



# 基于嫁接技术评价不同耐旱型大豆根系对叶片光合参数的影响

李盛有, 孙旭刚, 王昌陵, 曹永强

(辽宁省农业科学院 作物研究所, 辽宁 沈阳 100161)

**摘要:**为阐明不同耐旱型根系的生理特征及其对叶片光合参数的影响,从而为大豆根系改良和抗旱育种提供理论依据,采用嫁接技术,以干旱敏感型品种辽豆 21 作为共同接穗,分别与 22 份辽宁省育成大豆品种砧木嫁接,评价 22 份根系对植株抗旱性的贡献能力。采用盆栽试验,在结荚期设置正常供水(80%田间持水量)和干旱胁迫(50%田间持水量)处理,控水后 15 d 测定根系生理性状,成熟期根据产量性状计算各嫁接植株的耐旱隶属函数值。结果表明:不同嫁接植株的耐旱隶属函数值为 0.23~0.84,根据聚类分析将 22 个品种砧木分别划分为 6 个干旱敏感型、10 个中间型和 6 个耐旱型。正常供水条件下,不同类耐旱型砧木的根系伤流液重量和根系活力无显著差异,但干旱胁迫下表现为:耐旱型>中间型>干旱敏感型。干旱胁迫下,嫁接干旱敏感型砧木的大豆植株的叶片相对含水量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率下降幅度最大,而嫁接耐旱型砧木的大豆植株则仍能维持较高的叶片相对含水量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率。由此说明,干旱下耐旱型根系具有较强的生理活性,从而能够提高大豆植株的抗旱性。

**关键词:**大豆;嫁接;根系;抗旱性;光合能力

## Effects of Different Drought Tolerant Soybean Roots on Photosynthesis of Leaves Based on Grafting Technology

LI Sheng-you, SUN Xu-gang, WANG Chang-ling, CAO Yong-qiang

(Institute of Crop Research, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 100161, China)

**Abstract:** In order to determine the physiological characteristics of different drought-tolerant types of roots and their effects on photosynthetic traits of leaves, so as to provide theoretical basis for soybean root improvement and drought-resistant breeding, this study used drought-sensitive cultivar Liaodou 21 as scion to graft with 22 cultivars rootstocks to evaluate the contribution of roots to drought resistance of 22 soybean cultivars released in Liaoning province. Well-watered (80% field water holding capacity) and drought stress (50% field water holding capacity) were conducted during podding stage in pot-culture experiments. Root physiological traits were determined at 15 d after drought stress, and the drought resistance membership function values of each grafted plant were calculated according to the yield traits at maturity. The results showed that the drought resistance membership function values of different grafts varied from 0.23 to 0.84, and 22 genotypes of rootstocks were divided into 6 drought-sensitive types, 10 intermediate types and 6 drought-resistant types by cluster analysis. There was no significant difference in root bleeding sap mass and root activity among rootstocks under well-watered conditions, but under drought stress, the results showed that, drought-resistant type > intermediate type > drought-sensitive type. Under drought stress, the plants grafted onto drought-sensitive rootstocks showed larger decreases in the relative water content, photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate, while these grafted onto drought-resistant rootstocks remained relatively high relative water content, photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate. Therefore, the drought-tolerant root system has strong physiological activity under drought, which could improve the drought resistance of soybean plants.

**Keywords:** Soybean; Grafting; Root; Drought resistance; Photosynthetic capacity

大豆起源于中国,在全国各地均有种植,是重要的粮食、油料作物之一。干旱频发和水资源日益减少是限制大豆产量可持续增长的关键环境胁迫因子<sup>[1-2]</sup>。田间和盆栽试验表明,干旱胁迫使大豆产量显著降低 24%~50%<sup>[3-4]</sup>。因此,发掘抗旱大豆种质资源是应对干旱胁迫的有效途径之一。

国内研究者在大豆抗旱资源鉴定与利用方面开展了大量研究工作,关注的重点主要是地上部农

艺性状、产量性状和部分生理性状<sup>[5-8]</sup>,而针对根系性状的研究则相对较少<sup>[9]</sup>。已有研究表明,适度干旱胁迫会限制地上部植株的生长,但可以促进早期根系的生长进而吸收更多的水分,维持较高的水分利用效率,从而并未导致大豆产量的大幅降低<sup>[10-11]</sup>。大豆根系若能够在生育前期快速生长,形成较长的主根和较多的侧根数,将有利于改善根系的水分吸收,从而提高抵御生育后期干旱胁迫的能

收稿日期:2020-03-08

**基金项目:**国家重点研发计划(2017YFD0101304-2,2016YFD0100201-01);辽宁省博士科学启动基金(2019-BS-134);中国博士后科学基金面上资助项目(2017M621157);辽宁省中央引导地方科技发展专项(2019JH6/10400001)。

**第一作者简介:**李盛有(1987-),男,博士,助理研究员,主要从事大豆抗逆生理研究。E-mail:shengyouli1987@126.com。

**通讯作者:**王昌陵(1981-),男,硕士,副研究员,主要从事大豆转基因研究。E-mail:bp672155@gmail.com;

曹永强(1977-),男,硕士,研究员,主要从事大豆育种与栽培生理研究。E-mail:yongqiangcao@hotmail.com。

力<sup>[12-13]</sup>。然而,由于根冠互作效应的存在,大豆植株抗旱性不仅受根系吸水能力的影响,还受地上部叶片光合生理、渗透调节和防御酶活性的影响<sup>[14-15]</sup>。排除地上部因素的干扰,准确评价根系对植株抗旱性的影响,对于大豆抗旱种质资源的挖掘、创新与利用具有重要意义。

已有研究主要利用挖掘法、根箱法、容量法、溶液培养法、塑料管土柱法、三维坐标容器法、同位素示踪法等对根系性状进行评价<sup>[16]</sup>。然而,任何一个单一或部分的性状难以准确全面地描述根系发育过程及根系对地上部生长发育过程的影响,目前缺少综合性的整体评价指标<sup>[17]</sup>。本研究利用嫁接技术创造的试验平台,将根系作为一个“黑箱”进行整体性研究,可以排除地上基因型差异所造成的干扰,通过对生物量、单株粒数、百粒重和单株产量的直接观察来研究根系对植株抗旱性的贡献能力,无需对根系进行直接研究,从而避免了传统挖根法费时、费力的操作过程。嫁接是目前蔬菜生产中提高抗旱性的有效手段<sup>[18]</sup>,虽然嫁接技术无法在大豆实际生产中得到应用,但作为一种研究手段对于耐旱型大豆根系的筛选与鉴定具有重要作用。前期研究中,根据干旱条件下保持生物量和产量的能力,将辽豆 21 认定为干旱敏感型品种<sup>[19]</sup>。本研究以辽豆 21 作为共同接穗,分别与 22 个品种的砧木进行嫁接,鉴定不同品种根系的耐旱性,明确不同耐旱型根系的生理特征及其对地上部叶片光合生理的影响,从而为大豆根系改良和抗旱育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以辽宁省农业科学院和铁岭市农业科学院近年来育成的 22 份大豆品种为嫁接的砧木材料,以干旱敏感型品种辽豆 21 作为接穗材料。

1.2 试验设计

嫁接植株成活后统一移栽至抗旱棚内的盆钵(25 cm×20 cm×30 cm,12.5 kg 土壤)中,每盆定苗 2 株。设置正常供水(WW)和干旱胁迫(WS)处理,随机区组排列,每个处理 6 盆。正常供水处理:全生育期土壤含水量保持在田间持水量的 80%;干旱胁迫处理:结荚期控水 15 d,土壤含水量控制在田间持水量的 50%,而后恢复正常供水至成熟期。每日利用称重法测定土壤含水量,补水至设定值。试验于 2017 和 2018 年连续两年在辽宁农业科学院盆栽基地进行。结荚期控水处理后 13~14 d,每个处理取 3 盆,测定植株主茎倒三叶片气体交换参数、地上部

叶片生长指标、根系的伤流液重量和根尖活力。结荚期取样结束后,每个处理剩余 3 盆均正常供水至成熟期,测定主要产量性状。

1.3 方法

于大豆苗期,参照 Pantalone 等<sup>[20]</sup>嫁接方法将辽豆 21 作为共同接穗,分别与 22 个大豆品种砧木进行嫁接。

结荚期采用光合测定仪 LI-6400(LI-COR)测定植株主茎倒三叶片的气体交换参数。采用人工光源 1 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,叶温 25~30℃,相对湿度为 60%~65%,CO<sub>2</sub> 浓度为 380 μmol·mol<sup>-1</sup>,空气流量为 500 μmol·s<sup>-1</sup>。测定完成后,利用果枝剪在植株子叶节处将地上部与根系分开,收集地上部叶片,测定鲜重、饱和鲜重和干重,计算相对含水量。保留土壤中的根系,参照 Peoples 等<sup>[21]</sup>方法收集和测定大豆植株根系的伤流液重量。然后,利用自来水将盆中的土冲洗掉,将根系冲洗干净并完整的取出,采用 TTC 法<sup>[22]</sup>测定根尖活力。

成熟期测定主要产量性状:单株生物量、单株粒数、百粒重和单株产量。参照 Clarke 等<sup>[23]</sup>方法,计算耐旱隶属函数值, $D_i = (X_{ij} - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$ , $X_{ij}$ 为第  $i$  个材料第  $j$  个性状干旱胁迫对正常供水条件的比值, $X_{\max}$ 、 $X_{\min}$ 分别为该性状中最大、最小比值, $D_i$ 为第  $i$  个品种该性状的隶属值。利用各材料各性状隶属值求得平均隶属函数值,划分为敏感型(Drought Sensitive,DS)、中间型(Moderate,M)和耐旱型(Drought Resistance,DR)。

1.4 数据分析

采用 SPSS 17.0 软件进行数据分析,采用一般线性模型进行统计分析,水分处理、砧木来源品种和水分处理×砧木来源品种作为固定因子。采用最小显著差异法进行多重比较,利用耐旱隶属函数值进行聚类分析和抗旱等级划分。

2 结果与分析

2.1 不同品种大豆根系耐旱等级划分

方差分析表明,单株生物量、单株粒数、百粒重和单株粒重在不同嫁接植株间存在极显著差异( $P<0.01$ ),单株生物量和单株粒数在不同水分处理间存在显著差异( $P<0.05$ ),而百粒重和单株粒重在干旱时与嫁接处理间存在显著的互作效应( $P<0.05$ )。

干旱胁迫使 22 个大豆嫁接植株的单株生物量降低 2.39%~33.68%,单株粒数降低 15.14%~37.99%,单株粒重降低 14.58%~43.26%。另外,不同嫁接植株的百粒重对于干旱胁迫的响应不同,

16 个嫁接植株的百粒重降低,而 6 个嫁接植株的百粒重提高。不同嫁接植株的耐旱隶属函数值为 0.23 ~0.84。聚类分析将 22 个品种砧木分别划分为 3 个类型:6 个干旱敏感型、10 个中间型和 6 个耐旱型。其中,辽豆 26、辽豆 36、铁豆 67、辽豆 21、辽豆 47 和辽豆 28 砧木为干旱敏感型,耐旱隶属函数值为 0.23 ~0.33;辽豆 32、辽豆 29、辽豆 40、铁丰 33、铁豆 61、辽豆 24、辽豆 43、铁丰 31、辽豆 38 和辽豆 46 砧木为中间型,耐旱隶属函数值为 0.43 ~0.57;辽豆 15、铁豆 54、辽豆 34、铁豆 62、铁豆 39 和辽豆 14 砧木为耐旱型,耐旱隶属函数值为 0.68 ~0.84(表 1)。

表 1 正常供水和干旱胁迫下不同大豆嫁接植株的主要农艺性状

Table 1 Agronomic traits of different soybean grafts under well-watered ( WW) and drought stress ( WS) conditions										
砧木 Rootstock	单株生物量		单株粒数		百粒重		单株产量		耐旱隶属	耐旱等级
	Biomass per plant/g		Seed number per plant		100-seed weight/g		Yield per plant/g		函数值	Drought
	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	<i>D</i>	degree
辽豆 26 Liaodou 26	63.51	47.09	125.54	77.85	18.61	18.12	23.40	14.08	0.23	DS
辽豆 36 Liaodou 36	60.02	45.36	89.88	67.24	19.53	15.41	17.60	10.38	0.23	DS
铁豆 67 Tiedou 67	50.42	41.98	92.51	58.86	17.15	15.37	15.88	9.01	0.23	DS
辽豆 21 Liaodou 21	43.12	35.99	101.03	64.54	18.68	15.48	18.89	11.99	0.25	DS
辽豆 47 Liaodou 47	59.44	50.36	129.55	81.20	17.73	16.69	22.91	13.57	0.29	DS
辽豆 28 Liaodou 28	44.51	29.52	78.60	55.64	18.48	17.74	14.51	9.89	0.33	DS
辽豆 32 Liaodou 32	53.22	46.50	118.19	81.60	19.29	18.12	22.88	14.79	0.43	M
辽豆 29 Liaodou 29	51.47	44.07	87.02	55.52	18.30	19.24	15.89	10.67	0.46	M
辽豆 40 Liaodou 40	55.28	43.72	94.37	62.24	18.42	19.73	17.38	12.29	0.48	M
铁丰 33 Tiefeng 33	45.25	37.16	90.07	69.40	19.06	17.71	17.18	12.29	0.53	M
铁豆 61 Tiedou 61	46.19	40.38	91.22	67.17	17.76	16.93	16.21	11.38	0.54	M
辽豆 24 Liaodou 24	57.38	47.21	90.38	65.80	17.02	16.98	15.37	11.16	0.54	M
辽豆 43 Liaodou 43	47.49	39.54	92.43	67.67	17.26	17.10	15.95	11.59	0.55	M
铁丰 31 Tiefeng 31	54.76	45.68	95.65	77.63	20.26	18.19	19.37	14.12	0.57	M
辽豆 38 Liaodou 38	41.40	40.41	65.34	49.88	19.17	16.93	12.57	8.45	0.57	M
辽豆 46 Liaodou 46	42.64	37.49	101.75	79.23	18.34	16.84	18.69	13.31	0.57	M
辽豆 15 Liaodou 15	56.61	47.75	117.56	94.25	19.35	18.98	22.75	17.88	0.68	DR

续表 1

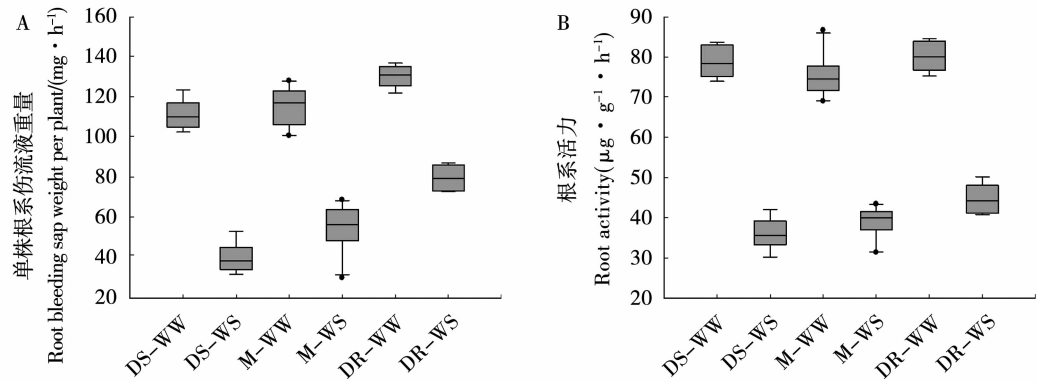
砧木 Rootstock	单株生物量		单株粒数		百粒重		单株产量		耐旱隶属	耐旱等级
	Biomass per plant/g		Seed number per plant		100-seed weight/g		Yield per plant/g		函数值	Drought
	WW	WS	WW	WS	WW	WS	WW	WS	<i>D</i>	degree
铁豆 54 Tiedou 54	56.91	45.38	118.54	88.13	18.83	20.56	22.33	18.19	0.69	DR
辽豆 34 Liaodou 34	65.47	52.47	117.54	99.74	19.71	19.21	23.16	19.15	0.73	DR
铁豆 62 Tiedou 62	59.94	48.47	123.15	92.66	16.73	18.66	20.64	17.32	0.75	DR
铁豆 39 Tiedou 39	65.70	53.52	96.97	81.45	18.37	18.68	17.83	15.23	0.78	DR
辽豆 14 Liaodou 14	51.30	49.93	140.85	102.82	16.95	18.96	23.87	19.53	0.84	DR
<i>LSD</i> <sub>0.05</sub> (T)	1.18		19.18		0.97		5.10			
<i>LSD</i> <sub>0.05</sub> (G)	5.19		9.58		0.52		1.76			
<i>LSD</i> <sub>0.05</sub> (T × G)	11.74		18.77		1.07		3.38			

2.2 不同耐旱型大豆根系的生理特征

方差分析表明,根系伤流液重量和根系活力在不同嫁接植株间存在极显著差异 ( $P < 0.01$ ),在不同水分处理间存在显著差异 ( $P < 0.05$ ),在水分处理与嫁接处理间存在极显著的互作效应 ( $P < 0.01$ )。在正常供水条件下,除耐旱型砧木的根系伤流液重量显著高于干旱敏感型砧木外,不同耐旱型砧木间根系伤流液重量和根系活力无显著差异。

不同耐旱型砧木的根系伤流液重量和根系活

力对于干旱胁迫表现出不同的下降幅度。干旱胁迫使干旱敏感型砧木的根系伤流液重量和根系活力分别显著下降 64% 和 54%;使中间型砧木的根系伤流液重量和根系活力分别显著下降 52% 和 48%;使耐旱型砧木的根系伤流液重量和根系活力分别显著下降 39% 和 44%。在干旱胁迫下,耐旱型砧木的根系伤流液重量和根系活力显著高于干旱敏感型砧木(图 1)。



DS: 干旱敏感型砧木; M: 中间型砧木; DR: 耐旱型砧木。下同。  
DS: Drought sensitive rootstock; M: Moderate rootstock; DR: Drought resistant rootstock. The same below.

图 1 正常供水 (WW) 和干旱胁迫 (WS) 下不同耐旱型大豆砧木的伤流液重量 (A) 和根系活力 (B)  
Fig. 1 Root bleeding sap mass (A) and root activity (B) of different soybean rootstocks under well-watered (WW) and drought stress (WS) conditions

2.3 不同耐旱型大豆叶片光合参数

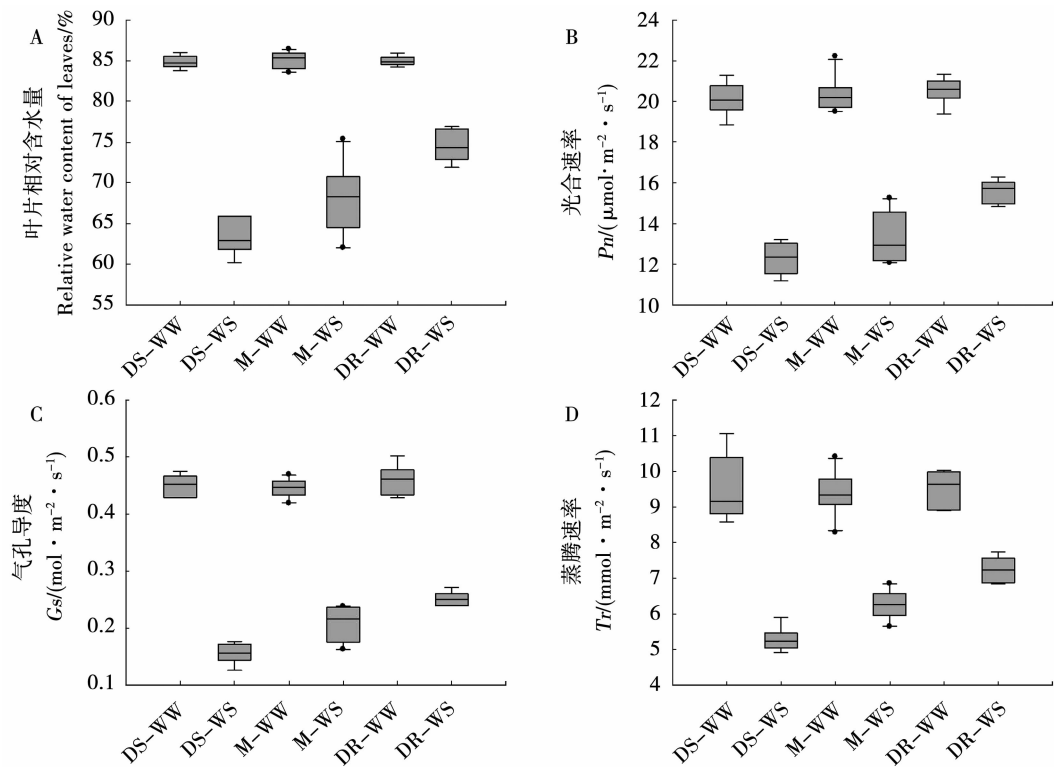
方差分析表明,叶片相对含水量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率在不同水分处理间存在显著差

异 ( $P < 0.05$ ),光合速率、气孔导度和蒸腾速率在不同嫁接植株间存在极显著差异 ( $P < 0.01$ ),叶片相对含水量、气孔导度和蒸腾速率在水分处理与嫁接

处理间存在极显著的互作效应( $P<0.01$ )。在正常供水下,除了大豆植株嫁接耐旱型砧木相比于干旱敏感型砧木具有较高的光合速率外,不同耐旱型砧木对叶片相对含水量、气孔导度和蒸腾速率无显著影响。

大豆植株嫁接不同耐旱型砧木后,干旱胁迫下,叶片相对含水量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率表现出不同的下降幅度。嫁接干旱敏感型砧木

后,干旱胁迫使叶片相对含水量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率分别显著下降 25%、39%、65% 和 44%;嫁接中间型砧木后,干旱胁迫使这 4 个指标分别显著下降 20%、35%、54% 和 33%;嫁接耐旱型砧木后,干旱胁迫使这 4 个指标分别显著下降 12%、24%、45% 和 24%。在干旱胁迫下,相比于嫁接干旱敏感型砧木,嫁接耐旱型砧木使叶片具有较高的相对含水量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率(图 2)。



A: 叶片相对含水量; B: 光合速率; C: 气孔导度; D: 蒸腾速率。  
A: Relative water content of leaves; B: Photosynthetic rate; C: Stomatal conductance; D: Transpiration rate.

图 2 正常供水(WW)和干旱胁迫(WS)下砧木类型对主要光合参数的影响  
Fig. 2 Effect of rootstock type on main photosynthetic parameters  
under well-watered (WW) and water drought stress (WS) conditions

3 讨论

根系具有吸收养分和水分以及信号传递的功能,在调控地上部组织的生长和发育中起着极为重要的作用<sup>[24]</sup>。面对环境气候多变带来的干旱影响,为了改善植株的抗旱能力,育种家往往重视对具有良好的根系功能的植株进行选择,从而保证了根系能够在不利的条件下维持正常的生长发育,并且提高了植株的水分利用效率<sup>[25]</sup>。闫春娟等<sup>[26]</sup>研究表明,大豆的平均耐旱隶属函数值与干旱胁迫下的相对根表面积、相对根生物量分别呈显著和极显著正相关。大豆抗旱性通过一系列生理生化 and 形态变化表现出来,但抗旱性强弱最终由干旱胁迫下籽粒产量来反映,因此以往研究并未将根系性状直接纳

入抗旱鉴定指标。为进一步将根系性状作为抗旱鉴定指标提供依据,本研究将 22 份大豆品种根系分别嫁接至同一品种接穗下,利用生物量、单株粒数、百粒重和单株产量计算所得的抗旱隶属函数值,对不同大豆品种根系耐旱型进行鉴定。结果表明,不同嫁接植株的耐旱隶属函数值为 0.23 ~ 0.84。由于该些嫁接植株具有相同品种的接穗,由此可根据聚类分析将 22 个品种砧木分别划分为 6 个干旱敏感型、10 个中间型和 6 个耐旱型。

在本研究中,辽豆 15、铁豆 54、辽豆 34、铁豆 62、铁豆 39 和辽豆 14 砧木均表现为耐旱型,能够使地上部植株在干旱胁迫下具有较高的籽粒产量。其中,辽豆 14 具有单株荚数多、抗倒伏、耐肥密、抗病性强的特点,于 2001 年在辽宁海城获得了北方春

大豆单产最高记录4 908 kg·hm<sup>-2</sup>,被认定为超高产大豆品种<sup>[27]</sup>。前期研究发现,辽豆 14 作为砧木可以使当代育成品种的百粒重和单株产量显著提高<sup>[28]</sup>。鉴于辽豆 14 根系在干旱胁迫和正常供水条件下均能够提高地上部产量,由此说明,根系改良可能是选育抗旱性和丰产性兼备品种的重要途径。另外,辽豆 15 是目前中国辽宁等地主栽大豆品种,具有高产广适的突出特点,2004 – 2019 年累计种植面积达到 98 万 hm<sup>2</sup>。除了丰产等优点外,其适应性广的特点是否与其根系的吸水能力强有关仍需进一步深入研究。

干旱胁迫通过降低大豆叶片水势,从而使光合速率、气孔导度和蒸腾速率显著降低<sup>[29-30]</sup>。干旱胁迫下叶片光合能力的稳定性也被认为是鉴定大豆抗旱性的一个重要指标<sup>[31]</sup>。本研究表明,耐旱型砧木能够提高干旱胁迫下叶片的相对含水量,从而使其能够维持较高的光合速率、气孔导度和蒸腾速率。根系伤流液重量和根系活力作为反映根系生理活性的指标,与叶片光合速率存在显著正相关<sup>[32]</sup>。前期研究表明,在正常供水条件下,辽豆 14 作为砧木在生育后期具有较高的根系伤流液重量和根系活力,可以显著提高当代育成大豆品种的光合速率<sup>[33]</sup>。而在干旱胁迫下,嫁接辽豆 14 砧木同样能够使辽豆 21 接穗的叶片相对含水量、光合速率、Rubisco 羧化效率显著提高<sup>[34]</sup>。本研究表明,在干旱胁迫下,耐旱型砧木相比于干旱敏感型砧木具有较高的根系伤流液重量和根系活力,表现出较强的生理活性。Lopes 等<sup>[35]</sup>和 Tanka 等<sup>[36]</sup>研究阐明,发达的根系能扎入深层土壤,并且具有较粗的木质部直径以及较多的侧根和根毛,有利于植株吸水能力提高,从而增强植株的抗旱性。本研究表明,根系生理活性也是影响大豆植株抗旱性的重要因素,未来抗旱育种应加强根系形态与生理活性的协同改良。

4 结 论

本研究利用嫁接技术鉴定了 22 个品种根系的耐旱性,筛选出辽豆 15、铁豆 54、辽豆 34、铁豆 62、铁豆 39 和辽豆 14 等 6 个耐旱型根系。干旱胁迫下,耐旱型根系相比于中间型或干旱敏感型根系具有较高的根系伤流液重量和根系活力,从而可以使大豆植株维持相对较高的叶片相对含水量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率。本研究结果可为大豆根系抗旱性鉴定提供可行的方法,也可为深入解析耐旱型根系的生理特征奠定基础。

参考文献

[1] Koester R P, Nohl B M, Diers B W, et al. Has photosynthetic capacity increased with 80 years of soybean breeding ? An examination of historical soybean cultivars [J]. Plant, Cell and Environment, 2016, 39: 1058-1067.

[2] Yahoueian S H, Behamta M R, Babaie H R, et al. Screening of drought-tolerant and sensitive genotypes in soybean (*Glycine max* L.) using different multivariate methods [J]. International Journal of Agricultural Research, Innovation and Technology, 2018, 7: 7-17.

[3] Frederick J R, Camp C R, Bauer P J. Drought-stress effects on branch and mainstem seed yield and yield components of determinate soybean [J]. Crop Science, 2001, 41, 759-763.

[4] Sadeghipour O, Abbasi S. Soybean response to drought and seed inoculation [J]. World Applied Sciences Journal, 2012, 17: 55-60.

[5] 李文滨, 宋春晓, 袁兴超, 等. 干旱胁迫下 20 个大豆品种抗旱性评价 [J]. 东北农业大学学报, 2019, 5(14): 1-9. (Li W B, Song C X, Chang X C, et al. Drought resistance evaluation of 20 soybean varieties under drought stress [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2019, 5(14): 1-9.)

[6] 谭春燕, 杨文钰, 陈佳琴, 等. 干旱胁迫下大豆种质资源的生理响应及抗旱性评价 [J]. 分子植物育种, 2020, 18(4): 1349-1356. (Tan C Y, Yang W Y, Chen J Q, et al. The physiological response and drought resistance assessment of soybean germplasm resources under drought stress [J]. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(4): 1349-1356.)

[7] 祁旭升, 刘章雄, 关荣霞, 等. 大豆成株期抗旱性鉴定评价方法研究 [J]. 作物学报, 2012, 38(4): 665-674. (Qi X S, Liu Z X, Guan R X, et al. Comparison of evaluation methods for drought-resistance at soybean adult stage [J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(4): 665-674.)

[8] 王伟, 姜伟, 张金龙, 等. 大豆种质的耐旱性鉴定及耐旱指标筛选 [J]. 大豆科学, 2015, 34(5): 808-818. (Wang W, Jiang W, Zhang J L, et al. Selection of drought-tolerant soybean and evaluation of the drought tolerance indices [J]. Soybean Science, 2015, 34(5): 808-818.)

[9] 韩新华, 马淑梅, 付雪, 等. 东北春大豆抗旱品种根系特征的研究 [J]. 中国农学通报, 2019, 35(12): 34-39. (Han X H, Ma S M, Fu X, et al. Root characteristics of drought-resistant cultivars of spring soybeans in Northeast China [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(12): 34-39.)

[10] Yamaguchi M, Sharp R E. Complexity and coordination of root growth at low water potentials; Recent advances from transcriptomic and proteomic analyses [J]. Plant, Cell and Environment, 2010, 33: 590-603.

[11] He J, Du Y L, Wang T, et al. Conserved water use improves the yield performance of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] under drought [J]. Agricultural Water Management, 2017, 179: 236-245.

[12] Manavalan L P, Guttikonda S K, Tran L S P, et al. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean [J]. Plant and Cell Physiology, 2009, 50: 1260-1276.

- [13] Thao N P, Tran L S P. Potentials toward genetic engineering of drought-tolerant soybean[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2012, 32: 349-362.
- [14] Nguyen H T, Babu R C, Blum A. Breeding for drought resistance in rice: Physiology and molecular genetics considerations[J]. Crop Science, 1997, 37: 1426-1434.
- [15] Luo L J. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61: 3509-3517.
- [16] Roth U, von Roepenack-Lahaye E, Clemens S. Proteome changes in *Arabidopsis thaliana* roots upon exposure to  $Cd^{2+}$  [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57: 4003-4013.
- [17] 曹晓宁. 利用嫁接技术研究不同年代大豆品种根系性状的演变[D]. 雅安: 四川农业大学, 2013. (Cao X N. Studies on the evolution of root traits of soybean varieties from different decades by using grafting technique [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2013. )
- [18] Kumar P, Rouphael Y, Cardarelli M, et al. Vegetable grafting as a tool to improve drought resistance and water use efficiency[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1130.
- [19] 闫春娟, 王文斌, 曹永强, 等. 不同耐旱型大豆生理特性对不同降雨条件的响应[J]. 大豆科学, 2018, 37(3): 359-365. (Yan C J, Wang W B, Cao Y Q, et al. Response of physiological characteristics of different drought-tolerant soybean varieties to different rainfall climatic conditions[J]. Soybean Science, 2018, 37(3): 359-365. )
- [20] Pantalone V R, Rebetzke G J, Burton J W, et al. Soybean PI 416937 root system contributes to biomass accumulation in reciprocal grafts[J]. Agronomy Journal, 1999, 91: 840-844.
- [21] Peoples M B, Faizah A W, Rerkasem B, et al. Methods for evaluating nitrogen fixation by nodulated legumes in the field[M]. Australia: Australian Centre for International Agricultural Research, 1989.
- [22] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 195-197. (Li H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education, 2000: 195-197. )
- [23] Clarke J M, Romagosa I, Jana S, et al. Relationship of excised-leaf water loss rate and yield of durum wheat in diverse environments[J]. Canadian Journal of Plant Science, 1989, 69: 1075-1081.
- [24] Smith D M, Inman-Bamber N G, Thorburn P J. Growth and function of the sugarcane root system[J]. Field Crops Research, 2005, 92: 169-183.
- [25] Liang H, Yu Y, Yang H, et al. Inheritance and QTL mapping of related root traits in soybean at the seedling stage[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127: 2127-2137.
- [26] 闫春娟, 王文斌, 董钻, 等. 大豆抗旱种质的鉴定及其与根系的关系[J]. 大豆科学, 2011, 30(5): 790-794. (Yan C J, Wang W B, Dong Z, et al. Identification of drought stress tolerance in soybean [*Glycine max*( L. ) Merr. ] and related root traits[J]. Soybean Science, 2011, 30(5): 790-794. )
- [27] 宋书宏, 王文斌, 吕桂兰, 等. 北方春大豆超高产技术研究[J]. 中国油料作物学报, 2001, 23: 48-50. (Song S H, Wang W B, Lyu G L, et al. Research on technology for super high yielding in spring soybean [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2001, 23: 48-50. )
- [28] Li S, Teng F, Rao D, et al. Agronomic traits of soybean cultivars released in different decades after grafting record-yield cultivar as rootstock[J]. Plant Breeding, 2017, 136: 133-138.
- [29] Zhang M, Zhai Z, Tian X, et al. Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.) [J]. Plant Growth Regulation, 2008, 56: 257-264.
- [30] Ohashi Y, Nakayama N, Saneoka H, et al. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants [J]. Biologia Plantarum, 2006, 50: 138-141.
- [31] Gilbert M E, Zwieniecki M A, Holbrook N M. Independent variation in photosynthetic capacity and stomatal conductance leads to differences in intrinsic water use efficiency in 11 soybean genotypes before and during mild drought [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62: 2875-2887.
- [32] Cui X, Dong Y, Gi P, et al. Relationship between root vigour, photosynthesis and biomass in soybean cultivars during 87 years of genetic improvement in the northern China[J]. Photosynthetica, 2016, 54: 81-86.
- [33] Li S Y, Teng F, Rao D M, et al. Photosynthesis of soybean cultivars released in different decades after grafting onto record-yield cultivars as rootstocks[J]. Photosynthetica, 2017, 55: 579-587.
- [34] Li S Y, Wang W B, Yao X D, et al. Photosynthesis in reciprocal grafts of drought-tolerant and drought-sensitive cultivars of soybean under water stress[J]. Photosynthetica, 2019, 57: 942-949.
- [35] Lopes M S, Reynolds M P. Drought adaptive traits and wide adaptation in elite lines derived from resynthesized hexaploid wheat [J]. Crop Science, 2011, 51: 1617-1626.
- [36] Tanaka N, Kato M, Tomioka R, et al. Characteristics of a root hair-less line of *Arabidopsis thaliana* under physiological stresses [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65: 1497-1512.