆叶片的 MDA 含量均呈先上升后降低的趋势。与 T1 相比, T2 在处理期间分别提高了

12.09%、29.72%、12.48% 和 12.96%;与 T3 相比, T4 在处理期间分别提高了 12.56%、44.28%、22.43% 和 12.94%。结果表明,不同时期大豆叶片 MDA 含量随低温胁迫持续时间的延长呈上升趋势,对鼓粒期影响较大。在恢复期间 T2 和 T4 的 MDA 含量虽逐渐降低,但始终高于各自对照。



注:T1.花期于自然环境温度生长;T2.花期低温处理;T3.鼓粒期于自然环境温度生长;T4.鼓粒期低温处理。下同。

Note: T1. Flowering stage grown at natural ambient temperature; T2. Flowering stage treated with chilling stress; T3. Seed filling stage grown at natural ambient temperature; T4. Seed filling stage treated with chilling stress. The same below.

图 1 低温胁迫对不同时期大豆膜脂过氧化的影响
Fig. 1 Effects of low temperature stress on membrane lipid peroxidation in soybean at different growth periods

2.1.2 H_2O_2 含量 大豆于不同时期进行低温胁迫及复温处理后,叶片的 H_2O_2 含量均呈先上升后降低

的趋势。与各自对照(T1、T3)相比,T2 分别提高了 16.84%、31.37%、31.00%和 29.90%,T4 分别提高了 17.13%、23.43%、20.62%和 13.56%。结果表明,随低温胁迫持续时间的延长,不同时期大豆叶片 H₂O₂ 含量呈上升趋势,对花期影响较大。在恢复期间 H₂O₂ 含量虽逐渐降低,但始终不能恢复至各自对照水平(图 1B)。

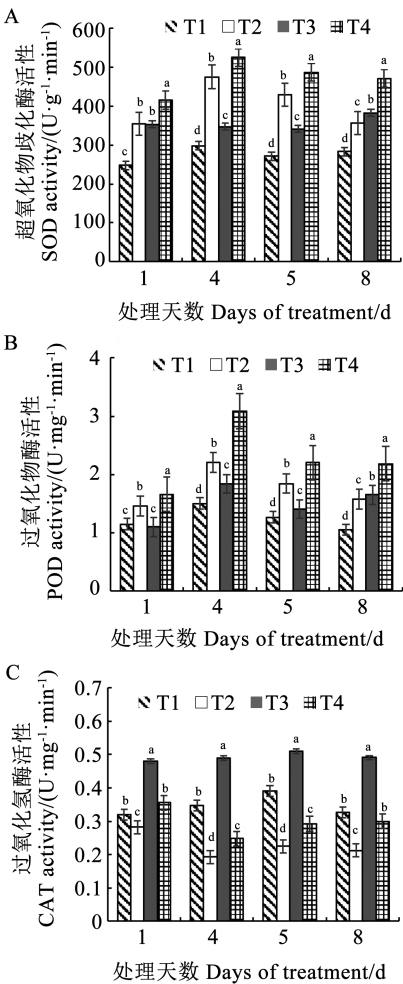
2.1.3 O₂⁻ 产生速率 处理期间不同时期大豆叶片的 O₂⁻ 产生速率均呈先上升后降低的趋势(图 1C)。大豆遭受低温胁迫后,叶片的 O₂⁻ 产生速率显著提高,其中对鼓粒期大豆影响较大。与各自对照相比,花期低温处理期间分别提高了 14.40% 和 37.41%,鼓粒期分别提高了 34.53% 和 49.70%。在恢复期间虽然有所降低,但始终高于各自对照。与各自对照相比,花期在恢复期间分别提高了 33.48% 和 29.09%,鼓粒期分别提高了 45.52% 和 44.00%。

2.2 不同时期低温胁迫对大豆抗氧化酶活性的影响

2.2.1 SOD 活性 如图 2A 所示,不同时期大豆叶片的 SOD 活性在处理期间均呈先上升后降低的趋势。在处理期间,T2 较 T1 分别提高了 30.25%、37.36%、36.94%和 20.53%;T4 较 T3 分别提高了 15.04%、33.80%、29.97%和 18.80%。结果表明,不同时期大豆叶片 SOD 活性随低温胁迫持续时间的延长呈上升趋势,对花期大豆影响较大。在恢复期间 T2 和 T4 的 SOD 活性呈逐渐降低趋势,但始终高于各自对照。

2.2.2 POD 活性 大豆于不同时期进行低温胁迫及复温处理后,叶片的 POD 活性均呈先上升后降低的趋势(图 2B)。与对照相比,花期大豆在处理期间分别提高了 21.20%、31.84%、31.42%和 33.22%;鼓粒期大豆在处理期间分别提高了 33.63%、40.40%、35.98%和 24.49%。研究结果发现,随着低温胁迫持续时间的延长,不同时期大豆叶片 POD 活性均呈上升趋势,其中对鼓粒期大豆影响较大。在恢复期间,花期和粒期大豆的 POD 活性难以恢复至对照水平。

2.2.3 CAT 活性 如图 2C 所示,处理期间不同时期大豆叶片的 CAT 活性均呈先降低后上升的趋势。在低温处理期间,花期大豆和鼓粒期大豆较各自对照分别降低了 13.41%、80.45%和 34.93%、97.68%;在恢复处理期间,分别降低了 74.45%、53.29%和 74.64%、63.78%。结果表明,低温胁迫导致不同时期大豆叶片 CAT 活性显著降低,且随低温胁迫持续时间的延长呈逐渐下降趋势,其中对鼓粒期大豆影响较大。在恢复期间不同时期大豆叶片 CAT 活性成上升趋势,但始终不能恢复至对照水平。

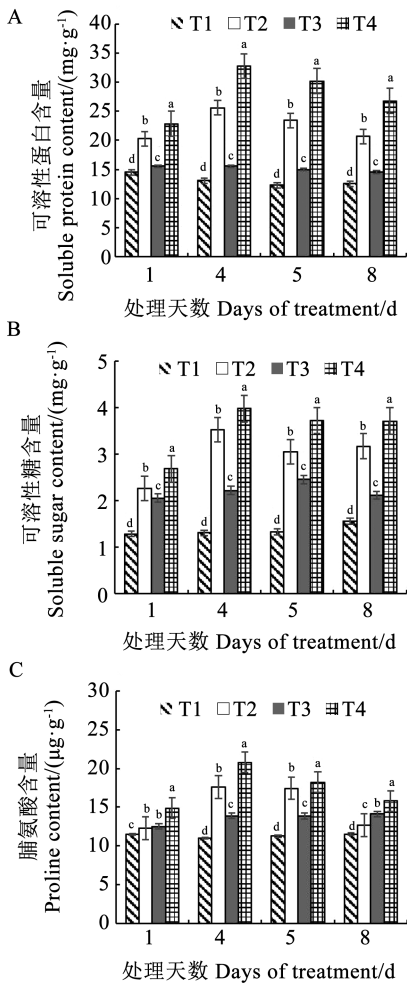


注:A. SOD 活性;B. POD 活性;C. CAT 活性
Note: A. SOD activity; B. POD activity; C. CAT activity

图 2 低温胁迫对不同时期大豆抗氧化酶活性的影响
Fig. 2 Effects of low temperature stress on antioxidant enzyme activities of soybean at different growth periods

2.3 不同时期低温胁迫对大豆渗透调节物质含量的影响

2.3.1 可溶性蛋白含量 如图 3A 所示,低温胁迫导致不同时期大豆叶片的可溶性蛋白含量显著上升,与各自对照(T1、T3)相比,T2 和 T4 分别提高了 28.41%、49.12% 和 31.99%、52.59%,随着低温胁迫时间的延长,对鼓粒期大豆影响较大。在解除低温胁迫后其含量逐渐降低,但始终高于各自对照,T2 较 T1 提高了 47.69% 和 39.38%,T4 较 T3 提高了 50.33% 和 45.67%。大豆叶片中可溶性蛋白含量在整个处理期间呈先上升后降低的趋势。



注:A. 可溶性蛋白含量; B. 可溶性糖含量; C. 脯氨酸含量
Note: A. Soluble protein content; B. Soluble sugar content; C. Proline content

图3 低温胁迫对不同时期大豆渗透调节物质含量的影响
Fig.3 Effects of low temperature stress on the content of osmoregulatory substances in soybean at different growth periods

2.3.2 可溶性糖含量 如图 3B 所示,处理期间不同时期大豆叶片的可溶性糖含量均呈先上升后降低的趋势。T2 较 T1 在处理期间分别提高了 43.14%、63.01%、56.44% 和 50.96%;T4 较 T3 在处理期间分别提高了 23.50%、44.23%、34.11% 和 43.00%。试验结果表明,随低温胁迫持续时间的延长,不同时期大豆叶片可溶性糖含量呈上升趋势,对花期大豆影响较大。在恢复期间 T2 和 T4 的可溶性糖含量呈逐渐降低趋势,但始终高于各自对照。

2.3.3 脯氨酸含量 如图 3C 所示,与各自对照相比,花期大豆叶片的脯氨酸含量在处理期间分别提高了 6.16%、37.38%、35.43% 和 9.01%;鼓粒期大豆分别提高了 15.78%、33.13%、23.91% 和 10.48%。结果表明,低温胁迫显著增加了不同时期大豆叶片脯氨酸含量,且随低温胁迫持续时间的延长呈上升趋势,对花期大豆影响较大。在恢复期间不同时期大豆叶片脯氨酸含量虽逐渐降低但难以恢复至对照水平。

2.4 不同时期低温胁迫对大豆产量及其构成因素的影响

由表 1 可知,于大豆花期进行低温胁迫处理,与 T1 相比,T2 在遭受低温胁迫 1 和 4 d 后单株粒数分别下降了 35.59% 和 36.68%,单株荚数分别下降了 23.33% 和 27.78%,百粒重分别下降了 10.12% 和 14.40%,产量分别下降了 15.96% 和 36.64%;于鼓粒期进行低温胁迫,与 T3 相比,T4 在低温胁迫 1 和 4 d 后上述指标分别下降了 2.97% 和 12.67%、6.25% 和 18.75%、20.61% 和 26.40%、24.06% 和 50.56%。结果表明,大豆于不同时期遭受低温胁迫均对产量有不良影响,其中对鼓粒期影响较大,推测低温胁迫抑制大豆鼓粒期灌浆结实过程,减少干物质积累量,籽粒发育不正常,从而出现空荚、籽粒不饱满现象,最终导致产量降低;而大豆花期遭受低温胁迫主要通过减少单株荚数和单株粒数造成

减产。

表 1 不同时期低温胁迫对大豆产量及其构成因素的影响

Table 1 Effects of low temperature stress on soybean yield and its components at different growth periods					
处理方式	处理天数	单株粒数	单株荚数	单株产量	百粒重
Treatment	Days of treatment/d	Seeds number	Seeds number	Yield per plant/g	100-seed weight
		per plant	per plant		
T1		45.8 ±0.8 a	18.0 ±1.2 b	8.8 ±0.8 a	21.3 ±1.4 a
T2	1	29.5 ±0.7 d	13.8 ±1.0 d	7.4 ±0.5 b	19.1 ±1.3 b
	4	29.0 ±0.9 d	13.0 ±1.4 d	5.3 ±0.8 c	18.2 ±0.4 c
T3		43.8 ±1.4 b	20.0 ±0.9 a	7.3 ±1.1 b	22.8 ±0.2 a
T4	1	42.5 ±0.2 b	18.8 ±1.3 b	5.5 ±1.3 c	18.1 ±0.5 c
	4	38.3 ±1.2 c	16.3 ±0.6 c	3.6 ±0.3 d	16.8 ±1.0 d

注:不同小写字母差异显著($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$).

3 讨论

生物体内的 ROS 在作物生长发育过程中具有双向功能^[35]。研究证明 ROS 影响着作物生根^[36]、长茎^[37]、成叶^[38]、开花^[39]和结果^[40]等生理过程,对作物生长发育有着重要的作用。此外,过量积累的 ROS(MDA、H₂O₂和 O₂⁻)会对生物大分子造成氧化损伤。低温胁迫导致植物体内活性氧(ROS)大量积累,对植物造成严重损害^[41]。张静等^[42]研究表明,烟草叶片受到低温胁迫后,其叶片中 H₂O₂含量和 O₂⁻产生速率显著提高。小麦遭受低温胁迫时,叶片中 H₂O₂和 O₂⁻产生速率会随着低温胁迫程度升高而逐渐加大,细胞膜通透性随着 H₂O₂和 O₂⁻的产生速率而有所增加,从而发生细胞内电解质外渗现象^[9]。膜脂过氧化作用的主要分解产物是丙二醛(MDA),其含量会随着逆境胁迫程度的加深而增加,因此可以通过 MDA 含量的高低反映作物遭受逆境胁迫伤害的程度^[43]。本试验结果表明,大豆于不同时期遭受低温胁迫后,大豆叶片内的 MDA 含量、O₂⁻产生速率和 H₂O₂含量均逐渐增加,在解除低温胁迫恢复正常温度的过程中难恢复到对照水平。其中,大豆鼓粒期低温胁迫 1 d 后,H₂O₂含量、O₂⁻产生速率和 MDA 含量提高幅度均大于花期低温胁迫,说明大豆鼓粒期对短期(1 d)低温胁迫更为敏感。

正常生长环境下,由于作物体内存在一套由抗氧化酶系统和非酶系统相结合的活性氧清除系统,作物体内 ROS 始终维持在相对稳定的水平。低温胁迫导致作物体内 ROS 异常积累,植物可通过提高

自身抗氧化酶活性及时清除过量的 ROS,从而抵御低温胁迫。任守政等^[44]研究发现,白屈菜可通过调节 SOD 和 POD 等抗氧化酶活性来提高自身耐寒性。陈风琼等^[45]研究发现,低温胁迫导致菜用大豆 SOD、POD 和 CAT 活性显著上升。余明龙等^[46]研究发现,低温胁迫下绿豆体内 CAT 活性降低。本研究表明,低温胁迫导致花期和鼓粒期大豆叶片 SOD 和 POD 活性显著增加,CAT 活性显著降低。其中,大豆花期低温胁迫对 SOD 活性影响较大,大豆鼓粒期 POD 活性和 CAT 活性对低温胁迫更为敏感。

当作物遭受非生物胁迫时,渗透调节物质(可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸)会在短时间内大量积累,以维持细胞的水势和渗透压,保持细胞膜的稳定性,提高作物耐寒能力^[47]。Zhao 等^[48]研究指出,大麦叶片遭受多种非生物胁迫条件下,脯氨酸含量与胁迫程度呈正相关。李莹等^[49]研究证明,烟草在低温胁迫下可溶性糖和脯氨酸含量显著增加,且随低温胁迫持续时间的延长而呈上升趋势。邹凯茜等^[50]研究证明,低温胁迫导致苦瓜幼苗体内渗透调节物质(可溶性糖、可溶蛋白和脯氨酸)含量显著提高。本研究结果表明,低温胁迫显著提升了不同时期大豆叶片内渗透调节物质含量(脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白),在恢复期间上述指标逐渐降低,但始终不能恢复至对照水平。其中,大豆花期可溶性糖含量对低温胁迫更为敏感,大豆鼓粒期低温胁迫对脯氨酸含量和可溶性蛋白含量影响更大。

低温胁迫会抑制作物的正常生长发育,降低作物的产量。大豆花期和鼓粒期是决定大豆产量的

关键阶段。前人研究发现,豆科作物于花期遭受低温胁迫后,结荚数和有效荚数减少^[7]。王新欣^[51]研究表明,花期遭遇低温胁迫会降低大豆单株粒数和百粒重等,最终导致减产。大豆鼓粒期是干物质积累最多的阶段,决定着大豆结实率,粒重和最终产量。本研究结果表明,不同时期低温胁迫均不同程度降低了大豆的株高、单株荚数、单株粒数、百粒重和产量。其中,大豆花期株高、单株粒数和单株荚数对于低温胁迫更为敏感,大豆鼓粒期低温胁迫对产量和百粒重影响更大。主要原因可能是:大豆花期处于营养生长和生殖生长并进阶段,此时低温胁迫导致大豆开花减少,坐荚率降低;大豆鼓粒期进入生殖生长阶段后遭遇低温胁迫导致灌浆速度变慢,灌浆成熟期延长,最终降低产量。

4 结论

本研究以大豆品种合丰 50 为试验材料,对大豆花期和鼓粒期进行低温处理,综合分析低温胁迫对不同时期大豆叶片生理特性及产量的影响。花期低温胁迫显著增加大豆叶片 H₂O₂、可溶性糖、脯氨酸和 SOD 的含量或活性,鼓粒期低温胁迫显著增加大豆叶片 MDA、可溶性蛋白、POD、CAT 的含量或活性,加快 O₂⁻产生速率,且在复温后上述指标虽有所缓解但始终无法恢复到对照水平。低温胁迫加剧细胞膜脂过氧化作用,大豆可通过提高抗氧化酶(SOD、POD)活性、提高渗透调节物质含量和降低 CAT 活性来抵御低温胁迫。

不同时期遭受低温胁迫均显著降低大豆产量,对鼓粒期影响较大,其主要原因是低温胁迫抑制了鼓粒期灌浆结实过程,从而导致大豆籽粒发育不正常,出现空荚、籽粒不饱满现象。花期减产主要原因是低温胁迫导致大豆单株荚数和单株粒数减少。

参考文献

[1] FANG C, MA Y, WU S, et al. Genome-wide association studies dissect the genetic networks underlying agronomical traits in soybean[J]. *Genome Biology*, 2017, 18(1): 161.

[2] 胡建新. 大豆深加工二十一世纪的朝阳产业[J]. *农村科技*, 2005(10): 57. (HU J X. Soybean deep processing the sunrise industry of the twenty-first century [J]. *Rural Science and Technology*, 2005(10): 57.)

[3] 胡博. 松嫩平原作物布局对气候变化的响应[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2016. (HU B. Response of crop layout to climate change in the Songnen Plain[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2016.)

[4] 杨卫路. 对国产与进口大豆比较优势分析[J]. *粮食与油脂*, 2002(12): 16-19. (YANG W L. Analysis of the comparative advantages of domestic and imported soybeans[J]. *Grain and Oil*, 2002(12): 16-19.)

[5] ZHANG G, BAHN S C, WANG G, et al. PLDα1-knockdown soybean seeds display higher unsaturated glycerolipid contents and seed vigor in high temperature and humidity environments[J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2019, 12: 9.

[6] 王新欣, 赵晶晶, 冯乃杰, 等. 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[J]. *大豆科学*, 2020, 39(2): 252-259. (WANG X X, ZHAO J J, FENG N J, et al. Effects of low temperature stress on physiological activity and yield of soybean leaves in different canopies during flowering[J]. *Soybean Science*, 2020, 39(2): 252-259.)

[7] 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. Effect of low temperature at anthesis on pod and seed formation in soybean[J]. *Chinese Journal of Oilseed Crops*, 2000(2): 34-36.)

[8] MENG A, WEN D, ZHANG C. Dynamic changes in seed germination under low-temperature stress in maize[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(10): 5495.

[9] 黄儒. 低温下外源 SA 对冬小麦东农冬麦 1 号抗氧化系统的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014. (HUANG R U. Effect of exogenous SA on the antioxidant system of winter wheat Dongnong Winter Wheat No. 1 at low temperature[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2014.)

[10] 康菊清, 张岱鹏. 低温条件下中国野生拟南芥种群中 CBF3 与 ROS 浓度的相关性[J]. *植物学报*, 2016, 51(5): 577-585. (KANG J Q, ZHANG D P. Correlation between CBF3 and ROS concentration in wild *Arabidopsis* populations in China under low temperature conditions[J]. *Journal of Botany*, 2016, 51(5): 577-585.)

[11] 刘日林, 章玉婷, 潘凌洁, 等. 低温对不同抗冷性菜豆品种生理机制的影响[J]. *浙江农业学报*, 2015, 27(2): 189-193. (LIU R L, ZHANG Y T, PAN L J, et al. Effect of low temperature on the physiological mechanisms of different cold-resistant bean varieties [J]. *Zhejiang Journal of Agriculture*, 2015, 27(2): 189-193.)

[12] 向丹. 水稻苗期低温耐性差异及其调控研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013. (XIANG D. Differences in low temperature tolerance in rice seedlings and its regulation [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013.)

[13] 侯爽, 陈锦芬, 刘溶荣, 等. 外源水杨酸对烟草幼苗低温胁迫

- 的缓解效应[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020, 46(1): 14-20. (HOU S, CHEN J F, LIU R S, et al. Alleviation effect of exogenous salicylic acid on low temperature stress in tobacco seedlings[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Science Edition), 2020, 46(1): 14-20.)
- [14] LI Z, UMAR KHAN M, YAN X, et al. Deciphering the molecular mechanisms of chilling tolerance in Lsi1-overexpressing rice [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(9): 4667.
- [15] LAHUTA L B, SZABLI Ń SKA-PIERNIK J, STAŁANOWSKA K, et al. The Size-dependent effects of silver nanoparticles on germination, early seedling development and polar metabolite profile of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(21): 13255.
- [16] 孙玉珺. 玉米芽期抗冷性筛选及低温胁迫下油菜素内酯对幼苗的调控效应研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019. (SUN Y J. Screening for cold resistance in maize shoots and the regulatory effect of oleuropein lactones on seedlings under low temperature stress [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2019.)
- [17] 常云霞, 徐克东, 陈璨, 等. 水杨酸对低温胁迫下大豆幼苗生长抑制的缓解效应[J]. 大豆科学, 2012, 31(6): 927-931. (CHANG Y X, XU K D, CHEN C, et al. Mitigating effect of salicylic acid on growth inhibition of soybean seedlings under low temperature stress[J]. Soybean Science, 2012, 31(6): 927-931.)
- [18] 黄伟超, 范宇博, 王泳超. 低温胁迫对玉米幼苗抗氧化系统及渗透调节物质的影响[J]. 中国农学通报, 2018, 34(24): 6-12. (HUANG W C, FAN Y B, WANG Y C. Effects of low temperature stress on antioxidant system and osmoregulatory substances in maize seedlings[J]. Chinese Agronomy Bulletin, 2018, 34(24): 6-12.)
- [19] 薛盈文, 黄寿光, 范博文, 等. 低温和 UV-B 复合胁迫对小麦幼苗抗氧化酶和渗透调节物质的影响[J]. 麦类作物学报, 2017, 37(6): 834-840. (XUE Y W, HUANG S G, FAN B W, et al. Effects of low temperature and UV-B stress on antioxidant enzymes and osmoregulatory substances in wheat seedlings [J]. Journal of Wheat Crops, 2017, 37(6): 834-840.)
- [20] 吴雪霞, 朱宗文, 许爽, 等. 低温胁迫及恢复对茄子幼苗活性氧代谢和渗透调节物质含量的影响[J]. 江西农业学报, 2016, 28(7): 17-21. (WU X X, ZHU Z W, XU S, et al. Effects of low temperature stress and recovery on reactive oxygen metabolism and osmoregulatory substance content in eggplant seedlings [J]. Jiangxi Journal of Agriculture, 2016, 28(7): 17-21.)
- [21] LIU H, XIN W, WANG Y, et al. An integrated analysis of the rice transcriptome and lipidome reveals lipid metabolism plays a central role in rice cold tolerance[J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 91.
- [22] 刘亚洁, 安黎哲. 低温胁迫下油菜素内酯对高山离子芥悬浮细胞膜系统的影响[J]. 四川大学学报(自然科学版), 2020, 57(4): 797-803. (LIU Y J, AN L Z. Effects of oleuropein lactones on the suspension cell membrane system of alpine ionized mustard under low temperature stress [J]. Journal of Sichuan University (Natural Science Edition), 2020, 57(4): 797-803.)
- [23] 沈静, 杨青川, 曹致中, 等. 低温胁迫对野牛草细胞膜和保护酶活性的影响[J]. 中国草地学报, 2010, 32(2): 98-102. (SHEN J, YANG Q C, CAO Z Z, et al. Effects of low temperature stress on cell membrane and protective enzyme activities of bison grass[J]. Chinese Journal of Grassland, 2010, 32(2): 98-102.)
- [24] 王洋洋. 春季低温对小麦生理和产量的影响及冻害评价[D]. 郑州: 河南农业大学, 2021. (WANG Y Y. Effects of spring low temperature on physiology and yield of wheat and evaluation of freezing damage[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2021.)
- [25] 普思维, 周丁香, 祝孟洋, 等. 开花期低温胁迫对晚稻产量影响机制研究[J]. 杂交水稻, 2022, 37(3): 104-111. (PU S W, ZHOU D X, ZHU M Y, et al. Study on the mechanism of low temperature stress at flowering on yield of late rice[J]. Hybrid Rice, 2022, 37(3): 104-111.)
- [26] PATTERSON B D, MACRAE E A, FERGUSON I B. Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using titanium (IV) [J]. Analytical Biochemistry, 1984, 139(2): 487-492.
- [27] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2015. (WANG X K, HUANG J L. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2015.)
- [28] ELSTNER E F, HEUPEL A. Inhibition of nitrite formation from hydroxylammoniumchloride: A simple assay for superoxide dismutase[J]. Analytical Biochemistry, 1976, 70(2): 616-620.
- [29] 郑炳松, 王正加, 等. 现代植物生理生化研究技术[M]. 北京: 气象出版社, 2006. (ZHENG B S, WANG Z J, et al. Modern techniques of plant physiological and biochemical research [M]. Beijing: Meteorological Press, 2006.)
- [30] 刘萍, 李明军. 植物生理学实验技术[J]. 北京: 科学出版社, 2007. (LIU P, LI M J. Experimental techniques in plant physiology[J]. Beijing: Science Press, 2007.)
- [31] FU J, HUANG B. Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2001, 45(2): 105-114.
- [32] 赵铁鹏, 赵新勇. 植物体可溶性糖测定方法的优化[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(4): 184-185. (ZHAO Y P, ZHAO X Y. Optimization of the method for the determination of soluble sugars in plant bodies[J]. Anhui Agricultural Science, 2018, 46(4): 184-185.)
- [33] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quanti-

- tation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Analytical Biochemistry, 1976, 72(1): 248-254.
- [34] BATES L S, WALDREN R P, TEARE I D. Rapid determination of proline for water stress studies[J]. Plant and Soil, 1973, 39: 305-307.
- [35] XI Y, LING Q, ZHOU Y, et al. ZmNAC074, a maize stress-responsive NAC transcription factor, confers heat stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. Front Plant Science, 2022, 13: 986628.
- [36] 滕玉瑾. 盐胁迫下内源 ROS 的产生及其互作对小麦幼苗生理生化特性的影响[D]. 兰州:西北师范大学, 2016. (TENG Y J. Effects of endogenous ROS production and its interactions on physiological and biochemical characteristics of wheat seedlings under salt stress [D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2016.)
- [37] 杨劲松. 作物对不同盐胁迫和调控条件的响应特征与抗盐性调控研究[D]. 南京:南京农业大学, 2006. (YANG J S. Characteristics of crop response to different salt stress and regulatory conditions and regulation of salt resistance [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2006.)
- [38] LIANG S, XU X, LU Z. Effect of azoxystrobin fungicide on the physiological and biochemical indices and ginsenoside contents of ginseng leaves[J]. Journal of Ginseng Research, 2018, 42(2): 175-182.
- [39] CHEN L, CHEN Q, ZHU Y, et al. Proteomic identification of differentially expressed proteins during alfalfa (*Medicago sativa* L.) Flower Development [J]. Front Plant Science, 2016, 7: 1502.
- [40] 田伟, 陈慧, 余松华. γ -氨基丁酸通过调节活性氧代谢和苯丙酸途径延缓冬枣果实衰老的机制研究[J]. 中国食品添加剂, 2022, 33(12): 108-117. (TIAN W, CHEN H, YU S H. Study on the mechanism of γ -aminobutyric acid in delaying fruit senescence of jujube through regulating reactive oxygen metabolism and phenylpropanoid pathway[J]. China Food Additives, 2022, 33(12): 108-117.)
- [41] LI Q, ZHAO H, WANG X, et al. Tartary buckwheat transcription factor FtbZIP5, regulated by FtbSnRK2. 6, can improve salt/drought resistance in transgenic *Arabidopsis* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(3): 1123.
- [42] 张静, 李园园, 黄盈盈, 等. 低温胁迫下活性氧代谢与烟草花芽分化的研究[J]. 作物杂志, 2015(4): 74-80. (ZHANG J, LI Y Y, HUANG Y Y, et al. Study on reactive oxygen species metabolism and floral bud differentiation in tobacco under low temperature stress[J]. Crop Journal, 2015, (4): 74-80.)
- [43] WANG H, ZHANG R, DUAN Y, et al. The Endophytic strain *Trichoderma asperellum* 6S-2: An efficient biocontrol agent against apple replant disease in China and a potential plant-growth-promoting fungus[J]. Journal of Fungi (Basel), 2021, 7(12): 1050.
- [44] 任守政, 于艳双, 周大朴, 等. 冷驯化激活白屈菜抗氧化酶系统及耐寒性获得[J]. 分子植物育种: 1-10 [2023-03-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220623.1644.006.html> (REN S Z, YU Y S, ZHOU D P, et al. Cold domestication activates the antioxidant enzyme system and cold tolerance in *C. alba* [J]. Molecular Plant Breeding: 1-10 [2023-03-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220623.1644.006.html>.)
- [45] 陈凤琼, 陈秋森, 刘汉林, 等. 不同外源试剂对菜用大豆低温胁迫的调控效应[J]. 大豆科学, 2022, 41(2): 165-171. (CHEN F Q, CHEN Q S, LIU H L, et al. Regulatory effects of different exogenous reagents on low-temperature stress in vegetable soybean[J]. Soybean Science, 2022, 41(2): 165-171.)
- [46] 余明龙, 郑殿峰, 冯乃杰, 等. 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[J]. 植物生理学报, 2021, 57(9): 1808-1818. (YU M L, ZHENG D F, FENG N J, et al. Effects of allylazole on carbon metabolism, antioxidant system and yield of mung bean under low temperature stress during early flowering[J]. Journal of Plant Physiology, 2021, 57(9): 1808-1818.)
- [47] HE X, LONG F, LI Y, et al. Comparative transcriptome analysis revealing the potential mechanism of low-temperature stress in *Machilus microcarpa* [J]. Front Plant Science, 2022, 13: 900870.
- [48] ZHAO H, NI S, CAI S, et al. Comprehensive dissection of primary metabolites in response to diverse abiotic stress in barley at seedling stage[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2021, 161: 54-64.
- [49] 李莹, 杨超群, 高梓峰, 等. 低温胁迫下 4 份烟草品种苗期叶绿素及渗透调节物质含量的变化[J]. 延边大学农学报, 2021, 43(2): 44-52. (LI Y, YANG C Q, GAO Z F, et al. Changes of chlorophyll and osmoregulatory substances in seedlings of four tobacco varieties under low temperature stress [J]. Agricultural Journal Science of Yanbian University, 2021, 43(2): 44-52.)
- [50] 邹凯茜, 商桑, 田丽波, 等. 低温胁迫对嫁接苦瓜幼苗渗透调节物质的影响[J]. 热带作物学报, 2018, 39(8): 1533-1539. (ZOU K X, SHANG S, TIAN L B, et al. Effect of low temperature stress on osmoregulatory substances in grafted bitter melon seedlings [J]. Journal of Tropical Crops, 2018, 39(8): 1533-1539.)
- [51] 王新欣. 烯效唑对始花期大豆低温胁迫的调控效应[D]. 哈尔滨: 黑龙江八一农垦大学, 2020. (WANG X X. Regulatory effects of allylazole on low temperature stress of soybean at flowering stage [D]. Harbin: Heilongjiang Bayi Agricultural Reclamation University, 2020.)