

# 调节大豆粒重的生理生态因素

刘晓冰<sup>1</sup>, 金 剑<sup>1</sup>, 王光华<sup>1</sup>, S J Herbert<sup>2</sup>

(1. 中国科学院东北地理与农业生态所, 黑龙江省黑土生态重点实验室, 哈尔滨, 150081; 2. 美国麻省大学植物土壤与昆虫科学系, Amherst, MA, 01003, USA)

**摘要** 粒重是大豆重要的产量构成因素, 它的形成是细胞分裂以增加细胞数目、细胞延伸膨大以增大体积及光合产物积累、内含物不断充实的过程, 其高低由干物质积累速率(ISGR)和干物质积累时期(EFP)的长短决定, 也受遗传潜力和环境条件互作的影响。本文从子叶的干物质积累和细胞数与籽粒的大小的关系, 光照及其叶片光合影响籽粒形成以及植物激素调控籽粒生长发育综述了三者调节大豆粒重的研究结果, 旨在为建立以促进细胞分裂, 增加细胞延伸膨大的研究平台, 为探讨新型种植方式提高大豆产量及高产大豆育种和种质资源的评价提供理论支撑。

**关键词** 大豆; 粒重; 子叶细胞; 光照; 激素

**中图分类号** S565.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2007)04-0607-06

## REGULATION OF SOYBEAN SEED SIZE BY ECO-PHYSIOLOGICAL FACTORS

LIU Xiao-bing<sup>1</sup>, JIN Jian<sup>1</sup>, WANG Guang-hua, S J Herbert<sup>2</sup>

(1. *Key Lab. of Black Soil Ecology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, CAS, Harbin, 150081*; 2. *Department of Plant, Soil and Insect Sciences, University of Massachusetts, Amherst, MA, 01003, USA*)

**Abstract** Seed size is an important component that influences soybean yield. Seed formation is a process of cell division to increase cell number, cell elongation to enlarge cell volume and photosynthesis to accumulate photosynthate for seed filling. Seed size is determined by individual seed growth rate (ISGR) and effective filling period (EFP), but is likely to be affected by genetics and environment. This paper reviews the soybean seed size formation from the aspects of individual seed growth rate and cell number relation with seed size, the effect of light and photosynthesis on the seed size and the regulation of plant hormones to seed size. The purpose is to introduce a great research field on cell division and elongation, and to provide the theoretical foundation for new planting pattern and germplasm evaluation.

**Key words** Soybean; Seed size; Cotyledon cell; Light; Hormone

作物粒重的形成是细胞分裂以增加细胞数目、细胞延伸膨大以增大体积和光合产物积累、内含物

收稿日期: 2007-03-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(30671315); 黑龙江省杰出青年科学基金(JC200617); 哈尔滨市留学回国基金项目(2005AFL-Y-J-003)

作者简介: 刘晓冰(1963-), 男, 研究员, 博士, 主要从事作物生理生态研究。

不断充实的过程<sup>[1~4]</sup>。大豆单个籽粒的干物质积累速率(ISGR)和干物质积累时期(EFP)的长短决定粒重高低<sup>[5,6]</sup>。由于基因型间 EFP 的年际差异比较一致<sup>[7,8]</sup>,因此 ISGR 的差异将决定粒重的大小。而 ISGR 的大小由子叶细胞数量和体积决定,因为基因型间 ISGR 的差异与子叶细胞数相关,且相同基因型子叶细胞数量年际间存在显著差异<sup>[2,9]</sup>,表明决定 ISGR 大小的子叶细胞的数量或体积受遗传和环境两个因素的制约。

## 1 子叶的干物质积累和细胞数与籽粒的大小的关系

长期以来,国内外学者就不同作物籽粒发育过程中胚乳或子叶细胞数量、大小与粒重的关系开展了研究。在许多植物中,子叶或胚乳的干物质积累和细胞数及籽粒的大小呈正相关关系<sup>[2~4,10~15]</sup>。在胚乳细胞分裂过程中,库容或库大小被确定,产量由胚乳细胞或淀粉粒的数量和体积决定,而且这些细胞数量和体积同时调节着胚乳的代谢活性<sup>[13,16]</sup>。研究指出小麦胚乳中的细胞数量是决定籽粒干物质积累能力的主要因素<sup>[3,17]</sup>。胚乳细胞分裂的时期是影响胚乳细胞数量,进而影响籽粒产量的时期<sup>[10]</sup>。开花后 10~15 d 进行光富集和水分处理所引起的植株变化比在籽粒生长后期处理强烈<sup>[11]</sup>,说明细胞数目的重要性。豌豆的粒重、大麦的粒重也与细胞数量呈正相关关系,其原因可能是增加了细胞表面积,碳水化合物吸收能力强,同化物质积累多<sup>[15,18,19]</sup>。

Egli 等<sup>[20]</sup>报道大豆籽粒生长速度在基因型间的差异与子叶细胞数相关。Guldan 和 Brun<sup>[12]</sup>发现,子叶细胞数量与籽粒干物质积累的能力有关。Egli 等<sup>[1]</sup>通过去荚、去叶和遮荫改变子叶细胞分裂时的物质供应的研究发现,去叶和遮荫减少子叶细胞数 21%~55%,而去荚增源增加子叶细胞数 26%~102%,随着蔗糖浓度的增加,子叶生长速率增加,由此提出细胞分裂阶段的环境明显影响着子叶细胞数,且子叶细胞数和同化物的供应在决定籽粒生长速率中起着重要作用。

研究表明,ISGR 受体内和体外的物质供应影响<sup>[1,21]</sup>。ISGR 在遗传上的差异影响子叶细胞数,籽粒生长受其自身的调节。然而,什么因子参与这种

内在调节尚不十分清楚。Thompson 等<sup>[22]</sup>报道,植株体内子叶细胞生长速率对韧皮部的蔗糖和氮素供应极为敏感。Hanson<sup>[23]</sup>也提出来自于籽粒外的因素限制着产量。于振文等<sup>[2]</sup>比较了不同密度处理对小麦胚乳籽粒细胞数的影响,发现低密度胚乳细胞数明显多于高密度处理,一般高出 11.2%~13.0%,粒重高的籽粒在低密度情况下,单个胚乳细胞也较重,认为低密度处理的这种反应与叶片衰老缓慢,光合与物质生产能力强有关,提出提高籽粒形成期同化物的合成与供应能力对籽粒库容的大小有重要作用。

## 2 光照及其叶片光合影响籽粒形成

大豆的产量是其遗传产量潜力和环境条件互作的结果,其中粒数和粒重与产量密切相关<sup>[24~26]</sup>。与温度、水分和土壤肥力相比,光是影响大豆和其他许多作物产量的最显著因素<sup>[27,28]</sup>。研究表明,大豆冠层截获的太阳辐射强度是其产量和产量构成因素的重要决定因素<sup>[29~31]</sup>。窄行种植提高大豆产量归因于营养生长和生殖生长初期光截获量的增加<sup>[32,33]</sup>。开花后期至结荚中期的光照水平是决定产量的关键时期,开花期间较低的光照强度导致大豆产量明显下降<sup>[34,35]</sup>,遮荫(相当于 49%~20%的自然光)导致大豆植株节间伸长,单位面积的粒数和粒重下降,产量降低<sup>[36~39]</sup>。利用照明器或反光板增加生育期间的光照提高大豆产量<sup>[40,41]</sup>。Mathew 等<sup>[42]</sup>研究表明,营养生长后期或开花初期光富集提高大豆产量 144%~252%,而结荚初期光富集导致产量增加 32%~115%。利用八个大豆品种在三个种植密度情况下研究表明:开花初期光富集增加产量的部分原因来自于粒重的增加,一般增加幅度为 9%~28%。当年际间其它产量性状保持一致时,由于单个籽粒重量的差异,产量可增加 25%,甚至更多<sup>[43]</sup>。因此,提高籽粒粒重能一定程度补偿产量的降低<sup>[21,46]</sup>。进一步研究表明,鼓粒期后的光照条件对大豆产量及粒重的调节有限,光照条件在源库关系中起着显著的协调作用,在自然光照条件下,剪叶处理产量下降幅度较去荚大,即源在产量形成中更加重要,而在开花期增加光照处理条件下,库也成为影响产量的重要因子<sup>[45]</sup>。鉴于大豆子叶细胞的分裂通常在开花到籽粒进入快速生长阶段时完成,之后是细胞的伸长和膨大,因此,开花初期开始进行光富

集处理,有助于明确光富集的生理生态效应及其控制籽粒生长的生理过程<sup>[46]</sup>。这方面的研究将会为确定合理的田间配置,增加株行间的光照,探讨新型种植方式提高大豆产量提供理论支撑,更重要的是将为高产大豆育种和种质资源的评价奠定重要生理基础。

叶片光合影响籽粒形成。傅金民等<sup>[47]</sup>强调了大豆籽粒形成期中下部叶片光合能力对籽粒形成的重要性。Westgate<sup>[48]</sup>提出营养生长期群体光合作用减少 38% 对籽粒数量、籽粒大小及产量影响不大,开花结荚期,光合作用等同的减少可使产量降低 17%,而灌浆期光合作用的降低引起产量下降最大。这些研究均表明籽粒形成和发育对冠层的变化非常敏感。有关源库关系的研究也表明,在生殖生长的晚期增加源强,尽管单株荚数有所降低,但产量明显增加,主要是籽粒粒重的增加补偿了这一变化,而在 R5 期的中期,全部剪叶因降低籽粒体积而导致减产,说明籽粒大小对源的敏感性较强<sup>[49]</sup>。Obendorf 等<sup>[50]</sup>证明,减少荚数,库容减少,虽然叶片光合作用明显,同化产物的可利用性较高,籽粒仍然停止生长并成熟。荚的物理性限制也可能是影响豆科籽粒干物质积累能力、大小和形状的重要机制<sup>[1]</sup>。

### 3 植物激素调控籽粒生长发育

大豆的发育及其成熟受到光周期的影响,而光周期受到大豆叶片赤霉素(GA)和脱落酸(ABA)的平衡状况的影响,在大豆开花期进行化学调控是可行的<sup>[51]</sup>。董志新等<sup>[52]</sup>指出,植物激素是调控光合同化产物运转与分配的基本要素。作物源库组织器官中都含有各自不同的激素组分,并共同构成互作的激素系统,维持作物生命活动的正常进行。Cakmak 等<sup>[53]</sup>发现生长素(IAA)、脱落酸(ABA)和细胞分裂素(CYT)在菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)新叶中的含量较高,随后迅速下降,特别是 ABA 含量下降较快。提出这与细胞壁物质的扩散以及干物质重量的下降有关。董志新等<sup>[52]</sup>用多效唑(PP<sub>333</sub>)处理大豆表明,PP<sub>333</sub> 处理抑制大豆体内 GA 的生物合成,IAA 含量降低,但引起叶绿素和蛋白质含量增加,叶片功能期延长,光合速率和硝酸还原酶活性等提高。

#### 3.1 ABA 与粒重形成

已有许多研究证实,ABA 参与光合产物的合

成、积累及籽粒形成。在小麦<sup>[54, 55]</sup>、大豆<sup>[56, 57]</sup>、豌豆<sup>[58]</sup>和菜豆<sup>[59]</sup>的籽粒生长期,ABA 含量先迅速上升,然后下降。ABA 峰值与加快水分散失和籽粒干燥密切相关。在籽粒生长的初期 ABA 向籽粒中转运速度的降低抑制籽粒中 ABA 水平。ABA 通过降低 1,5 二磷酸羧化酶活性来减少光合产物。增加叶片中 ABA 含量导致气孔关闭,胞间 CO<sub>2</sub> 降低,光合作用下降。ABA 不仅增加膜对溶质和水的渗透性,而且高浓度的 ABA 可能增加韧皮部卸载,抑制细胞的伸长<sup>[60]</sup>。Schussler<sup>[61]</sup>发现,大粒大豆中的 ABA 含量比中小粒大豆高。提出 ABA 可能刺激蔗糖的向大豆籽粒种皮卸载,胚中的 ABA 增强蔗糖在胚中的积累,干物质积累速度与 ABA 浓度呈正相关。研究表明,大豆胚的生长和蛋白质积累需要 ABA,但也有相反的报道<sup>[62]</sup>。ABA 在大豆胚、子叶和种皮中的含量差异很大,高水平的内源 ABA 与大豆胚性能力的启动或表达有关,并在调节胚胎发育方面起着特殊作用<sup>[63]</sup>。在菜豆和豌豆的研究也表明,ABA 参与菜豆光合产物从韧皮部的运载体到种皮非原质体的卸载<sup>[64]</sup>。

研究表明,在大豆种子发育过程中,内源激素 ABA 刺激胚生长过程中的细胞分裂,参与了同化物的卸出和积累<sup>[65]</sup>。玉米籽粒生长过程中,ABA 的增加促进胚乳细胞的分裂速度,促进籽粒发育,提高籽粒的库容<sup>[66, 67]</sup>。利用无限型大豆品种 Evans 初步探讨了开花初期光富集和遮荫对籽粒生长、子叶细胞数目、细胞生长速率、细胞体积及其内源激素 ABA 的影响,结果表明光富集处理的大豆籽粒生长速率高、粒大、子叶细胞数和 ABA 均高于遮荫或对照处理,并且光富集条件下子叶中 ABA 的水平与籽粒生长速率相关。提出同一基因型籽粒大小因光强的变化可能主要是源于籽粒生长速率和子叶细胞数目的差异,并与 ABA 含量有关。上述结果说明在细胞分裂的关键期,ABA 增加同化物产物的可利用性,调节着子叶细胞数量和籽粒灌浆期的生长速度。然而,大豆籽粒的形成可能受到包括子叶细胞分裂、细胞数、伸长、细胞壁、种皮、荚皮、同化产物可利用性及细胞吸收和代谢物质的能力等多因素的影响。因此,光富集增加粒重可能直接影响了同化产物的供应、也可能影响着激素的合成及转运,进而调节子叶的细胞数目或体积,更可能通过叶荚关系,直接影响籽粒建成和代谢过程中对同化产物的利用积累而调节子叶细胞数目和体积大小。研究表明:

ABA 在完全展开的叶片中合成,并通过韧皮部和木质部转运到其他部位<sup>[68,69]</sup>。

Jones<sup>[70]</sup>提出许多植物激素在籽粒发育过程中起着重要的作用,ABA 和 CYT 最可能调节碳氮向籽粒中的运输。Young 和 Gallie<sup>[16]</sup>也指出一定浓度的 CYT、IAA 和高浓度的 ABA 影响灌浆期籽实生长。研究发现,处在发育中的大豆激素水平的最高值多发生在种子快速灌浆的鼓粒期,籽粒发育和形态学变化与植物内源激素水平有关,同化物积累与激素活性呈平行关系,植物生长物质调节 IS-GR<sup>[57,71~72]</sup>。

### 3.2 其他激素与粒重形成

研究证实,细胞分裂素(CYT)促进细胞分裂,使纤维原细胞明显伸长,促进组织分化,并在 DNA 复制过程中起调节作用。现已确定细胞分裂素产生于根部并通过导管向上运输。Centeno 等<sup>[73]</sup>认为子叶胚胎发生潜力和胚合子的发育程度呈负相关,这首先与 iPA 型分裂素有关,其次与 Z 分裂素有关。6-苯甲氨基嘌呤(BAP)促进蚕豆(*Cajanus cajan* L.)籽粒和其他部位对光合产物的竞争<sup>[74]</sup>。在水稻灌浆初期,籽粒中两种类型的细胞分裂素调节着胚乳细胞的分裂,IAA 可能参与了调解,且籽粒线性生长期的 ABA 含量与库活性相关<sup>[75]</sup>。王树安等<sup>[55]</sup>研究表明,小麦籽粒建成过程中,IAA 和玉米素+玉米素核苷(Z+ZR)含量均呈单峰曲线变化,杂种小麦籽粒中 IAA 的含量显著高于普通小麦,Z+ZR 峰值远高于普通小麦,并且高峰持续时间长。春小麦籽粒灌浆期间明显高的 IAA 含量及发育初期较低的 iPA 含量可能是蛋白质沉积的生理基础<sup>[57]</sup>。大豆 R5 期遮荫增加籽粒中 iPA, GA 和 ABA 的含量,改变叶片中激素的积累方式<sup>[39]</sup>。小麦开花后籽粒中的 CYT 最高含量与细胞分裂速度达最大的时期相一致。花前施用 CYT 到根部增加小麦单个粒重<sup>[76]</sup>。一定环境而致的细胞分裂素浓度的增加导致大豆粒重提高,产量增加<sup>[77]</sup>。一些外源的化学物质能调节细胞分裂素的代谢,ABA 也抑制菜豆轴内玉米素向双糖衍生物转化,ABA 有保护细胞分裂素的作用<sup>[78]</sup>。

研究表明,生长素(IAA)可更好地诱导大豆子叶体细胞胚胎的发生<sup>[79]</sup>。Reed 和 Singletary<sup>[80]</sup>通过遮光的方法研究了玉米籽粒败育前后糖分及内源激素 ABA, IAA 和 CYT 的变化,认为这几种激素的变化不足以说明败育的成因。在正常与败育籽粒

间内源激素的浓度变化具有一定的时序性,授粉后顶部籽粒高水平的乙烯释放可能是籽粒败育的诱导因素<sup>[81]</sup>。籽粒发育受到来自韧皮部和木质部的激素(ABA, GA)的影响。籽粒形成发育过程中的细胞分裂及延伸受到生长物质 ABA、GAs 和乙烯互作的调节<sup>[82]</sup>。

不管植物激素对植物生长发育产生怎样的影响和环境因素对其合成发生怎样的作用,在植物生长发育过程中,植物激素是信号物质,它在一定的器官中以一定的方式合成,并必须在细胞与细胞间、器官与器官间转运<sup>[83]</sup>。激素对籽粒发育的作用被认为是环境因素影响籽粒产生的激素水平,进而影响籽粒的生长发育。

总之,一方面,细胞的分裂及其延伸膨大不仅受到单一激素 ABA 的影响,也受到细胞分裂素、赤霉素、生长素或乙烯的调节<sup>[55,82,84,85]</sup>;另一方面,同化产物的合成与供应能力对子叶细胞充实和籽粒库容量的大小也有重要影响<sup>[2,86]</sup>。因此,研究影响子叶细胞数目、体积的生理过程,评价不同粒重大豆基因型对不同群体或环境的响应,将为发掘激素信号、光合产物合成积累及其子叶细胞特性与粒重形成的关系,建立以促进细胞分裂,增加细胞延伸膨大的研究平台,为确定合理的田间配置,增加株行间的光照,探讨新型种植方式提高大豆产量提供理论支撑,同时亦将为高产大豆育种和种质资源的评价奠定关键生理基础<sup>[87]</sup>。

### 参 考 文 献

- [1] Egli D B, Ramseur E L, Yu Zhen-wen, et al. Source-sink alterations affect the number of cells in soybean cotyledons [J]. Crop Science, 1989, 29: 732-735.
- [2] 于振文, 岳寿松, 沈成国, 等. 不同密度对冬小麦开花后叶片衰老和粒重的影响[J]. 作物学报, 1995, 21(4): 412-418.
- [3] 郭文善, 周振兴, 彭永兴. 小麦籽粒胚乳细胞增殖与其粒重的关系[J]. 江苏农学院学报, 1997, 18(3): 15-20.
- [4] 李伯航, 崔彦宏. 夏玉米胚乳细胞建成与粒重的关系研究[J]. 河北农业大学学报, 1998, 12(4): 39-44.
- [5] Egli D B. Mechanisms responsible for soybean yield response to equidistant planting patterns [J]. Agron. J., 1994, 86: 1046-1049.
- [6] Boerma H R, Specht J E. Soybeans: Improvement, Production, and Uses [M] (Third Ed.), ASA, CSSA, SSSA, Madison, Wisconsin 53711 USA, 2004, 62-93.
- [7] Morrison M J, Voldeng H D, Cober E R. Physiological chan-

- ges from fifty—eight years of genetic improvement of short—season cultivars in Canada[J]. *Crop Science*, 2000, 40: 158—168.
- [8] Liu X B, Jin J, Herbert S J, et al. Yield components, dry matter, LAI and LAD of soybeans in Northeast China[J]. *Field Crops Res.*, 2005, 89: 298—305.
- [9] Swank J C, Egli D B, Pfeiffer T W. Seed growth characteristics of soybean genotypes differing in duration of seed fill[J]. *Crop Science*, 1987, 27: 85—89.
- [10] Brocklehurst P A, Moss J P, Williams W. Effects of irradiance and water supply on grain development in wheat[J]. *Ann. Appl. Biol.*, 1978, 90: 265—276.
- [11] Herzog H. Grain development and temporary dry matter storage in vegetative organs of wheat genotypes[J]. *Physiol. Plant*, 1982, 151: 388—398.
- [12] Guldan S J, Brun W A. Relationship of cotyledon cell number and seed respiration to soybean seed growth[J]. *Crop Science*, 1985, 25: 173—180.
- [13] Reddy V M, Daynard T B. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn[J]. *Maydica*, 1983, 28: 339—355.
- [14] 张祖建, 朱庆森, 王志琴. 水稻品种源库特性与胚乳细胞增殖和充实的关系[J]. *作物学报*, 1998, 18(3): 15—20.
- [15] 魏凌基, 阎洁, 李英枫. 大麦胚乳细胞增殖动态及其与粒重的关系[J]. *植物生理学通讯*, 2004, 40(3): 300—302.
- [16] Young T E, Gallie D R. Programmed cell death during endosperm development[J]. *Plant Molecular Biology*, 2000, 44(3): 283—301.
- [17] Jenner C F. Grain filling in wheat plant shades for brief periods after anthesis[J]. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1979, 6: 629—641.
- [18] Doney D L, Wyse R E, Theurer J C. The relationship between cell size and sucrose concentration of sugarbeet root[J]. *Canada J. Plant Science*, 1981, 61: 447—453.
- [19] Cochrane M P and Duffus C M. Endosperm cell number in cultivars of barley differing in grain weight[J]. *Ann. Biol.*, 1983, 102: 177—181.
- [20] Egli D B, Guffy R D, Meckel W, Leggett J E. The effect of source—sink alterations on soybean seed growth[J]. *Ann Bot.*, 1985, 55: 395—402.
- [21] 王光华, 刘晓冰, 金剑. 生殖生长期源库改变对大豆产量与品质的影响[J]. *大豆科学*, 1999, 18(3): 236—241.
- [22] Thompson J F, Madison J T, Muenster A E. In vitro culture of immature cotyledons of soybean (*Glycine max* L. Merrill)[J]. *Ann. Bot.*, 1977, 41: 29—39.
- [23] Hanson W D. Control of dry matter accumulation in soybean seeds[J]. *Crop Science*, 1986, 26: 1195—1200.
- [24] Pedersen P, Lauer J G. Response of soybean yield components to management system and planting date[J]. *Agron. J.*, 2004, 96: 1372—1381.
- [25] 王金陵, 杨庆凯, 吴宗璞. 东北大豆[M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1999.
- [26] 金剑, 刘晓冰, 王光华, 等. 不同熟期及产量类型的大豆生殖生长期生理特性比较[J]. *作物学报*, 2004, 30(12): 1225—1231.
- [27] Loomis R S, Connor D J. Productivity and management in agricultural systems[M]. Cambridge Univ. Press. Cambridge, UK. 1992.
- [28] Evans L T. Crop evolution, adaptation and yield[M]. Cambridge, UK. 1996.
- [29] Board J E, Harville B G. Explanations for greater light interception in narrow—vs. wide—row soybean[J]. *Crop Science*, 1992, 32: 198—202.
- [30] Purcell L C, Ball R A, Reaper J D, Vories E D. Radiation use efficiency and biomass production in soybean at different plant population densities[J]. *Crop Science*, 2002, 42: 172—177.
- [31] 董钻. 大豆产量生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [32] Board J E, Harville B G. Growth dynamics during the vegetative period affects yield of narrow—row, late—planted soybean[J]. *Agron. J.*, 1996, 88: 567—572.
- [33] 刘忠堂. 大豆窄行密植高产栽培技术的研究[J]. *大豆科学*, 2002, 21(2): 117—122.
- [34] Sharma K, Neelu W, Sharma K, Walia N. Growth and yield of soybean as influenced by light intensity and cytokinin[J]. *Indian Agric.*, 1996, 39: 253—257.
- [35] Ball R A, Purcell L C, Vories E D. Optimizing soybean plant population for a short—season production system in the southern USA[J]. *Crop Science*, 2000, 40: 757—764.
- [36] Ephrath J E, Wang R F, Terashima K, et al. Shading effects on soybean and corn[J]. *Biotronics*, 1993, 22: 15—24.
- [37] Jiang H, Egli D B. Shade induced changes in flower and pod number and flower and fruit abscission in soybean[J]. *Agron. J.*, 1993, 52: 84—86.
- [38] Jiang H, Egli D B. Soybean seed number and crop growth rate during flowering[J]. *Agron. J.*, 1995, 87: 264—267.
- [39] 张秋英, 刘晓冰, 金剑. R5 期遮荫对大豆植株体内源激素和酶活性的影响[J]. *大豆科学*, 2000, 19(4): 362—366.
- [40] Johnston T J, Pendleton J W, Peters D B, Hicks D R. Influence of supplemental light on apparent photosynthesis, yield and yield components of soybean[J]. *Crop Science*, 1969, 9: 577—581.
- [41] Schou J B, Jeffers D L, Streeter J G. Effects of reflectors, black boards, or shades applied at different stages of plant development on yield of soybeans[J]. *Crop Science*, 1978, 18: 29—34.
- [42] Mathew J P, Herbert S J, Zhang S H. Differential response of soybean yield components to the timing of light enrichment[J]. *Agron. J.*, 2000, 92: 1156—1161.
- [43] Liu X B, Herbert S J, Hashemi A M. Yield—density relation of glyphosate—resistant soybeans and their responses to light enrichment in northeastern USA[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2006, 192: 140—146.

- [44] Schonbeck M W, Hsu F C, Carlsen T M. Effect of pod number on dry matter and nitrogen accumulation and distribution in soybean[J]. Crop Science, 1986, 26: 783—788.
- [45] 刘晓冰, S J Herbert, 金剑, 等. 增加光照及其与改变源库互作对大豆产量构成因素的影响[J]. 大豆科学, 2006, 25(1): 6—10.
- [46] Liu X B, Herbert S J, Baath K, Hashemi A M. Soybean (*Glycine max*) seed growth characteristics in response to light enrichment and shading[J]. Plant, Soil and Environment, 2006, 4: 147—156.
- [47] 傅金民, 张庚灵, 苏芳, 等. 大豆籽粒形成期同化物的分配和源库调节效应研究[J]. 作物学报, 1999, 25(2): 169—173.
- [48] Kauffman H E. (ed.) World soybean research[C]. Proc. World Soybean Res. Conf., 4th, Chicago, 1999, 223—228.
- [49] Boote K J, Kropff M J, Bindraban P S. Physiology and modeling of traits in crop plants; Implications for genetic improvement[J]. Agric. Syst., 2001, 70: 395—420.
- [50] Obendorf R L, Timpo E E, Byrne M C. Soybean seed growth and maturation in vitro without pods[J]. Ann. Bot., 1984, 53: 853—863.
- [51] 韩天富, 马凤鸣, 王金陵, 等. 光周期对大豆叶片内源激素含量及其平衡的影响[J]. 作物学报, 1996, 22(6): 661—666.
- [52] 董志新, 傅金民, 张煜星. 大豆栽培生理的激素调控效应[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2001, 5(4): 339—342.
- [53] Cakmak I, Marschner H, Bangerth F. Effect of zinc nutritional status on growth, protein metabolism and levels of Indole-3-acetic acid and other phytohormones in bean (*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. Journal of Experimental Botany, 1989, 40: 405—412.
- [54] King R W. Absciscic acid in developing wheat grains and its relationship to grain growth and maturation[J]. Planta, 1976, 132: 43—51.
- [55] 王树安, 王纪华, 梁振兴. 杂种小麦源库基本特性的研究[J]. 作物学报, 1994, 20(4): 426—431.
- [56] Quebedeaux B, Sweetser P B, Rowell J C. Absciscic acid levels in soybean reproductive structures during development[J]. Plant Physiol., 1976, 58: 363—366.
- [57] 刘晓冰, 金剑, 王光华, 等. 蛋白质含量不同的大豆籽粒形成过程中内源激素活性的变化[J]. 大豆科学, 2000, 19(3): 238—242.
- [58] Eeuwens C J, Schwabe W W. Seed and pod wall development in *Pisum sativum* L. in relation to extracted and applied hormones[J]. J. Expt. Bot., 1975, 26: 1—14.
- [59] Hsu F C. Absciscic acid accumulation in developing seeds of *Phaseolus vulgaris* L.[J]. Plant Physiol., 1979, 63: 552—556.
- [60] Fisher E, Raschke K, Stitt M. Effect of absciscic acid on photosynthesis in whole leaves; changes in CO<sub>2</sub> assimilation, levels of carbon—reduction—cycle intermediates, and activity of ribulose—1,5—bisphosphate carboxylase[J]. Planta, 1986, 169: 536—545.
- [61] Schussler J R, Brenner M L, Brun W A. Absciscic acid and its relationship to seed filling in soybean[J]. Plant Physiol., 1984, 76: 301—306.
- [62] Schussler J R, Brenner M L, Brun W A. Relationship of endogenous absciscic acid to sucrose level and seed growth rate of soybeans[J]. Plant Physiol., 1991, 96: 1308—1313.
- [63] 郭子彪, 盖钧镒. 内源激素 IAA、ABA 对大豆萌发子叶胚性愈伤组织诱导及其分化的调控[J]. 大豆科学, 1997, 16(3): 194—198.
- [64] Clifford P E, Offler C E, Patrick J W. Growth regulators have rapid effects on photosynthate unloading from the seed coats of *Phaseolus vulgaris* L.[J]. Plant Physiol., 1986, 80: 635—637.
- [65] 张蜀秋, 戴玉玲, 杨世杰. 外源激素对大豆种子内源 ABA 水平的影响及其和同化物积累的关系[J]. 植物学报, 1998, 40(7): 642—646.
- [66] Myers P N, Setter T L, Madison J T. Absciscic acid inhibition of endosperm cell division in cultured maize kernels[J]. Plant Physiol., 1990, 94: 1330—1336.
- [67] 王纪华, 王树安, 赵冬梅, 等. 玉米籽粒发育的调控研究 III 离体条件下的化学调控机理探讨[J]. 作物学报, 1996, 22(2): 208—212.
- [68] Wolf, Jeschke W D, Hartung W. Long distance transport of absciscic acid in NaCl—treated intact plants of *Lupinus albus* [J]. J. Exp. Bot., 1990, 226: 593—600.
- [69] Davies P J. (ed.) Plant hormones[M]. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995, 140—157.
- [70] Jones H D, Smith S J, Desikan R, et al. Heterotrimeric G proteins are implicated in gibberellin induction of  $\alpha$ -amylase gene expression in wild oat aleurone[J]. Plant Cell, 1998, 10: 245—254.
- [71] 戴玉玲, 张蜀秋, 杨世杰. 细胞分裂素对大豆种子发育期同化物卸出及胚代谢的影响[J]. 作物学报, 1998, 24(5): 613—617.
- [72] 张石城, 刘祖祺. 植物化学调控原理与技术[M]. 北京: 中国农业科技出版, 1999. 239—256.
- [73] Centeno M L, Rodriguez R, Berros B, Rodriguez A. Endogenous hormonal content and somatic embryogenic capacity of *Corylus avellana* L cotyledons[J]. Plant Cell Reports, 1997, 17(2): 139—144.
- [74] Barclay G F, McDavid C R. Effect of benzylaminopurine on fruit set and seed development in pidgeonpea (*Cajanus cajan*). Scientia Horticulture, 1998, 72(2): 81—86.
- [75] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Activities of enzymes involved in sucrose—to—starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling Field [J]. Crops Research, 2003, 81(1): 69—81.
- [76] Herzog H, Geisler G. Effect of cytokinin applications on the assimilate deposition and endogenous cytokinin activity of the caryopsis in two summer wheat cultivars[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 1977, 144: 230—242.

- Agric, 1979, 30: 463—468.
- [25] Astwood J D, Leach J N, Fuchs R L. Stability of food allergens to digestion in vitro[J]. Nat. Biotechnol, 1996, 14: 1269—1273.
- [26] Bau A M, Villaume C; Nicolas J P, et al. Effect of germination on chemical composition, biochemical constituents and antinutritional factors of soya bean (*Glycine max*) seeds [J]. J. Science. Food Agric. 1997, 73: 1—9.
- [27] Romagnolo D, Polan C E, Barbeau W E. Degradability of soybean meal protein fractions as determined by sodium dodecyl sulfate—polyacrylamide gel electrophoresis[J]. J. Dairy Science, 1990, 73: 2379—2385.
- [28] Aufrere J, Graviou D, Michalet-Doreau, B. Degradation in the rumen of protein of two legumes, soybean meal and field pea [J]. Reprod. Nutr. Dev, 1994, 34: 483—490.
- [29] Boonvisut S, Whitaker J R. Effect of heat, amylase and disulphide bond cleavage on the in vitro digestibility of soyabean proteins[J]. Agric Food Chem, 1976, 24: 1130—1135.
- [30] Santoro L G, Grant G, Pusztai A. Differences in the degradation in vitro and in vitro of phaseolin, the major storage protein of *Phaseolus vulgaris* seeds [J]. Biochem Soc Trans, 1988, 16: 612—613.
- [31] 赵元. 大豆球大豆球蛋白及  $\beta$ -伴大豆球蛋白在仔猪体内消化动力学研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2006: 31.
- [32] Perez M D, Mills E N C, Lambert N, et al. The use of anti-soya globulin antisera in investigating soya digestion in vivo [J]. Science of Food and Agriculture, 2000, 80: 513—521.
- [33] Lalles J P, Tukur H M, Salgado P, et al. Immunochemical studies on gastric and intestinal digestion of soybean Glycinin and  $\beta$ -Conglycinin in Vivo [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1999, 47: 2797—2806.
- [34] 孙鹏, 秦贵信. 蒸汽处理对纯化大豆抗原含量及免疫原性的影响[J]. 中国兽医学报, 2006, 26(5): 551—554.
- [35] Li D F, Nelssen J L, Reddy P G, et al. Interrelationship between hypersensitivity to soybean proteins and growth performance in early-weaned pigs [J]. Journal of Animal Science, 1991, 69: 4062—4069.
- ~~~~~
- (上接 612 页)
- [77] Nagel L, Brewster R, Riedell W E, Reese R N. Cytokinin regulation of flower and pod set in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) [J]. Annals of Botany, 2001, 88: 27—31.
- [78] Weiler E W, Ziegler H. Determination of phytohormones in phloem exudate from tree species by radioimmunoassay [J]. Planta, 1981, 152: 168—170.
- [79] 王罡, 王萍, 吴颖. 生长素诱导大豆未成熟子叶胚胎发生效应的研究[J]. 吉林农业科学, 2002, 27(2): 7—10.
- [80] Reed A J, Singletary G W. Roles of carbohydrate supply and phytohormones in maize kernel abortion [J]. Plant Physiol., 1989, 91: 986—992.
- [81] 张凤路, 王志敏, 赵明, 等. 玉米籽粒败育过程的激素变化[J]. 中国农业大学学报, 1999, 4(3): 1—4.
- [82] Brocard—Gifford I M, Lynch T J, Finkelstein R R. Regulatory network in seeds integrating developmental, abscisic acid, sugar, and light signaling [J]. Plant Physiology, 2003, 131: 78—92.
- [83] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants [M]. 3rd ed. New York, Academic Press, 1997.
- [84] 周燮. 植物激素的研究动向 [J]. 世界农业, 1994, 4: 16—18.
- [85] 李宗霆, 周燮. 植物激素及其免疫检测技术 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996. 114—116.
- [86] Kakiuchi K, Kobata T. Shading and thinning effects on seed and shoot dry matter increase in determinate soybean during the seed—filling period [J]. Agron. J., 2004, 96: 398—405.
- [87] 常汝镇, 邱丽娟, 李向华. 我国大豆的生产和创新研究 [J]. 中国农学通报, 2001, 17(3): 91—93.