

大豆抗旱生理研究进展

谢梦真¹, 马俊奎^{2*}

(1. 山西农业大学农学院, 山西太谷 030801; 2. 山西农业大学经济作物研究所, 山西太原 030006)

摘要 大豆是我国主要的粮食作物之一,也是关系国计民生的战略性物资。近年来,受人类活动干扰影响,各地自然灾害频发。其中,干旱的气候条件对大豆的生产造成了极其恶劣的影响。研究表明,大豆抗旱性是一个多基因控制的数量性状,与自然气候条件之间有着错综复杂的关系。基于此,概括了干旱胁迫对大豆生理的影响、面对干旱时大豆做出的响应及抗旱鉴定的生理指标等内容,以期通过对大豆抗旱生理方面的研究,为研究大豆抗旱高产栽培及大豆抗旱育种奠定基础,对提高大豆抗旱性具有重要意义。

关键词 抗旱性状;干旱胁迫;抗旱鉴定

中图分类号 S565.1 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2022)05-0012-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.05.004

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Advances in Drought Resistance Physiology of Soybean

XIE Meng-zhen¹, MA Jun-kui² (1. College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801; 2. Institute of Cash Crops, Shanxi Agricultural University, Taiyuan, Shanxi 030006)

Abstract Soybean is one of the main food crops in China and also a strategic material related to national economy and people's livelihood. In recent years, affected by human activities, natural disasters occur frequently. Among them, the drought climate condition caused extremely bad influence to soybean production. Studies have shown that soybean drought resistance is a quantitative trait controlled by multiple genes, which has a complex relationship with natural climate conditions. Based on this, the effects of drought stress on soybean physiology, soybean response to drought and physiological indexes of drought resistance identification were summarized, in order to lay a foundation for study on drought resistance and high yield cultivation and drought resistance breeding of soybean, which is of great significance for improving drought resistance of soybean.

Key words Drought resistance character; Drought stress; Drought resistance identification

据史料记载,早在5000年前,中国就有了大豆的栽培历史^[1]。大豆以其优良的营养资源在人类农业史中一直占有重要地位。大豆籽粒是主要的营养器官,主要成分包括蛋白质和脂肪。其中,蛋白质含量为40%~50%,富含多种氨基酸且各种氨基酸比例与人体相近,是人类主要的食用蛋白来源之一;脂肪含量为18%~24%,成为人类主要的油料作物^[2]。然而大豆的生长发育和产量、品质一直受到干旱气候条件的显著影响,干旱造成了大豆严重减产。由于温室效应的日益严重、水资源短缺以及人类过度开垦土地等不合理活动,使得干旱问题日益突出^[3]。目前我国进口大豆量位居世界第一,面对因国民生活水平的提高而对大豆需求的增加以及中美贸易摩擦的加剧,提高我国自身大豆产量显得尤为重要^[4]。干旱胁迫导致细胞膜结构破坏、生长受到抑制、光合速率降低、正常代谢破坏、体内水分重新分配等,从而造成大豆产量的严重下降^[5]。进行大豆抗旱生理方面的研究,对研究大豆抗旱机理、抗旱育种和提高干旱、半干旱地区大豆产量具有十分重要的意义,可以为大豆高产栽培研究和大豆品种改良奠定基础^[6]。

1 干旱胁迫对大豆生理生化及产量的影响

1.1 干旱胁迫对大豆生理生化进程的影响 大豆是人类优质蛋白和食用油的重要来源,但大豆生长需水量大,根系不发达,是对水分胁迫最敏感的豆科作物^[7]。大豆的抗旱研究

开展较其他作物晚,针对大豆抗旱生理进行深入研究,对探究作物抗旱机理以及培育抗旱性强的大豆品种具有重要意义。

1.1.1 干旱胁迫与抗氧化能力。干旱胁迫是一种常见的非生物胁迫因子,氧化胁迫是植物在非生物胁迫下遭受的主要伤害之一^[8]。细胞内活性氧自由基(ROS)的产生和清除的不平衡是干旱胁迫引起膜系统损伤的主要原因^[9]。

各种蛋白酶类在植物的抗氧化系统中起着重要作用,这些酶类包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等,研究表明,这些酶类活性氧类自由基清除能力为SOD>POD>CAT^[10]。当受到干旱胁迫时,这些酶的功能减弱,活性氧的积累增加^[6],细胞内活性氧自由基(ROS)平衡被破坏。

SOD是一种金属酶,作为清除ROS的第一道防线,催化歧化反应,消除活性氧和自由基对细胞膜脂质过氧化的影响,减少对植株细胞膜的损伤,在干旱胁迫研究中受到极大重视^[11]。近年来有学者研究发现,褪黑素能有效提高SOD的含量,进而提高大豆的抗旱性^[12];泛素/26S蛋白酶体途径也能清除异常蛋白质,维护细胞的稳定性,在植物对逆境的过程中起着重要的调节作用^[13];泛素连接酶(E3)中GmPLR-2基因的过表达能提高POD、SOD活性,对大豆的抗旱性具有一定影响^[14]。

1.1.2 干旱胁迫与渗透调节能力。渗透调节是植物忍耐和抗旱的适应性反应,是植物耐旱的基本过程^[15]。在干旱胁迫下,植物主要通过积累渗透调节物质,降低体内渗透势,维持细胞膨压,从而适应干旱环境^[16]。也就是说,面对干旱胁迫,品种的抗旱性与渗透调节物质含量成正比^[17]。

基金项目 国家现代农业产业技术体系(CARS-04-CES15);山西农业大学生物育种工程项目(YZGC044)。

作者简介 谢梦真(1995—),女,安徽阜阳人,硕士研究生,研究方向:农作物遗传育种。*通信作者,研究员,硕士生导师,从事大豆遗传育种研究。

收稿日期 2021-10-04; **修回日期** 2021-12-16

植物中的渗透调节物质包括外界进入细胞的无机离子和细胞内合成的有机溶质。细胞内合成的有机溶质,主要包括可溶性糖、可溶性蛋白、游离氨基酸、甜菜碱等^[18]。大豆渗透调节物质中的关于脯氨酸的报道较多,游离脯氨酸具有很强的亲水性、高的水合能力等特点,是一种重要的渗透调节物质,其含量的增加能提高细胞液浓度、保水性及降低渗透势等,能有效提高植物抗逆性^[19]。研究发现,叶片水分状况与脯氨酸含量呈显著正相关^[20];有学者认为,脯氨酸的积累能力与抗逆性呈正相关,研究表明,土壤的干旱条件下游离脯氨酸含量显著增加^[21]。渗透调节物质中的可溶性糖和可溶性蛋白在抗旱中具有同样重要意义。

1.1.3 干旱胁迫与膜脂过氧化程度。植物受到干旱胁迫下,细胞膜透性增加,细胞内含物渗漏,使细胞浸提液的电导率值增加,细胞内大量自由基积累,直接或间接引起膜过氧化反应,产生丙二醛(MDA),MDA被认为是细胞质膜过氧化的主要终产物^[22]。

MDA含量能否反应细胞质膜过氧化水平一直受到很多学者的关注和研究。有学者认为,抗旱性与MDA含量可能存在一定的反比关系^[23],然而,也有研究指出,大豆品种的MDA含量与抗旱性之间没有明显的相关性^[17],有些途径不产生MDA,因此不能仅仅依据MDA含量来反映膜脂的过氧化水平^[24]。MDA含量与大豆受旱的不同时期有关,有学者研究发现,苗期干旱胁迫时间越长,胁迫前期MDA含量和膜透性变化幅度越小,胁迫后期增加速度越快^[25]。研究发现,在开花期春大豆遭受干旱胁迫,MDA含量与产量关联度较高,将其作为抗旱鉴定指标可能有一定的参考价值^[26],但也有研究发现,在大豆开花期受到干旱胁迫时MDA的积累有着品种间的差异性和特异性,将MDA含量作为判断膜脂过氧化程度和抗旱指标是不可靠的^[27]。

1.1.4 干旱胁迫与大豆光合特性。干旱胁迫是抑制作物光合作用和蒸腾作用的最主要环境因子之一^[28]。干旱胁迫导致叶绿体基质酸化,叶绿体失水,体积缩小,以及核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)的构象变化,这些都阻碍了光合磷酸化作用的生成,影响ATP的合成,从而影响了光合速率^[29]。在干旱条件下,植物的光合能力与产量直接相关^[30],结果表明,光合强度与抗旱系数间之间存在显著正相关关系,光合强度可作为水分胁迫下的抗旱生理指标^[31]。光合速率大体上能反映光合水平,干旱处理降低不同生育时期的光合速率,在分枝期和鼓粒期更为明显^[32]。

1.1.5 干旱胁迫与相关内源激素含量。脱落酸(ABA)和游离水杨酸(SA)是与植物抗逆密切相关的植物激素,干旱胁迫下,脱落酸含量显著增加,水杨酸积累速度加快,气孔开放度降低,抗旱性增强^[33]。脱落酸一直是许多研究者的关注焦点,植物细胞可能通过增加ABA的产生和积累来调节对各种胁迫的反应,ABA被认为是植物的一种抗逆诱导因子^[34]。

干旱胁迫时,ABA可以降低叶的气孔导度和抑制叶的生长^[35]。研究表明,随着土壤干旱胁迫程度的增加,ABA含量逐渐增加,干旱胁迫期间ABA的积累主要来自新合成的

ABA,渗透胁迫引起细胞体积减少可能是ABA合成的触发因素^[36]。

1.2 干旱胁迫对大豆产量的影响抗旱性是大豆高产稳产的重要生态性状,水分供应不足导致豆荚脱落、植株瘪荚或少粒,严重影响产量^[37]。干旱造成大豆产量降低,与品种、生育进程及成熟期有关^[38]。

研究表明,不同生育期的水分亏缺对大豆产量下降的影响有差异^[39]。在同等胁迫条件下,鼓粒期影响最重,其次是花荚期,苗期影响最小^[40]。结荚期土壤干旱,会对大豆后期生物量的分配产生较大的影响^[41],豆荚发育早期对干旱较为敏感,干旱胁迫增加豆荚败育,降低产量^[42]。可能是由于在大豆早期受旱后补偿能力较强,但在籽粒发育过程中补偿能力下降所致^[43]。在鼓粒期对水分比较敏感,这一时期需要及时灌溉。明确哪个时期大豆对干旱胁迫最为敏感尤为重要,可为大豆适时灌溉提供依据,有助于以最有效的灌溉提高大豆产量。

2 大豆抗旱鉴定的生理指标

结合已有研究可知,大豆抗旱鉴定性状是一个由多基因控制的比较复杂的数量性状,大豆抗旱鉴定指标的选择影响到对大豆抗旱性的精确判断。单一指标很难精准预测大豆的抗旱能力,过多的指标会加大鉴定工作量,选择有效的指标显得尤为关键,它直接影响对大豆品种抗旱鉴定的精确性和工作效率。而单单依据农艺性状也不能够对品种全生育期进行完全的抗旱评价,往往还需要结合生理生化指标以及产量来对品种进行比较系统全面的鉴定。

受干旱胁迫后,大豆的相对电导率显著增加,表明电导率与品种的抗旱性存在一定的负相关^[44]。研究发现,渗透胁迫可诱导细胞合成ABA^[45],植物抗旱性强弱与ABA积累密切相关,ABA含量可作为抗旱性鉴定的评价指标之一。很多学者证实,细胞的渗透调节能力与作物的抗旱性呈正相关^[46]。渗透调节物质特别是游离脯氨酸在提高作物抗旱能力方面的作用比抗氧化酶大,脯氨酸可能是较好的鉴定指标^[42]。叶绿素含量、叶片相对含水量与抗旱性呈正相关,而抗旱性与渗透势呈负相关,经比较发现,叶绿素含量、叶片相对含水量、渗透势与抗旱性的关系更为密切,也可作为大豆抗旱鉴定的最佳生理指标^[47]。

同一品种在不同时期抗旱性表现不同,抗旱鉴定生理指标的选择也有所差别。通过抗氧酶活性来判断大豆抗旱性,需要根据大豆的生育期和品种进行鉴定指标的选择^[48]。研究表明,游离脯氨酸在提高大豆抗旱性中起着重要作用,尤其是在苗期,干旱胁迫越严重,脯氨酸的积累越高^[42],耐旱型品种中脯氨酸含量比不耐旱型品种高,脯氨酸可作为大豆苗期抗旱鉴定指标之一^[49]。花荚期的水分胁迫对叶片的水分生理影响比苗期较大,花荚期将叶片相对含水量作为抗旱鉴定指标具有一定的可靠性^[50]。

3 展望

干旱是作物非生物胁迫中最常见的胁迫,大豆相较于其他作物来说,抗旱相关研究起步较晚,仍有宽阔的研究前景。

大豆抗旱生理方面的研究是对抗旱机理进一步挖掘的关键,对大豆抗旱鉴定及抗旱育种具有重要意义。由于不同品种不同时期的抗旱表现不同,至今仍没有建立一套完善准确的抗旱鉴定系统。

近年来研究发现,褪黑素在植物应对非生物胁迫时能够诱导一些抗逆基因表达,但其信号通路仍需要进一步的研究;外源一氧化氮能促进脱落酸生成,进而提高大豆抗旱性;外源脱落酸明显提高了干旱条件下植物 ABA 含量以及保护酶活性^[51];外源油菜素内酯能在一定程度上降低膜脂过氧化作用,提高抗逆性^[52]。但对外源激素的抗旱机理仍不明确,对外源激素的发现及其对干旱胁迫响应的研究还有较大研究空间。还有研究初步发现大豆的抗光氧化性和抗旱性有着较高的相关性,可能有利于抗旱基因的挖掘,进而在提高大豆抗旱性及抗旱育种方面得到应用^[53],但还有待进一步证实。另外,对于大豆抗旱生理、抗旱生理指标的选择及与抗旱密切相关的酶、激素等仍需要深入研究,方可应用于抗旱育种。

参考文献

- [1] 郑春玲. 大豆病虫害防治技术[J]. 吉林农业, 2014(21): 89.
- [2] 肖能遑, 汤惠雨. 大豆的营养成分及其在我国膳食中的地位[J]. 中国油料, 1990(3): 94-97.
- [3] 吴佳丽. 干旱胁迫下转基因抗旱大豆的生理反应及其对主要病虫害多样性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2015.
- [4] 付信明, 赵常华. 中美贸易摩擦对中国大豆进口的影响及对策分析[J]. 天津商务职业学院学报, 2019, 7(4): 49-54.
- [5] 王玲. 油菜素内酯对盐和高温胁迫下羊草生理特性的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2017.
- [6] 梁建秋, 张明荣, 吴海英. 大豆抗旱性研究进展[J]. 大豆科学, 2010, 29(2): 341-346.
- [7] 吴园园. 三唑酮对花期大豆干旱胁迫及旱后复水条件下生长和生理特性的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2013.
- [8] 李泽琴, 李锦涛, 邴杰, 等. 拟南芥 APX 家族基因在植物生长发育与非生物逆境胁迫响应中的作用分析[J]. 遗传, 2019, 41(6): 534-549.
- [9] 王福祥, 肖开转, 姜身飞, 等. 干旱胁迫下植物体内活性氧的作用机制[J]. 科学通报, 2019, 64(17): 1765-1779.
- [10] 奉斌, 代其林, 王劲. 非生物胁迫下植物体内活性氧清除酶系统的研究进展[J]. 绵阳师范学院学报, 2009, 28(11): 50-53, 77.
- [11] 孙维敏, 施子晗, 张根发. 超氧化物歧化酶研究进展[J]. 当代农业, 2013, 2(1): 1-12.
- [12] 何松榆. 干旱胁迫下外源褪黑素对大豆苗期生理特性和产量的影响[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2020.
- [13] 陈默, 于丽杰, 金晓霞, 等. 植物泛素/26S 蛋白酶途径的研究进展[J]. 中国生物工程杂志, 2014, 34(4): 118-126.
- [14] 张靓, 刘添祯, 龔采凤, 等. 大豆 E3 连接酶基因 *GmPLR-2* 的克隆及抗旱功能鉴定[J]. 中国油料作物学报, 2020, 42(5): 835-842.
- [15] 王石石. 荒漠植物红砂在干旱胁迫和盐胁迫下的渗透调节研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2009.
- [16] 孙存华, 李扬, 贺鸿雁, 等. 藜对干旱胁迫的生理生化反应[J]. 生态学报, 2005, 25(10): 2556-2561.
- [17] 王启明, 徐心诚, 吴诗光, 等. 干旱胁迫对不同大豆品种苗期叶片渗透调节物质含量和细胞膜透性的影响[J]. 种子, 2005, 24(8): 9-12.
- [18] 钱永生, 王慧中. 渗透调节物质在作物干旱逆境中的作用[J]. 杭州师范学院学报(自然科学版), 2006, 5(6): 476-481.
- [19] 刘丽君, 尹田夫, 薛津, 等. 不同抗旱类型大豆 (*Glycine max*) 游离脯氨酸的累积动态[J]. 大豆科学, 1985, 4(3): 209-217.
- [20] 岳爱琴, 杜维俊, 赵晋忠, 等. 不同大豆品种抗旱性的研究[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2005, 25(2): 157-160.
- [21] 关义新, 戴俊英, 陈军, 等. 土壤干旱下玉米叶片游离脯氨酸的累积及其与抗旱性的关系[J]. 玉米科学, 1996, 4(1): 43-45, 58.
- [22] 孙继颖, 高聚林, 吕小红. 施氮量对大豆抗旱生理特性及水分利用效率的影响[J]. 大豆科学, 2007, 26(4): 517-522.
- [23] 赵振宇, 赵宝鏊. 不同大豆品种在萌发期对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2018, 36(2): 131-136.
- [24] 蒋明义, 郭绍川. 水分亏缺诱导的氧化胁迫和植物的抗氧化作用[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(2): 144-150.
- [25] 王启明, 马原松, 吴诗光. 干旱胁迫对不同生育期大豆叶片质膜透性的影响[J]. 安徽农业科学, 2005, 33(9): 1587-1588.
- [26] 谭春燕, 陈佳琴, 朱星陶, 等. 基于灰色关联度分析的春大豆抗旱生理指标鉴定[J]. 贵州农业科学, 2018, 46(4): 18-20.
- [27] 王启明, 徐心诚, 马原松, 等. 干旱胁迫下大豆开花期的生理生化变化与抗旱性的关系[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(4): 98-102.
- [28] HU L X, WANG Z L, HUANG B R. Photosynthetic responses of bermudagrass to drought stress associated with stomatal and metabolic limitations[J]. Crop science, 2009, 49(5): 1902-1909.
- [29] DE RONDE J A, CRESS W A, KRÜGER G H J, et al. Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an *Arabidopsis P5CR* gene, during heat and drought stress[J]. Journal of plant physiology, 2004, 161(11): 1211-1224.
- [30] 李贵全, 杜维俊, 孔照胜, 等. 不同大豆品种抗旱生理生态的研究[J]. 山西农业大学学报, 2000, 20(3): 197-200.
- [31] 马丽娜. 不同马铃薯品种叶片水分利用效率差异及生理学机制[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [32] 赵宏伟, 李秋祝, 魏永霞. 不同生育时期干旱对大豆主要生理参数及产量的影响[J]. 大豆科学, 2006, 25(3): 329-332.
- [33] 马泽众. 干旱胁迫下外源一氧化氮对大豆抗旱生理特性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2020.
- [34] 阮英慧, 董守坤, 刘丽君, 等. 干旱胁迫下外源脱落酸对大豆花期生理特性的影响[J]. 大豆科学, 2012, 31(3): 385-388, 394.
- [35] 陈玉玲, 曹敏. 干旱条件下 ABA 与气孔导度和叶片生长的关系[J]. 植物生理学通讯, 1999, 35(5): 398-403.
- [36] 阮英慧. 外源激素对开花期大豆抗旱生理特性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [37] PARENT B, HACHEZ C, REDONDO E, et al. Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: A trans-scale approach[J]. Plant physiology, 2009, 149(4): 2000-2012.
- [38] POPP M P, EDWARDS J T, PURCELL L C, et al. Profit-maximizing seeding rates and replanting thresholds for soybean: Maturity group interactions in the Mid-South[J]. Agricultural systems, 2006, 91(3): 211-228.
- [39] 张玉屏, 朱德峰, 林贤青, 等. 不同时期水分胁迫对水稻生长特性和产量形成的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(2): 48-53.
- [40] 赵立琴. 干旱胁迫对大豆抗旱生理指标及产量和品质影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [41] 王磊, 王鹏程, 张彤, 等. 结荚期短期干旱和复水对大豆 (*Glycine max*) 叶片光合和产量的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(6): 3328-3334.
- [42] 张慎举, 侯乐新. 干旱胁迫条件下夏大豆荚而不实发生机理研究[J]. 华北农学报, 2005, 20(5): 61-63.
- [43] 王利彬, 祖伟, 董守坤, 等. 干旱程度及时期对复水后大豆生长和代谢补偿效应的影响[J]. 农业工程学报, 2015, 31(11): 150-156.
- [44] 杨鹏辉, 李贵全, 郭彤, 等. 干旱胁迫对不同抗旱大豆品种花荚期质膜透性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2003, 21(3): 127-130.
- [45] 石春海, 朱军. 水稻植株农艺性状与稻米碾磨品质的遗传相关性分析[J]. 浙江农业大学学报, 1997, 23(3): 311-337.
- [46] 高爱丽, 赵秀梅, 秦鑫. 水分胁迫下小麦叶片渗透调节与抗旱性的关系[J]. 西北植物学报, 1991, 11(1): 58-63.
- [47] 郭数进, 李贵全. 大豆生理指标与抗旱性关系的研究[J]. 河南农业科学, 2009, 38(6): 38-41.
- [48] 邹京南. 外源褪黑素对干旱胁迫下大豆光合及生长的影响[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2019.
- [49] 王启明, 马原松. 不同抗旱品种大豆苗中脯氨酸累积的差异[J]. 商丘职业技术学院学报, 2005, 4(2): 63-64.
- [50] 吴慎杰. 大豆抗旱育种生理和形态选择指标的应用研究[D]. 太原: 山西农业大学, 2003.
- [51] 段宝利. 遮荫与外源脱落酸喷施对粗枝云杉 (*Picea asperata* Mast.) 不同种群抗旱性的影响[D]. 成都: 中国科学院研究生院(成都生物研究所), 2006.
- [52] 郭本森, 徐信光. 表油菜素内酯对大麦旗叶生理特性及粒重的影响[J]. 科技通报, 1996, 12(4): 220-223.
- [53] 顾和平, 朱成松, 陈新, 等. 大豆抗旱性和抗光氧化特性相互关系的研究[J]. 中国油料作物学报, 1998, 20(3): 51-55.