

异交率对大豆不育系种子质量的影响及调控方法

赵鑫, 彭宝, 张井勇, 闫昊, 张春宝, 赵丽梅

(吉林省农业科学院 大豆研究所/大豆国家工程研究中心, 吉林 长春 130033)

**摘要:**为查明一些大豆不育系成熟期不落叶和皱缩种子比例偏高的原因,2015 – 2016 年以低、中、高异交率的不育系和保持系为材料,分析了库源流特征和皱缩种子的产生规律,并探讨了不同调控方法对降低皱缩种子比例的有效性。结果表明:R6 期开始,中低异交率不育系的叶片 SPAD 值下降速度明显慢于其同型保持系,而高异交率不育系的变动趋势则与保持系趋同,并且其营养器官内的 NPK 元素能够更快更彻底地转移至种子;皱缩种子比例偏高会显著降低种子的发芽势和发芽率,通过改变收获时期降低皱缩种子比例的效果并不明显,过早收获反而不利于种子发育;剪叶和稀植能够有效提高异交率,降低皱缩种子的比例。因此,异交率偏低导致的源库比例失衡是一些大豆不育系成熟期不落叶和皱缩种子比例偏高的直接原因,通过剪叶、稀植等方法提高不育系异交率是改善这些问题的有效方法。

**关键词:**异交率;大豆不育系;皱缩种子;源库关系;调控方法

**中图分类号:**S565. 1      **文献标识码:**A      **DOI:**10. 11861/j. issn. 1000-9841. 2017. 04. 0487

Influence of Out-crossing Rate on Seed Quality in Sterile Soybean Lines and Regulating Ways

ZHAO Xin, PENG Bao, ZHANG Jing-yong, YAN Hao, ZHANG Chun-bao, ZHAO Li-mei

(Soybean Research Institute of Jilin Academy of Agriculture Sciences/National Engineering Research Center of Soybean, Changchun 130033, China)

**Abstract:** To investigate the reason of no fallen leave and high shrinking seeds proportion in some sterile lines in soybean, sterile lines with low, middle and high out-crossing rate and its maintainer lines were used from 2015 to 2016 to analyze the traits of sink-source characteristics, rule of shrinking seeds appearance and effectiveness of different regulating ways. The results showed that leaf SPAD value in sterile lines with low and middle out-crossing rate declined obviously slowly than its maintainer lines, however, the trends was convergence between high out-crossing rate sterile and its maintainer line. The elements of N, P, K in vegetative organs in high out-crossing rate sterile line could be moved faster and thoroughly to seeds. High proportion of shrinking seeds lower germinate force and rate apparently, but the effectiveness by changing harvest time was limited, on the contrary, harvesting too early went against development of seeds. Cutting leave and rarely planting could enhance out-crossing rate and lower proportion of shrinking seeds effectively. Therefore, low out-crossing rate was the direct reason of no fallen leave during mature stage and high proportion shrinking seeds in some sterile lines, through cutting leave and rarely plant to enhance out-crossing rate was effective way to improve those problems.

**Keywords:** Out-crossing rate; Sterile line; Shrinking seed; Source-Sink relationship; Regulating ways

杂交大豆是吉林省农业科学院首先育成的<sup>[1]</sup>,相对于常规大豆和杂交大豆在冠层<sup>[3-5]</sup>、根系<sup>[2-3]</sup>和产量<sup>[6-8]</sup>等方面具有明显优势。因此,杂交大豆是提高大豆单产的重要途径,具有很好的发展前景。然而,在利用不育系配制组合时,经常有一些组合的不育系在豆荚成熟期无法正常落叶,茎秆仍然鲜活粗壮,给收获带来很大不便。并且,这些不育系的豆荚在收获、风干、脱粒后,经常有许多无法归圆、种皮皱缩严重的种子存在,严重影响种子的外观品质,给杂交大豆产业化带来一定的困难。

植物种子皱缩现象最早为孟德尔发现,之后,很多学者又发现或研究了花生<sup>[9]</sup>、拟南芥<sup>[10]</sup>、向日葵<sup>[11]</sup>、玉米<sup>[12]</sup>和小麦<sup>[13]</sup>等作物中皱缩突变体的形

成机理。除了遗传因素,有学者认为植物皱缩种子的形成与淀粉酶的活性<sup>[13]</sup>有关,还有学者认为与糖代谢障碍<sup>[14-15]</sup>有关。彭玉华等<sup>[16]</sup>研究指出,北方大豆引种南方,由于生育期间干旱失水,会引起皱缩种子的产生。但是很显然,这并不是杂交大豆不育系皱缩种子产生的原因,因为不育系和保持系的生长环境完全相同。另外,很多研究也证明植物源库关系会显著影响植物库器官的产量和品质表现<sup>[17-18]</sup>。

为了查明一些不育系成熟期不落叶和皱缩种子产生的原因,本研究采用不同异交率的不育系和其同型保持系为试验材料,进行生育期间源库流特征分析,探索皱缩种子的产生规律,并探讨改善这

收稿日期:2017-03-27  
基金项目:国家重点研发计划(2016YFD0101502);吉林省科技厅重大科技攻关项目(20170201001NY)。  
第一作者简介:赵鑫(1984 - ),男,博士,助研,主要从事作物生理生态研究。E-mail: zhaoxin8401@163. com。  
通讯作者:赵丽梅(1964 - ),女,博士,研究员,主要从事大豆杂种优势利用研究。E-mail: l\_mzhao@126. com。

些现象的有效途径,为最终阐明、解决这一问题提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

根据历年的测试数据,选择低、中、高异交率的不育系及其同型保持系各 1 对,分别为 RN-JLC-MS28A(低异交率)、RN-JLCMS28B, RN-JLCMS21A(中等异交率)、RN-JLCMS21B, RN-JLCMS82A(高异交率)、RN-JLCMS82B。为了方便描述,在后文中以不育系 A1、A2 和 A3 代之,与之对应的保持系则以保持系 B1、B2 和 B3 代之。

1.2 试验设计

试验于 2015 - 2016 年在吉林省农业科学院大豆研究所范家屯试验基地的网室内进行。3 组不育系及保持系分别相间种植于 3 个独立的网室,每穴 2 株,行距 60 cm,株距 40 cm。开花期(R1)放蜜蜂授粉。2015 年,设置生理成熟期(R7)、完熟期(R8)后 5 和 10 d 3 个收获期处理;2016 年设 3 个处理:a,开花前剪除整个植株所有三出复叶中间的 1 个小叶;b,开花前剪除整个植株所有三出复叶两侧的 2 个小叶;c,开花前每穴拔掉 1 株不育系,使每穴不育系数量由 2 株减为 1 株;每个处理均取 3 ~ 4 穴。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片 SPAD 值 2015 和 2016 年,用 TYS-A 型叶绿素仪分别在盛花期(R2)、始粒期(R5)、鼓粒期(R6)和生理成熟期(R7)测定大豆植株主茎上方充分展开的第 3 个叶片的 SPAD 值。

1.3.2 营养器官干物质和 N、P、K 元素含量 2015 和 2016 年,以豆荚状态为依据,分别在鼓粒初期(R5)和生理成熟期(R7),选取有代表性的植株 4 ~ 6 株,按叶片、叶柄、茎秆、荚皮、籽粒 5 部分分解,80℃烘干至恒重后测干重,粉碎后测定 N、P、K 含

量。N、P、K 含量的测定方法分别是纳氏比色法、钼兰比色法和四苯硼钠比浊法。

1.3.3 发芽势和发芽率 针对 2015 年不同收获时期的处理,在室内用培养皿测定不同处理条件下的发芽率和发芽势。其中,发芽势和发芽率分别指发芽试验第 4 天和第 7 天的发芽种子比例。

1.3.4 产量构成指标 各处理收获后,分别测定不育系和保持系的单株籽粒产量、单株有效荚数、单株粒数和单株皱缩种子数。

1.4 数据分析

采用 Excel 2010 和 SAS 9.0 进行分析和处理。由于叶片 SPAD 值和营养器官 N、P、K 元素的含量和转移相关指标在 2015 和 2016 年的变化趋势相同,因此文中以两年平均值进行图表制作和分析,公式如下:

转移量 = R5 期单株元素总量 - R7 期单株元素总量

转移速度 = 转移量 ÷ R5 ~ R7 天数

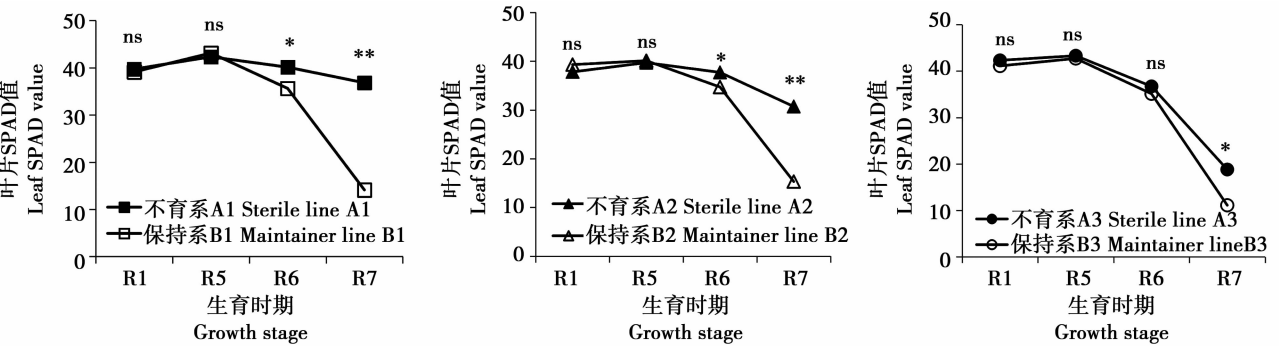
转移率 = 单株种子内元素总量 ÷ R5 期单株元素总量

异交结实率 = 不育系结荚数 ÷ 保持系结荚数 × 100%。

2 结果与分析

2.1 不同异交率大豆不育系生育期间库源流特征分析

通过对不同异交率大豆不育系及保持系主要生育时期叶片 SPAD 值的比较分析(图 1)可知,所有不育系的叶片 SPAD 值在 R5 期前与保持系没有显著性差异,但是,从 R6 期开始,中低异交率不育系 A1 和 A2 的叶片 SPAD 值的下降速度显著低于保持系,而高异交率不育系 A3 的叶片 SPAD 值更接近保持系。



图中数据为两年平均值;ns、\* 和 \*\* 分别表示差异不显著,0.05 水平差异显著和 0.01 水平差异显著。  
The data in figure is average value of two years. The ns, \* and \*\* in figure means no significant, significant at 0.05 and 0.01 level, respectively.

图 1 不同异交率大豆不育系及保持系主要生育时期叶片 SPAD 值的变化

Fig. 1 Changes of leaf SPAD value in soybean sterile and maintainer lines with different outcrossing rates

通过对不同异交率大豆不育系主要生育时期营养器官 NPK 元素的含量(表 1)分析可知,不育系 A1、A2 和 A3 中各器官 N、P、K 含量在鼓粒初期(R5),没有出现有规律的差异;而在生理成熟期(R7),高异交率不育系 A3 中营养器官(籽粒除外)的 N、P、K 元素含量明显低于中、低异交率不育系 A2 和 A1。

表 1  不同异交率大豆不育系主要生育时期各器官 N、P、K 元素的含量

Table 1  Concentrations of N, P and K in each organ in soybean sterile lines with different out-crossing rate on main reproductive stage

(%)

生育时期 Growth stage	器官 Organ	不育系 A1 Sterile line A1			不育系 A2 Sterile line A2			不育系 A3 Sterile line A3		
		N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O
R5	叶片 Leaf	4.12	0.28	1.86	4.11	0.34	2.33	4.28	0.29	2.17
	叶柄 Petiole	1.39	0.23	3.33	1.45	0.26	3.21	1.39	0.21	3.87
	茎秆 Stem	1.34	0.19	2.11	1.39	0.37	1.76	1.75	0.23	2.65
	荚皮 Pod wall	1.33	0.37	2.88	1.47	0.25	3.13	1.33	0.35	3.68
	籽粒 Seed	4.77	0.42	2.26	4.11	0.66	2.93	4.87	0.53	3.43
R7	叶片 Leaf	3.17	0.24	1.31	2.23	0.33	1.19	1.71	0.13	1.03
	叶柄 Petiole	1.17	0.18	2.25	0.81	0.18	1.97	0.81	0.11	1.22
	茎秆 Stem	1.27	0.18	1.45	0.61	0.22	1.41	0.37	0.07	0.85
	荚皮 Pod wall	1.68	0.19	3.47	1.28	0.32	3.11	0.86	0.12	5.36
	籽粒 Seed	5.68	0.47	1.69	5.27	0.49	1.89	5.41	0.49	1.77

表中数据为两年平均值。  
Data in table is average value of two years.

通过对不同异交率大豆不育系主要生育时期营养器官 N、P、K 元素的分配率(表 2)可知,在鼓粒初期(R5),不同异交率不育系中大部分的 N、P、K 元素均存在于叶片之中,其次是茎秆和叶柄,荚皮中营养元素的分配比例最低,但是各器官营养元素的含量在不同异交率不育系之间没有显示出有规律的变化;而在生理成熟期(R7),籽粒中 N、P、K 含量与异交结实率显示出很强的正相关,高异交率不育系 A3 的籽粒中 N、P、K 的分配比例高达 65.3%、67.1%和 40.7%,显著高于中、低异交率不育系 A2 和 A1,说明高异交结实率显著提高了成熟期营养元素在生殖器官的分配比例。

表 2  不同异交率大豆不育系主要生育时期各器官 N、P、K 元素的分配率

Table 2  Percentage of distribution of N, P and K element in each organ of soybean sterile lines with different out-crossing rate at main growth stage

(%)

生育时期 Growth stage	器官 Organ	不育系 A1 Sterile line A1			不育系 A2 Sterile line A2			不育系 A3 Sterile line A3		
		N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O
R5	叶片 Leaf	56.9	41.0	38.7	58.2	36.0	32.1	59.3	36.8	30.1
	叶柄 Petiole	11.1	16.7	25.1	14.8	20.1	28.9	10.9	15.1	24.2
	茎秆 Stem	26.1	33.1	27.8	21.4	36.1	28.6	23.3	37.3	33.1
	荚皮 Pod wall	4.2	8.1	7.7	4.4	5.7	9.1	5.3	9.1	11.7
	籽粒 Seed	1.7	1.1	0.7	1.2	2.1	1.3	1.2	1.7	0.9
R7	叶片 Leaf	27.4	21.3	27.8	30.3	31.7	24.8	20.1	13.4	17.5
	叶柄 Petiole	13.1	12.8	14.2	7.9	7.1	22.5	5.2	7.7	12.4
	茎秆 Stem	27.1	40.4	36.6	14.8	24.4	28.2	5.6	7.1	18.7
	荚皮 Pod wall	5.3	5.7	9.7	3.9	9.1	13.1	3.8	4.7	10.7
	籽粒 Seed	27.1	19.8	11.7	43.1	27.7	18.3	65.3	67.1	40.7

表中数据为两年平均值。  
Data in table is average of two years.

通过对鼓粒初期(R5)至生理成熟期(R7)营养器官 N、P、K 的转移状况(表 3)的分析可知,高异交率不育系 A3 中营养器官 N、P、K 的转移速度、转移率和转移量均高于中低不育系 A2 和 A1,其中 N、P、

K 元素的转移率在不同异交率不育系间均差异显著,说明高异交率显著促进了营养元素向籽粒的转移。

表 3 鼓粒初期(R5)至生理成熟期(R7)营养器官 N、P、K 的转移状况

Table 3 Status of distribution of N, P and K element in vegetative organs from R5 to R7 stage

元素	不育系	转移速度	转移量	转移率
Element	Sterile line	Distribution speed	Distribution amount	Distribution percentage
		/(g·plant <sup>-1</sup> ·d <sup>-1</sup> )	/(g·plant <sup>-1</sup> )	/%
N	A1	2.1 c	95.4 d	40.3 e
	A2	4.1 a	180.7 ab	53.1 c
	A3	4.7 a	196.3 a	63.8 b
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	A1	0.3 d	26.4 f	25.7 f
	A2	0.5 d	18.4 e	40.2 e
	A3	0.6 d	21.3 e	70.7 a
K <sub>2</sub> O	A1	2.3 c	93.8 d	40.8 e
	A2	3.7 b	149.9 c	42.7 d
	A3	4.3 ab	173.3 b	49.3 c

同一列数字后的不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。下同。

Different lowercase in the same column mean significant difference at 0.05 level. The same below.

2.2 不同异交率杂交大豆不育系种子质量及调控方法

通过对不同收获时期大豆不育系皱缩种子比例(表 4)的分析可知,不育系 A1、A2 和 A3 的异交结实率差别显著,由低到高分别是 35.1%、63.7%和 79.3%。所有保持系的皱缩种子比例均极低,没有超过 2%;而中、低异交率不育系(A1 和 A2)的皱

缩种子的比例都极显著高于其同型保持系;除 R7 期外,高异交率不育系 A3 的皱缩种子的比例接近其同型保持系,达到极低的水平。这说明异交结实率对皱缩种子的比例有较强的影响。从不同收获时期对种子的影响来看,R7 期收获种子的皱缩比例均较高,分别达到了 21%、25%和 34%,说明过早收获种子不能起到降低皱缩种子比例的作用。

表 4 收获时期对不同异交率大豆不育系皱缩种子比例的影响(2015 年)

Table 4 Influence of various harvest time on shrinking seeds proportion of soybean sterile lines with different out-crossing rate (2015)

	单株结荚数 Pods number per plant	皱缩种子的比例 Proportion of shrinking seeds/%				异交结实率 Outcrossing rate /%
		R7	R8	R8 + 5 d	R8 + 10 d	
不育系 A1 Sterile line A1	27	21 c	17 b	10 b	13 b	35.1
保持系 B1 Maintainer line B1	77	1 d	1 c	2 c	2 c	
不育系 A2 Sterile line A2	58	25 b	41 a	27 a	39 a	63.7
保持系 B2 Maintainer line B2	91	1 d	1 c	2 c	2 c	
不育系 A3 Sterile line A3	88	34 a	2 c	3 c	2 c	79.3
保持系 B3 Maintainer line B3	111	1 d	1 c	2 c	1 c	

通过对不同收获时期大豆不育系和保持系种子发芽率和发芽势(表 5)的分析可知,所有不育系种子的发芽势和发芽率均低于其同型保持系。但

是,异交率对种子发芽势和发芽率的影响并不一致,比如中等异交率不育系 A2 的发芽率和发芽势显著低于另外 2 个不育系;结合表 5 的数据来看,与

异交率相比,皱缩种子的比例应该是不育系 A2 发 期来看,R7 期收获种子的发芽势和发芽率显著低  
芽率和发芽势低下的更直接原因。从不同收获时 下,说明过早收获对种子发育非常不利。

表 5 收获时期对大豆不育系和保持系种子发芽率和发芽势的影响(2015 年)  
Table 5 Influence of various harvest time on seed germination potential and germination  
rate of soybean sterile and maintainer lines ( % )

材料 Material	发芽势 Germination force				发芽率 Germination rate			
	R7	R8	R8 + 5 d	R8 + 10 d	R7	R8	R8 + 5 d	R8 + 10 d
A1	38 c	42 c	31 e	33 d	70 b	88 c	80 d	81 c
B1	43 b	48 b	43 b	40 c	97 a	92 b	93 bc	94 a
A2	38 c	41 c	36 d	40 c	57 e	69 d	69 e	73 d
B2	47 a	47 b	39 c	46 b	68 c	93 ab	91 c	90 b
A3	37 c	47 b	43 b	45 b	65 d	93 ab	94 b	95 a
B3	47 a	57 a	51 a	49 a	69 bc	95 a	99 a	95 a

通过对剪叶和稀植处理对大豆不育系异交率 穴 2 株减为每穴 1 株)均显著提高了中低异交率不  
和皱缩种子比例的影响(表 6)分析可知,剪叶处理 育系 A1 和 A2 的异交率,并降低了皱缩种子的  
b(剪掉所有三出复叶两侧的 2 片小叶)和稀植(每 比例。

表 6 剪叶和稀植处理对大豆不育系异交率和皱缩种子比例的影响(2016 年)  
Table 6 Influence of treatments of cutting leave and rarely planting on outcrossing rate  
of soybean sterile lines and proportion of shrinking seeds

处理 Treatment	异交结实率 Out-crossing rate/%			皱缩种子比例 Proportion of shrinking seeds/%		
	A1	A2	A3	A1	A2	A3
对照 CK	31.6 b	64.9 c	76.1 b	8.1 b	44.9 a	1.1 a
a	32.9 b	69.1 b	77.9 b	11.2 a	36.7 b	0.9 a
b	39.7 a	74.5 a	83.2 a	3.1 c	17.1 d	0.9 a
稀植 Rarely planting	38.1 a	75.3 a	82.7 a	5.4 c	24.2 c	1.0 a

### 3 结论与讨论

本研究结果说明异交率对大豆不育系库源流的影响显著。中低异交率的不育系,成熟期库少源多,大量的营养物质无处转移,是其茎秆在成熟期依然粗壮繁茂的直接原因。而高异交率则能显著增强库容,使营养元素更快更彻底地从营养器官转移至籽粒,有助于不育系成熟期正常茎枯落叶。管春英<sup>[19]</sup>和傅金民等<sup>[20]</sup>的研究也说明大豆源库关系能够显著影响种子产量和品质。这些研究结果与本研究的结论相一致。

关于不育系皱缩种子的产生规律,本研究的结果说明这一现象与不育系异交率高低有密切关系。异交率越高的不育系,皱缩种子的比例越低(表 5)。并且,所有不育系皱缩种子的比例都显著高于其同型保持系,说明不育基因本身对皱缩种子的产生也

有显著影响。关于不育系皱缩种子产生的机理原因,还有待进一步研究。目前,植物种子皱缩的形成机理一般可分为两类<sup>[9]</sup>:一类是由物质合成代谢相关基因引起的种子营养成分的合成障碍类型,比如玉米 sh2 突变体<sup>[30]</sup>,拟南芥 wri1 突变体<sup>[10]</sup>等;另一类则是因种子物质卸载能力下降引发的种子发育进程受阻,比如玉米 Miniaturel 突变体<sup>[31]</sup>,以及大麦 seg 突变体<sup>[32]</sup>等。由于皱缩种子比例偏高仅发生在中低异交率的不育系中,因此其产生原因很有可能属于第二类。

在种子内物质代谢方面,李正德等<sup>[13]</sup>在研究 t 型小麦不育系种子皱缩问题时,指出成熟期种子内  $\alpha$  淀粉酶的活性特异性提高是皱缩种子产生的直接原因。崔光军<sup>[9]</sup>和骆兵<sup>[21]</sup>在研究花生皱缩突变体时指出,与普通花生相比,皱缩突变体中与蔗糖代谢有关的蔗糖磷酸合成酶的活性显著低下,而

蔗糖合成酶(裂解方向)的活力则显著提高。这些结果说明,杂交大豆不育系皱缩种子的产生也很可能与糖类代谢有关,并且不育基因在皱缩种子产生过程中的作用也不能忽视。

种皮对植物种子不仅有保护的作用,其本身也是其内部代谢活动的重要器官,并受到自身源库关系的深刻影响<sup>[26-29]</sup>。皱缩种子不仅会影响种子的外观品质,还会显著降低种子发芽率和发芽势。然而,通过改变收获时期降低皱缩种子比例的效果并不明显,过早收获反而不利于种子发芽率和发芽势的提高。去叶和稀植试验的结果表明,提高异交率才是降低皱缩种子比例的有效途径。

在应用杂交大豆不育系配制组合时,高优势和高制种产量并不总是一致的。一些杂种优势高的组合的异交率却并不一定高。通过合理去叶或稀植可有效提高通透性,增加蜜蜂传粉有效性,不仅可以提高中低异交率不育系的结实率,还可改善成熟期不落叶和皱缩种子比例偏高的问题,从而为合理利用杂种优势高、但异交结实率偏低的不育系提供有利条件。

参考文献

[1] 赵丽梅,孙寰,王曙明,等. 大豆杂交种杂交豆1号选育报告[J]. 中国油料作物学报,2004,26(3):15-17. (Zhao L M, Sun H, Wang S M, et al. Breeding of hybrid soybean Hybrid 1 [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2004, 26(3): 15-17. )

[2] 张伟,邱强,赵婧,等. 杂交大豆根系形态生理特性与产量的关系[J]. 大豆科学,2014, 33(3):347-352. (Zhang W, Qiu Q, Zhao J, et al. Relationship between root morphological characters and yield of hybrid soybeans [J]. Soybean Science, 2014, 33(3): 347-352. )

[3] 张伟,赵婧,邱强,等. 杂交大豆生殖生长期冠层生理及产量构成特征[J]. 作物学报,2013, 39(12):2192-2200. (Zhang W, Zhao J, Qiu Q, et al. Canopy physiology and characteristics of yield components during reproductive stage in soybean hybrids [J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(12): 2192-2200. )

[4] 王志新,郭泰,苏宁,等. 大豆杂种优势高优势组合筛选及稳定性分析[J]. 中国农学通报, 2001, 17(2):27-29. (Wang Z X, Guo T, Su N, et al. Selection of high-superiority cross combination for soybean heterosis and its stability analysis [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2001, 17(2): 27-29. )

[5] 彭宝,赵丽梅,王曙明,等. 高产杂交大豆新品种杂交豆2号制种技术[J]. 大豆科技,2008(4):46-47. (Peng B, Zhao L M, Wang S M, et al. High production hybrid soybean new variety Hyb-Soy 2 and hybrid seed production technology [J]. Soybean Science & Technology, 2008(4): 46-47. )

[6] 闫晓燕,邱强,石一鸣,等. 杂交大豆高产种植方式及合理群体结构的研究[J]. 吉林农业科学,2007,32(5):3-8. (Yan X Y, Qiu Q, Shi Y M, et al. Study on high yield planting hybrid soybean and reasonable population structure [J]. Journal of Jilin

Agricultural Sciences, 2007, 32(5):3-8. )

[7] 孙寰,赵丽梅,王曙明,等. 大豆杂种优势利用研究进展[J]. 中国油料作物学报,2003,25(1):92-100. (Sun H, Zhao L M, Wang S M, et al. A review of the utilization of heterosis in soybean [J]. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2003, 25(1): 92-100. )

[8] 王曙明,孙寰,赵丽梅,等. 中国大豆雄性不育和杂种优势利用研究进展与问题分析[J]. 大豆科学,2009,28(6):1089-1102. (Wang S M, Sun H, Zhao L M, et al. Progress and problem analysis on soybean male sterility and heterosis exploitation in China[J]. Soybean Science, 2009, 28(6): 1089-1102. )

[9] 崔光军. 花生突变体种子皱缩形成机理及其遗传研究[D]. 山东:山东农业大学,2010:36-70. (Cui G J. Research on formation mechanism and genetic analysis of wrinkled seed of mutant in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [D]. Shandong: Shandong Agricultural University, 2010: 36-70. )

[10] Nicole F, Christoph B. Wrinkled1: A novel, low-seed-oil mutant of *Arabidopsis* with a deficiency in the seed-specific regulation of carbohydrate metabolism [J]. Plant Physiology, 1998, 118: 91-101.

[11] Monica V C, Enrique M F, Rafael G. Lipid characterization of a wrinkled sunflower mutant [J]. Phytochemistry, 2008, 69: 684-691.

[12] Cheng W H, Taliencio E W, Chourey P S. The miniature seed locus of maize encodes a cell wall invertase required for normal development of endosperm and maternal cells in the pedice [J]. The Plant Cell, 1996, 8: 971-983.

[13] 李正德,王成社,杨天章,等. 小麦T型雄性不育系及其杂交种种子皱缩问题的研究[J]. 西北农业大学学报,1987,15(2):1-9. (Li Z D, Wang C S, Yang T Z, et al. Studies of shriveled seeds of male-sterile lines and their hybrids with *T. timopheevi* cytoplasm in wheat[J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, 1987, 15(2): 1-9. )

[14] Tsai C Y, Larkins B A, Glover D V. Interaction of the Opaque-2 gene with starch forming mutant genes on the synthesis of zero in maize endosperm[J]. Biochemistry Genetic, 1978, 16: 883-896.

[15] Hedley C L, Smith C M, Ambrose M J, et al. An analysis of seed development in *Pisum sativum* L. The effect of the *r* locus on the growth and development of the seed[J]. Annals of botany, 1986, 58: 371-379.

[16] 彭玉华,胡水秀. 北方大豆种质引种南方后种子皱缩的研究[J]. 大豆科学,1997,16(4): 343-347. (Peng Y H, Hu S X. Study on shriveled seeds of soybean developed in northern & grown in southern area[J]. Soybean Science, 1997, 16(4): 343-347. )

[17] 赵洪梅,郑洪兵. 改变源库关系对大豆产量生理的影响[J]. 大豆科学,2009,28(4):736-739. (Zhao H M, Zheng H B. Research advance on physiological changes respond to a literation of source-sink relationship in soybean[J]. Soybean Science, 2009, 28(4): 736-739. )

[18] 王光华,刘晓兵,杨恕平,等. 生殖生长期源库改变对大豆籽粒产量和品质的影响[J]. 大豆科学,1999,18(3):234-241. (Wang G H, Liu X B, Yang S P, et al. Changes of sink-source relationship during reproductive stage on yield and quality of soybean seeds[J]. Soybean Science, 1999, 18(3): 234-241. )

[19] 管春英. 改变源库关系对大豆产量与品质的影响[D]. 吉林:

吉林农业大学, 2005: 45-46. ( Guan C Y. Effects of changing source-sink relationship on yield and quality in soybean[ D]. Jilin; Jilin Agricultural University, 2005: 45-46. )

[20] 傅金民, 张康零, 苏芳. 大豆产量形成期光合速率和库源调节效应[J]. 中国油料作物学报, 1998, 20(1): 51-56. ( Fu J M, Zhang K L, Su F. Photosynthesis rate and source-sink manipulation effects on podding characteristic in soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1998, 20(1): 51-56. )

[21] 骆兵. 利用花生突变体分析调控子仁饱满度的生理因素及其基因的研究[D]. 山东: 山东农业大学, 2013: 23-41. ( Luo B. Research in regulation of physiological factors and related genes for kernel plumpness with the peanut mutant[J]. Shandong: Shandong Agricultural University, 2013: 23-41. )

[22] Miron D, Schaffer A A. Sucrose phosphate synthase, sucrose synthase, and invertase activities in developing fruit of *Lycopersicon esculentum* Mill. and the sucrose accumulating *Lycopersicon hirsutum* Humb. and Bonpl[J]. Plant Physiology, 1991, 95: 623-627.

[23] Zrenner R, Salanoubat M, Willmitzer L, et al. Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants ( *Solanum tuberosum* L. ) [ J]. The Plant Journal, 1995, 7(1): 97-107.

[24] Golombek S, Rolletschek H, Wobus U, et al. Control of storage protein accumulation during legume seed development[J]. Journal of Plant Physiology, 2001, 158: 457-464.

[25] Weber H, Borisjuk L, Heim U, et al. Seed coat-associated invertases of fava bean control both unloading and storage functions: Cloning of cDNAs and cell type-specific expression [ J]. Plant Cell, 1995, 7: 1835-1846.

[26] Barratt D H P, Pullen A. Control of seed protein accumulation in field bean[J]. Annals of Botany, 1984, 54: 31-38.

[27] Farrar J, Pollock C, Gallagher J. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants[J]. Plant Science, 2000, 154(1): 1-11.

[28] Weber H, Borisjuk L, Wobus U. Sugar import and metabolism during seed development[J]. Trends in Plant Science, 1997, 2(5): 169-174.

[29] Weber H, Borisjuk L, Wobus U. Controlling seed development and seed size in *Vicia faba*: A role for seed coat-associated invertases and carbohydrate state [ J]. Plant Journal, 1996, 10: 823-834.

[30] Laughnan J R. The effect of the sh2 factor on carbohydrate reserves in the mature endosperm of maize [ J]. Genetics, 1953, 38: 485-499.

[31] Cheng W, Taliercio E W, Chourey P S. The miniature seed locus of maize encodes a cell wall Invertase required for normal development of endosperm and maternal cells in the pedice [ J]. The Plant Cell, 1996, 8, 971-983.

[32] Felker F C, Peterson D M, Nelson O E. Anatomy of immature grains of eight maternal effect shrunken endosperm barley mutants [ J]. American Journal of Botany, 1985, 72(2): 248-256.