

# 烯效唑对淹水胁迫下大豆光合生理及表型的影响

左官强<sup>1</sup> 王诗雅<sup>1</sup> 冯乃杰<sup>1,2\*</sup> 王新欣<sup>1</sup> 牟保民<sup>1</sup> 郑殿峰<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>黑龙江八一农垦大学农学院, 黑龙江大庆 163319; <sup>2</sup>广东海洋大学农学院, 广东湛江 524088)

**摘要** 以大豆“垦丰 14”为试验材料, 采用盆栽方法研究叶面喷施烯效唑对淹水胁迫下大豆叶片光合速率、内禀特性、荧光参数以及表型的影响, 探讨烯效唑作为植物生长调节剂对逆境的缓解效应。结果表明: 始花期(R1 期)淹水显著降低了鼓粒期(R6 期)大豆的最大净光合速率( $P_{\text{max}}$ ), 但对叶绿素含量(Chl)、最大电子传递速率( $J_{\text{max}}$ )、本征光能吸收截面( $\sigma_{\text{ik}}$ )、捕光色素分子处于激发态的最小平均寿命( $\tau_{\text{min}}$ )等参数无显著影响; 喷施烯效唑显著提高大豆叶片叶绿素含量, 增加叶片有效光能吸收截面( $\sigma'_{\text{ik}}$ ), 降低捕光色素分子处于激发态的最小平均寿命, 使得捕光色素分子更多处于基态; 而且应用烯效唑可增加淹水胁迫下大豆叶片电子利用效率、最大净光合速率以及电子传递速率, 并分别较淹水处理高 35.3%、79.0% 和 39.2%; 淹水胁迫会降低 PS II 的潜在光化学效率  $F_v/F_o$  以及 PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m$ , 喷施烯效唑可提高光化学效率; 淹水和烯效唑处理均会降低株高、叶面积以及数字生物量, 喷施烯效唑可以提高大豆叶片色调值以及归一化植被指数, 改善淹水胁迫下大豆的生长状况。综上所述, 烯效唑可以有效缓解淹水对大豆的不利影响, 提高其耐涝性。

**关键词** 大豆; 光合速率; 电子传递速率; 内禀特性; 表型

**Effects of uniconazole on photosynthetic physiology and phenotype of soybean under flooding stress.** ZUO Guan-qiang<sup>1</sup>, WANG Shi-ya<sup>1</sup>, FENG Nai-jie<sup>1,2\*</sup>, WANG Xin-xin<sup>1</sup>, MU Bao-min<sup>1</sup>, ZHENG Dian-feng<sup>1,2</sup> (<sup>1</sup>College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, Heilongjiang, China; <sup>2</sup>College of Agriculture, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, Guangdong, China).

**Abstract:** To clarify the alleviating roles of uniconazole as a plant growth regulator on stresses, we examined the effects of uniconazole on photosynthetic rate, intrinsic property, chlorophyll parameters, and phenotype of soybean cultivar “Kenfeng 14” under flooding stress. The results showed that flooding stress at flowering stage (R1) decreased maximum net photosynthetic rate at seed-filling stage (R6) of soybean, but had no effects on the chlorophyll contents, the maximum electron transport rate, eigen-absorption cross-section of photosynthetic pigment molecule from ground state  $i$  to excited state  $k$  as a result of light illumination, and minimum average lifetime of photosynthetic pigment molecules in the excited state. Spraying uniconazole increased the chlorophyll contents and the effective light absorption cross-section of light-harvesting pigment molecules, but decreased the minimum average lifetime of photosynthetic pigment molecules in the excited state which made more photosynthetic pigment molecules in the ground state. Compared to the flooding-stressed plants received no uniconazole, spraying uniconazole increased the electron use efficiency by 45.5%, maximum net photosynthetic rate by 79.0%, and the maximum electron transport rate by 39.2%. The flooding stress decreased the chlorophyll fluorescence parameters of  $F_v/F_o$  and  $F_v/F_m$ , whose values were improved by the application of uniconazole. Both flooding stress and uniconazole treatments decreased the height, leaf area and digital biomass of soybean. However, the application of uniconazole enhanced the values of leaf hue and NDVI, and

improved the growth of soybean. In conclusion, the application of uniconazole effectively alleviated the adverse impacts of flooding stress on soybean and improved the flooding tolerance of soybean.

**Key words:** soybean; photosynthetic rate; electron transport rate; intrinsic property; phenotype.

淹水是生产中常见的逆境因素之一。淹水条件下,植株根系生长受到抑制,植株生物量降低(谷昕等,2009)。光合作用是地球上最重要的化学反应(王万能等,2011),淹水会造成植株叶片气孔关闭,蒸腾速率下降,光合速率值降低,并且随淹水时间延长导致叶绿素含量下降以及光合作用关键酶活性的丧失(谷昕等,2009;梁哲军等,2009;Irfan *et al.*, 2010)。烯效唑是一种延缓型三唑类植物生长调节剂(刘春娟等,2016)。Liu 等(2015)报道,烯效唑可上调浮萍叶绿素合成的相关酶活性,从而提高叶绿素含量以及净光合速率。郑春芳等(2016)研究发现,烯效唑可提高秋茄抗氧化酶活性以及光合电子传递效率,从而有效促进植株的光合作用。类似的研究在玉米(李青苗等,2004),大豆(宫香伟等,2017),小麦(杨文钰等,2005)等大田作物上也有报道。植物光合作用与捕光色素分子对光能的吸收、传递和转换过程紧密相关,所涉及到的捕光色素分子数( $N_o$ ),处于激发态的捕光色素分子数( $N_k$ )、本征光能吸收截面( $\sigma_{ik}$ )、有效光能吸收截面( $\sigma'_{ik}$ )、捕光色素分子处于最低激发态的最小平均寿命( $\tau_{min}$ )等一系列参数可反映捕光色素分子的内禀特性(叶子飘等,2016a)。关于烯效唑对大豆淹水胁迫下相关抗氧化酶活性、碳代谢等已经作了报道(张洪鹏等,2017),但是,关于烯效唑对淹水胁迫下大豆叶片捕光色素内禀特性的研究还未进行报道。

本试验利用 Ye 等(2013a, 2013b)构建的机理模型(光合电子流对光响应模型(J-I model),光合作用对光响应模型( $P_n$ -I model))来探究烯效唑对淹水胁迫下大豆光合生理的调控效应,同时辅以表型组学的手段,从器官水平和个体水平作进一步探讨,为研究调节剂抗逆机理和推广应用化控技术提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以大豆品种“垦丰 14”为试验材料。植物生长调节剂烯效唑由黑龙江八一农垦大学化控研究室提供。

### 1.2 试验设计

试验于 2018 年 7—9 月在国家杂粮中心后盆栽

厂进行。试验基质为栽培土和沙子按 3:1 的比例混合而成,每盆共装入基质 22 kg。7 月 13 日播种到树脂花盆中(上口径 32 cm,底径 23 cm,高 31 cm),每盆保苗 6 株。试验设 3 个处理,即处理 1(简称  $T_1$ )为始花期(R1 期)喷施清水,正常水分管理;处理 2(简称  $T_2$ )为 R1 期喷施清水,第 5 天开始淹水,共淹水 5 d;处理 3(简称  $T_3$ )为 R1 期喷施 50  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的烯效唑,第 5 天开始淹水,共淹水 5 d(张洪鹏等,2017)。淹水胁迫时保持水层高于盆土面 2~3 cm(采用套桶灌水的方法),淹水胁迫结束后开始放水,之后正常水分管理。每处理共 3 次重复。大豆 R1 期(8 月 18 日 17:00)喷施一次调节剂,并于鼓粒期(R6 期)开始进行相关指标测定。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 光响应数据的测定** 在 2018 年 9 月 22—27 日选择几个晴天,并于 09:00—11:30 通过配置有荧光叶室的光合仪 Li-6400-40B(Li-Cor, USA)同时测定 R6 期大豆叶片在不同光强下的光合速率以及电子传递速率,每个处理选择三株长势一致大豆进行测定,测定部位是大豆倒三叶中间叶片。测量时流速设定为 500  $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ ,叶室温度设为 28  $^{\circ}\text{C}$ ,参比室  $\text{CO}_2$  浓度设定为 400  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,光合有效辐射强度(PAR)设 12 个水平,分别为 1800、1500、1200、1000、800、500、200、150、100、50、20 和 0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。另外,在电子传递速率  $ETR = PPFD \times Leaf_{abs} \times f_{PSII} \times \Phi_{PSII}$  的公式中,  $Leaf_{abs}$  和  $f_{PSII}$  分别取值 0.84 以及 0.5(Rascher *et al.*, 2010)。

**1.3.2 叶绿素荧光参数测定** 将测完光响应曲线后的叶片用锡纸暗处理 12 h,然后用光合仪荧光叶室 Li-6400-40B 测定初始荧光  $F_o$ ,最大荧光  $F_m$ ,计算 PS II 的潜在光化学效率  $F_v/F_o$  以及 PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m$ (康博文等,2009;刘圣恩等,2015)。

**1.3.3 盆栽整体水平表型测定** 将盆栽大豆置于全新的多光谱植物激光三维扫描仪 PlantEye F500(PhenoSpex)下获取植物表型信息。该仪器可直接自动计算植物高度、3D 叶面积、叶片投影面积、数字生物量、光穿透深度、色调(hue)、归一化植被指数(NDVI)等参数,具体测量原理与技术性能见参考文献(Kjaer *et al.*, 2015)。在 HSV 色彩空间,色调是用

角度度量,取值范围为 0°~360°,从红色开始按逆时针方向计算,红色为 0°,绿色为 120°,蓝色为 240°。仪器关于数字生物量的计算是假定每盆 6 株大豆是一个整体,通过高度与 3D 叶面积的乘积得到体积参数。

**1.3.4 叶片水平表型测定** 利用北京雅欣理仪科技有限公司生产的 Yaxin-1241 叶面积仪准确测定大豆倒三叶的叶面积。

**1.3.5 叶绿素含量测定** 参考叶子飘等(2018)对大豆叶片叶绿素含量的测定方法,并略有改进。利用 11 mm 的打孔器对大豆倒三叶中间叶片打圆片(避开叶脉),剪碎后置于装有 95%乙醇的 10 mL 离心管内,黑暗处浸提至叶圆片无色。利用紫外可见分光光度计分别测定 470、649 和 665 nm 处的吸光度值,计算得到单位面积的叶绿素含量。

1.4 统计分析

利用 SPSS 23 进行方差分析,差异显著性运用 Duncan 检验法进行多重比较,并在  $P<0.05$  水平上进行分析。文中数据表示为平均值±标准误。利用 Origin 9.1 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 烯效唑对淹水胁迫下大豆电子传递速率-光响应曲线的影响

三种处理的大豆叶片电子传递速率在达到饱和光强后均发生光抑制现象(图 1)。相同光强下,  $T_3$  处理的叶片电子传递速率均高于  $T_1$  和  $T_2$  处理,说明烯效唑作为一种植物生长调节剂,可显著提高大豆叶片的电子传递速率。 $T_1$  和  $T_2$  处理的大豆叶片电子传递速率对光强的响应曲线没有明显变化,说明垦丰 14 淹水后随生育期延长可以缓解淹水胁迫带来的电子传递速率的差异。表 1 和表 2 是拟合光合电子流对光响应曲线得到的光合参数。由表 2 可知,  $T_1$  和  $T_2$  处理的大豆在 R6 期叶绿素含量上没有明显差异,施加烯效唑可提高大豆叶片叶绿素含量,使得  $T_3$  处理的总捕光色素分子数  $(7.85\pm0.18)\times10^{16}$  高于  $T_1(6.83\pm0.17)\times10^{16}$  和  $T_2$  处理  $(6.85\pm0.18)\times10^{16}$ 。  $T_3$  处理的大豆叶片叶绿素含量最高,为  $(586.42\pm13.59)\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ ,但其本征光能吸收截面却最低,为  $(2.16\pm0.12)\times10^{-21}\text{m}^2$ 。捕光色素分子处于激发态的最小平均寿命  $\tau_{\min}$  可表征 PS II 天线色素分子处于激发态的最低时间,数值越大表明捕光色素分子处于激发态的时间越长,越不容易退激发回到

基态。从表 2 可以看到,  $T_3$  处理的大豆捕光色素处于激发态的最小平均寿命  $\tau_{\min}$  最小,越有利于叶片吸收光量子。饱和光强  $PAR_{\text{sat}}$  (与电子传递速率相对应)与本征光能吸收截面( $\sigma_{ik}$ )以及捕光色素分子处于激发态的平均寿命  $\tau$  等有关。由表 1 可知,  $T_1$  和  $T_2$  处理的饱和光强( $PAR_{\text{sat}}$ )没有发生改变。  $T_3$  处理有最大的光合电子传递速率  $(167.95\pm10.35)\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,并显著高于  $T_1$  和  $T_2$  处理。3 种处理最大电子传递速率的拟合值与实测值非常相近,确定系数  $r^2$  都大于 0.996,说明拟合情况比较好,数值可信度高。

2.2 烯效唑对淹水胁迫下大豆捕光色素分子有效光能吸收截面-光响应曲线的影响

大豆捕光色素分子有效光能吸收截面与本征光能吸收截面比值( $\sigma'_{ik}/\sigma_{ik}$ )曲线随光强的增加呈非线性下降(图 2)。 $\sigma'_{ik}/\sigma_{ik}$  对光强的响应曲线在  $T_1$  和  $T_2$  处理中下降较快,在  $T_3$  处理下降较慢,说明在高光强下  $T_3$  处理的大豆仍然保持较高的光能吸收能力。

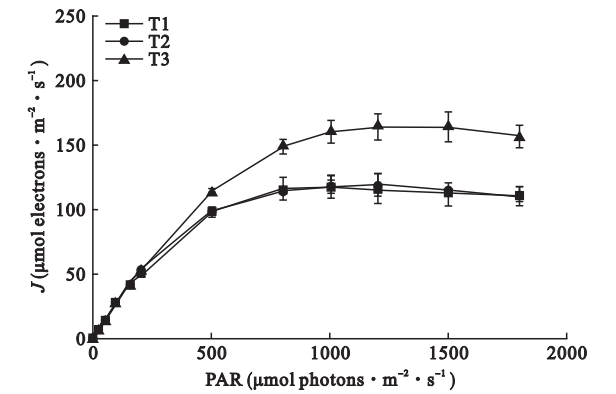


图 1 光合电子传递速率对光的响应曲线  
Fig.1 Light-response curve of electron transport rate

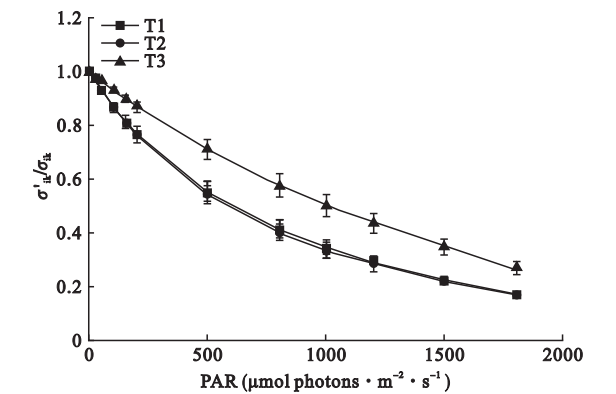


图 2 有效光能吸收截面与本征光能吸收截面比值对光的响应曲线  
Fig.2 Light-response curve of  $\sigma'_{ik}/\sigma_{ik}$

表 1 J-I 机理模型下大豆叶片光合参数的实测值与拟合值

Table 1 Measured and fitted values of photosynthetic parameters based on J-I mechanistic model

光合参数	J-I model T <sub>1</sub>	实测值 T <sub>1</sub>	J-I model T <sub>2</sub>	实测值 T <sub>2</sub>	J-I model T <sub>3</sub>	实测值 T <sub>3</sub>
初始斜率(μmol CO <sub>2</sub> · μmol electron <sup>-1</sup> )	0.34±0.002 ab		0.36±0.013 a		0.32±0.010 b	
饱和光强(μmol photons · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	1171.63±51.12 b		1158.69±21.77 b		1328.06±25.36 a	
最大电子传递速率(μmol electrons · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	120.08±9.76 b	≈119	120.63±6.30 b	≈120	167.95±10.35 a	≈166
确定系数(r <sup>2</sup> )	0.996		0.998		0.999	

初始斜率反映了植物将光能转化为电子流的能力,饱和光强是电子传递速率达到最大时对应的光强。

表 2 不同处理下大豆叶片生理参数与估算值

Table 2 Plant physiological and estimated parameters for different treatments

处理	叶绿素含量 (mg · m <sup>-2</sup> )	总捕光色素分子数 (×10 <sup>16</sup> )	本征光能吸收截面 (σ <sub>ik</sub> )(×10 <sup>-21</sup> m <sup>2</sup> )	最小平均寿命 (τ <sub>min</sub> )(ms)
T <sub>1</sub>	510.65±12.93 b	6.83±0.17 a	2.65±0.06 a	13.51±2.13 a
T <sub>2</sub>	512.69±13.64 b	6.85±0.18 a	2.75±0.04 a	13.61±1.86 a
T <sub>3</sub>	586.42±13.59 a	7.85±0.18 a	2.16±0.12 b	8.11±1.09 a

本征光能吸收截面反映捕光色素分子吸收光能的能力,捕光色素分子出于激发态的最小平均寿命反映了色素分子处于激发态的时间,数值越小表明处于激发态的时间越短,即退激发回到基态的时间越短,越有利于电子的传递。

表 3 P<sub>n</sub>-I 机理模型下大豆叶片光合参数拟合值和测定值

Table 3 Fitted results and measured values of photosynthetic parameters based on P<sub>n</sub>-I mechanistic model

光合参数	P <sub>n</sub> -I model T <sub>1</sub>	实测值 T <sub>1</sub>	P <sub>n</sub> -I model T <sub>2</sub>	实测值 T <sub>2</sub>	P <sub>n</sub> -I model T <sub>3</sub>	实测值 T <sub>3</sub>
初始斜率(μmol CO <sub>2</sub> · μmol electron <sup>-1</sup> )	0.082±0.007 a		0.060±0.013 a		0.074±0.011 a	
最大净光合速率(μmol CO <sub>2</sub> · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	18.58±2.00 b	≈18.69	15.46±1.44 b	≈15.71	27.67±2.59 a	≈27.93
光补偿点(μmol photons · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	36.33±1.07 b		42.41±1.56 b		50.79±3.00 a	
暗呼吸速率(μmol CO <sub>2</sub> · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	2.73±0.22 ab		2.29±0.41 b		3.50±0.28 a	
电子利用效率(μmol CO <sub>2</sub> · μmol electron <sup>-1</sup> )	0.24±0.020 a		0.17±0.032 a		0.23±0.032 a	
同化1个CO <sub>2</sub> 所需电子数(electron · CO <sub>2</sub> )	4.17		5.88		4.35	
确定系数(r <sup>2</sup> )	0.996		0.994		0.997	

初始斜率反映了植物将光能转化为同化碳的能力,电子利用效率反映了电子的利用情况。

2.3 烯效唑对淹水胁迫下大豆叶片激发态捕光色素分子数-光响应曲线的影响

大豆叶片激发态捕光色素分子数与总捕光色素分子数比值(N<sub>k</sub>/N<sub>o</sub>)对光响应曲线随光强的增加呈非线性增加(图3)。激发态捕光色素分子数与总捕光色素分子数的比值对光强的响应曲线在T<sub>1</sub>和T<sub>2</sub>处理中增长最快,在T<sub>3</sub>处理下增长较慢,表明高光强下T<sub>1</sub>和T<sub>2</sub>处理的叶片有较多捕光色素分子处于激发态,T<sub>3</sub>处理下叶片有较多捕光色素分子处于基态,可更多地吸收光量子。

2.4 烯效唑对淹水胁迫下大豆叶片光合速率-光响应曲线参数影响

大豆叶片最大净光合速率可反映此时大豆的最大光合能力。由表3可知,T<sub>3</sub>处理(27.67±2.59)μmol CO<sub>2</sub> · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>大豆最大净光合速率显著高于T<sub>1</sub>和T<sub>2</sub>处理。由公式θ=α<sub>p</sub>/α<sub>e</sub>可以计算得到大豆叶片的电子利用效率。淹水胁迫降低了大豆电子利用效率,即同化一个CO<sub>2</sub>分子T<sub>2</sub>处理的大豆需要更

多的电子数,喷施烯效唑可以缓解淹水胁迫对大豆叶片的不利影响。

2.5 烯效唑对淹水胁迫下大豆叶片叶绿素荧光参数影响

由表4可知,T<sub>2</sub>处理降低了叶片的PSⅡ最大光化学效率F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>以及PSⅡ的潜在光化学效率F<sub>v</sub>/

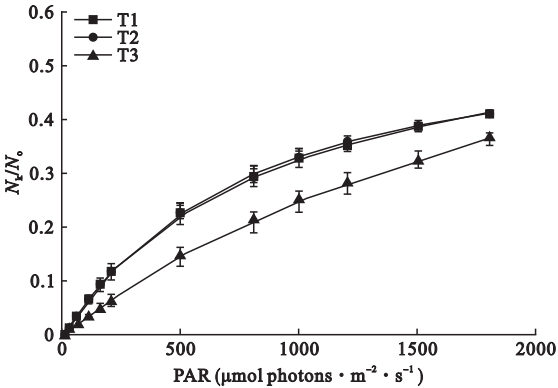


图 3 激发态捕光色素分子数与总捕光色素分子数比值对光的响应曲线  
Fig.3 Light-response curve of N<sub>k</sub>/N<sub>o</sub>



表 4 不同处理下大豆叶片的荧光参数  
Table 4 Chlorophyll fluorescence parameters for different treatments

处理	$F_v/F_m$	$F_v/F_o$
T <sub>1</sub>	0.811±0.005 a	4.29±0.15 a
T <sub>2</sub>	0.810±0.007 a	4.26±0.19 a
T <sub>3</sub>	0.823±0.005 a	4.66±0.09 a

$F_o$ 。T<sub>3</sub>处理可明显改善淹水胁迫对叶片荧光参数影响,较 T<sub>1</sub>和 T<sub>2</sub>处理分别高 1.5%、1.6%和 8.6%、9.4%。

2.6 烯效唑对淹水胁迫下大豆表型参数影响

由表 5 可知,T<sub>2</sub>和 T<sub>3</sub>处理显著降低了株高,分别较 T<sub>1</sub>处理低 19.16%和 34.02%,其中 T<sub>2</sub>和 T<sub>3</sub>处理

表 5 不同处理下大豆的表型参数  
Table 5 Phenotypic parameters for different treatments

处理	数字生物量 (×10 <sup>8</sup> cm <sup>3</sup> )	高度 (mm)	色调 (hue)	3D 叶面积 (×10 <sup>5</sup> cm <sup>2</sup> )	投影叶面积 (×10 <sup>5</sup> cm <sup>2</sup> )	倒三叶叶面积 (×10 <sup>4</sup> mm <sup>2</sup> )	光穿透深度 (mm)	归一化指数 (NDVI)
T <sub>1</sub>	1.71±0.16 a	809.61±25.16 a	87.55±0.20 a	2.12±0.22 a	1.45±0.15 a	1.11±0.06 a	252.42±25.92 a	0.58±0.02 a
T <sub>2</sub>	1.15±0.08 b	679.42±3.95 b	83.87±1.69 a	1.70±0.12 ab	1.19±0.11 ab	0.94±0.02 a	254.84±14.01 a	0.50±0.03 a
T <sub>3</sub>	0.78±0.04 c	604.10±18.08 c	86.77±1.85 a	1.30±0.07 b	0.90±0.10 a	0.64±0.09 b	160.72±29.33 b	0.54±0.06 a

3 讨 论

植物地上部干物质积累 95%左右来自光合作用(郑殿君等,2010)。捕光色素分子捕获光能后,会由基态变为激发态,然后通过光化学反应、荧光、热耗散三种途径退激发。如果捕光色素分子长期处于激发态而不能退激发,则会对植物产生光抑制(胡文海等,2017)。关于叶片叶绿素含量与光合能力相关性的报道并不一致(Dietz, 1989; 张荣铎等,2003; Rivera *et al.*, 2013)。本研究表明:T<sub>1</sub>和 T<sub>2</sub>处理的大豆叶绿素含量无显著差异,最大电子传递速率也无明显变化,但 T<sub>1</sub>处理的大豆叶片最大净光合速率比 T<sub>2</sub>处理高 20.2%。T<sub>3</sub>处理的大豆叶绿素含量最高,最大电子传递速率达到最大,最大净光合速率也达到最大。由电子传递速率对光强的响应机理模型可知(Ye *et al.*, 2013a, 2013b; 叶子飘等, 2016b),电子传递速率大小与叶绿素含量、光能吸收截面、激子传递效率、捕光色素分子处于激发态的平均寿命等参数有关。由表 1、2 及图 2、3 可知,T<sub>1</sub>和 T<sub>2</sub>处理的大豆叶片叶绿素含量、本征光能吸收截面、有效光能吸收截面、处于激发态的捕光色素分子数、捕光色素分子处于激发态的平均寿命等参数没有发生明显改变,因此其最大电子传递速率无显著差异。尽管 T<sub>3</sub>处理的大豆叶片本征光能吸收截面

株高间的差异主要是因为烯效唑作为植物生长调节剂,具有矮化植株的作用。从表中可知,T<sub>3</sub>处理可提高的大豆色调值 hue。T<sub>3</sub>处理的光穿透深度值显著低于 T<sub>1</sub>和 T<sub>2</sub>处理,分别降低 57.1%和 58.6%,一定程度上表明 T<sub>3</sub>处理下的大豆叶片层叠程度更大。T<sub>3</sub>处理显著降低了 3D 叶面积,其较 T<sub>1</sub>处理降低 63.1%,较 T<sub>2</sub>处理降低 30.8%。T<sub>3</sub>处理的大豆倒三叶面积较 T<sub>1</sub>和 T<sub>2</sub>处理分别低 73.4%和 46.9%。植被归一化指数 NDVI 可反映植物的生长状况,T<sub>3</sub>处理可缓解淹水胁迫带来的部分伤害。T<sub>2</sub>和 T<sub>3</sub>处理显著降低了大豆植株的数字生物量,分别较 T<sub>1</sub>处理降低 48.7%和 119.2%。

显著低于 T<sub>1</sub>和 T<sub>2</sub>处理,但其叶绿素含量显著高于 T<sub>1</sub>和 T<sub>2</sub>处理,且捕光色素分子处于激发态的平均寿命要短,处于激发态的捕光色素分子数少,有效光能吸收截面高,即实际光吸收能力强,导致 3 种处理在电子传递速率上的差异。而这些可能与烯效唑降低植株叶面积、促进叶绿素合成的特性相关。

由光合作用对光响应机理模型可知,植物净光合速率与叶绿素含量、捕光色素内禀特性以及电子利用效率等参数有关。在保证其他物理参数不变的前提下,电子利用效率越高,叶片净光合速率越大。由表 3 可知,T<sub>1</sub>处理电子利用效率( $\theta$ )最大,为 24%。即同化 1 个 CO<sub>2</sub>消耗 4.17 个电子。T<sub>2</sub>处理电子利用效率最小,为 17%,表示同化 1 个 CO<sub>2</sub>消耗 5.88 个电子。喷施烯效唑后可提高淹水胁迫下电子的利用效率,使得大豆叶片同化 1 个 CO<sub>2</sub>消耗 4.35 个电子。这也可以解释为何 T<sub>1</sub>和 T<sub>2</sub>处理电子传递速率没有差异,而最大净光合速率却相差 1.2 倍。

叶绿素荧光技术是以叶绿素荧光参数为探针,特点是能够快速、灵敏和无损伤的对植株进行活体测定,该技术广泛应用于植物的光合作用研究(宫丽丹等,2016;王历瑶等,2017)。 $F_v/F_m$ 表示 PS II 最大光化学效率,其反映了 PS II 反应中心内原初光能转换效率,而  $F_v/F_o$ 表征 PS II 潜在活性。胁迫条件下会导致  $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$  的降低(李志军等,2009)。

T<sub>3</sub>处理叶绿素荧光参数  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  较 T<sub>1</sub> 和 T<sub>2</sub> 处理有所提高,说明烯效唑可以缓解淹水胁迫带来的不利影响。

关于植物表型研究与叶片光合作用结合的相关文章较多(王晓飞等,2010;杜宁等,2011;郭志顶等,2013;查倩等,2015),而本文利用最新的多光谱植物激光三维扫描仪 PlantEye F500,将激光三维扫描和多光谱成像进行集成,得到一系列形态参数以及生理参数。由表 5 可知,淹水胁迫以及喷施烯效唑处理会降低数字生物量、叶面积、株高等参数,但喷施烯效唑后可以提高植株色调值 hue 以及植被归一化指数 NDVI,改善淹水胁迫下大豆的生长状况。

张洪鹏(2017)研究发现,不同时期淹水对大豆“垦丰 14”减产幅度表现为 R<sub>1</sub> 期>V<sub>3</sub> 期>R<sub>5</sub> 期,喷施 50 mg·L<sup>-1</sup> 的烯效唑可有效缓解淹水胁迫的不利影响,并在一定程度上增加产量。但其仅测定了烯效唑对 R<sub>1</sub> 期淹水后 3、5 d 以及 R<sub>3</sub>、R<sub>5</sub> 期的光合气体交换参数,并未对 R<sub>6</sub> 期进行研究。陈文杰等(2017)研究发现,大豆真叶期至始熟期 9 个生长时期的气体交换参数以 R<sub>6</sub> 期的净光合速率为最高。本文测定了 R<sub>6</sub> 期的光合生理和表型参数以揭示烯效唑对大豆 R<sub>1</sub> 期淹水的缓解效应,但过程中尚未开展对大豆 R<sub>1</sub>~R<sub>6</sub> 期光响应曲线和 3D 表型参数的变化研究,下一步我们也将从此入手进一步去揭示烯效唑的缓解机理。

## 4 结 论

本文从光合机理模型以及表型两方面出发,探讨了 R<sub>1</sub> 期淹水对大豆表型及光合参数的影响,并进一步研究了烯效唑对淹水胁迫的缓解效应。结果表明,淹水会降低大豆叶片最大电子传递速率和光合速率,烯效唑可提高大豆叶片捕光色素分子数,增加叶片有效光能吸收截面以及降低捕光色素分子处于激发态的平均寿命来提高大豆的最大电子传递速率。同时,烯效唑还能提高大豆叶片电子的利用效率,从而增加叶片的光合速率。对于 3D 表型参数而言,烯效唑会降低株高和 3D 叶面积,提高淹水胁迫下 hue 和 NDVI 值来改善淹水胁迫下大豆植株的生长状况,从而缓解淹水胁迫带来的不利影响。

## 参考文献

查 倩, 奚晓军, 蒋爱丽, 等. 2015. 高温条件下‘巨玫瑰’葡萄品种叶片表型、可溶性糖和叶绿素荧光特性的研

- 究. 中国农学通报, **31**(25): 118–123.
- 陈文杰, 郭小红, 汤复跃, 等. 2017. 不同生育时期大豆叶片光合特性变化及相关性研究. 中国油料作物学报, **39**(3): 360–365.
- 杜 宁, 张秀茹, 王 炜, 等. 2011. 荆条叶性状对野外不同光环境的表型可塑性. 生态学报, **31**(20): 6049–6059.
- 宫雨丹, 魏丽萍, 倪书邦, 等. 2016. 持续干旱对油棕幼苗叶绿素荧光动力学参数的影响. 中国农学通报, **32**(13): 1–6.
- 宫香伟, 刘春娟, 冯乃杰, 等. 2017. S3307 和 DTA-6 对大豆不同冠层叶片光合特性及产量的影响. 植物生理学报, **53**(10): 1867–1876.
- 谷 昕, 李志强, 姜闯道, 等. 2009. 水淹导致皇冠草光合机构发生变化并加剧其出水后光抑制. 生态学报, **29**(12): 6466–6474.
- 郭志顶, 李志洪, 李 辛, 等. 2013. 施氮水平及方式对玉米冠层 NDVI、氮含量、叶绿素和产量的影响. 玉米科学, **21**(6): 111–116.
- 胡文海, 叶子飘, 闫小红, 等. 2017. 越冬期广玉兰阳生叶和阴生叶 PS II 功能及捕光色素分子内禀特性的比较研究. 植物研究, **37**(2): 281–287.
- 康博文, 李文华, 刘建军, 等. 2009. ALA 对红掌叶片光合作用及叶绿素荧光参数的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, **37**(4): 97–102.
- 李青苗, 杨文钰. 2004. 烯效唑浸种对玉米苗期某些光合特性的影响. 植物生理学报, **40**(1): 31–33.
- 李志军, 罗青红, 伍维模, 等. 2009. 干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响. 干旱区研究, **26**(1): 45–52.
- 梁哲军, 陶洪斌, 王 璞. 2009. 淹水解除后玉米幼苗形态及光合生理特征恢复. 生态学报, **29**(7): 539–548.
- 刘春娟, 冯乃杰, 郑殿峰, 等. 2016. 植物生长调节剂 S3307 和 DTA-6 对大豆源库碳水化合物代谢及产量的影响. 中国农业科学, **49**(4): 657–666.
- 刘圣恩, 林开敏, 石丽娜, 等. 2015. 夹竹桃与珊瑚树光合光响应及 PS II 叶绿素荧光特性比较. 福建农林大学学报: 自然科学版, **44**(4): 384–390.
- 王历瑶, 苏芳莉, 李海福. 2017. 造纸废水灌溉下芦苇叶片重金属含量对叶绿素荧光参数的影响. 生态学杂志, **36**(3): 707–712.
- 王万能, 陈国平, 胡宗利, 等. 2011. 紫色光合细菌捕获太阳能的分子机理. 应用与环境生物学报, **17**(1): 138–143.
- 王晓飞, 李志洪, 袁家萍, 等. 2010. 玉米品种冠层 NDVI 与叶绿素的关系. 中国农学通报, **26**(16): 175–179.
- 杨文钰, 樊高琼, 任万君, 等. 2005. 烯效唑干拌种对小麦光合作用<sup>14</sup>C 同化物分配的影响. 作物学报, **31**(9): 73–78.
- 叶子飘, 胡文海, 闫小红, 等. 2016a. 基于光响应机理模型的不同植物光合特性. 生态学杂志, **35**(9): 2544–2552.
- 叶子飘, 胡文海, 闫小红. 2016b. 光系统 II 实际光化学量子效率对光的响应模型的比较. 植物生态学报, **40**(11): 1208–1217.

- 叶子飘, 康华靖, 段世华, 等. 2018. 不同 CO<sub>2</sub> 浓度下大豆叶片的光合生理生态特性. 应用生态学报, **29**(2): 583–591.
- 张洪鹏, 张盼盼, 李 冰, 等. 2017. 烯效唑对淹水胁迫下大豆农艺性状及生理生化指标的影响. 中国油料作物学报, **39**(5): 655–663.
- 张洪鹏. 2017. 不同时期淹水胁迫对大豆生长和产量的影响及烯效唑调控效应(硕士学位论文). 大庆: 黑龙江八一农垦大学.
- 张荣铤, 许晓明, 戴新宾, 等. 2003. 叶绿素 b 含量低的水稻突变体的光合功能衰退及其与活性氧的关系. 植物生理与分子生物学报, **29**(2): 104–108.
- 郑春芳, 陈继浓, 仇建标, 等. 2016. 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗光合作用与抗氧化系统的影响. 植物生理学报, **52**(1): 109–116.
- 郑殿君, 张治安, 姜丽艳, 等. 2010. 不同产量水平大豆叶片净光合速率的比较. 东北农业大学学报, **41**(9): 1–5.
- Dietz KJ. 1989. Leaf and chloroplast development in relation to nutrient availability. *Journal of Plant Physiology*, **134**: 544–550.
- Irfan M, Hayat S, Hayat Q, *et al.* 2010. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. *Protoplasma*, **241**: 3–17.
- Kjaer KH, Ottosen CO. 2015. 3D laser triangulation for plant phenotyping in challenging environments. *Sensors*, **15**: 13533–13547.
- Liu Y, Fang Y, Huang MJ, *et al.* 2015. Uniconazole-induced starch accumulation in the bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*). I: Transcriptome analysis of the effects of uniconazole on chlorophyll and endogenous hormone biosynthesis. *Biotechnology for Biofuels*, **8**: 1–12.
- Rascher U, Liebig M, Lüttge U. 2010. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment*, **23**: 1397–1405.
- Rivera MYD, Cayón SDG, López MJE. 2013. Physiological and morphological characterization of American oil palms (*Elaeis oleifera* HBK Cortes) and their hybrids (*Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis*) on the Indupalma plantation. *Agronomia Colombiana*, **31**: 314–323.
- Ye ZP, Robakowski P, Suggett DJ. 2013a. A mechanistic model for the light response of photosynthetic electron transport rate based on light harvesting properties of photosynthetic pigment molecules. *Planta*, **237**: 837–847.
- Ye ZP, Suggett DJ, Robakowski P, *et al.* 2013b. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C3 and C4 species. *New Phytologist*, **199**: 110–120.

---

**作者简介** 左官强,男,1995年生,硕士,研究方向为植物生长调节剂对大豆、绿豆光合作用及产量的调控效应。  
E-mail: byndzgq@163.com  
**责任编辑** 李凤芹

---