

干旱胁迫下草甘膦对抗草甘膦大豆幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响

原向阳¹, 郭平毅¹, 张丽光¹, 王鑫^{1,2}, 赵锐¹, 郭秀¹, 宋喜娥¹

(¹山西农业大学农学院作物化学调控与化学除草实验室, 山西太谷 030801; ²太原市科技局, 太原 030009)

摘要:【目的】为探明干旱胁迫(5 d)及旱后复水条件下不同草甘膦剂量对抗草甘膦大豆(RR1)幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响。【方法】采用盆栽试验,在大豆的第三复叶期进行水分胁迫和草甘膦处理。【结果】(1)正常水分条件下,草甘膦增加了RR1的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性,以及丙二醛(MDA)含量和相对电导率(EL),且随剂量的增加和处理5 d内时间的延长而升高;草甘膦处理17 d后,各指标均有所下降。(2)干旱条件下,较低剂量的草甘膦处理使RR1的SOD、POD、CAT活性随胁迫时间的延长而升高,>0.92 kg·hm⁻²处理的各保护酶活性随胁迫时间的延长呈先增加后降低趋势;然而,各剂量处理的MDA含量和EL均在胁迫第5天上升到最大;各指标在复水12 d后均有所下降。(3)干旱条件下草甘膦处理的SOD、POD、CAT活性以及MDA含量和EL均高于正常水分条件下草甘膦处理。【结论】正常水分条件下,草甘膦对RR1幼苗造成的伤害可以经过一段时间的生长发育有所缓解;而干旱胁迫加剧了草甘膦对RR1幼苗伤害的原因是活性氧代谢失衡,保护酶系的活性发生变化,质膜过氧化程度加大,短期干旱胁迫后复水可提高细胞膜的抗干旱能力或适应胁迫的能力。

关键词: 干旱; 草甘膦; 抗草甘膦大豆; 保护酶; 脂质过氧化

Glyphosate and Post-Drought Rewatering on Protective Enzyme Activities and Membrane Lipid Peroxidation in Leaves of Glyphosate-Resistant Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] Seedlings

YUAN Xiang-yang¹, GUO Ping-yi¹, ZHANG Li-guang¹, WANG Xin^{1,2}, ZHAO Rui¹, GUO Xiu¹, SONG Xi-e¹

(¹Laboratory of Crop Chemical Regulation and Chemical Weed Control, Agronomy College, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi; ²Taiyuan Technology and Development Centre, Taiyuan 030009)

Abstract: 【Objective】 The study was performed to explore glyphosate and post-drought rewatering on protective enzyme activities and membrane lipid peroxidation in leaves of glyphosate-resistant soybean seedlings (RR1). 【Method】 Through pot experiment, water stress and glyphosate treatments were conducted at three-trifoliolate leaf stage. Superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) activities, and malondialdehyde (MDA) content and relative conductivity (EL) of RR1 were analyzed. 【Result】 In normal water condition, glyphosate increased SOD, POD, and CAT activities, MDA content, and EL of RR1, and which increased with increasing of glyphosate dosage and prolonged time in the first 5 days after glyphosate treatment. Seventeen days later, these indicators declined to some extent. In drought condition, SOD, POD, and CAT activities of RR1 treated with higher glyphosate dosages increased first and then reduced, and that treated with lower glyphosate dosages increased with prolonged stress time. However, MDA content and EL of RR1 treated with each glyphosate dosage increased to the largest on the 5th day, and declined 12 days after rewatering. The SOD, POD, and CAT activities, MDA content and EL of RR1 treated with glyphosate in drought condition were higher than that in normal water condition. 【Conclusion】 In normal water condition, the injury of RR1

收稿日期: 2009-05-18; 接受日期: 2009-10-17

基金项目: 国家引进国际先进农业科学技术“948”计划(2001-102-04)、山西省研究生优秀创新项目(20081063)

作者简介: 原向阳, 博士。Tel: 0354-6289272; E-mail: yuanxiangyang200@163.com。通信作者郭平毅, 教授, 博士。Tel: 0354-6286938; E-mail: pyguo126@126.com

caused by glyphosate could be eased through a period of growth and development. The reasons which drought stress aggravated the injury of RR1 caused by glyphosate were metabolic imbalance of reactive oxygen species, changes in protective enzyme activities and increased in the plasma membrane peroxidation. Rewatering after short-term drought stress could enhance the drought-resistant or stress-adaptive ability of the cell membrane.

Key words: drought; glyphosate; glyphosate-resistant soybean; protective enzymes; membrane lipid peroxidation

0 引言

【研究意义】短期干湿交替是半干旱地区作物生长的水分环境特点^[1]，而干旱胁迫是限制植物生长最普遍的非生物胁迫之一^[2]。水分胁迫、强光、盐渍、大气污染物、金属、离子辐射、极端温度、病原菌感染以及除草剂药害等各种生物或非生物胁迫均能导致植物细胞产生大量的活性氧^[3]。活性氧物质能够使膜脂质过氧化，进而损害细胞膜^[4]，伤害越重，组织相对电导率(EL)越大。植物体内存在一套有效的抗氧化保护体系来防御活性氧物质^[4-5]。其中一个机制是增加或激活抗氧化酶系，如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)^[6]。SOD可以催化氧自由基的歧化反应，生成H₂O₂，是植物体内清除活性氧系统的第一道防线，POD和CAT则是细胞内广泛存在并具有较高清除H₂O₂活性的酶。抗草甘膦大豆(RR大豆)在许多大豆主产国已经成为主导品种。作为一种杂草治理工具，RR大豆已经给农民提供了管理杂草的机会和灵活性^[7]。研究干旱胁迫下草甘膦对RR大豆的伤害作用，及其恢复机制对于干旱半干旱地区RR大豆的生产具有重要的理论和实践意义。【前人研究进展】研究表明，不但推荐剂量的草甘膦对RR大豆没有负面影响^[8]，1.12 kg·hm⁻²的草甘膦也不会降低RR大豆的产量^[9]。正常条件下草甘膦对RR大豆幼苗的SOD没有显著影响^[10]。然而，当连续在推荐剂量以上喷施草甘膦或在干旱胁迫条件下喷施草甘膦时，就会严重抑制氮的固定或同化^[11-12]。在干旱条件下，草甘膦大大降低抗RR大豆的生物量和产量^[13]。目前已有不少有关干旱胁迫对植物生长和生理指标负面影响的报道，如王翠花等^[14]研究了聚乙烯醇模拟干旱处理对大豆叶片抗氧化酶活性的影响，王启明^[15]研究了干旱胁迫对大豆苗期叶片保护酶活性和膜脂过氧化作用的影响等。但关于解除胁迫后植物生理功能恢复的研究却很少^[16-18]。王磊等^[16,19]报道了大豆的光合速率和蒸腾速率可以很快从复水后得到恢复。【本研究切入点】目前，国内外关于干旱和草甘膦同时处理，以及旱后复水对RR大豆保护酶活性

和脂质过氧化作用的研究尚未见报道。【拟解决的关键问题】本文旨在揭示其生理机制，为干旱半干旱地区的RR大豆田合理运用草甘膦提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2008年5月23日在山西农业大学实验基地的网室内进行。在网室内搭建一防雨棚。大豆品种为抗草甘膦大豆RR1(roundup ready soybean)。种子播种在直径28 cm，高26.5 cm的塑料桶内，装13 kg的沙土混合物，土壤和细沙以7:3的重量比均匀混合。所用土壤类型为黄土状母质上发育的碳酸盐褐土。先取0—20 cm耕作层进行基础肥力测定(有机质含量17.4 g·kg⁻¹，全氮0.94 g·kg⁻¹，速效磷14.69 mg·kg⁻¹，速效钾125.2 mg·kg⁻¹)，然后按每公顷土壤施1 200 kg复合肥(N:P:K=10:4:6，腐殖酸为25%)的比例撒施肥料，用旋耕机旋地2次，充分混合。在田块的不同位点取土，混合均匀后用作盆栽试验。直径1 cm，长30 cm的聚乙烯管插在桶底用来浇水，桶底部添一层直径1 cm左右的小石子和细沙用于水分的渗透。

1.2 试验设计

1.2.1 水分胁迫处理 播前，土壤用水充分饱和，待含水量适当时进行播种。每桶播种10颗种子，当幼苗生长至第一复叶期时定苗至5颗/桶。干旱处理的土壤绝对含水量为11.05%—12.28%。从6月20日开始至6月27日，30桶土壤水分自然蒸发至干旱处理要求，另外30桶保持适当供水(对照)至第三复叶完全展开(6月27日)。每天下午进行称重后加水以控制各处理的土壤水分。

1.2.2 草甘膦处理 6月27日上午进行草甘膦处理，草甘膦包括5个水平，分别为0、0.46、0.92(推荐剂量)、1.84和3.68 kg·hm⁻²，用手持压缩喷雾器进行均匀喷雾，兑水量为450 L·hm⁻²。每个处理包括6桶，面积约1 m²。

试验采用裂区设计，重复3次，水分处理为主区，草甘膦剂量为副区。水分胁迫和草甘膦处理持续5 d后，恢复土壤含水量至正常水平。

1.3 项目测定

在处理后 1—5 d 和复水 12 d 后的上午,取抗草甘膦大豆第三复叶于冰盒,迅速带回实验室用于 SOD、POD、CAT 活性、MDA 含量和相对电导率的测定。SOD 活性采用氮蓝四唑法, CAT 活性采用分光光度法, POD 活性采用愈创木酚法, MDA 含量采用硫代巴比妥酸法, 细胞膜的稳定性采用电导仪法。各指标的测定均准确称取 0.1 g 叶片, 每个处理重复 3 次, 取平均值。

1.4 数据分析

所有数据的统计分析均采用统计分析软件 SAS 8.0 进行处理, 图表采用 Excel 2000 进行处理。

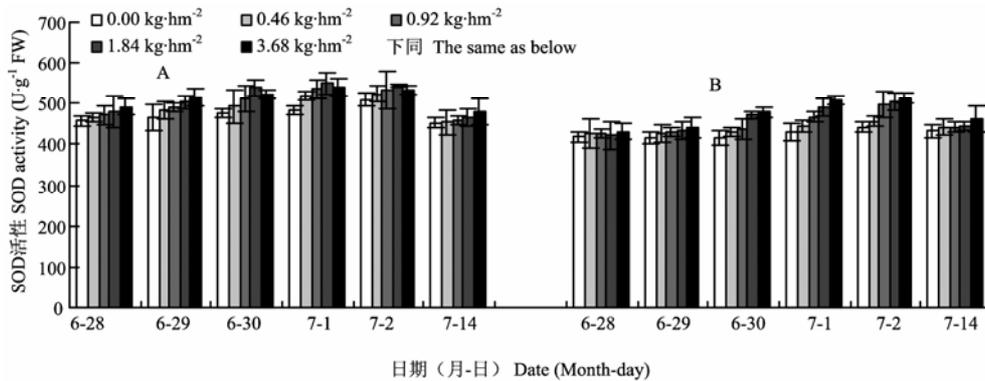
2 结果与分析

2.1 SOD 活性

在干旱条件下, 低剂量 (<0.92 kg·hm⁻²) 草甘膦处理的叶片 SOD 活性随着胁迫时间的延长而升高, 在处理第 3 天变化明显, 第 5 天达到最大; 而 ≥0.92 kg·hm⁻² 处理的 SOD 活性在第 2 天就开始迅速升高,

第 4 天达到最大; 草甘膦处理 2 d 内, RR1 叶片的 SOD 活性均随剂量的增加而升高; 处理后第 3—5 天, SOD 活性随剂量的增加呈先升高后降低趋势, 1.84 kg·hm⁻² 处理的 SOD 活性最大; 复水 12 d 后, 各剂量处理的 SOD 活性均有所下降, 但 SOD 活性仍随剂量的增加而升高, 1.84 kg·hm⁻² 处理的 SOD 活性显著高于 0.00 kg·hm⁻² 处理 (图 1)。

在正常水分条件下, RR1 叶片的 SOD 活性均随草甘膦剂量的增加和时间(处理前 5 d)的延长而升高, 在第 5 天达到最大; 草甘膦处理前 2 d, SOD 活性的变化较平缓, 第 1 天只有最高剂量 3.68 kg·hm⁻² 处理与对照差异显著, 处理第 2 天, 1.84 kg·hm⁻² 处理的 SOD 活性显著高于对照; ≥1.84 kg·hm⁻² 处理的 SOD 活性在第 3 天迅速升高, 而 0.92 kg·hm⁻² 处理的 SOD 活性在第 4 天才迅速升高; 草甘膦处理后第 17 天, 除了最高剂量 3.68 kg·hm⁻² 处理的 SOD 显著高于对照外, 其它各剂量之间差异不显著, 但各剂量处理的 SOD 活性均有所下降。干旱条件下施用草甘膦后, RR1 叶片的 SOD 活性比正常水分条件下施用草甘膦高 12.32% (图 1)。



A: 干旱条件; B: 正常水分条件。下同 A: Drought condition; B: Normal condition. The same as below

图 1 干旱胁迫下草甘膦对 RR1 叶片 SOD 活性的影响

Fig. 1 Effect of glyphosate and drought on SOD activity in leaves of RR1

2.2 POD 活性

如图 2 所示, 干旱条件下, >0.46 kg·hm⁻² 处理的 POD 活性在处理第 2 天明显上升, 而低剂量 (≤0.46 kg·hm⁻²) 处理的 POD 活性在第 3 天才明显上升; ≥1.84 kg·hm⁻² 处理的 POD 活性在第 4 天就达到最大, 而其它剂量处理的 POD 活性在第 5 天达到最大; 干旱胁迫的前 3 d, RR1 的 POD 活性随剂量的增加而升高,

0.92 kg·hm⁻² 处理的 POD 活性就显著高于 0.00 kg·hm⁻² 处理; 处理后第 4 和第 5 天, RR1 的 POD 活性随剂量的增加呈先增加后降低趋势, 1.84 kg·hm⁻² 处理的 POD 活性在第 4 天达到最大, 3.68 kg·hm⁻² 处理的略低于 1.84 kg·hm⁻² 处理, 但差异不显著, 其它各剂量处理之间差异均达显著水平; 而第 5 天的 POD 活性以 0.92 kg·hm⁻² 处理为最大, 然后 POD 活性随剂量的增加而

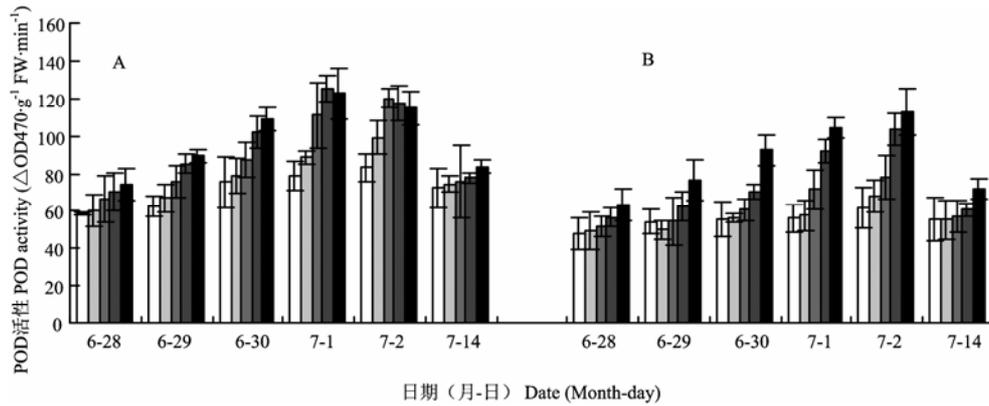


图2 干旱胁迫下草甘膦对RR1叶片POD活性的影响

Fig. 2 Effect of glyphosate and drought on POD activity in leaves of RR1

降低,但0.92、1.84和3.68 kg·hm⁻²处理之间差异不显著;复水12 d后,各剂量处理的POD活性均有所下降,除最高剂量3.68 kg·hm⁻²处理的POD活性显著高于1.84 kg·hm⁻²处理外,其它各剂量处理之间均差异不显著。

正常水分条件下,在草甘膦处理的前5 d,RR1的POD活性均随时间的延长而升高,在第5天达到最大;≤0.46 kg·hm⁻²处理的POD活性在前4 d增加缓慢,第5天才明显升高,2个剂量处理间差异不显著;0.92和1.84 kg·hm⁻²处理的POD活性在第4天明显升高,但从第2天开始,2个剂量处理间就差异显著;而最高剂量3.68 kg·hm⁻²处理的POD活性从处理后第2天就开始快速升高;草甘膦处理17 d后,各剂量处理的POD活性均有所下降,除3.68 kg·hm⁻²处理显著高于1.84 kg·hm⁻²外,其它各剂量处理之间均差异不显著。

干旱条件下施用草甘膦后,RR1叶片的POD活性比正常水分条件下施用草甘膦高30.25%。

2.3 CAT活性

本研究表明(图3),干旱条件下,≤0.46 kg·hm⁻²处理的CAT活性随胁迫时间的延长而升高,≥0.92 kg·hm⁻²处理的CAT活性随胁迫时间的延长呈先升高后降低趋势,各剂量处理的CAT活性均在处理后第4天达到最大;处理前3 d,RR1的CAT活性均随剂量的增加而增强;处理后第4和第5天,CAT活性随剂量的增加呈先增加后降低趋势,但第4天以1.84 kg·hm⁻²处理的CAT活性最大,而第5天以0.92 kg·hm⁻²处理的CAT活性最大;干旱胁迫期间,各剂量处理之间差异均达显著水平;复水12 d后,CAT活性随剂量的增加而升高,但各剂量处理的CAT活性均显著下降。

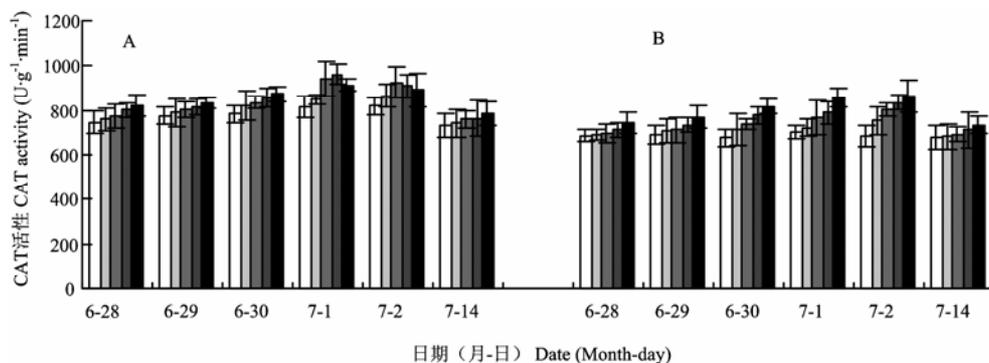


图3 干旱胁迫下草甘膦对RR1叶片CAT活性的影响

Fig. 3 Effect of glyphosate and drought on CAT activity in leaves of RR1

正常水分条件下,草甘膦处理前5 d, CAT 活性均随剂量的增加而升高;草甘膦处理前2 d, 0.00—0.92 kg·hm⁻²处理之间差异不显著, 1.84 kg·hm⁻²处理显著高于0.92 kg·hm⁻²处理;草甘膦处理后第3—5天, 各剂量处理之间均差异显著;草甘膦处理后第17天, 各剂量处理的CAT活性均明显下降, 0.00—0.92 kg·hm⁻²处理之间差异不显著, 1.84 kg·hm⁻²处理显著高于0.92 kg·hm⁻²处理。

2.4 MDA含量

如图4所示, 干旱条件下, 草甘膦各剂量处理的MDA含量随胁迫时间的延长而增加, 在胁迫的最后一天(第5天)达到最大;复水12 d后, 各剂量处理的MDA含量显著下降。正常水分条件下, 0.46和0.92 kg·hm⁻²处理的MDA含量在处理的前5 d随时间的延

长呈先增加后降低趋势, 第3天的MDA含量最高, 但变化不明显, 而1.84和3.68 kg·hm⁻²处理的MDA含量随时间的延长而增加;草甘膦处理17 d后, 较高剂量(≥1.84 kg·hm⁻²)处理的MDA含量显著下降。与正常水分条件下0.00 kg·hm⁻²处理后(对照)5 d的平均MDA含量相比, 其它各剂量处理的MDA含量分别增加了15.49%、23.56%、52.70%和72.18%;而干旱条件下各剂量处理的MDA含量却比对照分别增加了38.02%、62.15%、81.87%、100.48%和120.03%。总而言之, 干旱条件下草甘膦处理5 d的平均MDA含量比正常水分条件下草甘膦处理提高35.94%。

2.5 相对电导率(EL)

如图5所示, 无论干旱条件还是正常水分条件下, 处理前5 d, RR1的EL随草甘膦剂量的增加和胁迫时

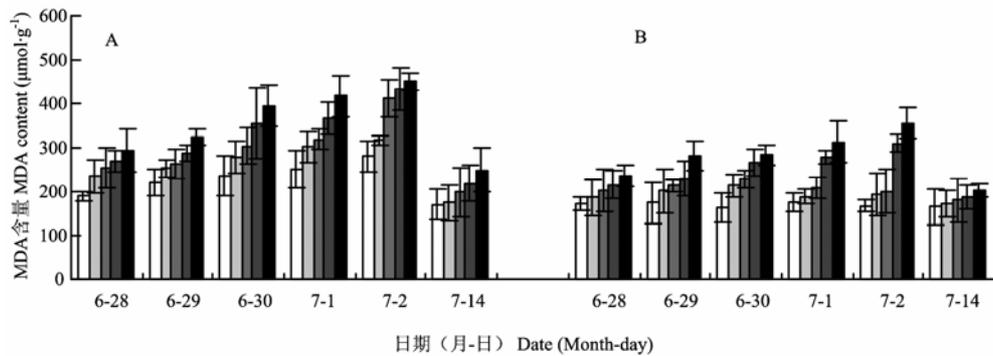


图4 干旱胁迫下草甘膦对RR1叶片MDA含量的影响

Fig. 4 Effect of glyphosate and drought on MDA content in leaves of RR1

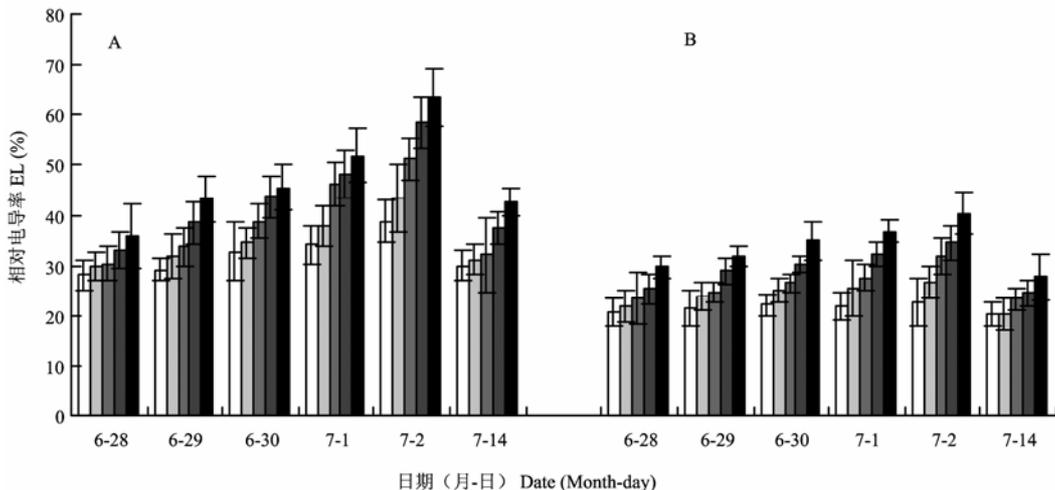


图5 干旱胁迫下草甘膦对RR1叶片EL的影响

Fig. 5 Effect of glyphosate and drought on EL in leaves of RR1

间的延长而升高, 在第 5 天达到最大; 但在正常水分条件下, 草甘膦处理比干旱条件下草甘膦处理的 EL 变化程度小。复水 12 d 后, 各剂量处理的 EL 迅速下降。

正常水分条件下经草甘膦处理后 17 d, 各剂量处理的 EL 均有所下降(图 5), 表明经过一段时间的生长发育, 抗草甘膦大豆从伤害中恢复。与正常水分条件下 0.00 kg·hm⁻² 处理后 5 d 的平均 EL 相比, 其它各剂量处理的 EL 分别增加了 12.74%、22.92%、38.86% 和 58.94%; 而干旱条件下草甘膦各剂量处理的 EL 却分别增加了 49.40%、62.79%、83.69%、103.21% 和 119.80%。总之, 干旱条件下草甘膦处理 5 d 的平均 EL 极显著高于正常水分条件下草甘膦处理, 说明干旱条件下喷施草甘膦对抗草甘膦大豆的伤害更大。

3 讨论

水分胁迫、除草剂药害等各种胁迫均能导致植物细胞产生大量的活性氧^[3]。活性氧物质能够使膜脂质过氧化, 进而损害细胞膜^[4], 而植物可以通过增加或激活抗氧化酶系来防御活性氧物质对细胞造成伤害^[6]。相关研究^[15,20]表明, 植物 SOD、POD 和 CAT 活性随干旱胁迫的加强或时间的延长, 表现为先上升后下降的趋势。也有研究表明, 干旱胁迫下, CAT 活性有的增加, 有的降低, 还有的不变^[21-23]。本研究表明, 草甘膦和干旱胁迫均增大 RR1 叶片的 SOD、POD 和 CAT 活性; 但干旱条件下草甘膦处理的保护酶活性高于正常水分条件下草甘膦处理, 说明双重胁迫大大诱发了 RR1 大豆保护酶活性的升高从而增强其对逆境的适应能力。正常水分条件下, 除最高剂量 3.68 kg·hm⁻² 处理的 SOD 活性在处理 5 d 内随时间的延长呈先增大后减小趋势(第 4 天活性最大)外, 其它剂量处理的 SOD 活性以及 POD 和 CAT 活性均随胁迫时间的延长而增大; 干旱条件下, 较低草甘膦剂量处理的 SOD、POD 和 CAT 活性均随胁迫时间的延长而增大, >0.92 kg·hm⁻² 处理的 SOD、POD 和 CAT 活性均随胁迫时间的延长呈先增大后减小趋势。草甘膦处理以及干旱胁迫前期, 较低剂量处理使保护酶活性升高, 说明轻度胁迫激发了 RR1 体内保护酶系的活性来作出保护性反应。干旱胁迫后期高剂量草甘膦处理下保护酶活性的降低是由于过多活性氧或过氧化氢的积累^[24], 超过保护酶系的阈值, 打破了彼此的动态平衡, 从而导致酶光钝化、新酶合成被抑制^[25]。

植物细胞膜有严格的选择通透性, 任何细胞膜的

伤害将导致渗透性的增加甚至细胞的死亡。水分胁迫期间细胞或组织的相对电导率(EL)可以反映细胞膜的稳定性。MDA 含量和细胞的 EL 均是反映植物遭受逆境伤害程度的良好指标。王启明^[15]研究表明随着干旱胁迫的加强, 质膜透性和 MDA 含量逐渐增加。本研究表明, 正常水分条件下, ≤0.92 kg·hm⁻² 处理对 RR1 叶片 MDA 含量的影响不大, 在处理的第 5 天稍微增加了 RR1 叶片的 EL, 说明正常水分条件下, 低剂量的草甘膦对 RR1 的伤害较小。而正常水分条件下, 高剂量(≥1.84 kg·hm⁻²)的草甘膦和干旱条件下 0.92 kg·hm⁻² 的草甘膦却显著增加了 RR1 叶片的 MDA 含量和 EL; 且干旱条件下草甘膦处理的 MDA 含量和 EL 均显著高于正常水分条件下草甘膦处理, 说明较高剂量的草甘膦和干旱胁迫对 RR1 的细胞膜伤害较大, 体内活性氧代谢平衡失调, 造成膜脂过氧化, 从而导致细胞内容物的外渗增大。

周雪英等^[18]研究表明, 旱后复水后小麦叶片的 SOD 活性有所下降。刘红云等^[26]研究也表明, 植物复水后各保护酶活性均有所恢复。本研究表明, 复水 12 d 后, 以及正常水分条件下草甘膦处理 17 d 后, 各处理 RR1 的 MDA 含量和 EL 均有不同程度降低, 说明复水增强了细胞膜的修复能力, 缓解了其质膜过氧化程度。RR1 保护酶活性的明显下降, 说明 RR1 从胁迫伤害中有所恢复, 受伤害程度降低。

当连续在推荐剂量以上喷施草甘膦或在干旱胁迫下喷施草甘膦时, 就会严重抑制氮的固定或同化^[11-12]。在干旱条件下, 草甘膦大大降低抗 RR 大豆的生物量和产量^[13]。笔者在试验中也发现(另文发表), 干旱胁迫下喷施草甘膦会降低 RR1 大豆的株高和叶面积, 同时光合速率和蒸腾速率也明显下降, 植株受害严重, 而复水 12 d 后, 受害程度减小, 植株有所恢复。干旱和草甘膦双重胁迫致使 RR1 大豆体内保护酶系活性变化, 以及质膜过氧化作用加剧, 可能是其受害的主要原因之一。作物生长发育对干旱胁迫解除后复水的适应性反应是一个非常复杂的过程^[19], 水分的补充可能增加营养物质运输, 增强生理代谢活动, 调节体内激素的平衡, 以及增强生物膜的修复能力等。质膜过氧化作用减轻, 细胞膜相对透性减小, 保护酶系活性下降, 可能是旱后复水植物表现出“补偿效应”及 RR1 大豆缓解草甘膦药害的原因之一。

4 结论

草甘膦和干旱均提高了抗草甘膦大豆叶片的

SOD、POD、CAT 活性和 EL, 增加了脂质过氧化产物 MDA 含量; 而干旱胁迫加剧了草甘膦对 RR1 幼苗伤害的原因是活性氧代谢失衡, 保护酶系的活性发生变化, 质膜过氧化程度加大。正常条件下, $< 1.84 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 的草甘膦对抗草甘膦大豆的伤害可以经过大豆一段时间的生长发育而恢复; 短期干旱胁迫后复水对抗草甘膦大豆的伤害有所缓解, 可提高细胞膜的适应性, 增加抗旱能力或适应胁迫的能力。

References

- [1] 山 仑, 邓西平, 张岁岐. 生物节水研究现状及展望. 中国科学基金, 2006, 2(2): 66-70.
Shan L, Deng X P, Zhang S Q. Advances in biological water-saving research: Challenge and perspectives. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 2006, 2(2): 66-70. (in Chinese)
- [2] Michelle D C, Wang Z L, Huang B R. Physiological adaptation of Kentucky Bluegrass to localized soil drying. *Crop Science*, 2004, 44: 1307-1314.
- [3] 马旭俊, 朱大海. 植物超氧化物歧化酶(SOD) 的研究进展. 遗传, 2003, 25(2): 225-231.
Ma X J, Zhu D H. Functional roles of the plant superoxide dismutase. *Hereditas*, 2003, 25(2): 225-231. (in Chinese)
- [4] Foyer C, Lelandis M, Kunert K J. Photooxidative stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 1994, 92: 696-717.
- [5] Allen R D. Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants. *Plant Physiology*, 1995, 107: 1049-1054.
- [6] Xu Q, Huang B R. Antioxidant metabolism associated with summer leaf senescence and turf quality decline for creeping bentgrass. *Crop Science*, 2004, 44: 553-560.
- [7] Reddy K N. Glyphosate-resistant soybean as a weed management tool: Opportunities and challenges. *Weed Biology and Management*, 2002, 1(4): 193-202.
- [8] Nelson K A, Renner K A. Soybean growth and development as affected by glyphosate and postemergence herbicide tank mixtures. *Agronomy Journal*, 2001, 93: 428-434.
- [9] Young B G, Young J M, Matthews J L, Matthews J L, Owen M D K, Zelaya I A, Hartzler R G, Wax L M, Rorem K W, Bollero G A. Soybean development and yield as affected by three post emergence herbicides. *Agronomy Journal*, 2003, 95: 1152-1156.
- [10] 原向阳, 郭平毅, 张丽光, 王 鑫, 姚满生, 王宏富. 不同时期喷施草甘膦对大豆生理指标的影响. 中山大学学报: 自然科学版, 2009, 48(2): 90-94.
Yuan X Y, Guo P Y, Zhang L G, Wang X, Yao M S, Wang H F. Impact of spraying glyphosate on physiological index of soybean at different growth stages. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2009, 48(2): 90-94.
- [11] Zablutowicz R M, Reddy K N. Impact of glyphosate on the Bradyrhizobium japonicum symbiosis with glyphosate-resistant transgenic soybean: a minireview. *Journal of Environmental Quality*, 2004, 33: 825-831.
- [12] Zablutowicz R M, Reddy K N. Nitrogenase activity, nitrogen content, and yield responses to glyphosate in glyphosate-resistant soybean. *Crop Protection*, 2007, 26(3): 370-376.
- [13] King C A, Purcell L C, Vories E D. Plant growth and nitrogenase activity of glyphosate-tolerant soybean in response to Foliar glyphosate applications. *Agronomy Journal*, 2001, 93: 179-186.
- [14] 王翠花, 孙志刚, 杨晓松. PEG 处理对大豆叶片抗氧化酶活性的影响. 内蒙古民族大学学报: 自然科学版, 2005, 20(5): 523-526.
Wang C H, Sun Z G, Yang X S. Influence in activation of the anti-oxidase in the blade of soybeans with PEG. *Journal of Inner Mongolia University for Nationalities: Natural Sciences*, 2005, 20(5): 523-526. (in Chinese)
- [15] 王启明. 干旱胁迫对大豆苗期叶片保护酶活性和膜脂过氧化作用的影响. 农业环境科学学报, 2006, 25(4): 918-921.
Wang Q M. Effects of drought stress on protective enzymes activities and membrane lipid peroxidation in leaves of soybean seedlings. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006, 25(4): 918-921. (in Chinese)
- [16] 王 磊, 胡 楠, 张 彤, 丁圣彦. 干旱和复水对大豆(Glycine max) 叶片光合及叶绿素荧光的影响. 生态学报, 2007, 27(9): 3630-3636.
Wang L, Hu N, Zhang T, Ding S Y. Effects of drought and rewatering on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of the soybean leaf. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (9): 3630-3636. (in Chinese)
- [17] Chaves M M, Oliveira M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55 (407): 2365-2384.
- [18] 周雪英, 邓西平. 旱后复水对不同倍性小麦光合及抗氧化特性的影响. 西北植物学报, 2007, 27(2): 278-285.
Zhou X Y, Deng X P. Effect of post-drought rewatering on leaf photosynthetic characteristics and antioxidation in different wheat genotypes. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(2): 278-285. (in Chinese)
- [19] 王 磊, 张 彤, 丁圣彦. 干旱和复水对大豆光合生理生态特性的影响. 生态学报, 2006, 26(7): 2073-2078.
Wang L, Zhang T, Ding S Y. Effect of drought and rewatering on photosynthetic physioecological characteristics of soybean. *Acta*

- Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2073-2078. (in Chinese)
- [20] 王贺正, 马均, 李旭毅, 李艳, 张荣萍, 汪仁全. 水分胁迫对水稻结实期活性氧产生和保护系统的影响. *中国农业科学*, 2007, 40(7): 1379-1387.
- Wang H Z, Ma J, Li X Y, Li Y, Zhang R P, Wang R Q. Effects of water stress on active oxygen generation and protection system in rice during grain filling stage. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(7): 1379-1387. (in Chinese)
- [21] Quartacci M F, Navari-Izzo F. Water stress and free radical mediated changes in sunflower seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 1992, 139: 621-625.
- [22] Zhang, J, Kirkham M B. Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. *Plant Cell Physiology*, 1994, 35: 785-791.
- [23] Castillo F J. Antioxidative protection in the inducible CAM plant *Sedum album* L. following the imposition of severe water stress and recovery. *Oecologia*, 1996, 107: 469-477.
- [24] Dhindsa R S, Plumb-Dhindsa P, Thorpe T A. Leaf senescence: correlated with increased leaves of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany*, 1981, 32: 93-101.
- [25] Dat J F, Lopez-Delgado H, Foyer C H, Scott I M. Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. *Plant Physiology*, 1998, 16: 1351-1357.
- [26] 刘红云, 梁宗锁, 刘淑明, 董娟娥. 持续干旱及复水对杜仲幼苗保护酶活性和渗透调节物质的影响. *西北林学院学报*, 2007, 22(3): 55-59.
- Liu H Y, Liang Z S, Liu S M, Dong J E. Effect of progressive drying and rewatering on protective enzyme activities and osmoregulatory molecules in leaves of *Eucommia ulmoides* seedling. *Journal of Northwest Forestry University*, 2007, 22(3): 55-59. (in Chinese)

(责任编辑 郭银巧)