



不同夜间温度条件下外源水杨酸对大豆产量的调控作用

张仲法^{1,2}, 宋雯雯², 徐彩龙², 陈新蕾², 吴佩杭², 王书君², 陈磊¹, 吴存祥²

(1. 烟台大学 生命科学学院, 山东 烟台 264005; 2. 中国农业科学院 作物科学研究所/国家大豆产业技术研发中心, 北京 100081)

摘要:在全球气候变暖的背景下,夜间高温成为大豆高产的不利因素之一。水杨酸(Salicylic Acid, SA)是一种重要的植物激素,外源喷施 SA 可提升植物应对高温干旱等逆境的能力。为探究夜间高温危害的应对措施,选用 2 种生育期相近的大豆品种中黄 39 和中黄 76,设置 3 个夜间温度(T1:18 ℃;T2:23 ℃;T3:28 ℃),每个夜间温度下设置 3 个 SA 浓度处理(SA0:CK;SA1:0.1 mmol·L⁻¹ SA;SA2:0.5 mmol·L⁻¹ SA)。探讨外源 SA 对鼓粒期夜间温度升高环境下大豆产量的调控作用。结果表明:与 T1 + CK 处理相比,夜间温度升高,大豆单株荚数、单株粒数、地上部干物质、产量和收获指数均下降,中黄 39 和中黄 76 产量分别降低 6.34%~27.13% 和 14.99%~45.66%。夜间温度升高,喷施 SA 可显著提高大豆净光合速率、地上部干物质、单株荚数和粒数,降低呼吸强度,使产量和收获指数显著提升,中黄 39 和中黄 76 表现一致。其中,28 ℃ 夜间温度条件下,喷施 SA 处理大豆产量增幅达 45.69%~48.55%。研究结果表明,外施 SA 可以在一定程度上缓解夜间高温造成的大豆产量损失,提高收获指数。

关键词:大豆;夜间温度;水杨酸;产量;收获指数

Effects of Exogenous Salicylic Acid on Yield of Soybean Under Different Night Temperatures

ZHANG Zhongfa^{1,2}, SONG Wenwen², XU Cailong², CHEN Xinlei², WU Peihang², WANG Shujun², CHEN Lei¹, WU Cunxiang²

(1. School of Life Sciences, Yantai University, Yantai 264005, China; 2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Soybean Industrial Technology R & D Center, Beijing 100081, China)

Abstract: In the context of global climate warming, high night temperatures have emerged as a detrimental factor impacting soybean yield. Therefore, it is crucial to explore effective strategies to mitigate the negative effects caused by elevated night temperatures. Salicylic Acid (SA), an essential plant hormone, has been proven to enhance plants' resilience against stressors like high temperature and drought when externally applied. In this study, two soybean varieties at similar growth stages, namely Zhonghuang 39 and Zhonghuang 76, were selected for experimentation. The experiment involved setting three different night temperatures (T1: 18 ℃, T2: 23 ℃, T3: 28 ℃) and applying three concentrations of SA (SA0: CK, SA1: 0.1 mmol·L⁻¹ SA, SA2: 0.5 mmol·L⁻¹ SA) under each respective temperature condition in order to investigate the regulatory effect of exogenous SA on soybean yield during the seed filling stage under elevated night temperatures. The research findings demonstrate that an increase in night temperature results in a reduction in the number of soybean pods per plant, seeds per plant, above ground biomass, yield, and harvest index when compared to the T1 + CK treatment. With elevated night temperatures, the yield of Zhonghuang 39 and Zhonghuang 76 decreased by 6.34%~27.13% and 14.99%~45.66%, respectively. With the temperature increased at night, application of SA can significantly enhance soybean net photosynthetic rate, above ground biomass, pods number per plant and seeds yield while reducing respiration intensity, thereby substantially improving yield and harvest index. The performance consistency is observed across both varieties. Among them, when exposed to temperature of 28 ℃ at night, the application of SA through spraying can result in an increase in soybean yield ranging from 45.69% to 48.55%. The research findings suggest that external administration of SA can partially mitigate the yield loss caused by high night temperatures and enhance the harvest index.

Keywords: soybean; night temperature; salicylic acid; yield; harvest index

大豆(*Glycine max* L.)是优质植物蛋白和油脂的主要来源,在全球农业生产中占有重要地位^[1-2]。大豆是光温反应敏感作物,温度是影响大豆生长的重要因素,当前全球范围内极端天气频发,高温胁迫成为限制大豆产量的主要因素之一。研究发现,

在大豆生殖发育期,高温会限制豆荚和籽粒的发育,影响大豆产量^[3]。当温度超过 25 ℃,每升高 1 ℃,大豆产量下降 3% 以上^[4-5]。IPCC (The Intergovernmental Panel on Climate Change) 报告指出,当前全球变暖趋势明显,夜间最低气温的上升幅度高于白天

收稿日期:2024-04-12

基金项目:国家重点研发计划(2023YFE0105000);国家自然科学基金(32101845);现代农业产业技术体系建设专项(CARS-04)。

第一作者:张仲法(1997—),男,硕士研究生,主要从事大豆高产栽培和生理研究。E-mail:362039853@qq.com。

通讯作者:陈磊(1983—),男,博士,教授,主要从事植物发育与分子遗传育种研究。E-mail:chenlei119205@163.com;

吴存祥(1969—),男,博士,研究员,主要从事大豆高产栽培技术与理论研究。E-mail:wucunxiang@caas.cn。

最高温度的增幅,夜间增温对作物的影响更为明显^[6-9]。研究表明,在大豆生殖生长期,当夜间温度从20℃增加到30℃时,大豆单株瘪粒率上升,导致大豆产量降低^[4,10],这可能由于夜间温度升高增加了作物的呼吸强度,消耗了更多的光合产物,降低了生物量的积累,引起籽粒填充不充分和粒重下降^[11-13]。因此,开发积极的应对方法,对于保障全球变暖环境下的粮食安全有重要意义。

植物生长调节剂的应用是应对各种生物和非生物胁迫的一种重要策略^[14-16]。水杨酸(Salicylic Acid, SA)作为一种在植物体内普遍存在的酚类化合物^[17],在植物应对逆境条件中发挥重要作用^[18]。当前外源SA作为生长调节剂应用于农作物生产,并在提高产量和增强抗逆性方面越来越受到人们关注^[19]。已发现外源SA在缓解涝渍、盐害、高温和干旱胁迫等造成的植物氧化损伤,提高抗氧化酶活性方面起重要作用,可增强植物应对逆境的能力^[20-24]。高温胁迫下,SA可通过增加过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性来减弱光合组织中的氧化损伤^[25]。还可以通过减轻叶绿素降解增加叶片叶绿素含量,缓解高温引起的叶片净光合速率的降低,减少产量损失^[26];在禾本科作物及豆科作物中均发现SA可以缓解高温热害带来的产量损失,如外源SA可提高水稻的有效分蘖数、灌浆能力和千粒重^[27-28],也可通过提高豌豆大粒荚的数量^[29],缓解产量损失。在外源SA抗夜间高温逆境方面的研究有限,关于外源SA对夜间高温环境下大豆生理特性、产量和品质的影响尚未明确。基于此,本研究利用人工控制条件创造不同的夜间温度处理,探究夜间温度升高环境下外源SA对大豆产量的影响,以为全球变暖背景下大豆等作物优质丰产措施提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试品种选用2个生育期相近的大豆品种中黄39和中黄76,均由本研究团队(大豆育种技术创新与新品种选育创新团队)选育。中黄39和中黄76到达鼓粒期(R5)的时间相近,便于同时进行处理,减小试验误差。水杨酸(SA)购自Sigma-Aldrich公司(货号84210,纯度≥99.0%)。

1.2 试验设计

试验于2022年6—11月和2023年6—11月在中国农业科学院作物科学研究所昌平试验基地(40°10'N, 116°13'E)进行。采用盆栽试验,盆高24 cm,直径21 cm,每盆装土10 kg。选取均匀一致的大豆种子于每年的6月24日采用点播方式进行播种,每盆播种10粒,于第三片三出复叶(V3)完全展开时进行间苗,每盆留5株长势一致的大豆幼苗。大豆幼苗在北京室外条件下生长至鼓粒初期(R5),期间依据大豆高产田的管理标准进行水肥调控和杂草处理。

在大豆生长至R5期,进行叶面SA喷施和夜间温度处理。根据北京9月的夜间平均气温(18℃)和IPCC2023年报告预测(在极端情景下,至2100年,全球日平均气温可能上升3.3~5.7℃,其中夜间温度上升更快),分别设置正常夜间温度(18℃, T1)、温和夜间高温(23℃, T2)、极端夜间高温(28℃, T3)3个夜间温度处理。根据前期试验每个夜间温度下分别设置SA空白蒸馏水对照处理(SA0)、0.1 mmol·L⁻¹ SA(SA1)、0.5 mmol·L⁻¹ SA(SA2)3个SA浓度处理,共9个处理,2年处理期间夜间平均温度如图1所示。以每株叶片挂满SA溶液并有小液滴欲滴下为喷施标准,对照喷施等量蒸馏水,于温度处理当天傍晚进行叶面喷施。处理夜晚将试验材料用有轨平板车推入人工气候室进行夜间温度升高处理,处理时间为每天19:00—07:00,白天在自然环境下生长,用温湿度记录仪每30 min采集1次数据,处理时期为R5~R7期,之后在室外正常生长直到成熟收获。

为进一步解析高夜间温度条件下喷施SA调控大豆产量的生理机制,于2023年处理期间对叶片、茎秆、籽粒等不同器官进行取样,以监测光合呼吸性能及干物质积累情况。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 净光合速率 从大豆R5期开始,天气晴好上午09:00—11:30,处理后7和14 d选取长势均匀的15株大豆植株,采用便携式光合系统测定仪(LI-6400XT,美国)测定倒数第3节完全展开复叶中间叶片的净光合速率(Net Photosynthetic Rate, Pn),每个叶片重复测定3次,取平均值作为该叶片的测定值。配置的人工光源将光合有效辐射

(Photosynthetically Active Radiation, PAR) 设定在 $1\,200\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 流速设为 $500\,\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 叶室温度控制在 $25\,^{\circ}\text{C}$, CO_2 浓度控制在 $400\,\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右。

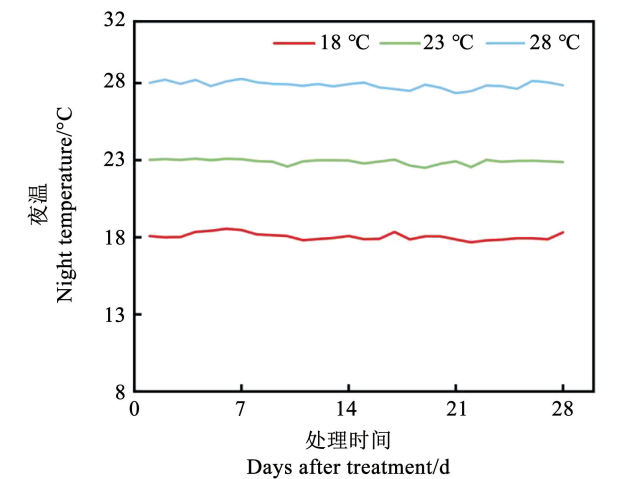


图1 试验处理期间夜间平均温度

Fig.1 Average night temperature during experimental processing

1.3.2 呼吸强度 在处理后 7 d 测定光合作用的同一天晚上进行呼吸强调测定,测定之前,对白天进行测定光合作用的植株先进行 1 h 黑暗环境预处理,对白天测定光合作用的叶片分别测定 3 次,取平均值作为该叶片的测定值。使用便携式光合系统测定仪进行测定,将由 6400 LED 光源提供的光合光通量密度 (Photosynthetic Photon Flux Density, PPFD) 设置为 $0\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (黑暗环境),测定时保持 CO_2 浓度稳定。

1.3.3 地上部干物质 从大豆 R5 期开始,于处理后 7,14,21 和 28 d 从各处理中选取 9 株长势一致的大豆植株,分为 3 次重复。将植株按叶、柄、茎、荚和粒器官分别装于纸袋,置于烘箱 $105\,^{\circ}\text{C}$ 下杀青 30 min 后,调至 $70\,^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重,测定各器官干物质重^[30]。

1.3.4 产量及其构成因素 大豆成熟收获后,每个处理随机选取 15 株长势一致的植株进行考种,测定单株荚数、单株粒数、单株粒重并计算收获指数 (Harvest Index, HI)^[31]。

1.4 数据分析

采用 Excel 2010 对试验数据进行统计和整理,采用 SPSS 26.0 和 Origin 2021 进行方差分析和 LSD 显著性检验 (显著性水平设定为 $\alpha=0.05$) 并作图。

2 结果与分析

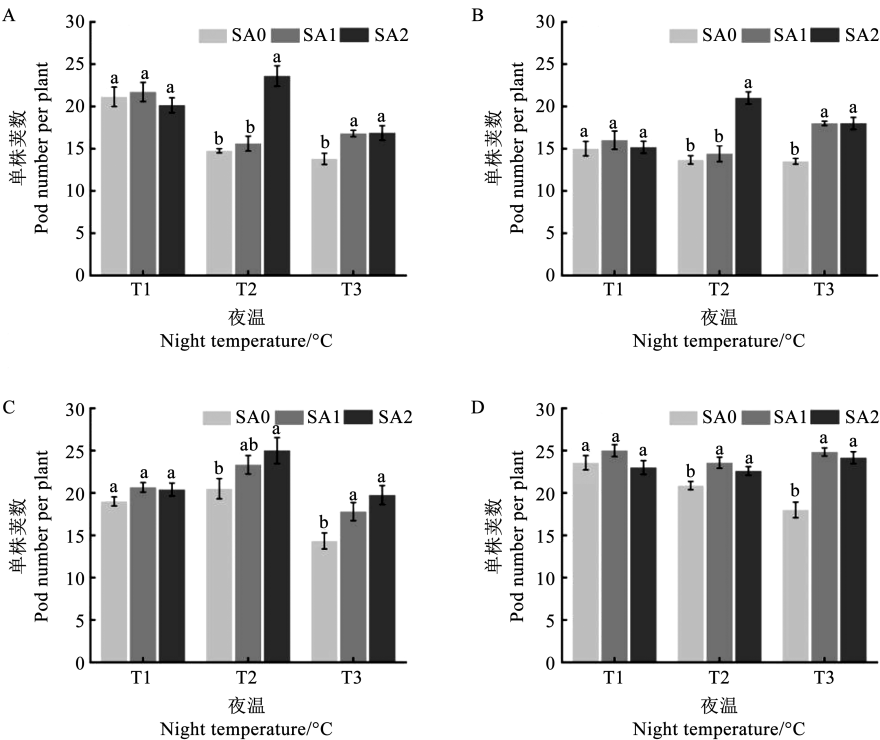
2.1 夜间温度升高配合 SA 喷施对大豆产量及产量构成因素的影响

2.1.1 单株荚数 由图 2 可知,随着夜间温度的升高,T + CK 处理使中黄 39 和中黄 76 单株荚数整体表现出降低的趋势,且夜间温度升幅越大,下降越明显。与 T1 + CK 处理相比,T2 + CK 处理中 2022 和 2023 年中黄 39 单株荚数分别降低 30.24% 和 8.89%,2023 年中黄 76 单株荚数降低 11.44%;T3 + CK 处理 2022 和 2023 年中黄 39 单株荚数分别降低 34.73% 和 10%,中黄 76 单株荚数分别降低 24.56% 和 23.64%。

夜间温度升高环境下外源喷施 SA 能有效缓解大豆单株荚数减少,中黄 39 和中黄 76 的结果表现一致。T2 + SA2 处理 2022 和 2023 年中黄 39 单株荚数各增加 60% 和 53.66%,中黄 76 单株荚数分别增加 21.95% 和 8.26%;T3 + SA1 处理中黄 39 在 2022 和 2023 年单株荚数分别增加 21.74% 和 33.33%,中黄 76 单株荚数分别增加 24.19% 和 37.96%;T3 + SA2 处理中黄 39 在 2022 和 2023 年单株荚数分别增加 22.15% 和 33.33%,中黄 76 单株荚数分别增加 37.79% 和 34.26%。

2.1.2 单株粒数 由图 3 可知,随着夜间温度的升高,中黄 39 和中黄 76 单株粒数整体表现出降低的趋势,且夜间温度升幅越大,下降越明显,趋势与单株荚数降低一致。与 T1 + CK 处理相比,T2 + CK 处理中 2022 和 2023 年中黄 39 单株粒数分别降低 14.26% 和 3.50%,中黄 76 在 2023 年单株粒数降低 11.23%;T3 + CK 处理导致 2022 和 2023 年中黄 39 单株粒数分别降低 30.29% 和 11.61%,中黄 76 分别降低 37.71% 和 29.12%。

夜间温度升高环境下外源喷施 SA 能有效缓解大豆籽粒数量降低,中黄 39 和中黄 76 的结果表现一致。T2 + SA2 处理 2022 和 2023 年中黄 39 单株粒数分别增加 53.27% 和 39.13%,中黄 76 在 2023 年单株粒数增加 11.94%;T3 + SA1 处理中黄 39 在 2022 和 2023 年单株粒数分别增加 51.03% 和 34.81%,中黄 76 分别增加 43.51% 和 47.03%,T3 + SA2 处理中黄 39 在 2022 和 2023 年单株粒数分别增加 48.28% 和 42.41%,中黄 76 单株粒数分别增加 54.05% 和 64.36%。

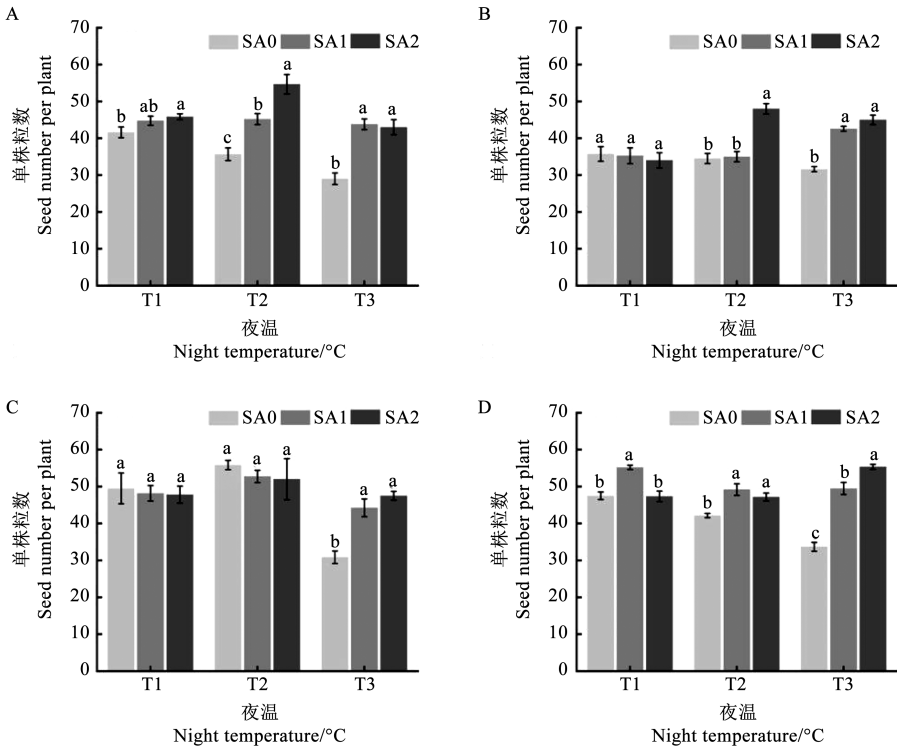


注:A和B.中黄39分别在2022和2023年的单株荚数;C和D.中黄76分别在2022和2023年的单株荚数。不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$),下同。

Note:A and B. The pods number per plant of Zhonghuang 39 in 2022 and 2023, respectively; C and D. The pods number per plant of Zhonghuang 76 in 2022 and 2023, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$), the same below.

图2 不同处理对大豆单株荚数的影响

Fig. 2 Effects of different treatments on pods number per plant of soybean



注:A和B.中黄39分别在2022和2023年的单株粒数;C和D.中黄76分别在2022和2023年的单株粒数。

Note:A and B. The seeds number per plant of Zhonghuang 39 in 2022 and 2023, respectively; C and D. The seeds number per plant of Zhonghuang 76 in 2022 and 2023, respectively.

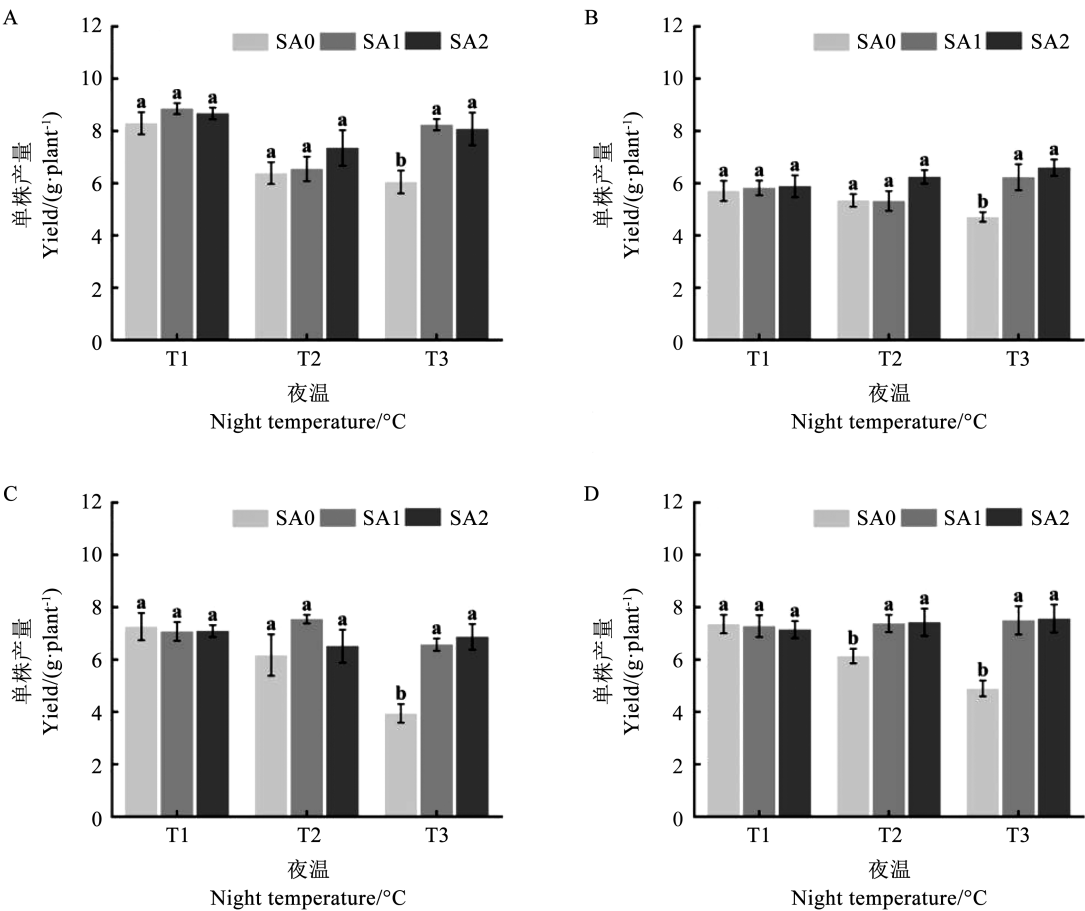
图3 不同处理对大豆单株粒数的影响

Fig. 3 Effects of different treatments on seeds number per plant of soybean

2.1.3 单株产量 由图 4 可知,随着夜间温度的升高,中黄 39 和中黄 76 产量均表现出降低的趋势,且夜间温度升幅越大,产量下降越明显。与 T1 + CK 相比,2022 和 2023 年 T2 + CK 处理导致中黄 39 产量分别降低 23.02% 和 6.34%,中黄 76 产量分别降低 14.99% 和 16.59%;2022 和 2023 年 T3 + CK 处理导致中黄 39 产量分别降低 27.13% 和 17.44%,中黄 76 产量分别降低 45.66% 和 33.48%。

夜间温度升高环境下外源喷施 SA 能有效缓解

大豆产量损失,中黄 39 和中黄 76 的结果表现一致,SA1 和 SA2 处理的效果没有显著差异。T2 + SA2 处理 2022 和 2023 年使中黄 39 产量各提高 15.04% 和 16.80%,中黄 76 各提高 5.54% 和 21.04%;T3 + SA1 处理中黄 39 在 2022 和 2023 年产量分别增加 36.29% 和 32.28%,中黄 76 分别增加 66.65% 和 53.22%,T3 + SA2 处理中黄 39 在 2022 和 2023 年产量分别增加 33.59% 和 40.01%,中黄 76 分别增加 74.04% 和 54.57%。



注:A 和 B. 中黄 39 分别在 2022 和 2023 年的单株产量;C 和 D. 中黄 76 分别在 2022 和 2023 年的单株产量。

Note:A and B. The yield per plant of Zhonghuang 39 in 2022 and 2023, respectively; C and D. The yield per plant of

Zhonghuang 76 in 2022 and 2023, respectively.

图 4 不同处理对大豆单株产量的影响

Fig.4 Effects of different treatments on yield of soybean per plant

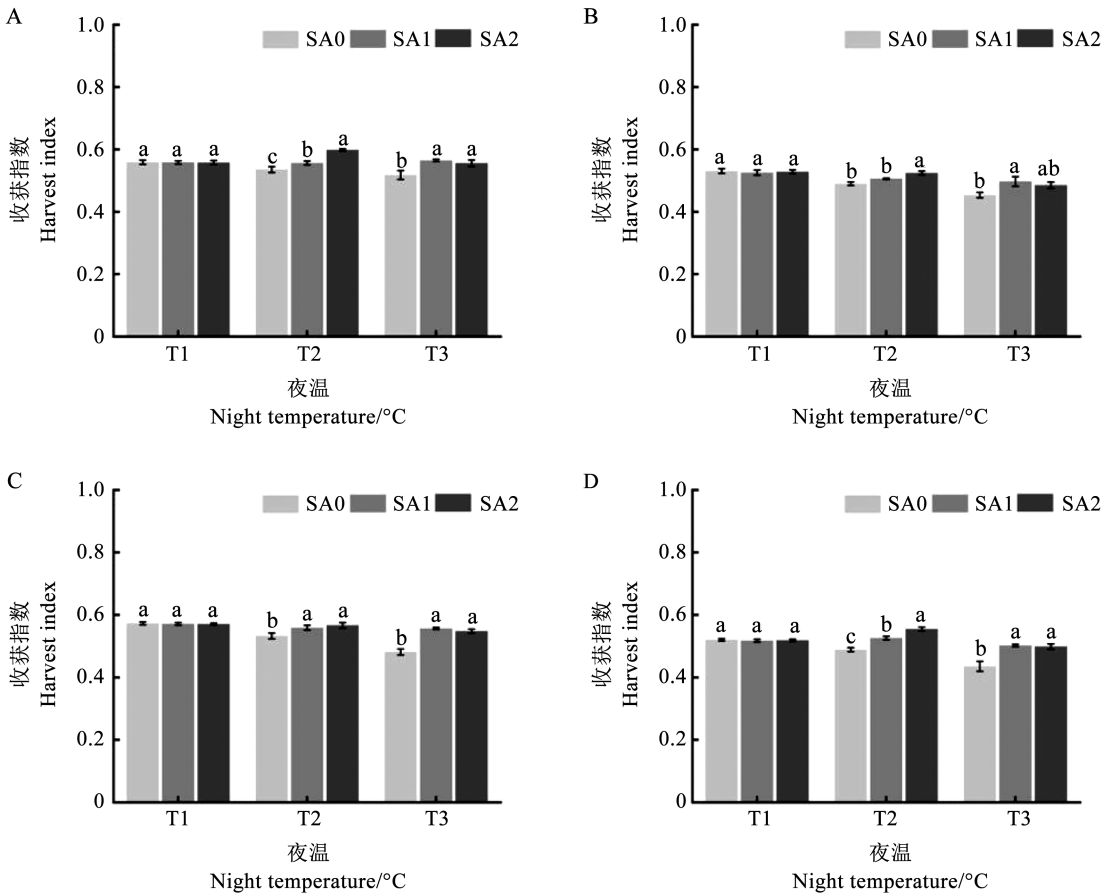
2.1.4 收获指数 由图 5 可知,随着夜间温度的升高,中黄 39 和中黄 76 收获指数均表现出降低的趋势,且夜间温度升幅越大,HI 下降幅度越高。与 T1 + CK 相比,2022 和 2023 年 T2 + CK 处理使中黄 39 的 HI 分别降低 4.14% 和 7.67%,中黄 76 的 HI 分别降低 7.07% 和 6.04%,2022 和 2023 年 T3 + CK 处理引起中黄 39 的 HI 分别降低 7.27% 和

14.53%,中黄 76 分别降低 16.04% 和 16.23%。

夜间温度升高环境下外源喷施 SA 能有效缓解 HI 降低,中黄 39 和中黄 76 的结果表现一致。T2 + SA2 处理 2022 和 2023 年中黄 39 的 HI 分别提高 11.77% 和 7.04%,中黄 76 的 HI 各提高 6.41% 和 13.51%;T3 + SA1 处理中黄 39 在 2022 和 2023 年 HI 分别提高 9.02% 和 9.59%,中黄 76 各提高

15.70%和15.20%,T3+SA2处理中黄39在2022和2023年HI分别提高7.34%和7.03%,中黄76

分别提高13.93%和14.49%。



注:A和B.中黄39分别在2022和2023年的收获指数;C和D.中黄76分别在2022和2023年的收获指数。

Note: A and B. The harvest index of Zhonghuang 39 in 2022 and 2023, respectively; C and D. The harvest index of Zhonghuang 76 in 2022 and 2023, respectively.

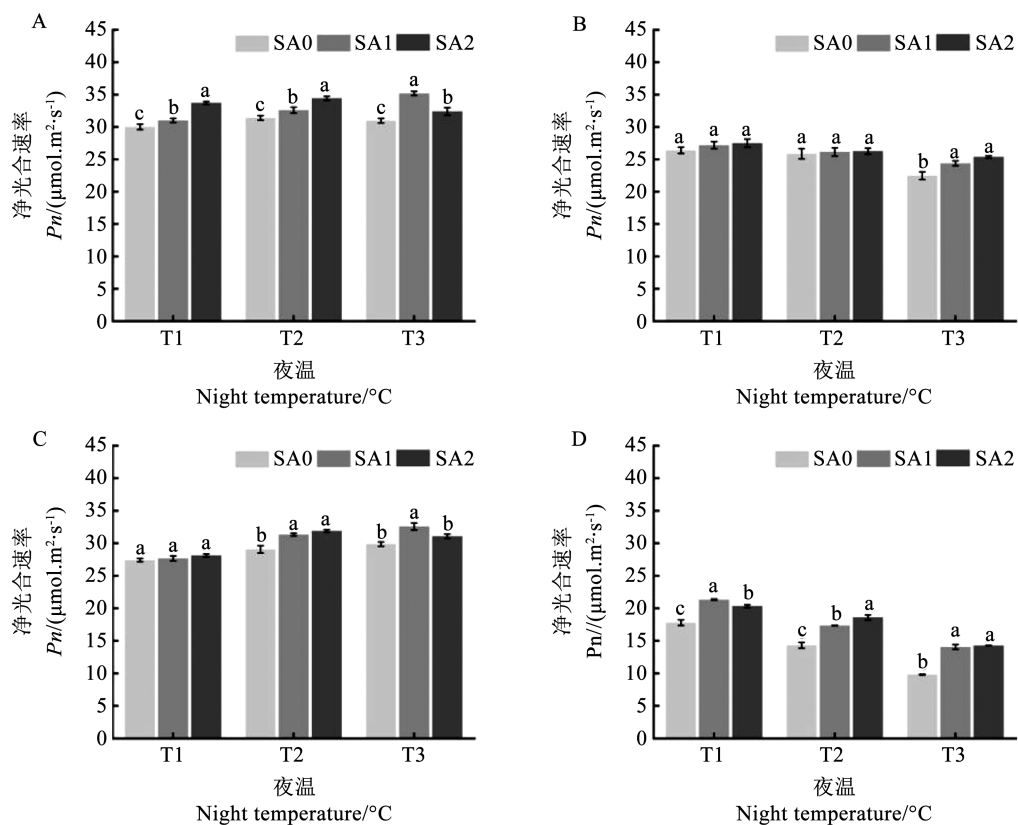
图5 不同处理对大豆收获指数的影响

Fig.5 Effects of different treatments on harvest index of soybean

2.2 夜间温度升高配合SA喷施对大豆叶片光合能力的影响

由图6可知,夜间温度升高处理7d后中黄39和中黄76净光合速率均有所提高,处理到14d时净光合速率有所降低,中黄76降低更明显。与T1+CK处理相比,T2+CK处理7d后中黄39和中黄76净光合速率分别增加4.64%和6.01%,处理14d后分别降低2.03%和19.49%,T3+CK处理7d后中黄39和中黄76净光合速率分别增加3.19%和8.96%,处理14d后分别降低14.83%和44.81%。外施SA处理可提高处理后7d和14d净光合

速率,有利于积累更多的同化产物向籽粒转运。T2+SA1处理7d后中黄39和中黄76净光合速率各提高3.81%和7.82%,处理14d后中黄76净光合速率增加21.15%,T2+SA2处理7d后中黄39和中黄76净光合速率各提高9.64%和9.72%,处理14d后中黄76净光合速率增加29.84%;T3+SA1处理7d后中黄39和中黄76净光合速率分别提高13.59%和9.06%,处理14d后中黄39和中黄76净光合速率分别提高8.43%和43.21%,T3+SA2处理14d后中黄39和中黄76净光合速率各提高12.86%和45.50%。



注:A. 中黄 39 处理后 7 d; B. 中黄 39 处理后 14 d; C. 中黄 76 处理后 7 d; D. 中黄 76 处理后 14 d。
Note: A. Zhonghuang 39 treated for 7 days; B. Zhonghuang 39 treated for 14 days; C. Zhonghuang 76 treated for 7 days; D. Zhonghuang 76 treated for 14 days.

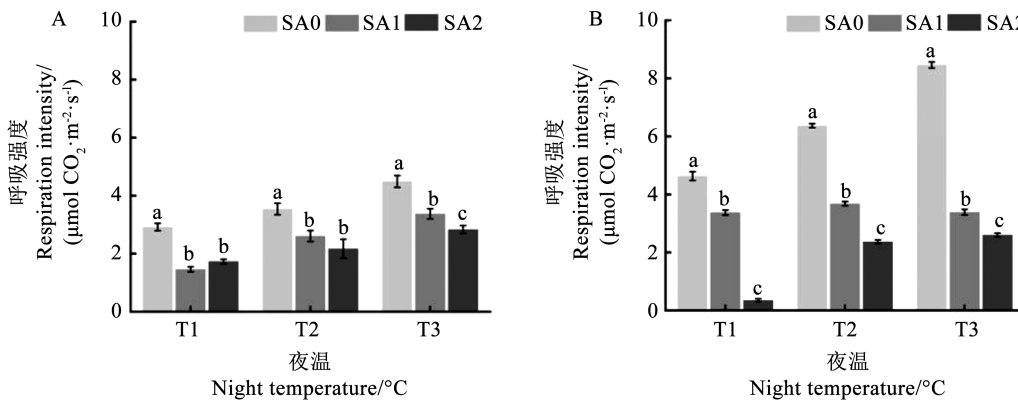
图 6 不同处理对大豆叶片净光合速率的影响

Fig.6 Effects of different treatments on the net photosynthetic rate of soybean leaves

2.3 夜间温度升高配合 SA 喷施对大豆呼吸强度的影响

由图 7 可知,夜间温度升高,中黄 39 和中黄 76 呼吸强度显著增加,夜间温度越高呼吸强度越强。与 T1 + CK 处理相比,T2 + CK 处理使中黄 39 和中黄 76 呼吸强度分别增加 21.24% 和 37.47%, T3 + CK 处理呼吸强度分别增加 53.75% 和 82.66%。外

施 SA 可显著降低呼吸强度,SA2 比 SA1 处理使 2 个品种的呼吸强度更显著降低。T2 + SA1 处理使中黄 39 和中黄 76 呼吸强度分别降低 26.30% 和 42.20%, T2 + SA2 处理使中黄 39 和中黄 76 呼吸强度分别降低 38.68% 和 62.79%; T3 + SA1 处理使中黄 39 和中黄 76 呼吸强度分别降低 24.82% 和 59.99%, T3 + SA2 处理分别降低 36.85% 和 69.30%。



注:A. 中黄 39; B. 中黄 76。
Note: A. Zhonghuang 39; B. Zhonghuang 76.

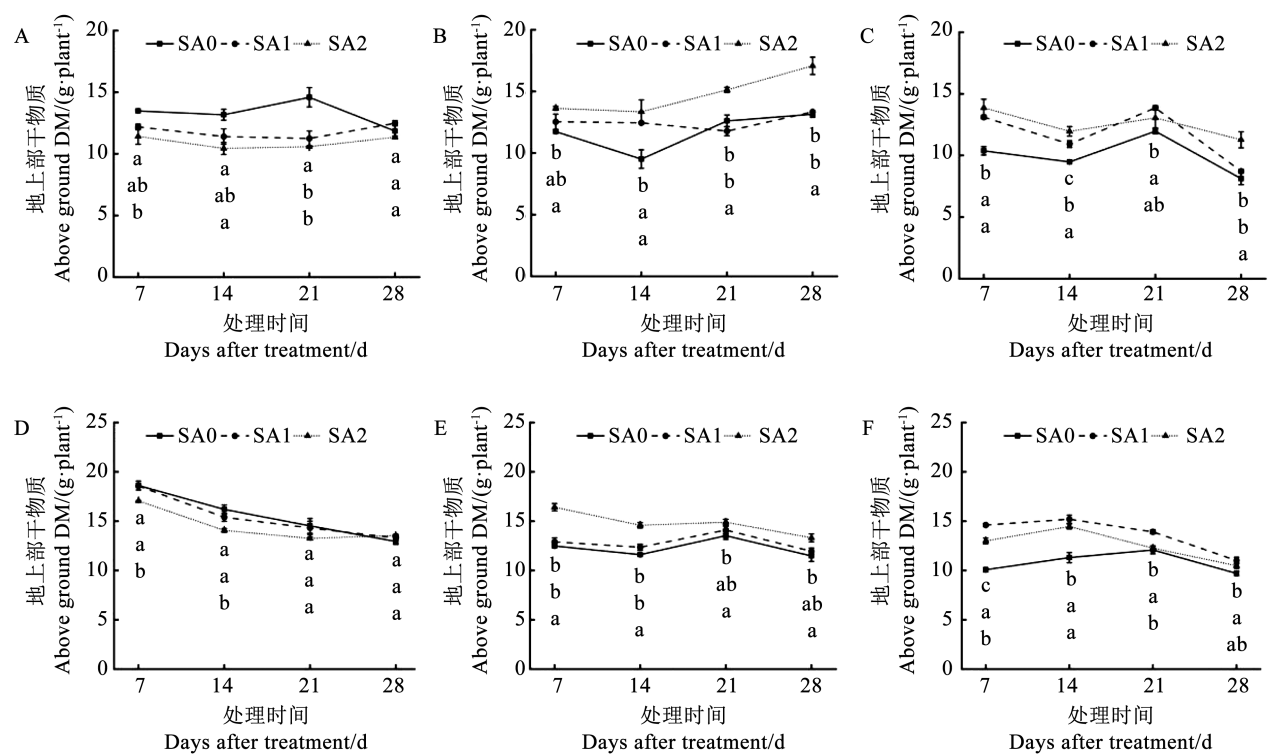
图 7 不同处理对大豆夜间呼吸强度的影响

Fig.7 Effects of different treatments on dark respiration intensity of soybean

2.4 夜间温度升高配合 SA 喷施对大豆地上部干物质积累的影响

由图 8 可知,夜间温度升高中黄 39 和中黄 76 地上部干物质出现不同程度降低。与 T1 + CK 处理相比,T2 + CK 处理 7,14 和 21 d 后中黄 39 地上部干物质分别降低 12.91%、27.81%和 13.60%,中黄 76 地上部干物质各降低 32.97%、28.34% 和 6.85%,处理后 28 d 降低 11.40%,T3 + CK 处理 7,14,21 和 28 d 后中黄 39 地上部干物质分别降低 23.06%、28.08%、17.98%和 31.51%,中黄 76 地上部干物质各降低 45.87%、30.20%、16.85% 和 25.06%。

夜间温度升高结合外施 SA 处理可提高大豆的地上部干物质积累。T2 + SA2 处理 7,14,21 和 28 d 后中黄 39 地上部干物质增加 16.06%、40.31%、20.00% 和 29.86%,中黄 76 地上部干物质增加 31.52%、25.66%、10.09% 和 16.07%;T3 + SA1 处理 7,14 和 21 d 后中黄 39 地上部干物质各增加 26.37%、15.24% 和 15.86%,中黄 76 地上部干物质增加 44.94%、34.48% 和 15.26%,处理 28 d 后增加 13.53%,T3 + SA2 处理 7,14,21 和 28 d 后中黄 39 地上部干物质各增加 33.65%、26.19%、9.03% 和 38.86%,处理 7,14 和 28 d 后中黄 76 地上部干物质分别增加 28.99%、27.95% 和 8.02%。



注:A~C. 中黄 39;D~E. 中黄 76;A 和 D. T1;B 和 E. T2;C 和 F. T3。
Note: A-C. Zhonghuang 39; D-E. Zhonghuang 76; A, D. T1; B, E. T2; C, F. T3.

图 8 不同处理对大豆地上部干物质积累的影响

Fig. 8 Effects of different treatments on above ground dry matter of soybean

2.5 夜间温度升高配合 SA 喷施对大豆产量损失的缓解效果

2022 和 2023 年结果表明,与 T1 + CK 相比,T2 + CK 和 T3 + CK 处理的大豆单株荚数、单株粒数、地上部干物质积累产量降低及收获指数均降低。T + SA 处理可通过提高大豆单株荚数、单株粒数、净光合速率和地上部干物质积累提高大豆产量,进一步提高收获指数,其中 T2 + SA2 和 T3 + SA1 较其他处理效果更好。

3 讨论

3.1 外源 SA 喷施对鼓粒期夜间温度升高环境下大豆光合和呼吸特性的影响

SA 是植物重要的激素和信号分子,参与调控植物生长发育和抗逆免疫的众多生理过程。在高温等逆境环境中,光合作用和呼吸作用易受影响,导致植物的碳平衡被破坏^[32],引起产量损失。玉米^[26]、水稻^[33]和小麦^[34]中研究结果说明不同时期

外源施用 SA 可以缓解高温胁迫引起的光合能力损害,本研究结果也证明外源喷施 SA 可提高夜间高温环境下的大豆叶片净光合速率。这可能由于高温胁迫会引起膜透性增加,加快叶片衰老^[35],破坏膜结构,导致膜渗漏,损伤光合系统,对作物生产力造成负面影响,而外源 SA 可以起到保护膜结构的作用^[36-38]。Mohammed 等^[28]研究结果显示,膜渗漏与氧化应激有关,总抗氧化能力与叶片膜稳定性呈正相关,通过用甘氨酸甜菜碱(Glycine Betaine, GB)和 SA 处理夜间高温环境下的水稻,水稻总抗氧化能力增强,电解质渗漏和膜损伤程度降低。研究还发现,外源 SA 处理大豆叶片膜脂过氧化程度降低,叶绿素含量增加^[39]。植物在遭受高温胁迫时,产生大量自由基和活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS),从而引起膜脂质过氧化,导致植物代谢紊乱^[40],超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)和 CAT 活性下降,引起 ROS 含量增加,膜系统破坏,导致丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量显著上升^[41];平菇中研究结果揭示外源 SA 可降低细胞内 ROS 水平和 MDA 含量^[42],缓解高温对平菇造成的损害。由于本研究缺乏相关的指标测定,无法从膜稳定性、活性氧水平及过氧化物酶活性等角度全面解析外源 SA 对夜间高温环境下大豆生理特性和产量的缓解效应,未来可以深化相关的研究内容。

夜间高温会增强大豆呼吸强度^[43],消耗更多碳水化合物^[32],引起源库关系失衡,产量降低;也有研究指出,高温会影响呼吸速率,并可能降低生物量积累和作物产量^[44-45]。在作物生产力中,过度的呼吸限制了碳的可利用性,为维持生长代谢增加了碳水化合物的消耗。外源喷施 SA 减少白天光合产物的消耗,显著降低大豆叶片高夜间温度下的呼吸强度^[28],保持较多的同化物向籽粒的转运。本研究发现,外源 SA 显著降低大豆叶片呼吸强度,并且 SA2 比 SA1 效果更好,这与前人的研究结果基本一致。

3.2 外源 SA 喷施对鼓粒期夜间温度升高环境下大豆籽粒产量的影响

地上部干物质积累是大豆产量形成的基础,大豆鼓粒期的干物质积累与产量呈极显著正相关关系^[46],高温胁迫会降低大豆干物质的积累。Lin 等^[43]研究结果显示,夜间温度从 22 ℃ 升高到 28 ℃ 时,叶片和分枝生长受到限制程度更大,引起生物量积累减少,导致产量降低,每升高 1 ℃ 产量下降近 4.6%。中度和极端高温对鼓粒后期分枝干重的影响大于对主茎干重的影响,这一结果与在高温下观

察到的藜麦相似^[47]。由于分枝发育晚于主茎发育,分枝叶片生长比主茎叶片生长更容易受到夜间高温的影响,这可能是高温减少生物量积累引起产量降低的原因之一。大豆生物量的增长受到夜间高温的影响,特别是在生殖早期,影响正常生理过程^[48]。

鼓粒期是大豆产量形成的关键时期,此时遭受高温影响会使大豆严重减产。夜间高温引起大豆单株荚数和单株粒数减少,导致产量下降^[10,13]。前人研究发现,外施 SA 可增加大豆荚的数量,如 Kuchlan 等^[39]研究证明,外施 SA 处理的平均荚数在 25.48 ~ 29.00 之间,高于对照组 25.11,200 ppm SA 处理,单株荚的数量最高,籽粒产量提高 20.4%;这可能是由于 SA 通过促进细胞分裂将更多代谢产物运送到发育过程中的籽粒,提高了荚数,缓解产量损失^[49]。本研究结果也表明,R5 期外施 SA 可显著增加单株荚数和单株粒数,提高粒重^[50],一定程度上缓解该时期夜间高温引起的产量损失^[51]。还有研究指出,夜间高温降低作物生物量积累和作物产量的另一个原因是过度呼吸限制了碳的可利用性,维持生长代谢的碳水化合物消耗增加^[44-45]。如在小麦^[34]中研究发现,灌浆期高温胁迫阻碍营养物质转化为干物质^[52],影响干物质积累导致产量降低,外施 SA 增加干物质向籽粒的输送^[53],减轻高温胁迫下的粒重降低和产量损失。本研究也发现,外源 SA 处理可增加地上部干物质的积累,推测这可能也是外施 SA 提高大豆产量的原因之一。

4 结论

夜间温度升高条件下大豆单株荚数和单株粒数减少,导致产量显著降低。外源施用 SA 可提高处理前期大豆叶片的净光合速率,降低呼吸强度,增加地上部干物质积累,使大豆单株荚数和单株粒数得到有效提高,缓解夜间高温造成的产量损失。研究结果可为未来全球高温频发环境下的农作物生产提供理论参考和生产指导。

参考文献

[1] AINSWORTH E A, YENDREK C R, SKONECZKA J A, et al. Accelerating yield potential in soybean: Potential targets for biotechnological improvement [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(1): 38-52.

[2] LEINONEN I, IANNETTA P P M, REES R M, et al. Lysine supply is a critical factor in achieving sustainable global protein economy [J]. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 2019, 3: 27.

- [3] OH-E I, UWAGOH R, JYO S, et al. Effect of rising temperature on flowering, pod set, dry-matter production and seed yield in soybean[J]. Japanese Journal of Crop Science, 2007, 76(3): 433-444.
- [4] GIBSON L R, MULLEN R E. Soybean seed composition under high day and night growth temperatures [J]. Journal of the American Oil Chemists' Society, 1996, 73(6): 733-737.
- [5] THUZAR M, PUTEH A B, ABDULLAH N A P, et al. The effects of temperature stress on the quality and yield of soya bean [(*Glycine max* L.) Merrill.] [J]. Journal of Agricultural Science, 2010, 2(1): 172-179.
- [6] DAI A, WIGLEY T M L, BOVILLE B A, et al. Climates of the twentieth and twenty-first centuries simulated by the NCAR climate system model[J]. Journal of Climate, 2001, 14(4): 485-519.
- [7] ALEXANDER L V, ZHANG X, PETERSON T C, et al. Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation[J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2006, 111(D5): D05109.
- [8] SILLMANN J, KHARIN V V, ZHANG X, et al. Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 1. Model evaluation in the present climate [J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2013, 118(4): 1716-1733.
- [9] SILLMANN J, KHARIN V V, ZWIERS F W, et al. Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 2. Future climate projections [J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2013, 118(6): 2473-2493.
- [10] ZHENG S H, NAKAMOTO H, YOSHIKAWA K, et al. Influences of high night temperature on flowering and pod setting in soybean[J]. Plant Production Science, 2002, 5(3): 215-218.
- [11] BAHUGUNA R N, SOLIS C A, SHI W, et al. Post-flowering night respiration and altered sink activity account for high night temperature-induced grain yield and quality loss in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Physiologia Plantarum, 2017, 159(1): 59-73.
- [12] XU J, MISRA G, SREENIVASULU N, et al. What happens at night? Physiological mechanisms related to maintaining grain yield under high night temperature in rice [J]. Plant, Cell & Environment, 2021, 44(7): 2245-2261.
- [13] YANG L, SONG W, XU C, et al. Effects of high night temperature on soybean yield and compositions[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1065604.
- [14] GOSSETT D R, MILLHOLLON E P, LUCAS M C. Antioxidant response to NaCl stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton[J]. Crop Science, 1994, 34(3): 706-714.
- [15] AKTER N, RAFIQU L I M, ABDUL K M, et al. Alleviation of drought stress in maize by exogenous application of gibberellic acid and cytokinin[J]. Journal of Crop Science and Biotechnology, 2014, 17(1): 41-48.
- [16] JANNESAR M, SEYEDI S M, NIKNAM V, et al. Salicylic acid, as a positive regulator of isochorismate synthase, reduces the negative effect of salt stress on *Pistacia vera* L. by increasing photosynthetic pigments and inducing antioxidant activity [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2022, 41(3): 1304-1315.
- [17] ZHANG Y, LI X. Salicylic acid: Biosynthesis, perception, and contributions to plant immunity [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2019, 50: 29-36.
- [18] 孟雪娇, 邸昆, 丁国华. 水杨酸在植物体内的生理作用研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, 26(15): 207-214. (MENG X J, DI K, DING G H. Progress of study on the physiological role of salicylic acid in plant[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(15): 207-214.)
- [19] KHAN M I R, POOR P, JANDA T. Salicylic acid: A versatile signaling molecule in plants [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2022, 41(5): 1887-1890.
- [20] ALI FAYEZ K, ALI BAZAID S. Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate[J]. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, 2014, 13(1): 45-55.
- [21] DONG C J, LI L, SHANG Q M, et al. Endogenous salicylic acid accumulation is required for chilling tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings [J]. Planta, 2014, 240(4): 687-700.
- [22] YADAVA P. Salicylic acid alleviates methyl viologen induced oxidative stress through transcriptional modulation of antioxidant genes in *Zea mays* L.[J]. Maydica, 2016, 60: 1-9.
- [23] WANG Y, WEN T, HUANG Y, et al. Salicylic acid biosynthesis inhibitors increase chilling injury to maize (*Zea mays* L.) seedlings[J]. Plant Growth Regulation, 2018, 86(1): 11-21.
- [24] LA V H, LEE B R, ISLAM M T, et al. Characterization of salicylic acid-mediated modulation of the drought stress responses: Reactive oxygen species, proline, and redox state in *Brassica napus*[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 157: 1-10.
- [25] WASSIE M, ZHANG W, ZHANG Q, et al. Exogenous salicylic acid ameliorates heat stress-induced damages and improves growth and photosynthetic efficiency in alfalfa (*Medicago sativa* L.)[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 191: 110206.
- [26] LI Y, HAN X, REN H, et al. Exogenous SA or 6-BA maintains photosynthetic activity in maize leaves under high temperature stress[J]. The Crop Journal, 2023, 11(2): 605-617.
- [27] AHMED S, AHMED S F, BISWAS A, et al. Salicylic acid and chitosan mitigate high temperature stress of rice *via* growth improvement, physio-biochemical adjustments and enhanced antioxidant activity[J]. Plant Stress, 2024, 11: 100343.
- [28] MOHAMMED A R, TARPLEY L. Impact of high nighttime temperature on respiration, membrane stability, antioxidant capacity, and yield of rice plants[J]. Crop Science, 2009, 49(1): 313-322.
- [29] BERKOVÁ V, BERKA M, KAMENIAROVÁ M, et al. Salicylic acid treatment and its effect on seed yield and seed molecular composition of *Pisum sativum* under abiotic stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(6): 5454.
- [30] 曹曼君, 王婧瑜, 崔悦, 等. 不同玉米大豆间作行比对大豆光合特性及产量的影响[J]. 大豆科学, 2023, 42(1): 48-54. (CAO M J, WANG J Y, CUI Y, et al. Effects of different maize and soybean intercropping ratios on photosynthetic characteristics and yield of soybean [J]. Soybean Science, 2023, 42(1):

48-54.)

[31] 齐思远, 王福林, 兰佳伟. 宽窄行种植模式对大豆生长发育和产量的影响[J]. 大豆科学, 2022, 41(5): 557-563. (QI S Y, WANG F L, LAN J W. Effects of wide and narrow planting patterns on growth and yield of soybean[J]. Soybean Science, 2022, 41(5): 557-563.)

[32] SHARMA N, THAKUR M, SURYAKUMAR P, et al. ‘Breathing out’ under heat stress-respiratory control of crop yield under high temperature[J]. Agronomy, 2022, 12(4): 806.

[33] 符冠富, 张彩霞, 杨雪芹, 等. 水杨酸减轻高温抑制水稻颖花分化的作用机理研究[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(6): 637-647. (FU G F, ZHANG C X, YANG X Q, et al. Action mechanism by which SA alleviates high temperature-induced inhibition to spikelet differentiation[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2015, 29(6): 637-647.)

[34] FAN Y, LV Z, LI Y, et al. Salicylic acid reduces wheat yield loss caused by high temperature stress by enhancing the photosynthetic performance of the flag leaves[J]. Agronomy, 2022, 12(6): 1386.

[35] 张桂莲, 陈立云, 张顺堂, 等. 高温胁迫对水稻剑叶保护酶活性和膜透性的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(9): 1306-1310. (ZHANG G L, CHEN L Y, ZHANG S T, et al. Effect of high temperature stress on protective enzyme activities and membrane permeability of flag leaf in rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(9): 1306-1310.)

[36] IBRAHIM A M H, QUICK J S. Heritability of heat tolerance in winter and spring wheat[J]. Crop Science, 2001, 41(5): 1401-1405.

[37] PENG S, HUANG J, SHEEHY J E, et al. Rice yields decline with higher night temperature from global warming [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2004, 101(27): 9971-9975.

[38] REYNOLDS M P, BALOTA M, DELGADO M, et al. Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions [J]. Functional Plant Biology, 1994, 21(6): 717.

[39] KUCHLAN P, KUCHLAN M K. Effect of salicylic acid on plant physiological and yield traits of soybean[J]. Legume Research-An International Journal, 2021: 1-6.

[40] 赵文静. 高、低温胁迫对紫花苜蓿幼苗光合作用和光保护机制的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021: 50-51. (ZHAO W J. Effects of high and low temperature stress on photosynthesis and photoprotection mechanism of *Medicago sativa* at seedlings period[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2021: 50-51.)

[41] 尹贇鹏, 鹿嘉智, 高振华, 等. 番茄幼苗叶片光合作用、PSII 电子传递及活性氧对短期高温胁迫的响应[J]. 北方园艺, 2019(5): 1-11. (YIN Z P, LU J Z, GAO Z H, et al. Effects of photosynthetic, PSII electron transport and reactive oxygen species on short-term high temperature stress in tomato seedlings [J]. Northern Horticulture, 2019(5): 1-11.)

[42] ZHANG G, YAN P, LENG D, et al. Salicylic acid treatment alleviates the heat stress response by reducing the intracellular ROS level and increasing the cytosolic trehalose content in *Pleurotus ostreatus* [J]. Microbiology Spectrum, 2023, 11(1): e0311322.

[43] LIN T, OKAMOTO Y, NAGASAKI Y, et al. The influence of high night temperature on yield and physiological attributes of Soybean cv. Fukuyutaka[J]. Plant Production Science, 2021, 24(3): 267-278.

[44] HATFIELD J L, BOOTE K J, KIMBALL B A, et al. Climate impacts on agriculture: Implications for crop production [J]. Agronomy Journal, 2011, 103(2): 351-370.

[45] WELCH J R, VINCENT J R, AUFFHAMMER M, et al. Rice yields in tropical/subtropical Asia exhibit large but opposing sensitivities to minimum and maximum temperatures [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(33): 14562-14567.

[46] 孙贵荒, 刘晓丽, 董丽杰, 等. 高产大豆干物质积累与产量关系的研究[J]. 大豆科学, 2002, 21(3): 199-202. (SUN G H, LIU X L, DONG L J, et al. Studies on the relationship between yield and dry matter accumulation in high yield potential soybean [J]. Soybean Science, 2002, 21(3): 199-202.)

[47] LESJAK J, CALDERINI D F. Increased night temperature negatively affects grain yield, biomass and grain number in Chilean quinoa[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 352.

[48] LIN T, LU Y, OKAMOTO Y, et al. Effect of high night temperature on leaf senescence, physiological activity, and growth in soybean[J]. Crop and Environment, 2023, 2(4): 184-191.

[49] HORVÁTH E, SZALAI G, JANDA T. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2007, 26(3): 290-300.

[50] WANG Z, QU L, LI J, et al. Effects of exogenous salicylic acid on starch physicochemical properties and *in vitro* digestion under heat stress during the grain-filling stage in waxy maize [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2024, 254(Pt 1): 127765.

[51] 樊永惠, 葛婷, 杨咏, 等. 外源水杨酸对高温胁迫下小麦籽粒灌浆特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2022, 42(7): 835-845. (FAN Y H, GE T, YANG Y, et al. Effect of exogenous salicylic acid on grain filling characteristics of wheat under high temperature stress[J]. Journal of Triticeae Crops, 2022, 42(7): 835-845.)

[52] 李天来, 李淼, 孙周平. 钙和水杨酸对亚高温胁迫下番茄叶片保护酶活性的调控作用[J]. 应用生态学报, 2009, 20(3): 586-590. (LI T L, LI M, SUN Z P. Regulation effect of calcium and salicylic acid on defense enzyme activities in tomato leaves under sub-high temperature stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(3): 586-590.)

[53] 崔秀妹, 刘信宝, 李志华. 外源水杨酸对水分胁迫下扁蓿豆光合作用及饲草产量和品质的影响[J]. 草地学报, 2013, 21(1): 127-134. (CUI X M, LIU X B, LI Z H. Effects of exogenous salicylic acid on photosynthesis and forage production and quality of *melilotoides ruthenica* under different water stress [J]. Acta Agrestia Sinica, 2013, 21(1): 127-134.)