

水分胁迫对大豆结荚期光合生理 及生物量的影响

张晓芳^{1,2}, 贾志宽^{1,2}, 朱翠林^{1,3}, 张 鹏^{1,2}, 康 乐⁴

(1. 西北农林科技大学中国旱区节水农业研究院, 陕西 杨凌 712100;

2. 农业部西北黄土高原作物生理生态与耕作重点开放实验室, 陕西 杨凌 712100;

3. 西北农林科技大学农学院, 陕西 杨凌 712100; 4. 西北农林科技大学林学院, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:以秦豆8号为材料进行盆栽试验,研究了大豆苗期、花期及结荚期不同土壤控水处理对大豆结荚期光合生理和生物量的影响。结果表明:当苗期-花期前土壤相对含水量控制为65%~75%情况下,在花期分别进行轻度(土壤相对含水量控制为55%~65%)、中度(土壤相对含水量控制为45%~55%)水分胁迫,结荚期复水至正常供水后,与对照(大豆不同生长阶段土壤相对含水量均保持为65%~75%)相比,随胁迫程度的加剧光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)降幅加大,中度胁迫下分别降低13.16% ($P < 0.05$)、28.60% ($P < 0.01$)、7.64%、49.51% ($P < 0.01$),而气孔限制值(L_s)、叶片温度(T_l)较对照有所提高,中度胁迫下分别提高48.07% ($P < 0.01$)、0.36%;当苗期-花期正常供水结荚期分别进行轻度、中度胁迫时, P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 较对照降低,而 L_s 及 T_l 较对照提高。当苗期-花期前土壤相对含水量控制为55%~65%情况下,在花期或结荚期进行中度胁迫均使 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 降低, L_s 及 T_l 升高,复水后则反之。当苗期-花期前土壤相对含水量为45%~55%时,不论花期或结荚期进行正常供水或轻度胁迫,各处理 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 均高于对照(大豆不同生长阶段土壤相对含水量均保持为45%~55%),而 L_s 及 T_l 低于对照。当苗期-结荚末期土壤相对含水量连续控制在3个水平条件下,随土壤含水量的降低, P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 呈下降趋势,而 L_s 及 T_l 升高。当苗期-花期前分别进行正常供水、轻度胁迫、中度胁迫控水处理时,不同处理结荚期单株生物量呈显著差异,中度胁迫与轻度胁迫各处理的单株生物量差值小于正常供水与轻度胁迫各处理单株生物量差值。

关键词:大豆;干旱胁迫;复水;光合作用;水分利用效率;生物量

中图分类号: Q945.17; S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-7601(2012)04-0097-08

在21世纪作为一切生命活动所必不可缺少的水资源问题将会越来越突出,全球性的干旱将日趋明显^[1-2],土壤水分则是影响作物生长发育及水分利用效率最主要的环境因子^[3]。大豆是人类优质蛋白和食用油脂的重要来源,但其需水量较高,根系不发达,是豆类作物中对缺水最敏感的一种作物^[4]。因此,有必要加强大豆对土壤干旱适应性方面的研究。

相关研究对不同生育时期的大豆进行干旱处理均使光合速率降低,苗期和成熟期降低幅度最小,尤其以分枝期和鼓粒期降低幅度最大^[5]。在土壤水分充足,光、温条件适宜的天气条件下,大豆蒸腾速率的日变化动态基本上是一条钟罩型的单峰曲线^[6];而在遭遇干旱威胁的情况下,蒸腾速率的日变化动态便会与典型的单峰曲线发生偏离^[7]。另外由于大豆产量形成的主要时期在夏季,白天气温经常超过30℃~35℃,叶温可高达40℃以上,对光合作用十分不利,因此蒸腾作用对大豆叶片温度的调节就显得

特别重要^[8]。赵宏伟等的研究发现,当大豆遭受干旱胁迫时,大豆每株荚数和每荚粒数以结荚期进行干旱处理的降低幅度最大,单株产量也以结荚期进行干旱处理的降低幅度最大^[9]。

干旱对植物的影响是一个从适应、伤害、修复到补偿的过程^[10],有关干旱胁迫对大豆各个生育时期生长发育的研究较多,但对大豆苗期、花期和结荚期这三个时期进行不同水分处理组合的光合特性及生物量变化影响的研究甚少。本试验通过对大豆苗期、花期及结荚期进行不同的水分处理,研究水分胁迫及复水对大豆结荚期光合生理和生物量的影响,为大豆的节水栽培和水分高效利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验处理

试验采用盆栽方式,试验盆内径为39.5 cm,高度为45 cm;为了防止盆底滞水,先于盆底装入2 cm

收稿日期:2011-12-22

基金项目:陕西科技创新项目“旱区作物御旱减灾及农艺节水关键技术研究”(2011NX001-16)

作者简介:张晓芳(1985—),女,山西忻州人,硕士研究生,主要从事旱地农业研究。E-mail: xiaofang689@sina.com。

通讯作者:贾志宽(1962—),男,教授,博士生导师,主要从事旱区农业水分高效利用研究。E-mail: zhikuan@tom.com。

厚的天然米石,在米石上再铺 2 cm 厚的细砂作为过滤层,插入一根直径 1.5 cm 的 PVC 管用于灌水。每盆装入含水量为 4.18% 的风干土 17 kg。供试土壤为黑垆土,土壤饱和含水量为 28.54%、田间持水量为 26.40%、容重为 1.43 g/cm³、孔隙度为 46.76%。土壤有机质含量 6.52 g/kg、土壤全氮含量 1.06 g/kg、全磷含量 1.17 g/kg、全钾含量 10.73 g/kg、土壤速磷 20.25 mg/kg、土壤速钾 173.25 mg/kg、土壤碱解氮 62.96 mg/kg。

利用活动式防雨棚遮挡自然降水,通过称重法计算补水量进行人工补水。通过人工调节土壤相对含水量设置 3 种水分梯度:正常供水(对照),即土壤

水分含量为田间持水量的 65% ~ 75%;轻度水分胁迫,即土壤水分含量为田间持水量的 55% ~ 65%;中度水分胁迫,即土壤水分含量为田间持水量的 45% ~ 55%。2011 年 05 月 20 日开始播种,供试大豆品种为秦豆 8 号(种子由西北农林科技大学农学院提供),属黄淮大豆区春、夏播兼用品种。每盆播入经过挑选大小基本一致的饱满种子 6 粒,播种后保持正常供水,当大豆出现第一片复叶后进行间苗,每盆留 3 株生长一致的植株。从 6 月 14 日(大豆出现第一片复叶 13 天后)开始进行水分控制,一直到结荚末期。本试验分为三组共设 15 个处理,每处理重复 5 次,具体试验方案见表 1。

表 1 试验处理
Table 1 The testing design

TE 组:设 5 个处理,各处理在苗期~花期前土壤相对含水量均为 65%~75%(正常供水) TE group: Including 5 treatments, with a relative soil water content of 65%~75% under each treatment at seedling to early blooming period(Normal water treatment)	
TE1	作为 TE 组的对照,在苗期、花期、结荚期土壤相对含水量均为 65%~75% As the CK of TE group, with a soil water content of 65%~75% at the stages of seedling, blooming and pod-setting.
TE2	花期进行轻度胁迫,结荚期恢复正常供水 Low-grade water stress at blooming stage, normal water treatment at pod-setting stage.
TE3	花期进行中度胁迫,结荚期恢复正常供水 Middle-grade water stress at blooming stage, normal water treatment at pod-setting stage.
TE4	花期进行正常供水,结荚期进行轻度胁迫 Normal water treatment at blooming stage, low-grade water stress at pod-setting stage.
TE5	花期进行正常供水,结荚期进行中度胁迫 Normal water treatment at blooming stage, middle-grade water stress at pod-setting stage.
TL 组:设 5 个处理,各处理在苗期~花期前土壤相对含水量均为 55%~65%(轻度胁迫) TL group: Including 5 treatments, with a relative soil water content of 55%~65% in each treatment at seedling to early blooming stage (Low-grade water stress)	
TL1	作为 TL 组的对照,在苗期、花期、结荚期土壤相对含水量均为 55%~65% As the CK of TL group, with a soil water content of 55%~65% at the stages of seedling, blooming and pod-setting.
TL2	花期进行正常供水,结荚期恢复轻度胁迫 Normal water treatment at blooming stage, low-grade water stress at pod-setting stage.
TL3	花期进行中度胁迫,结荚期恢复轻度胁迫 Middle-grade water stress at blooming stage, low-grade water stress at pod-setting stage.
TL4	花期进行轻度胁迫,结荚期进行正常供水 Low-grade water stress at blooming stage, normal water treatment at pod-setting stage.
TL5	花期进行轻度胁迫,结荚期进行中度胁迫 Low-grade water stress at blooming stage, middle-grade water stress at pod-setting stage.
TM 组:设 5 个处理,各处理在苗期~花期前土壤相对含水量均为 45%~55%(中度胁迫) TM group: Including 5 treatments, with a relative soil water content of 45%~55% under each treatment at seedling to early blooming stage (Middle-grade water stress)	
TM1	作为 TM 组的对照,在苗期、花期、结荚期土壤相对含水量均为 45%~55% As the CK of TM group, with a soil water content of 45%~55% at the stages of seedling, blooming and pod-setting.
TM2	花期进行正常供水,结荚期恢复中度胁迫 Normal water treatment at blooming stage, middle-grade water stress at pod-setting stage.
TM3	花期进行轻度胁迫,结荚期恢复中度胁迫 Low-grade water stress at blooming stage, middle-grade water stress at pod-setting stage.
TM4	花期进行中度胁迫,结荚期进行正常供水 Middle-grade water stress at blooming stage, normal water treatment at pod-setting stage.
TM5	花期进行中度胁迫,结荚期进行轻度胁迫 Middle-grade water stress at blooming stage, low-grade water stress at pod-setting stage.

1.2 测试指标及方法

土壤含水量的控制,采用称重法进行控制,每盆风干土 17 kg。通过计算得出当土壤相对含水量分别为 65%~75%、55%~65%、45%~55%时,每盆土壤含水量分别为 2.80~3.23 kg、2.37~2.80 kg、1.94~2.37 kg。每天 18 点进行称重,通过计算确定所需补水量或进行干旱胁迫。

光合参数的测定,采用美国 Li-Cor 公司生产的 Li-6400 便携式光合系统分析仪测定,测定指标包括:叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)及叶温(T_l)。测定时间选择晴天,从上午 9 点以后选择植株顶部的第 1 片完全展开叶测定,并计算气孔限制值(L_s)($L_s = 1 - C_i/C_a$, C_a 为大气 CO_2 浓度)和水分利用效率(WUE)($WUE = P_n/T_r$),每个处理重复 3 次。

生物量的测定,2011 年 7 月 20 日(大豆进入结荚末期)进行生物量的测定,将每株植物分为地上部分、地下部分进行取样,先在 105℃ 的烘箱中杀青 10 min,然后在 75℃ 的条件下烘干至恒重。试验数据均采用 3 个重复的平均值±标准差(Standard deviation, mean±S.D.),用 EXCEL 进行数据处理绘制图表,用 SAS 统计分析系统软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 不同土壤水分含量处理下大豆结荚期光合特性的变化

2.1.1 不同土壤水分含量处理下大豆结荚期叶片光合速率及蒸腾速率的变化 图 1-a 表示的是不同土壤水分含量处理方式下大豆叶片光合速率的变化。随土壤含水量的变化,TE 组中光合速率的顺序为 TE1>TE2>TE4>TE3>TE5,在花期分别进行轻度、中度胁迫结荚期正常供水较对照分别降低 4.39%、13.16%($P<0.05$),而在花期正常供水结荚期分别进行轻度、中度胁迫较对照分别降低 12.28%($P<0.05$)、18.81%($P<0.01$);TL 组中光合速率的顺序为 TL4>TL2>TL1>TL3>TL5,在花期进行轻度胁迫结荚期正常供水光合速率达到最大值,较对照提高 7.48%,而在花期进行轻度胁迫结荚期中度胁迫较对照降低 24.84%,且与对照差异极显著($P<0.01$);TM 组中光合速率的顺序为 TM4>TM2>TM5>TM3>TM1,分别较对照提高 39.72%($P<0.05$)、24.30%($P<0.05$)、12.15%、3.27%。三组各对照随土壤水分梯度递减,叶片光合速率分别为 34.20、30.73、21.40 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$,光合速率随胁迫程度的加大而递减。结荚期进行胁迫与对照相比差异更

为显著,且随复水程度的增加光合速率升高幅度也变大。

图 1-b 表示的是不同土壤水分含量处理方式下大豆叶片蒸腾速率的变化,当苗期~结荚末期土壤相对含水量分别为 65%~75%、55%~65%、45%~55%时,叶片蒸腾速率分别为 8.60、7.04、4.05 [$\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]。TE 组中各处理蒸腾速率的顺序为 TE1>TE2>TE4>TE5>TE3,分别较对照降低 6.67%、3.14%($P<0.05$)、26.78%($P<0.05$)、28.60%($P<0.01$);TL 组中各处理蒸腾速率的顺序为 TL4>TL2>TL1>TL3>TL5,与对照相比 TL4 提高 20.92%($P<0.01$),而 TL5 较对照降低 30.24%($P<0.05$);TM 组中各处理蒸腾速率的顺序为 TM2>TM4>TM5>TM1>TM3,与对照相比 TM2 提高 70.04%,而 TM3 较对照降低 3.46%,TM2、TM4 与对照差异极显著($P<0.01$),其余各处理与对照均无明显差异。蒸腾速率随胁迫程度的加大而递减,在结荚期较花期进行胁迫与对照相比差异更加显著,而且随复水程度的增加蒸腾速率也有所提高。

2.1.2 不同土壤水分含量处理下大豆结荚期叶片气孔导度(G_s)、气孔限制值(L_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)的变化 随着土壤水分含量的变化大豆叶片气孔导度变化规律如图 1-c 所示,TM 组中大豆结荚期叶片气孔导度出现最大值(即对照)为 1.28 [$\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$],其顺序为 TE1>TE2>TE4>TE3>TE5,分别较对照降低 10.65%、38.52%($P<0.01$)、49.51%($P<0.01$)、58.57%($P<0.01$);TL 组中各处理气孔导度的顺序为 TL2>TL4>TL1>TL3>TL5,在花期复水至正常水平结荚期恢复轻度胁迫(TL2)时 G_s 为 1.17 [$\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$],在苗期~花期进行轻度胁迫结荚期进行中度胁迫(TL5)时 G_s 为 0.17 [$\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$],TL2、TL4 及 TL5 与对照均有极显著差异($P<0.01$);TM 组中大豆叶片 G_s 的顺序为 TM4>TM2>TM5>TM3>TM1,分别较对照提高 226.43%($P<0.05$)、96.51%、83.29%、47.88%。TM 组各处理均低于 TE 组、TL 组各处理,由此可知,水分胁迫必然会导致 G_s 下降,且随着水分胁迫的加剧 G_s 降幅也会变大,复水后 G_s 也呈上升趋势。

从图 1-d 看出三组中叶片胞间 CO_2 浓度处理 TM1 最低(105.80 $\mu\text{mol}/\text{mol}$),这是由于叶片光合机构开始受到伤害^[11],随土壤水分含量的增加 TL1 与 TE1 胞间 CO_2 浓度分别为 341.00、366.67 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。当苗期~花期前土壤相对含水量为 65%~75%时,各处理 C_i 变化为 TE1>TE2>TE4>TE3>TE5,较对照分别降低 0.09%、4.73%、7.64%、8.55%,各处

理均与对照无显著差异;当苗期~花期前土壤相对含水量为 55%~65%时,各处理 C_i 变化为 TL2>TL4>TL1>TL3>TL5,在花期正常供水结荚期恢复轻度胁迫时 C_i 较对照提高 8.31%,在苗期~花期进行轻度胁迫结荚期进行中度胁迫处理时 C_i 较对照降低 67.04% ($P<0.01$);当苗期~花期前土壤相对含水量为 45%~55%时,各处理 C_i 变化为 TM4>

TM3>TM5>TM2>TM1,较对照分别增加 168.43% ($P<0.01$)、125.90% ($P<0.01$)、121.17% ($P<0.01$)、50.91%。TL 组各处理与 TE 组各处理无明显差异, TM 组各处理与 TE 组各处理差异极为显著 ($P<0.01$),而且发现在结荚期进行干旱胁迫较花期更能影响 C_i ,且随胁迫程度加大而加大,复水后 C_i 也有所提高。

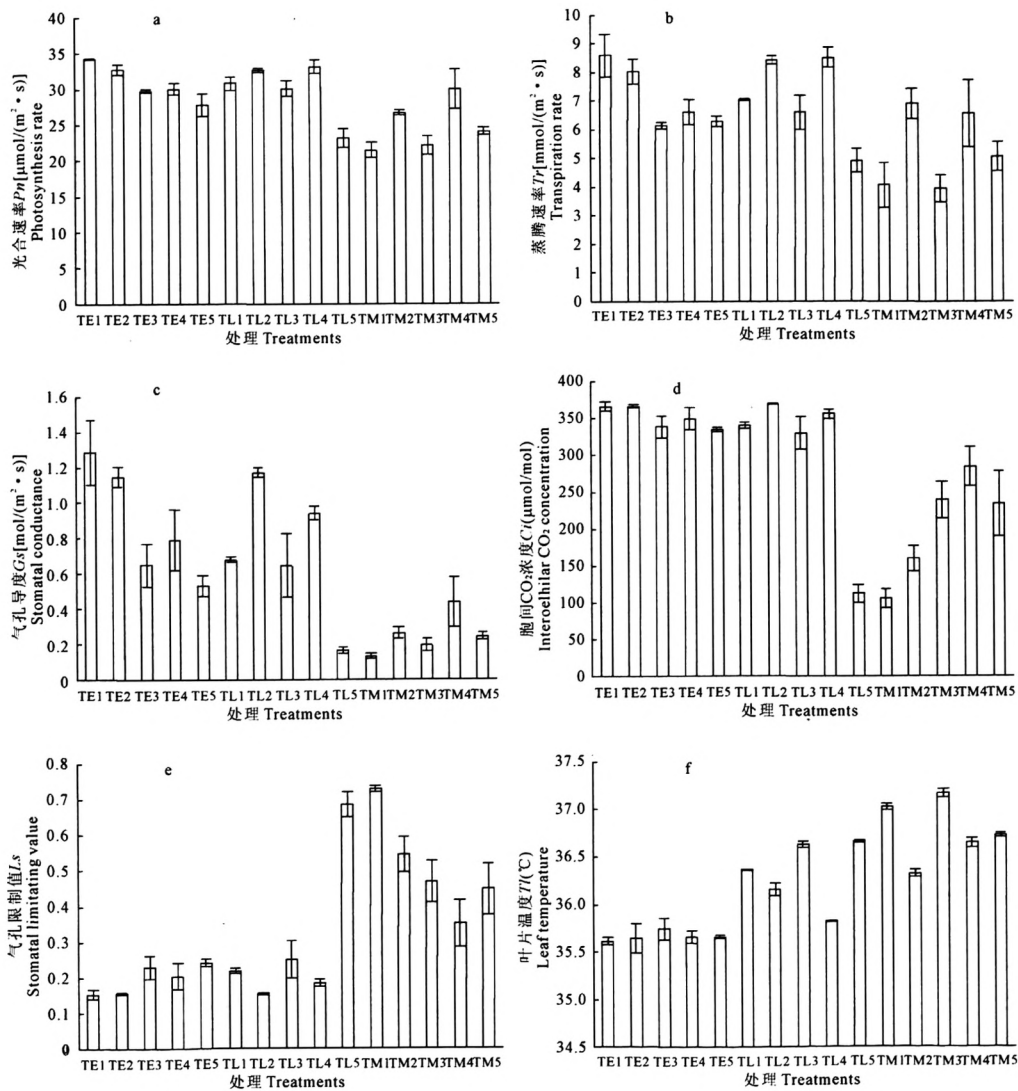


图 1 不同土壤水分含量处理下大豆叶片光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔限制值(L_s)及叶片温度(T_l)的变化(平均值 $\pm$ 标准差,下同)

Fig.1 Variation in P_n , T_n , G_s , C_i , L_s and T_l of soybean leaves in different soil water content treatments (mean value $\pm$ S. D., the same as below)

不同土壤水分含量处理下大豆结荚期叶片气孔限制值的变化如图 1-e 所示,结果表明,当苗期~

花期前土壤相对含水量为 65%~75%时,各处理 L_s 的变化为 TE5>TE3>TE4>TE2>TE1,对照 L_s

最小(0.15);花期分别进行轻度、中度胁迫结荚期恢复正常供水的处理 L_s 分别较对照提高 1.24%、48.07%;花期正常供水结荚期分别进行轻度、中度胁迫处理分别较对照提高 32.17%、56.69% ($P < 0.05$)。当苗期~花期前土壤相对含水量为 55%~65%时,各处理 L_s 的变化为 $TL5 > TL3 > TL1 > TL4 > TL2$, $TL5$ 、 $TL3$ 分别较对照提高 214.39% ($P < 0.01$)、14.28%,处理 $TL4$ 、 $TL2$ 分别较对照降低 16.00%、30.16%。当苗期~花期前土壤相对含水量为 45%~55%时,各处理叶片 L_s 的变化为 $TM1 > TM2 > TM3 > TM5 > TM4$,分别较对照降低 25.45%、35.76%、38.73%、52.00%,各处理均与对照有极显著差异 ($P < 0.01$)。TM 组各处理的叶片 L_s 与 TL、TE 组各处理均呈极显著差异 ($P < 0.01$)。

2.1.3 不同土壤水分含量处理下大豆结荚期叶片温度(T_l)的变化 通过对各处理叶片温度的数据进行分析后发现(图 1-f),当大豆苗期~花期前土壤相对含水量为 65%~75%时,各处理叶片温度的变化为 $TE3 > TE5 > TE4 > TE2 > TE1$,分别较对照增加 0.36%、0.12%、0.10%、0.07%,对照温度最低(35.61℃),各处理与对照无显著差异;当苗期~花期前土壤相对含水量为 55%~65%时,对照叶片温度为 36.36℃,各处理叶片温度变化为 $TL5 > TL3 > TL1 > TL2 > TL4$, $TL5$ 、 $TL3$ 分别较对照提高 0.83% ($P < 0.01$)、0.73% ($P < 0.01$), $TL4$ 、 $TL2$ 分别较对照降低 1.48% ($P < 0.01$)、0.57% ($P < 0.05$);当苗期~花期前土壤相对含水量为 45%~55%时,各处理叶片温度变化为 $TM3 > TM1 > TM5 > TM4 > TM2$,处理 $TM3$ 叶片温度最高(37.17℃),但与对照无明显差异,其余各处理均与对照有极显著差异 ($P < 0.01$)。总体而言,TM 组各处理叶片温度较高,且 TM 组、TL 组各处理均与 TE 组各处理有极显著差异 ($P < 0.01$),表明水分亏缺必然导致叶片温度升高,且随着胁迫程度的增加温度升高的幅度加大,而复水后叶片温度有所降低,在结荚期进行干旱胁迫或复水处理较花期处理叶温变化更加明显。

2.2 不同土壤水分含量处理对大豆结荚期叶片水分利用效率(WUE)的影响

当苗期~结荚末期土壤相对含水量分别为 65%~75%、55%~65%、45%~55%时, WUE 分别为 4.04、4.37、5.69 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ (图 2), TE 组中叶片 WUE 的顺序为 $TE3 > TE4 > TE5 > TE2 > TE1$,各处理 WUE 分别较对照提高 19.87%、12.99%、9.07%、1.52%,各处理与对照无显著差异;TL 组中叶片 WUE 的顺序为 $TL5 > TL3 > TL1 > TL4 > TL2$, $TL5$ 与

对照相比提高 8.49%, $TL2$ 与对照相比降低 11.62%,各处理与对照均无显著差异;TM 组中叶片 WUE 的顺序为 $TM3 > TM1 > TM5 > TM4 > TM2$, $TM3$ 较对照提高 1.00%, $TM2$ 较对照降低 31.45% ($P < 0.01$)。在苗期~结荚末期进行中度胁迫处理情况下,水分利用效率最高,当胁迫后再复水 WUE 却有所降低。TE 组各处理与 TL 组无显著差异,而处理 $TM3$ 与 $TE1$ 有极显著差异 ($P < 0.01$),说明当土壤水分含量较低时,水分利用效率的提高较为明显。

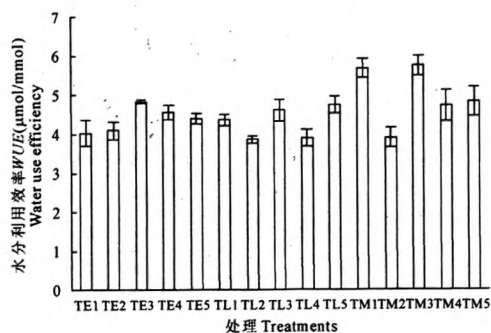


图2 不同土壤水分含量处理下大豆叶片水分利用效率

Fig.2 WUE of soybean leaves in different soil water content treatments

2.3 不同土壤水分含量处理对大豆结荚期干物质积累的影响

表 2 列出了不同土壤水分含量下各个处理单株大豆地上部分和地下部分的干重,结果表明,当苗期~花期前土壤相对含水量为 65%~75%时各处理生物量的变化为 $TE1 > TE2 > TE4 > TE3 > TE5$,对照生物量最大(22.87 g),在花期分别进行轻度、中度胁迫结荚期恢复正常供水时,分别较对照降低 10.67%、19.24%;在花期正常供水结荚期分别进行轻度、中度胁迫较对照分别降低 11.24%、21.29%,各处理均与对照有极显著差异 ($P < 0.01$)。当苗期~花期前土壤相对含水量控制为 55%~65%时各处理生物量的变化为 $TL2 > TL4 > TL1 > TL3 > TL5$,与对照相比 $TL2$ 提高 14.24%、 $TL5$ 降低 6.90%,各处理均与对照有极显著差异 ($P < 0.01$)。当苗期~花期前土壤相对含水量为 45%~55%时各处理生物量的变化为 $TM4 > TM2 > TM5 > TM3 > TM1$,分别较对照提高 16.67%、12.25%、4.95%、4.64%,各处理均与对照有极显著差异 ($P < 0.01$)。各处理间地上部分干重差异比较明显,而地下部分各处理差异并不明显。当苗期~花期前土壤相对含水量为 65%~75%时,各处理生物量较高,当土壤含水量下

降时生物量也有所降低,说明水分亏缺对于物质积累有明显的抑制作用;在 TL 组及 TM 组中花期或结

荚期进行复水后,总生物量与相应的对照相比均有所提高。

表 2 不同土壤水分含量处理下大豆干物质的积累(g/株)

Table 2 Accumulation of soybean dry matter in different soil water content treatments(g/plant)

组别 Group	处理 Treatment	地上部分生物量 Biomass of shoot	地下部分生物量 Biomass of root	总生物量 Total biomass
TE	TE1	17.68 ± 3.27aA	5.19 ± 0.54aA	22.87 ± 3.26aA
	TE2	15.80 ± 0.81bB	4.63 ± 0.18bB	20.43 ± 0.91bB
	TE3	14.89 ± 1.22cC	3.58 ± 0.29dC	18.47 ± 1.16cC
	TE4	15.82 ± 1.26 bB	4.48 ± 0.65bB	20.30 ± 0.73bB
	TE5	14.18 ± 0.28dD	3.82 ± 0.94cC	18.00 ± 0.67dD
TL	TL1	12.89 ± 1.08cC	3.30 ± 0.14bB	16.08 ± 1.21cC
	TL2	14.51 ± 0.81aA	3.86 ± 0.53aA	18.37 ± 0.81aA
	TL3	11.76 ± 0.83dD	3.34 ± 0.56bB	15.09 ± 1.34dD
	TL4	13.19 ± 1.31bB	3.71 ± 0.20aA	16.90 ± 1.51bB
	TL5	11.77 ± 0.49dD	3.20 ± 0.30bB	14.97 ± 0.20dD
TM	TM1	10.09 ± 0.91cC	3.04 ± 0.14dC	13.14 ± 0.75dD
	TM2	11.19 ± 1.37bB	3.56 ± 0.46cB	14.75 ± 1.31bB
	TM3	9.55 ± 1.86eD	4.20 ± 0.34aA	13.75 ± 1.54cC
	TM4	12.57 ± 0.09aA	2.76 ± 0.34eD	15.33 ± 0.40aA
	TM5	9.84 ± 1.88dC	3.95 ± 0.73bA	13.79 ± 1.27cC

注:不同小写字母间差异显著($P < 0.05$),不同大写字母间差异极显著($P < 0.01$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$), while different capital letters indicate extremely significant difference ($P < 0.01$).

3 讨论

干旱胁迫对植物生长和代谢的影响是多方面的,其中对光合作用的影响尤为重要^[12]。植物在遭受干旱胁迫后会导致叶片水势和叶细胞膨压的下降,与之相伴随的便是叶片蒸腾速率和光合速率的降低,且随胁迫程度的加剧,下降愈快^[13-14],但复水后能够产生一定的补偿效应^[15],本试验也证明了这一观点。有关研究认为,气孔限制是干旱胁迫下植物光合速率下降的主要原因^[16],本试验结果表明,随着干旱胁迫程度的加剧,光合速率(P_n)下降,同时伴随着 G_i 、 T_r 、 G_s 的下降及 L_s 的升高,表明 P_n 降低的主要原因是气孔限制^[17],且在结荚期进行干旱胁迫较花期各指标下降幅度更大,复水后, L_s 降低、 T_r 升高、 G_i 升高、 G_s 增大、 P_n 升高;这是由于前期干旱使植株叶片的渗透调节能力增强,渗透势降低,一旦复水,叶片水分状况得到改善,而叶片又可在较长时间内保持较强的渗透调节能力,从而有利于叶片的生长、光合和蒸腾等生理过程^[18]。同时,植物体内的抗氧化系统,在恢复植物的光合能力中也起到了很重要的作用^[19]。干旱胁迫时,特别是中

度水分胁迫的处理叶温必然升高,这是因为水分亏缺使叶片水势下降,气孔导度减小^[20],蒸腾速率降低,必然导致叶温的升高^[17]。

单叶水分利用效率(WUE)能表征植物对自身蒸腾耗水量的利用能力,是提高大田水分利用效率的生理基础^[21]。本试验在对大豆单叶 WUE 上的研究表明,随着水分胁迫程度的加剧, WUE 反而升高,表明适度的干旱胁迫能提高 WUE ,与胡笑涛等^[22]的研究结果一致。

水分作为影响作物生育的主要因素之一,影响着作物的生理生化过程,最终以植物各部分生物量的积累、产量的形成体现出来^[23]。当苗期~结荚末期土壤相对含水量分别连续保持为 65%~75%、55%~65%、45%~55% 时,总生物量随土壤水分含量的递减而降低。当苗期~花期前进行正常供水时,在花期或结荚期进行轻度或中度胁迫时总生物量均较对照降低;当苗期~花期前进行轻度胁迫时,在花期或结荚期进行中度胁迫时各处理总生物量较对照均有所降低,而在花期或结荚期进行正常供水时各处理总生物量较对照均有所提高;当苗期~花期前进行中度胁迫时,在花期或结荚期进行复水各

处理总生物量较对照均有所提高。这是由于作物在水分亏缺再复水后产生了生长上和生理生化上的补偿效应,因此使作物生物量降低程度较小^[24-25]。在结荚期进行中度水分胁迫时,对大豆生物量的影响较大,这是由于结荚期干旱导致了大豆生殖器官水势的下降,从而抑制大豆的生长^[26]。

4 结论

本试验通过对大豆苗期、花期及结荚期进行不同土壤含水量的处理,揭示研究了大豆结荚期光合特性、水分利用效率及生物量的变化。结果表明,当苗期~结荚末期进行正常供水处理时大豆结荚期光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)及生物量均达最大值,气孔限制值(L_s)、叶片温度(T_l)及水分利用效率(WUE)较小;各处理分别于各时期进行水分胁迫时 P_n 、 C_i 、 T_r 、 G_s 及生物量呈下降趋势, L_s 、 T_l 及 WUE 上升,中度胁迫较轻度胁迫下降或增加幅度更大;而复水后则反之。此外,各处理在结荚期与花期进行相同处理时,结荚期对上述各指标影响更大,因此,结荚期干旱对大豆的生物量影响很大,在大豆生产中要特别注意这个生育时期的水分管理。

参考文献:

- [1] 山 仑,徐 萌.节水农业及其生理生态基础[J].应用生态学报,1991,2(1):70-76.
- [2] 山 仑.植物水分利用效率和半干旱地区农业用水[J].植物生理学通讯,1994,30(1):61-66.
- [3] 马富裕,李蒙春,杨建荣.花铃期不同时段水分亏缺对棉花群体光合速率及水分利用效率影响的研究[J].中国农业科学,2002,35(12):1467-1472.
- [4] 杨鹤辉,李贵全,郭 丽,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.
- [5] 赵宏伟,李秋祝,魏水霞.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.
- [6] 李永孝,丁发武,李佩璐,等.夏大豆蒸腾速率与叶位、株龄及干物质积累的关系[J].大豆科学,1994,13(3):216-224.
- [7] 高辉远,邹 琦,陈敬峰,等.大豆光合午休原因的分析[J].作物学报,1994,20(3):357-362.
- [8] 高辉远,邹 琦,程炳海.大豆光合日变化过程中气孔限制和非气孔限制的研究[J].西北植物学报,1993,13(2):96-102.
- [9] Fadi Karam, Randa Maassid, Therese Steir. Evapotranspiration and seed yield of field grown soybean under deficit irrigation conditions[J]. Agricultural Water Management, 2005, 75: 226-244.
- [10] 山 仑.植物抗旱生理研究与发展旱地农业[J].干旱地区农业研究,2007,25(1):1-5.
- [11] Farquhar GD, Sharkey TD. Stomata conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.
- [12] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses [J]. Plant Cell and Environ, 1993, 16(1):15-24.
- [13] Liu F L, Christian R J, Mathias N A. Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: its implication in altering pod set [J]. Field Crops Research, 2004, 86(1):1-13.
- [14] 徐世昌,戴俊英,沈秀瑛,等.水分胁迫对玉米光合性能及产量的影响[J].作物学报,1995,21(3):356-363.
- [15] 郭贤仕.谷子旱后补偿效应研究[J].应用生态学报,1999,10(5):563-566.
- [16] Lakso A N. Seasonal changes in stomatal response to leaf water potential in apple [J]. Amer. Soc. Hort. Sci., 1979, 10(4):58-60.
- [17] 王连铮,郭庆元.现代中国大豆[M].北京:金盾出版社,2007:492-511.
- [18] 苏 佩,山 仑.拔节前复水对玉米苗期受旱胁迫的补偿效应[J].植物生理学通讯,1995,31(5):341-344.
- [19] Chaves MM, Oliveira MM. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(407):2365-2384.
- [20] 张 杰,张 强,赵建华,等.作物干旱指标对西北半干旱区春小麦缺水特征的反映[J].生态学报,2006,26(4):1646-1654.
- [21] 张 强,邓西平,赵长星.水分胁迫下不同进化型小麦抗氧化能力比较[J].西北植物学报,2005,25(8):1672-1676.
- [22] 胡笑涛,梁宗锁,康绍忠,等.模拟调亏灌溉对玉米根系生长及水分利用效率的影响[J].灌溉排水,1998,17(2):11-15.
- [23] 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.
- [24] 赵丽英,邓西平,山 仑.水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述[J].应用生态学报,2004,15(3):523-526.
- [25] 赵 明,李建国,张 宾.论作物高产潜力的补偿机制[J].作物学报,2006,32(10):1566-1573.
- [26] Liu F L, Mathias N A, Christian R J. Root signal controls pod growth in drought-stressed soybean during the critical, abortion-sensitive phase of pod development [J]. Field Crops Research, 2004, 85(2):159-166.

Effect of water stress on photosynthesis and biomass of soybean during its pod filling stage

ZHANG Xiao-fang^{1,2}, JIA Zhi-kuan^{1,2}, ZHU Cui-lin^{1,3}, ZHANG Peng^{1,2}, KANG Le⁴

(1. Chinese Institute of Water-saving Agriculture, Northwest A & F University;

2. Key Laboratory of Crop Physi-ecology and Tillage Science in Northwestern Loess Plateau, Ministry of Agriculture,

Northwest A & F University; 3. College of Agronomy, Northwest A & F University;

4. College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: A study was conducted on the effects of water stress and re-watering on photosynthesis and biomass of soybean (Qin Dou NO.8) under different soil water treatments during the stages of seedling, blooming and pod-setting. The low-grade (55% ~ 65%) and middle-grade (45% ~ 55%) water stress was controlled respectively at blooming stage, with relative soil water content of 65% ~ 75% from seedling to early blooming stage. The results showed that P_n , Tr , C_i and G_s declined extremely with the stress increasing, and reduced respectively by 13.16%, 28.60%, 7.64% and 49.51% under middle-grade stress compared with CK (65% ~ 75%), while L_s and T_i improved by 48.07% and 0.36% separately. When soil water content was remained at 65% ~ 75% from seedling to blooming stage, and low-grade and middle-grade water stress was controlled respectively at pod-setting stage, P_n , Tr , C_i and G_s decreased compared with CK (65% ~ 75%), while L_s and T_i increased. When soil water was remained at 55% ~ 65% from seedling to the early blooming stage, and the middle-grade water stress was controlled at blooming or pod-setting stage, the results showed that P_n , Tr , C_i and G_s decreased, but L_s , T_i increased compared with CK (55% ~ 65%); while soil water was turned to 65% ~ 75% at blooming or pod-setting stage, the photosynthesis parameters above showed adverse situation compared with middle-grade water stress treatments. When soil water content was remained at 45% ~ 55% from seedling to the early blooming stage, and soil water was remained at 65% ~ 75% or low-grade water stress was controlled in blooming or pod filling stage, the results showed that P_n , Tr , C_i and G_s improved compared with CK (45% ~ 55%), but L_s and T_i decreased. When the relative soil water content from seedling to end of pod-setting stage was 65% ~ 75%, 55% ~ 65% and 45% ~ 55%, respectively, P_n , Tr , C_i and G_s showed a declining trend with the soil water content decreased, while L_s , T_i showed an ascendant trend. The difference of plant biomass between middle-grade and low-grade water stress treatments was less than that between normal water treatment and low-grade water stress.

Keywords: soybean; water stress; re-watering; photosynthesis; water use efficiency; biomass