



## 高温胁迫对不同耐性大豆品种生理生化的影响

靳路真<sup>1</sup>, 王 洋<sup>2</sup>, 张 伟<sup>2</sup>, 徐晋豫<sup>1</sup>, 申战士<sup>1</sup>, 谢甫缙<sup>3</sup>

(1. 延津县农林畜牧局, 河南 新乡 453200; 2. 吉林省农业科学院, 吉林 长春 130033; 3. 沈阳农业大学 大豆研究所, 辽宁 沈阳 110866)

**摘要:** 为了探索高温胁迫对不同耐性大豆品种的影响, 在不同生育时期对不同耐热性大豆品种进行高温胁迫处理, 研究其对大豆品种生理特性的影响以及各生理指标与单株粒重的相关性。结果表明, 高温胁迫下大豆叶片中可溶性糖含量、叶绿素 a/b 值呈下降趋势, MDA 含量和 SOD 酶活性呈上升趋势。苗期、开花期和鼓粒期  $40 \pm 2^\circ\text{C}$  高温胁迫使长农 17 可溶性糖含量分别降低 43.34%、28.09% 和 34.25%, 使锦州 4-1 分别降低 59.03%、58.66% 和 45.68%。苗期  $40 \pm 2^\circ\text{C}$  高温胁迫下叶绿素 a/b 值下降最为明显, 锦州 4-1 叶绿素 a/b 值下降幅度 (40.55%) 高于长农 17 叶绿素 a/b 值下降幅度 (34.40%)。开花期 MDA 含量变化幅度最大,  $40 \pm 2^\circ\text{C}$  高温胁迫下, 锦州 4-1 的 MDA 含量增加幅度 (135.94%) 高于长农 17 的 MDA 含量增加幅度 (114.86%)。在开花期和鼓粒期高温胁迫下叶片脯氨酸含量呈增加趋势, 开花期两品种差异最为明显,  $40 \pm 2^\circ\text{C}$  高温胁迫使长农 17 脯氨酸含量增加了 113.84%, 而使锦州 4-1 脯氨酸含量增加 19.61%。在苗期和开花期随胁迫温度的增加 ASA 含量、POD 酶活性呈下降趋势, 而在鼓粒期高温胁迫下则呈增加趋势。单株粒重与大豆叶片可溶性糖含量和叶绿素 a/b 值呈极显著正相关, 与 MDA 含量呈显著负相关。综上可得, 高温胁迫下耐热品种长农 17 的可溶性糖含量、叶绿素 a/b 值及 SOD 酶活性均高于热敏感品种锦州 4-1, MDA 含量低于热敏感品种锦州 4-1。  $35 \pm 2^\circ\text{C}$ 、 $40 \pm 2^\circ\text{C}$  高温胁迫下, 耐热性品种长农 17 的脯氨酸含量、ASA 含量、SOD 以及 POD 酶活性水平高于热敏感品种锦州 4-1, 耐热品种长农 17 在高温胁迫下仍能保持较高的单株粒重, 且品种间差异显著。

**关键词:** 大豆; 高温胁迫; 耐热性; 渗透调节物质; 抗氧化酶; 叶绿素; 单株粒重

## Effects of High Temperature Stress on Physiological and Biochemical Traits of Soybeans with Different Heat Tolerance

JIN Lu-zhen<sup>1</sup>, WANG Yang<sup>2</sup>, ZHANG Wei<sup>2</sup>, XU Jin-yu<sup>1</sup>, SHEN Zhan-shi<sup>1</sup>, XIE Fu-ti<sup>3</sup>

(1. Yanjin Agriculture, Forestry and Livestock Bureau, Xinxiang 453200, China; 2. Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China; 3. Soybean Research Institute of Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

**Abstract:** In order to explore the effects of high temperature stress on different heat-resistant soybean, in this study, different heat-resistant soybean varieties were treated under high temperature stress at different growth stages, and the physiological and biochemical traits of soybean varieties and the correlation between physiological characters and seed weight per plant were studied. The results showed that soluble sugar content, Chl a/b value decreased, MDA content and SOD activity increased with the increase of stress temperature at different growth stages. Under the treatment of  $40 \pm 2^\circ\text{C}$  in seedling stage, flowering stage and seed-filling stage, the content of soluble sugar of Changnong 17 decreased by 43.34%, 28.09% and 34.25% respectively, and the content of soluble sugar of Jinzhou 4-1 decreased by 59.03%, 58.66% and 45.68% respectively. The Chl a/b value under the treatment of  $40 \pm 2^\circ\text{C}$  at seedling stage decreased most obviously. The decrease of Chl a/b value of Jinzhou 4-1 (40.55%) exceeded the decrease of Chl a/b value of Changnong 17 (34.40%). The increase of MDA content under the treatment of  $40 \pm 2^\circ\text{C}$  at the flowering stage was the highest. The increase of MDA content of Jinzhou 4-1 (135.94%) exceeded the increase of MDA content of Changnong 17 (114.86%). The content of proline in leaves increased with the increase of stress temperature at flowering stage and seed-filling stage, and the most obvious difference between the two varieties under the treatment of  $40 \pm 2^\circ\text{C}$  was that the proline content increased by 113.84% for Changnong 17 and by 19.61% for Jinzhou 4-1. The activity of POD and ASA content decreased with the increase of stress temperature at seedling stage and flowering stage, and increased at seed filling stage. Grain weight per plant was extremely a significant positive correlation with soluble sugar content and Chl a/b value, and significant negative correlation with MDA content. In conclusion, the soluble sugar content, Chl a/b value and SOD activity of heat-resistant variety Changnong 17 were all higher than those of heat-sensitive variety Jinzhou 4-1, and the MDA content of heat-resistant variety Changnong 17 was lower than that of heat-sensitive variety Jinzhou 4-1. Proline content, ASA content, SOD activity and POD activity of Changnong 17 were still higher than those of Jinzhou 4-1 under the treatment of  $35 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $40 \pm 2^\circ\text{C}$ . Seed weight per plant of heat-resistant variety Changnong 17 still kept a higher level, and there was a significant difference between the varieties.

**Keywords:** Soybean; High temperature stress; Heat tolerance; Osmotic regulatory substance; Antioxidant enzymes; Chlorophyll; Seed weight per plant

收稿日期: 2018-09-07

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0101306-04); 中央引导地方项目 (2018416023)。

第一作者简介: 靳路真 (1990 -), 女, 硕士, 助理农艺师, 主要从事大豆栽培和示范推广研究。E-mail: 909581309@qq.com。

通讯作者: 谢甫缙 (1968 -), 男, 教授, 博导, 主要从事大豆育种与栽培生理研究。E-mail: snssoybean@sohu.com。

近 50 年温度升高速率呈近线性趋势增加,约是过去 100 年的 2 倍<sup>[1]</sup>。地表温度的持续增加对农业生产的影响一直是学术界研究的热点问题<sup>[2]</sup>。高温胁迫会损害植物细胞膜系统<sup>[3]</sup>,打破植物细胞内活性氧、丙二醛产生与清除间的平衡,造成活性氧及丙二醛的过量积累,会直接导致细胞膜脂过氧化、细胞渗透性增加和电解质泄漏,对植物产生高温热害。丙二醛含量作为植物耐热性评价指标,可反应细胞膜受高温胁迫危害的程度。植物体内游离脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等物质为重要的渗透调节物质,其含量的增加有利于细胞结构和功能在逆境下的维持。而超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等是植物体内有效清除活性氧的酶类,这些保护酶含量的增加有利于缓解过量的活性氧对植物细胞产生的伤害。此外,高温胁迫会破坏叶绿体类囊体的理化性质及组织,导致叶绿体降解,从而使参与光合反应的酶活性降低,叶绿素含量下降,叶绿素 a/b 比值下降<sup>[4]</sup>,通过破坏作物的生理机制正常运行,阻碍植物体内营养物质的积累,造成植物体内代谢紊乱,最终降低产量和品质<sup>[5-8]</sup>。

国内外学者就高温胁迫对农作物的影响的研究表明过氧化氢酶、抗坏血酸、过氧化物酶活性的强弱能够作为小麦幼苗期耐热性筛选的生理指标<sup>[9]</sup>。耐热性强的水稻品种叶片中的可溶性糖、脯氨酸、叶绿素含量均高于热敏感品种,而丙二醛含量则低于热敏感品种<sup>[10]</sup>。目前对于逆境胁迫下作物生理生化变化规律主要集中在抗氧化酶类、渗透调节物质、细胞膜稳定性以及叶绿素含量,国内外

对干旱、水涝、盐胁迫等逆境胁迫的研究较多,且多关注于对作物产量的影响,高温胁迫对大豆不同生育时期生理和产量影响的研究少有报道。因此,本文通过在不同时期对耐热性不同的大豆品种进行高温胁迫处理,研究了不同时期高温胁迫对不同大豆品种生理生化的影响及各个指标与产量的相关性,旨在为大豆品种的耐热性生理鉴定指标提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

根据 155 个大豆品种(系)的耐热性鉴定和筛选结果<sup>[11]</sup>,选取 2 个耐热性不同的大豆品种长农 17(耐热品种)和锦州 4-1(热敏感品种)为试验材料。

1.2 试验设计

试验于 2014 年在吉林省农业科学院公主岭试验基地进行。采用盆栽试验,盆直径 29 cm,高 33 cm。5 月 28 日播种,每品种 120 盆,每盆三叶期定苗 3 株。试验设 3 个高温胁迫处理,于智能温控玻璃温室中,在苗期、开花期和鼓粒期的 9:00 - 16:00 分别进行高温处理,平均温度分别设置为 30 ± 2℃ (I)、35 ± 2℃ (II)、40 ± 2℃ (III),每日高温处理完毕后,打开门窗、湿帘及通风扇迅速降温,使之与室外温度保持一致,以室外自然温度为对照,各处理均为 10 盆,连续处理 12 d 后移至室外至成熟。分别于苗期(高温处理 12 d 结束后)、开花期和鼓粒期选取其中 3 盆进行生理指标测定。成熟期,选取 3 盆测定单株粒重。各时期处理温度记录见表 1。

表 1 不同生育时期处理的温度记录

Table 1 The temperature record of different treatments												(℃)
处理天数 Treated days	苗期 Seedling stage				开花期 Flowering stage				鼓粒期 Seed-filling stage			
	CK	I	II	III	CK	I	II	III	CK	I	II	III
1	29.3	30.1	36.4	39.2	26.9	30.4	34.4	39.0	30.3	28.0	36.4	41.9
2	30.4	31.7	34.7	40.5	29.1	31.4	36.0	40.8	31.4	29.7	33.2	39.7
3	31.0	30.8	33.6	39.5	26.8	30.9	36.0	39.6	32.3	30.6	36.3	40.3
4	29.1	31.6	34.7	40.0	24.2	30.3	35.4	38.8	36.8	31.9	36.3	41.3
5	26.0	29.9	34.6	39.9	26.6	29.4	36.4	38.4	37.1	31.9	36.9	41.1
6	24.3	29.7	34.8	38.7	29.0	28.4	35.2	40.2	29.6	29.9	35.0	39.2
7	26.3	30.0	36.2	38.2	30.7	29.6	34.5	39.1	36.2	31.5	36.7	41.7
8	26.8	29.3	35.4	38.0	28.9	29.5	35.6	38.8	35.2	30.7	35.2	40.0
9	29.1	29.6	35.8	40.0	25.9	30.6	33.3	39.1	30.2	30.8	33.6	39.5
10	29.4	29.1	34.9	39.4	29.0	31.9	36.0	39.1	27.1	30.6	33.3	38.6
11	26.6	29.8	33.3	40.0	28.8	29.4	34.4	40.3	36.2	29.6	35.1	39.5
12	24.5	29.9	34.3	38.6	31.8	30.0	37.0	41.3	36.3	28.9	35.1	40.1
平均温度 Average temperature	27.7	30.1	34.9	39.3	28.2	30.2	35.4	39.5	33.2	30.3	35.3	40.2

1.3 测定项目与方法

可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法<sup>[12]</sup>。游离脯氨酸含量测定采用磺基水杨酸提取,茚三酮显色法测定<sup>[12]</sup>。丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸(TBA)显色法<sup>[13]</sup>。抗坏血酸(ASA)含量测定采用分光光度计法<sup>[14]</sup>。超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法<sup>[12]</sup>。过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚显色法<sup>[12]</sup>。叶绿素含量以及叶绿素 a/b 的测定参照李合生<sup>[12]</sup>的方法。单株粒重测定按每品种每处理 3 盆,求其平均数。

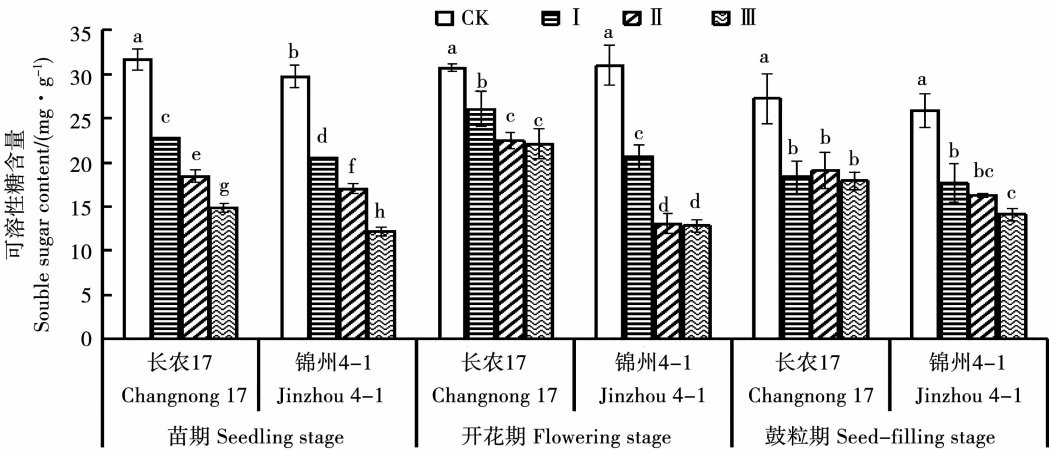
1.4 数据分析

采用 Excel 2003 进行数据整理与分析;采用 SPSS 19.0 进行显著性检验和相关性分析。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对大豆叶片渗透调节物质的影响

2.1.1 可溶性糖含量 从图 1 可知,不同生育时期下高温处理的可溶性糖含量均显著低于对照。苗期可溶性糖含量随着温度的升高而降低,耐热品种长农 17 的各处理可溶性含糖量显著高于热敏感品种锦州 4-1。开花期处理 II、III 较 CK 分别使长农 17 可溶性糖降低 27.09%、28.09%,使锦州 4-1 分别降低 57.86%、58.66%。II、III 处理间差异不大,但热敏感品种锦州 4-1 较长农 17 降低幅度更大,且存在显著差异;鼓粒期长农 17 各高温处理间无显著差异,锦州 4-1 在处理 III 下,其可溶性糖含量较 CK 降低 45.69%,且显著低于其它处理,两品种在处理 III 下存在显著差异。



I、II、III 分别表示处理温度为 30 ± 2℃、35 ± 2℃、40 ± 2℃,不同小写字母表示同一生育时期的差异显著(P < 0.05),下同。

I, II and III represent the treatment of 30 ± 2℃、35 ± 2℃、40 ± 2℃. Different lowercase indicate significance at 5% level in the same stage, respectively. The same below.

图 1 高温胁迫对不同生育时期可溶性糖含量的影响

Fig. 1 Effects of heat stress on soluble sugar content at different growth stages

2.1.2 游离脯氨酸含量 如图 2 所示,在苗期两品种各处理的脯氨酸含量变化趋势相同,均表现为处理 I 的脯氨酸含量最高,且显著高于对照。处理 II、III 分别使长农 17 的脯氨酸含量较 CK 升高 41.02%、6.76%,使锦州 4-1 的脯氨酸含量较 CK 降低 10.70%、14.88%,两品种差异显著;开花期脯氨酸含量随着胁迫温度的增加而上升,处理 I 的脯氨酸含量变化不大,而处理 II、III 分别使长农 17 较 CK 升高 42.92%、113.84%,使锦州 4-1 较 CK 升高 12.43%、19.61%,两品种差异显著。鼓粒期处理中,两个品种皆表现为处理 I 的脯氨酸含量最低,对照和处理 III 的脯氨酸含量显著高于处理 I。耐热品种长农 17 各处理下的脯氨酸含量均显著高于锦州 4-1,两品种差异显著。

2.2 高温胁迫对大豆叶片质膜透性及抗氧化酶活性的影响

2.2.1 丙二醛含量 由图 3 可知,不同生育时期处理下大豆叶片 MDA 含量均随着胁迫温度升高而增加。苗期处理 I、II、III 分别使长农 17 升高 17.05%、27.99%、66.56%,使锦州 4-1 分别升高 19.16%、40.35%、87.19%,两品种差异显著。开花期各处理的 MDA 含量显著高于对照,处理 I 下两品种无显著差异,而处理 II、III 分别使长农 17 的 MDA 含量分别较 CK 增加了 101.21%、114.86%,使锦州 4-1 的 MDA 较 CK 增加了 116.86%、135.94%,品种间差异显著;鼓粒期处理 I 下两品种 MDA 含量与对照无显著差异,而处理 II、III 则使长农 17 和锦州 4-1 MDA 含量较 CK 显著升高,且锦州 4-1 叶片中 MDA 含量高于长农 17,两品种存在显著差异。

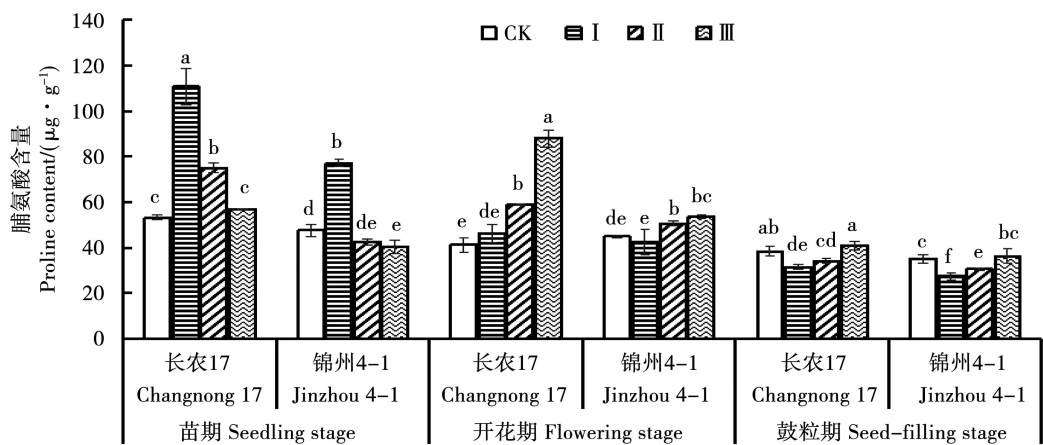


图2 高温胁迫对不同生育时期脯氨酸含量的影响

Fig. 2 Effects of heat stress on proline content at different growth stages

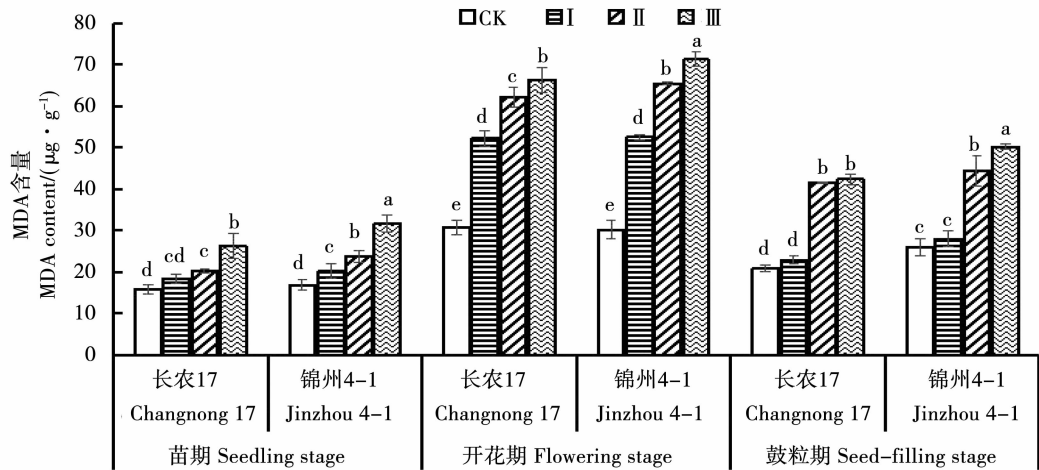


图3 高温胁迫对不同生育时期MDA含量的影响

Fig. 3 Effects of heat stress on MDA content at different growth stages

2.2.2 抗坏血酸含量 由图4可知,苗期处理II、III分别使长农17的ASA含量降低38.40%、56.28%,使锦州4-1分别降低47.76%、62.03%,长农17的ASA含量高于锦州4-1;开花期各处理的ASA含量随着胁迫温度的升高而降低,处理II、III下长农17的ASA含量分别降低54.82%、60.47%,

锦州4-1分别降低68.00%、70.24%,处理间无显著差异,品种间差异显著;鼓粒期两品种处理I的ASA含量显著低于对照和其它处理,处理II与对照无显著差异,处理III则使叶片中ASA含量显著高于对照,品种间差异显著。

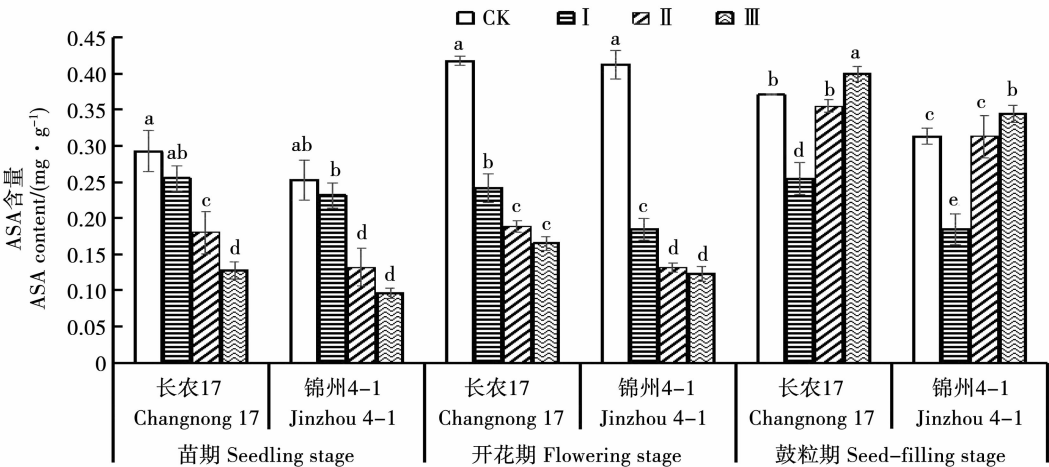


图4 高温胁迫对不同生育时期ASA含量的影响

Fig. 4 Effects of heat stress on ASA content at different growth stages

2.2.3 SOD 酶活性 由图 5 可知,苗期和开花期两品种 SOD 酶活性整体上随着温度升高呈上升趋势。苗期,处理 III 使长农 17 的 SOD 酶活性显著高于处理 I、II,锦州 4-1 各处理间无显著差异。处理 I、II、III 分别使长农 17 的 SOD 酶活性较 CK 升高 36.01%、38.33%和 66.33%,使锦州 4-1 分别较 CK 升高 11.50%、14.21%和 12.21%,两品种间差异显

著;开花期两品种处理 I 对 SOD 酶活性影响不大,处理 III 对叶片 SOD 酶影响最为显著,分别使长农 17 和锦州 4-1 较 CK 显著增加 83.47%和 67.46%,且品种间差异显著;鼓粒期各处理中,两品种均表现为处理 I 的 SOD 酶活性最低,处理 II 下的酶活性显著高于对照。同一处理下长农 17 的 SOD 酶活性高于锦州 4-1,但不存在显著性差异。

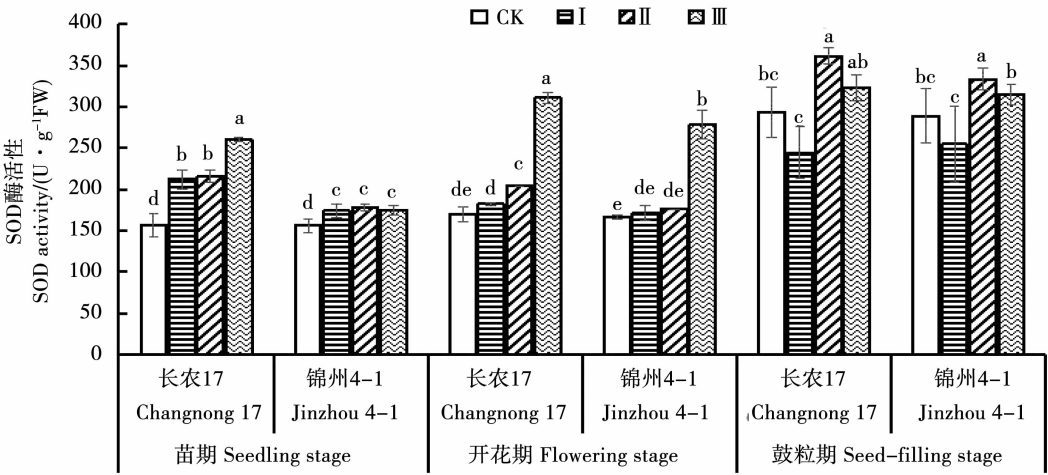


图 5 高温胁迫对不同生育时期 SOD 活性的影响

Fig. 5 Effects of heat stress on SOD activity at different growth stages

2.2.4 POD 酶活性 由图 6 可知,苗期及开花期各处理下,长农 17 和锦州 4-1 叶片 POD 活性较 CK 均降低,处理 II、III 条件下的 POD 活性显著低于对照。长农 17 各处理下的 SOD 酶活性均高于锦州 4-1,品种间显著差异;鼓粒期大豆叶片中 POD 活性随

着处理温度的升高呈增加趋势,两品种处理 II、III 显著高于对照,且两品种差异显著。其中长农 17 的 POD 活性较 CK 分别增加了 19.39%、55.46%,锦州 4-1 的 POD 活性分别较 CK 增加了 10.84%、22.62%。

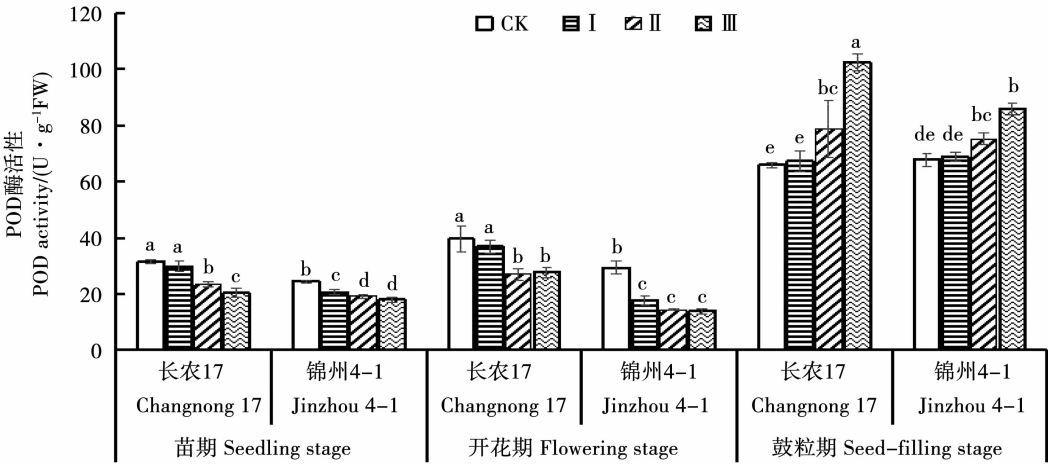


图 6 高温胁迫对不同生育时期 POD 活性的影响

Fig. 6 Effects of heat stress on POD activity at different growth stages

2.3 高温胁迫对大豆叶片叶绿素的影响

2.3.1 叶绿素含量 由图 7 可知,苗期两品种各高温处理下的叶绿素含量均升高,显著高于对照。处理 II、III 分别使长农 17 叶绿素含量较 CK 升高 34.68%、18.72%,使锦州 4-1 较 CK 分别升高 17.28%、9.81%,品种间差异显著;开花期两品种各高温处理间叶绿素含量整体表现为随着处理温度

的升高呈上升趋势。长农 17 表现的更为显著,处理 II、III 下的叶绿素含量显著高于对照,而锦州 4-1 叶绿素含量变化不大,长农 17 的叶绿素含量均显著高于锦州 4-1;鼓粒期各温度处理下,长农 17 的叶绿素含量比较稳定,均与对照无显著差异,锦州 4-1 的叶绿素含量显著低于对照。

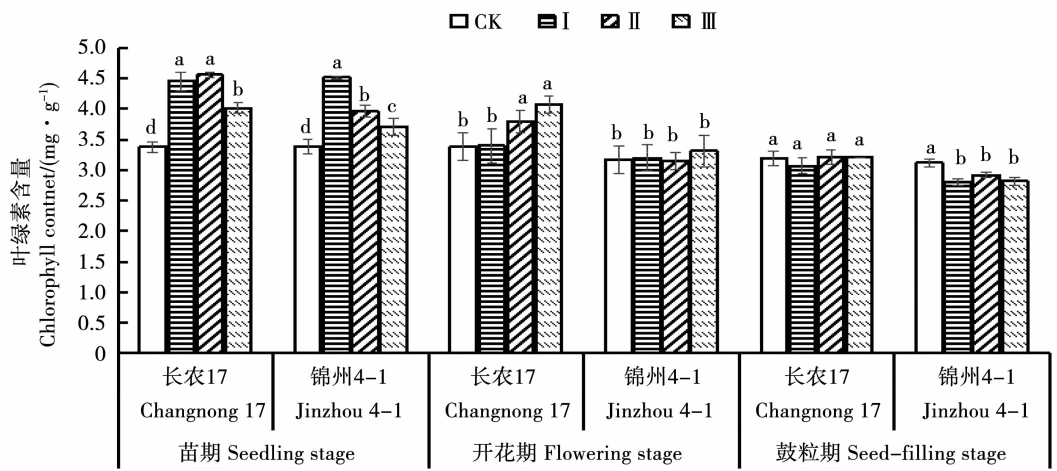


图7 高温胁迫对不同生育时期叶绿素含量的影响

Fig. 7 Effects of heat stress on chlorophyll content at different growth stages

2.3.2 叶绿素 a/b 值 由图8可知,不同生育时期高温处理下叶绿素 a/b 值均显著降低。苗期处理 I、II、III 分别使长农 17 叶绿素 a/b 值较 CK 下降 23.67%、29.79% 和 34.40%,使锦州 4-1 叶绿素 a/b 值较 CK 下降 30.75%、37.28% 和 40.55%,两品种

差异显著;开花期处理 I、II 下两品种间叶绿素 a/b 值差异不显著,但处理 III 下长农 17 的叶绿素 a/b 值显著高于锦州 4-1;鼓粒期处理 III 分别使长农 17 和锦州 4-1 降低 15.86% 和 20.23%,显著低于对照和其它处理,且品种间差异显著。

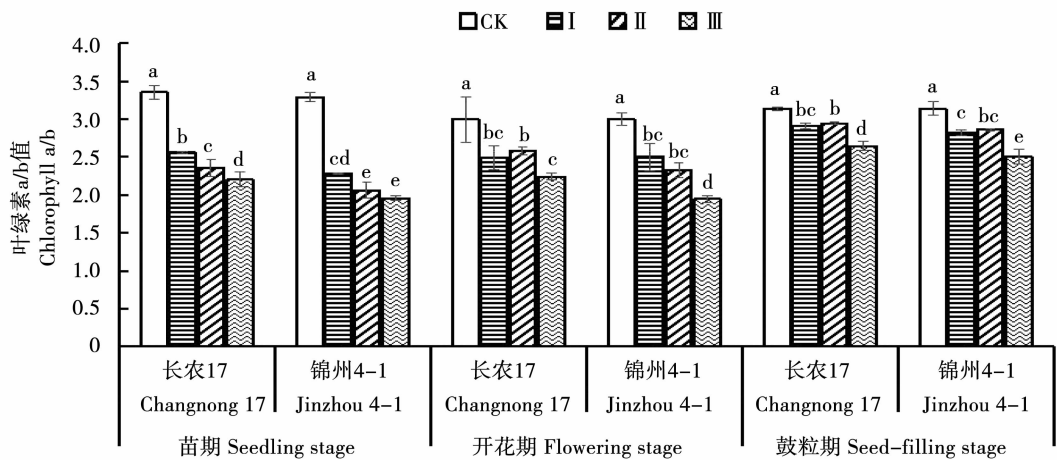


图8 高温胁迫对不同生育时期叶绿素 a/b 的影响

Fig. 8 Effects of heat stress on chlorophyll a/b at different growth stages

2.4 高温胁迫对大豆单株粒重的影响及相关性分析

由表2可知,开花期和鼓粒期整体上表现为高温处理均使两品种的单株粒重有不同程度的下降,并随处理温度的增加,降低幅度增大。开花期高温胁迫下,处理 II、III 分别使长农 17 单株粒重降低 9.16%、18.01%,而使锦州 4-1 单株粒重降低 34.54%、40.19%。鼓粒期高温胁迫下,处理 II、III 分别使长农 17 单株粒重降低 11.39%、22.69%,使锦州 4-1 的单株粒重降低 30.34%、64.03%,由此可得,高温胁迫对锦州 4-1 单株粒重影响更大,而长农 17 在高温处理下单株粒重仍能保持较高水平。

表2 开花期和鼓粒期高温处理对单株粒重的影响

处理 Treatment	开花期 Flowering stage		鼓粒期 Seed-filling stage	
	长农 17 Changnong 17	锦州 4-1 Jinzhou 4-1	长农 17 Changnong 17	锦州 4-1 Jinzhou 4-1
对照 CK	16.12 ± 0.23 a	14.93 ± 0.67 a	16.12 ± 0.23 a	14.93 ± 0.67 a
I	15.24 ± 0.74 ab	11.90 ± 1.01 b	16.52 ± 0.61 a	14.03 ± 0.51 a
II	14.64 ± 0.95 b	9.77 ± 0.80 c	14.28 ± 0.50 b	10.40 ± 0.34 b
III	13.21 ± 0.85 c	8.93 ± 0.17 c	12.46 ± 0.95 c	5.37 ± 0.40 c

对开花期及鼓粒期各处理下单株粒重与各生理指标的相关性分析结果显示:单株粒重与可溶性糖含量和叶绿素 a/b 呈极显著正相关关系,与 MDA 含量呈显著负相关关系。POD 分别与 ASA、SOD 呈

显著和极显著正相关关系,MDA 含量与可溶性糖含量、ASA 含量、POD 酶活性及叶绿素 a/b 呈显著负相关关系,与脯氨酸极呈显著正相关关系(表 3)。

表 3 单株粒重及各生理指标的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of yield per plant and the physiological indexes

项目 Item	单株粒重 Grain weight per plant	可溶性糖 Souble sugar	脯氨酸 Proline	MDA	ASA	SOD	POD	叶绿素 Chlorophyll
可溶性糖 Souble sugar	0.798 **							
脯氨酸 Proline	-0.138	0.067						
MDA	-0.610 *	-0.498 *	0.681 **					
ASA	0.456	0.517 *	-0.447	-0.664 **				
SOD	-0.301	-0.402	-0.109	-0.055	0.201			
POD	0.126	-0.138	-0.595 *	-0.552 *	0.607 *	0.699 **		
叶绿素 Chlorophyll	0.203	0.321	0.889 **	0.483	-0.273	-0.141	-0.511 *	
叶绿素 a/b Chl a/b	0.684 **	0.582 *	-0.617 *	-0.919 **	0.728 **	0.069	0.515 *	-0.356

\*、\*\* 分别表示在 5% 和 1% 水平上显著相关。  
\* and \*\* indicate significant correlation at 5% and 1% level, respectively.

3 讨 论

3.1 高温胁迫对大豆渗透调节物质的影响

可溶性糖作为一种渗透调节物质,在逆境条件下具有维持细胞结构和功能的作用,可作为鉴定植物抗性的一个生理指标<sup>[15-16]</sup>。有研究表明,高温胁迫使可溶性糖含量降低,不同高温处理下可溶性糖含量即使有上升趋势,但也一直低于对照<sup>[17-18]</sup>。且耐热品种的可溶性糖含量降低幅度小于热敏感性品种<sup>[10]</sup>。脯氨酸也是重要的渗透调节物质之一,很多研究已证实其积累量与植物的抗逆性呈正相关,外施脯氨酸助于提高植物的抗渗透胁迫能力<sup>[19-21]</sup>。本研究得出结论与上述研究结果一致,各处理条件下的可溶性糖含量均较对照显著降低,并有随着胁迫强度的增加降低幅度呈增大的趋势。且高温胁迫下耐热品种长农 17 的可溶性糖含量和脯氨酸含量均高于热敏感品种锦州 4-1,耐热品种在高温胁迫下能够保持较高的可溶性糖和脯氨酸含量,更有利于减缓高温对大豆细胞组织的伤害,使植株具有较强的耐热性。

3.2 高温胁迫对大豆膜脂过氧化及抗氧化系统的影响

当植物受到高温胁迫时,活性氧会引起膜脂过氧化,导致大量过氧化产物 MDA 产生,其含量多少可以直接反应细胞膜受伤害程度以及耐热性的强弱。抗氧化物质 ASA 和抗氧化酶 SOD、POD、CAT 是植物细胞内活性氧清除系统,在逆境条件下,ASA 能够减轻膜脂过氧化对植物细胞的伤害,具有保护

细胞结构,维护细胞功能的作用<sup>[22]</sup>。本研究表明,随着胁迫温度升高大豆叶片中 MDA 的含量增加幅度变大,且热敏感品种锦州 4-1 的 MDA 含量显著高于耐热品种长农 17。姜春明等<sup>[23]</sup>研究表明,对小麦进行高温处理,POD 酶活性随着胁迫时间的延长而降低;谢晓金等<sup>[24]</sup>研究表明高温胁迫使水稻剑叶中 ASA 含量降低,但耐热性强的 ASA 含量仍高于耐热性差的品种。本研究结果与之相似,即苗期和开花期高温处理下 ASA 含量、POD 酶活性均表现为随温度升高而下降趋势,各时期耐热品种长农 17 的 ASA 含量、POD 酶均高于热敏感品种锦州 4-1。而鼓粒期处理下 ASA 含量、POD 酶活性则随处理温度增加而呈上升趋势,产生这一现象的原因可能是苗期和开花期对高温胁迫更为敏感,随着胁迫时间的延长 ASA 含量和 POD 活性降低,但随着生育进程的推进,大豆植株的耐热性有所提高,鼓粒期 ASA 含量和 POD 酶活性升高。谢晓金<sup>[24]</sup>、卢琼琼等<sup>[25]</sup>研究表明,短时间内高温胁迫会提高 SOD 酶活性,但随着胁迫时间的延长 SOD 酶活性呈下降趋势,且耐热性强的品种 SOD 酶活性仍高于耐热性差的品种。本研究结果表明,各时期高温胁迫下,耐热品种长农 17 的 SOD 酶活性均高于热敏感品种锦州 4-1,但其活性均表现为随着温度的升高而增强,与前人研究有所不同,可能本试验高温处理时间具有间隔性,使其所受胁迫程度得到缓和,而使 SOD 酶活性保持较高状态,具体原因有待进一步试验分析。

3.3 高温胁迫对大豆叶绿素的影响

叶绿素是进行光合作用的主要色素。有研究

表明,高温胁迫导致叶绿素含量降低,但耐热性好的叶绿素含量仍保持较高水平<sup>[26]</sup>。本研究结果表明,苗期和开花期高温处理下,叶绿素含量均升高,处理 II 和处理 III 条件下,耐热品种长农 17 的叶绿素含量均显著高于热敏感品种锦州 4-1。鼓粒期高温胁迫下,耐热品种长农 17 的叶绿素含量变化不大,而热敏感品种锦州 4-1 的叶绿素含量显著低于对照,说明耐热品种在鼓粒期高温胁迫下叶绿素仍能维持在较高水平。这一结论与李万成等<sup>[27]</sup>研究结果有所不同,其研究表明水稻抽穗扬花期和灌浆结实期的高温胁迫均使叶绿素含量升高,但抽穗扬花期,热敏感品种升高幅度较大,而灌浆结实期耐热性强的品种上升幅度较大。导致结论有所差异的原因可能在于不同研究处理方法差异较大,其高温处理是控制室内自然温度高于室外自然温度,而本试验则采用温控系统,仅保证在处理时段内的平均温度为  $40 \pm 2^{\circ}\text{C}$ 。此外,取样时间不同,李万成等<sup>[27]</sup>在处理 7 d 后取样,本试验于处理 12 d 后取样,也有可能与胁迫作物不同有关。因此为了进一步详细了解高温胁迫下叶绿素含量的变化规律需要进一步严格控制温度,增加取样频率,综合多种作物、不同耐性品种高温胁迫下叶绿素反应结果,归纳总结出高温胁迫下不同作物、不同耐性品种叶绿素含量的变化规律。

叶绿素 a 和叶绿素 b 在光合作用中主要起吸收光能、传递电子的作用。有研究表明温度胁迫下,叶绿素 a 较叶绿素 b 对温度更为敏感,无论高温还是低温胁迫,叶绿素 b 含量变化较小,而叶绿素 a 含量明显降低,叶绿素 a/b 比值明显下降,可以用来衡量反应高温胁迫对植物伤害程度<sup>[27-28]</sup>。本研究表明,各处理时期高温胁迫均使叶绿素 a/b 下降,导致 a/b 比例失衡,并随着处理温度的升高下降幅度增大,且耐热品种长农 17 下降幅度要低于热敏感品种锦州 4-1。

3.4 高温胁迫下大豆单株粒重及生理指标的相关性

高温胁迫能够导致作物减产并且降低作物品质,且不同时期危害程度不同。本研究表明,高温胁迫能够使单株粒重显著降低,鼓粒期受高温胁迫的影响更大,耐热性品种长农 17 单粒重降低幅度明显低于热敏感品种锦州 4-1。单株粒重与可溶性糖含量和叶绿素 a/b 值呈极显著正相关,与 MDA 含量呈显著负相关,说明可溶性糖含量、MDA 含量以及叶绿素 a/b 值能够作为鉴定大豆耐热性的参考指标。MDA 的积累与可溶性糖含量、ASA 含量、POD 酶活性及叶绿素 a/b 呈显著负相关。由此说明膜脂

过氧化程度越严重,可溶性糖含量越低,抗氧化能力越弱,叶绿素 a/b 值下降越明显,光合作用越弱,单株粒重下降幅度越大。耐热品种长农 17 各时期  $35 \pm 2^{\circ}\text{C}$ 、 $40 \pm 2^{\circ}\text{C}$  温度胁迫下 POD 活性、SOD 活性和 ASA 含量均高于热敏感品种锦州 4-1,POD 分别与 ASA、SOD 呈显著和极显著正相关。由此可得 POD、ASA、SOD 对活性氧清除具有协同作用,能够增强大豆植株的耐热性。

4 结 论

不同生育时期高温处理下,随着温度升高大豆叶片中可溶性糖含量、叶绿素 a/b 值呈下降趋势。SOD 酶活性和 MDA 含量呈上升趋势。脯氨酸含量在苗期  $30 \pm 2^{\circ}\text{C}$  下含量最高,在开花期和鼓粒期高温胁迫下随温度升高呈增加趋势。ASA 含量和 POD 酶活性在苗期和开花期随胁迫温度的增加呈下降趋势,在鼓粒期高温胁迫下呈增加趋势。耐热品种长农 17 的可溶性糖含量、叶绿素 a/b 降低幅度以及 MDA 含量均低于热敏感品种锦州 4-1。 $35 \pm 2^{\circ}\text{C}$ 、 $40 \pm 2^{\circ}\text{C}$  处理下长农 17 叶片中脯氨酸含量、ASA 含量、SOD 以及 POD 酶活性水平仍高于锦州 4-1。单株粒重与可溶性糖含量和叶绿素 a/b 值呈极显著正相关,与 MDA 含量呈显著负相关,耐热品种长农 17 在高温胁迫下仍能保持较高的单株粒重,而热敏感品种锦州 4-1 单株粒重则大幅降低。综上,本试验初步探索了高温胁迫对不同耐热性大豆生理生化指标的影响及各指标相关性的研究,以期为进一步研究高温逆境胁迫对植物生理生化的影响和生理指标耐热性鉴定提供参考依据。

参考文献

[1] 秦大河, 罗勇. 全球气候变化的原因和未来变化趋势[J]. 科学对社会的影响, 2008(2):16-21. (Qin D H, Luo Y. The causes and trends of global climate change[J]. Impact of Science on Society, 2008(2):16-21.)

[2] 王馥堂, 赵宗慈, 王石力. 气候变化对农业生态的影响[M]. 北京:气象出版社, 2003. (Wang F T, Zhao Z C, Wang S L. The impact of climate change on agricultural ecology[M]. Beijing:China Meteorological Press, 2003.)

[3] Martineau J R, Specht J E. Temperature tolerance in soybeans[J]. Crop Science, 1979,19(1):75-81.

[4] 艾青, 牟同敏. 水稻耐热性研究进展[J]. 湖北农业科学, 2008,47(1):107-111. (Ai Q, Mu T M. Research progress of rice heat tolerance[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2008,47(1):107-111.)

[5] 包刚, 覃志豪, 周义, 等. 气候变化对中国农业生产影响的模拟评价进展[J]. 中国农学通报, 2012,28(2):303-307. (Bao G, Qin Z H, Zhou Y, et al. Advance of evaluation of climate impact on crop yield[J]. Chinese Agriculture Science Bulletin,



- 2012,28(2):303-307.)
- [6] 张桂莲,陈立云,张顺堂,等.抽穗开花期高温对水稻剑叶理化特性的影响[J].中国农业科学,2007,40(7):1345-1352. (Zhang G L, Chen L Y, Zhang S T, et al. Effects of high temperature on physiological and biochemical characteristics in flag leaf of rice during heading and flowering period[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007,40(7):1345-1352.)
- [7] 段骅.高温与干旱对水稻产量和品质的影响及其生理机制[D].扬州:扬州大学,2013. (Duan H. Effect of high temperature and soil drying on the yield quality and quantity of rice and its physiological mechanism [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2013.)
- [8] 夏天舒,卞景阳,谭贺,等.垦丰11大豆品种高温胁迫响应研究[J].黑龙江农业科学,2010(12):23-24. (Xia T S, Bian J Y, Tan H, et al. Response to high temperature stress of Kenfeng 11 soybean varieties[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2010(12):23-24.)
- [9] Amjad H, Madiha G, Nayyer I. Heat stress-induced cell death, changes in antioxidants, lipid peroxidation, and protease activity in wheat leaves[J]. Plant Growth Regulation, 2012, 31(3): 283-291.
- [10] 陈秀晨,王士梅,朱启升,等.水稻品种耐热性与相关生化指标的关联分析[J].农业环境科学学报,2010,29(9):1633-1639. (Chen X C, Wang S M, Zhu Q S, et al. Correlation analysis between high temperature resistance and biochemical index among different rice varieties[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2010,29(9):1633-1639.)
- [11] 靳路真,王洋,张伟,等.大豆品种(系)耐热性鉴定及分级评鉴[J].中国油料作物学报,2016,38(1):77-87. (Jin L Z, Wang Y, Zhang W, et al. Grading evaluation on heat-tolerance in soybean and identification of heat-tolerant cultivars[J]. Chinese Journal Oil Crop Sciences, 2016,38(1):77-87.)
- [12] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000. (Li H C. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Advanced Education Press, 2000.)
- [13] 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业出版社,2000. (Zou Q. Experimental instruction in plant physiology[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000.)
- [14] 李玲.植物生理学模块实验指导[M].北京:科学出版社,2009. (Li L. Experimental guidance on plant physiology module [M]. Beijing: Science Press, 2009.)
- [15] 王忠.植物生理学[M].北京:中国农业出版社,2000. (Wang Z. Plant physiology [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000.)
- [16] 王孝官,李树德.冷胁迫对番茄中ABA、可溶性糖和呼吸强度的影响[J].园艺学报,1998,25(1):56-60. (Wang X G, Li S D. Effects of cold stress on ABA, soluble sugar and respiratory intensity in tomato [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1998,25(1): 56-60.)
- [17] 刘媛媛,滕中华,王三根,等.高温胁迫对水稻可溶性糖及膜保护酶的影响研究[J].西南大学学报(自然科学版),2008,30(2):59-63. (Liu Y Y, Teng Z H, Wang S G, et al. Effect of high temperature stress on soluble sugar and membrane protective enzyme in rice [J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2008, 30(2):59-63.)
- [18] 赵森,于江辉,肖国樱.高温胁迫对爪哇稻剑叶光合特性和渗透调节物质的影响[J].生态环境学报,2013,22(1):110-115. (Zhao S, Yu J H, Xiao G Y. Effects of high temperature stress on the photosynthesis and osmoregulation substance of flag leaves in *Oryza sativa* L. ssp. Javanica[J]. Ecology and Environment Sciences, 2013,22(1):110-115.)
- [19] 全先庆,张渝洁,单雷,等.高等植物脯氨酸代谢研究进展[J].生物技术通讯,2007(1):14-18. (Quan X Q, Zhang Y J, Shan L, et al. Advances in proline metabolism research of higher plants[J]. Biotechnology Bulletin, 2007(1):14-18.)
- [20] 陈因,方大惟.外源脯氨酸对受NaCl胁迫的蓝藻固氮活性的影响[J].植物生理学通讯,1992,28(4):254-258. (Chen Y, Fang D W. Effects of exogenous proline on nitrogen fixation activity of cyanobacteria subjected to NaCl stress [J]. Plant Physiology Communications, 1992,28(4):254-258.)
- [21] 沙汉景.外源脯氨酸对盐胁迫下水稻耐盐性的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2013. (Sha H J. Effect of exogenous proline on the salt-tolerance of rice [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2013.)
- [22] 李珍珍,韩阳.抗坏血酸对小麦种子老化及幼苗脂质过氧化的影响[J].辽宁大学学报(自然科学版),2000,23(5):56-61. (Li Z Z, Han Y. Effects of ascorbic acid on aging of wheat seeds and lipid peroxidation of seedlings [J]. Journal of Liaoning University (Natural Science Edition), 2000,23(5):56-61.)
- [23] 姜春明,尹燕萍,刘霞,等.不同耐热性小麦品种旗叶膜脂过氧化和保护酶活性对花后高温胁迫的响应[J].作物学报,2007,33(11):143-148. (Jiang C M, Yin Y P, Liu X, et al. Response of flag leaf lipid peroxidation and protective enzyme activity of wheat cultivars with different heat tolerance to high temperature stress after anthesis[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(11):143-148.)
- [24] 谢晓金,李秉柏,申双和,等.高温胁迫对扬稻6号剑叶生理特性的影响[J].中国农业气象,2009,30(1):84-87. (Xie X J, Lin B B, Shen S H, et al. Influence of high temperature stress on some physiological characteristics of flag leaves of rice variety Yangdao 6 [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2009, 30(1):84-87.)
- [25] 卢琼琼,宋新山,严登华.高温胁迫对大豆幼苗生理特性的影响[J].河南师范大学学报(自然科学版),2012,40(1):112-124. (Lu Q Q, Song X S, Yan D H. Effects of high temperature stress on physiological characteristics of soybean seedlings [J]. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 2012,40(1):112-124.)
- [26] Liu X, Huang B. Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bent grass[J]. Crop Science, 2000,40(2):503-510.
- [27] 李万成,朱启升,王云生,等.高温胁迫条件下水稻生理生化指标与产量性状的相关性研究[J].中国农学通报,2013,29(9):5-10. (Li W C, Zhu Q S, Wang Y S, et al. The relationship between physiological and biochemical indexes and the yield characteristics of rice under high temperature stress [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2013,29(9):5-10.)
- [28] 马德华,庞金安,霍振荣,等.黄瓜对不同温度逆境的抗性研究[J].中国农业科学,1999,32(5):28-35. (Ma D H, Pang J A, Huo Z R, et al. Research on cucumber resistance to different temperature adversity [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1999,32(5):28-35.)