



## 外源褪黑素对干旱胁迫下大豆鼓粒期生长特性的影响

曹 亮, 王明瑶, 邹京南, 于 奇, 金喜军, 张玉先

(黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江 大庆 163319)

**摘 要:** 鼓粒期是决定豆科作物产量高低的关键生育期, 为研究大豆鼓粒期干旱胁迫及褪黑素的调控效应, 于大豆鼓粒初期进行干旱胁迫和褪黑素处理, 比较不同处理间的形态指标、产量及其构成因素、光合参数和碳代谢指标。结果表明: 鼓粒期干旱胁迫导致单株荚数、单株粒数、百粒重和单株粒重显著减少, 较对照分别减少了 9.04%、6.21%、22.81% 和 27.44%。随着干旱胁迫时间的延长, 叶片  $P_n$ 、 $Tr$  和  $G_s$  逐渐降低,  $C_i$  逐渐升高, 叶片内的糖类物质含量(淀粉、蔗糖、果糖和葡萄糖)逐渐降低, 转化酶活性(酸性和中性)、蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶活性受到了显著的抑制。而施用褪黑素无论是在正常环境还是干旱胁迫下均可以改善叶片的光合参数, 不同程度地增加大豆的单株荚数和单株粒数, 最终显著提高了大豆产量, 褪黑素处理使正常环境下的大豆产量提高 4.74%, 使干旱环境下的大豆产量提高 12.43%。但正常环境下施用褪黑素对大豆叶片糖类物质含量及其相关酶活性无显著影响, 干旱胁迫下施用褪黑素却显著提高了大豆叶片内的糖类物质含量及其相关酶活性, 表明褪黑素可以有效地缓解干旱胁迫对植物生长发育造成的不利影响。

**关键词:** 大豆; 鼓粒期; 干旱胁迫; 褪黑素; 光合产物; 产量

## Effects of Exogenous Melatonin on the Growth Characteristics of Soybean During Seed-filling Period Under Drought Stress

CAO Liang, WANG Ming-yao, ZOU Jing-nan, YU qi, JIN Xi-jun, ZHANG Yu-xian

(Agronomy College of Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China)

**Abstract:** Seed-filling stage is the key growth period that determines the level of soybean yield. This experiment was conducted at the beginning of seed-filling in order to study the effects of drought stress and melatonin through comparing morphological indexes, yield and its components, photosynthetic parameters and carbon metabolic indicators. The results showed that drought stress caused a significant reduction in pod number per plant (9.04%), particle number per plant (6.21%), 100-seed weight (22.81%) and particle weight per plant (27.44%). With prolonged drought treatment, net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $Tr$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) were significantly reduced, and intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) was markedly increased. The levels of starch, sucrose, fructose and glucose were declined, and acid invertase, neutral invertase, sucrose phosphate synthase and sucrose synthase activities were restrained during drought stress treatment. Under normal and drought environments, melatonin pre-treatment caused a increase in pod number per plant, particle number per plant and yield because of photosynthetic parameters were improved. Melatonin pre-treatment caused a increase in yield under normal and drought (4.74% and 12.43%) environments. But melatonin treatment had no significant effect on carbohydrate contents and related enzyme activities. Under drought stress, melatonin pre-treatment increased carbohydrate contents and related enzyme activities. It indicates that melatonin can effectively alleviate the adverse effects of drought stress on plant growth and development.

**Keywords:** Soybean (*Glycine max* L.); Seed-filling period; Drought stress; Melatonin; Photosynthetic products; Yield

干旱是影响作物生长和产量形成的重要环境因素之一, 随着全球气候的不断变化, 干旱胁迫发生的频率和强度有逐年增加的趋势<sup>[1-2]</sup>。已有研究

表明, 当植物遭受干旱胁迫后, 体内的水分平衡被破坏, 并引起气孔关闭和光合速率下降, 使得叶绿体结构被破坏, 叶片光合色素含量显著降低, 造成

收稿日期: 2019-03-18

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0201000); 国家现代农业产业技术体系(CARS-04-01A)。

第一作者简介: 曹亮(1990-), 男, 博士, 主要从事大豆逆境栽培生理方面的研究。E-mail: miss9877@126.com。

通讯作者: 张玉先(1968-), 男, 博士, 教授, 博导, 主要从事大豆栽培生理研究。E-mail: zyx\_lxy@126.com。

光合损伤,并最终抑制植物的生长发育<sup>[34]</sup>。大豆是豆类作物中对干旱胁迫最敏感的一种,其抗旱性不仅与干旱强度、持续时间及胁迫时期有关,更与形态性状、品种基因型及生理生化反应等有关。曹秀清等<sup>[5]</sup>于大豆不同生育期进行干旱胁迫处理发现,大豆减产幅度依次为鼓粒成熟期>花荚期>分枝期>苗期,特别是鼓粒成熟期(83.0%)和花荚期(78.0%)严重干旱处理后基本绝收,可见,鼓粒期是大豆产量形成的关键生育期之一,张仟雨等<sup>[6]</sup>发现,大豆花期遭遇干旱胁迫可显著降低其株高和茎粗,使大豆籽粒产量较对照分别下降了46.9%(2013年)和81.6%(2014年)。

叶片既是作物进行光合作用的主要场所,也是合成糖类物质的主要场所,大豆的光合产物主要以淀粉形式暂时储存在叶片中,夜间经淀粉酶水解成蔗糖后由韧皮部运输到籽粒中。糖除了行使自身代谢功能外,还在分子水平上调控多种生理和发育过程,包括光合作用<sup>[7]</sup>。通常情况下,干旱胁迫会造成糖的积累,尤其是葡萄糖和果糖,导致碳氮比率失衡,这种现象对保护细胞结构和功能免受脱水破坏起到了积极的作用,即水分胁迫下的渗透调节<sup>[8]</sup>。而蔗糖磷酸合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)活性随着胁迫时间的延长而逐渐降低<sup>[9]</sup>。近年来,作物非生物胁迫已成为科学家们研究的热点,但对于作物干旱胁迫的研究多集中于玉米<sup>[1-2]</sup>和水稻<sup>[8]</sup>等主粮作物上,而关于干旱胁迫对大豆鼓粒期叶片光合产物及产量的研究较少,干旱胁迫造成大豆减产的机理也鲜有报道。

褪黑素是一种吲哚类色胺,化学名称为N-乙酰-5-甲氧基色胺,广泛存在于动植物中,参与并调控作物的多种生理生化过程,主要包括增强细胞分裂、促进侧根的生长、调控碳水化合物代谢和昼夜节律、改变花期、延缓叶片衰老等<sup>[10-11]</sup>。目前研究认为,在干旱胁迫条件下,褪黑素可增加黄瓜发芽率,并促进根系生长<sup>[10]</sup>,延缓干旱诱导的大豆叶片衰老<sup>[11]</sup>。尽管针对褪黑素抗旱作用的研究已有报道,但其结果还存在很大的局限性:一方面研究对象主要为园艺作物(如黄瓜、苹果等),对大田粮食作物的研究较少;另一方面,研究方法以PEG渗透胁迫模拟干旱为主,不能真正反映干旱这一自然过程<sup>[12]</sup>。尽管作物成熟由遗传基础和环境条件共同决定,但外源植物生长调节剂能够在一定程度上起到调节作用<sup>[13]</sup>。研究证实,植物激素在籽粒形成

和发育过程中对代谢物的转移和分配具有重要调控作用<sup>[14]</sup>,通过外源植物激素的施用,可望实现对干旱胁迫下鼓粒期间大豆植株碳平衡的调控,进而调控产量的形成。并且,与创新抗旱种质资源相比,通过施用外源激素提高作物抗旱能力、促进作物生长发育和产量提高是一种简单、有效、可操作性强的有效方法。本研究于大豆鼓粒期进行干旱胁迫,测定叶片光合产物及产量的变化,以期为东北地区大豆生产实践提供理论指导依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于2018年在黑龙江八一农垦大学栽培场进行,以绥农26为材料,5月20日播种,将8粒种子播种在直径30.0 cm,高33.0 cm的塑料桶内,蛭石、珍珠岩和黑钙土按体积比1:3:12混合作为基质并维持80%田间持水量。于大豆的子叶期(VC)定苗3株,以3盆为1个试验单元,采用完全随机试验设计,处理和对照各设置4次重复。

大豆鼓粒初期开始控水,共设置4个处理方式,分别为正常供水(田间持水量的80±5%,CK),正常供水+褪黑素(CK+M),干旱胁迫(田间持水量的45±5%,D),干旱胁迫+褪黑素(D+M)。于每天傍晚(18:00)称每桶重量,非胁迫处理根据每天散失的水量补充水分,干旱胁迫处理停止供水10 d后连续3 d每晚21:00喷施100 μmol·L<sup>-1</sup>褪黑素<sup>[11]</sup>,喷施褪黑素结束5 d后进行第一次取样,之后每隔5 d取样1次,共取样3次,整个干旱胁迫处理始终保持45%的田间持水量。待所有供试样品收集完毕之后,D和D+M处理恢复正常供水,培养至成熟期进行测产。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 产量及其构成因素 于成熟期(R8期)进行收获测产,选取具有代表性的15株测定单株荚数、单株粒数、单株粒重、株高、茎粗和底荚高度。

1.2.2 光合参数 每次取样前,于每天9:00-11:00利用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)进行大豆功能叶片光合参数的测定,主要包括净光合速率(P<sub>n</sub>)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>i</sub>)、气孔导度(G<sub>s</sub>)和蒸腾速率(T<sub>r</sub>),测定时光量子通量设为1 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,每个处理测定5片叶子。为减少误差,每天测定同一功能叶的同一部位。

1.2.3 碳代谢指标 每次选取大小均匀一致的

5 株植株带回室内,取大豆功能叶片(倒三叶)速冻于液氮中,再转入-40 ℃冰箱中贮藏。待样品全部收集完成后,采用蒽酮比色法<sup>[15]</sup>测定淀粉含量,采用间苯二酚法测定<sup>[16]</sup>蔗糖、果糖含量,参照张志良等<sup>[16]</sup>方法测定葡萄糖含量,参照 Tsai 等<sup>[17]</sup>方法测定酸性转化酶和中性转化酶活性,参照 Chopra 等<sup>[18]</sup>方法测定蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性。

1.3 数据分析

采用 Excel 2013 进行数据的录入、整理,SPSS 19.0 进行方差分析,Origin 9.1 绘图。

2 结果与分析

2.1 外源褪黑素对干旱胁迫下大豆产量及其构成因素的影响

2.1.1 形态指标 由表 1 可知,大豆鼓粒期遭遇干旱胁迫造成株高、茎粗和底荚高度显著降低,D 处理与 CK 相比,上述指标分别减少了 4.41%、5.52% 和 9.25%。方差分析可知褪黑素处理与 CK 间差异均未达到显著水平。表明鼓粒期发生干旱胁迫对大豆株型有显著影响,而干旱胁迫下外源施用褪黑素在缓解大豆株型方面没有显著效果。

表 1 干旱胁迫外源褪黑素对大豆形态指标的影响  
Table 1 Effects of melatonin on morphological index of soybean under drought stress

处理 Treatment	株高 Plant height/cm	茎粗 Stem diameter/mm	底荚高 Bottom pod height/cm
CK	87.10 ± 0.90 a	7.07 ± 0.24 a	20.53 ± 1.06 a
CK + M	88.43 ± 3.29 a	6.93 ± 0.09 ab	20.87 ± 1.06 a
D	83.26 ± 3.23 b	6.68 ± 0.20 b	18.63 ± 0.71 b
D + M	84.76 ± 2.11 ab	6.81 ± 0.22 b	19.00 ± 1.24 ab

不同小写字母分别表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。下同。  
Different lowercase indicate significant difference at  $P < 0.05$  level between treatments. The same below.

2.1.2 产量构成因素 如表 2 所示,干旱胁迫降低了大豆的单株荚数、单株粒数和百粒重,最终降低了单株粒重,较 CK 依次降低了 9.04%、6.21%、22.81% 和 27.44%,处理与对照间单株粒数、百粒重和单株粒重差异显著;而施用褪黑素无论是在正常环境还是干旱胁迫下均可以不同程度的增加大豆的单株荚数和单株粒数,干旱胁迫显著提高了大豆产量。正常环境下,褪黑素处理的单株荚数、单

株粒数、百粒重和单株粒重较 CK 分别增加了 3.19%、4.73%、0% 和 4.74%,差异均不显著;干旱胁迫下,D + M 处理的上述指标较 D 处理依次增加了 1.22%、3.98%、8.13% 和 12.43%,D + M 与 D 的单株粒数、百粒重和单株粒重间差异显著,可见鼓粒期外源施用褪黑素可以有效的防止干旱胁迫对产量构成因素的影响,最终避免减产。

表 2 干旱胁迫外源褪黑素对大豆产量构成的影响  
Table. 2 Effects of melatonin on yield components of soybean under drought stress

处理 Treatment	单株荚数 Pod number per plant	单株粒数 Particle number per plant	百粒重 100-seed weight/g	单株粒重 Seed weight per plant
CK	20.67 ± 2.77 a	46.53 ± 0.48 ab	23.10 ± 0.36 a	10.75 ± 1.08 ab
CK + M	21.33 ± 2.57 a	48.73 ± 0.49 a	23.10 ± 0.54 a	11.26 ± 0.94 a
D	18.80 ± 1.86 ab	43.73 ± 0.33 c	17.83 ± 0.93 c	7.80 ± 0.75 d
D + M	19.03 ± 1.96 ab	45.47 ± 0.66 b	19.28 ± 1.25 b	8.77 ± 0.92 c

2.2 外源褪黑素对干旱胁迫下大豆光合参数的影响

如图 1 所示,随着干旱处理时间的延长,叶片  $P_n$ 、 $Tr$  和  $G_s$  逐渐降低且  $C_i$  先升高后降低。褪黑素

处理后 5、10 和 15 d,与 CK 相比,D 处理的  $P_n$  分别减少 44.90%、50.79% 和 72.41%, $Tr$  分别减少 46.08%、67.95% 和 78.57%, $G_s$  分别减少 51.61%、64.49% 和 73.05%, $C_i$  分别减少 0.98%、增加

30.66%和减少30.70%。方差分析结果显示,D处理除第5 d的*Ci*外,其余处理与对照间差异均达显著水平。正常环境或干旱胁迫下,外源施用褪黑素可以不同程度地提高叶片的上述光合参数。与CK相比,CK+M处理的*Pn*分别增加9.04%、14.29%和4.60%、*Tr*分别增加1.96%、5.13%和10.71%、*Gs*分别增加1.88%、4.35%和2.13%、*Ci*分别增加

1.69%、1.47%和0.26%,其中CK+M处理第10天和第15天的*Pn*与CK间差异显著;与D处理相比,D+M处理的*Pn*分别增加36.51%、30.65%和54.17%、*Tr*分别增加30.91%、84.00%和58.33%、*Gs*分别增加31.11%、25.51%和39.47%、*Ci*分别增加28.83%、6.13%和7.94%。说明干旱条件下外源褪黑素对叶片光合参数的提高作用更加明显。

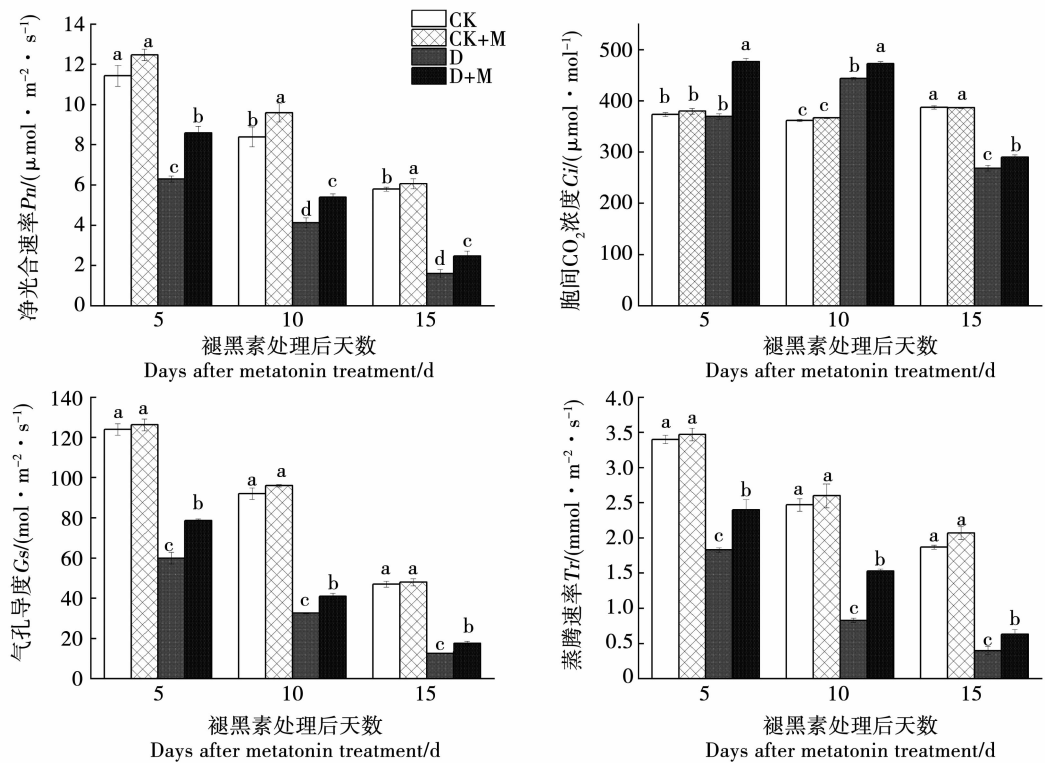


图1 干旱胁迫下外源褪黑素对大豆光合参数的影响

Fig. 1 Effects of melatonin on photosynthetic parameters of soybean under drought stress

**2.3 外源褪黑素对干旱胁迫下大豆碳代谢的影响**

**2.3.1 糖类物质含量** 如图2所示,随着胁迫时间的延长,叶片内的糖类物质(淀粉、蔗糖、果糖和葡萄糖)含量逐渐降低,其中,淀粉含量下降最显著。褪黑素处理后5,10和15 d,与CK相比,干旱胁迫处理的淀粉含量分别减少了19.55%、26.59%和35.15%,蔗糖含量分别减少了5.96%、9.07%和11.83%,果糖含量分别减少了5.78%、11.07%和10.32%,葡萄糖含量依次减少了5.50%、11.65%和11.13%;正常环境下,外源施用褪黑素对大豆叶片内糖类物质含量的调控不显著,而干旱胁迫下,外源施用褪黑素却显著提高了大豆叶片内的糖类物质含量,与D处理相比,D+M处理的上述指标的增幅依次为6.07%~22.00%、6.24%~17.59%、6.98%~16.17%和7.02%~18.50%。说明干旱条件下外源褪黑素更加明显地提高大豆糖类物质的含量。

**2.3.2 糖代谢相关酶** 干旱胁迫显著降低了叶片内的酸性(A1)和中性转化酶活性(N1)、蔗糖合成酶(SPS)和蔗糖磷酸合成酶(SS)活性,整个取样过程中,上述指标的降幅依次为25.00%~35.04%、20.77%~57.23%、20.14%~56.11%和20.77%~57.23%。正常环境下,外源施用褪黑素对大豆叶片的A1、N1、SPS和SS活性无显著影响,而干旱胁迫下,外源施用褪黑素可显著增加大豆叶片内上述酶活性。褪黑素处理后5,10和15 d,D+M处理的A1活性较D处理分别增加了17.28%、33.57%和8.96%,N1活性较D处理分别增加了9.09%、11.49%和9.21%,SPS活性较D处理分别增加了46.27%、63.96%和81.06%,SS活性较D处理分别增加了46.95%、60.29%和87.22%,说明干旱条件下外源褪黑素能够更加明显地提高大豆糖代谢相关酶活性。

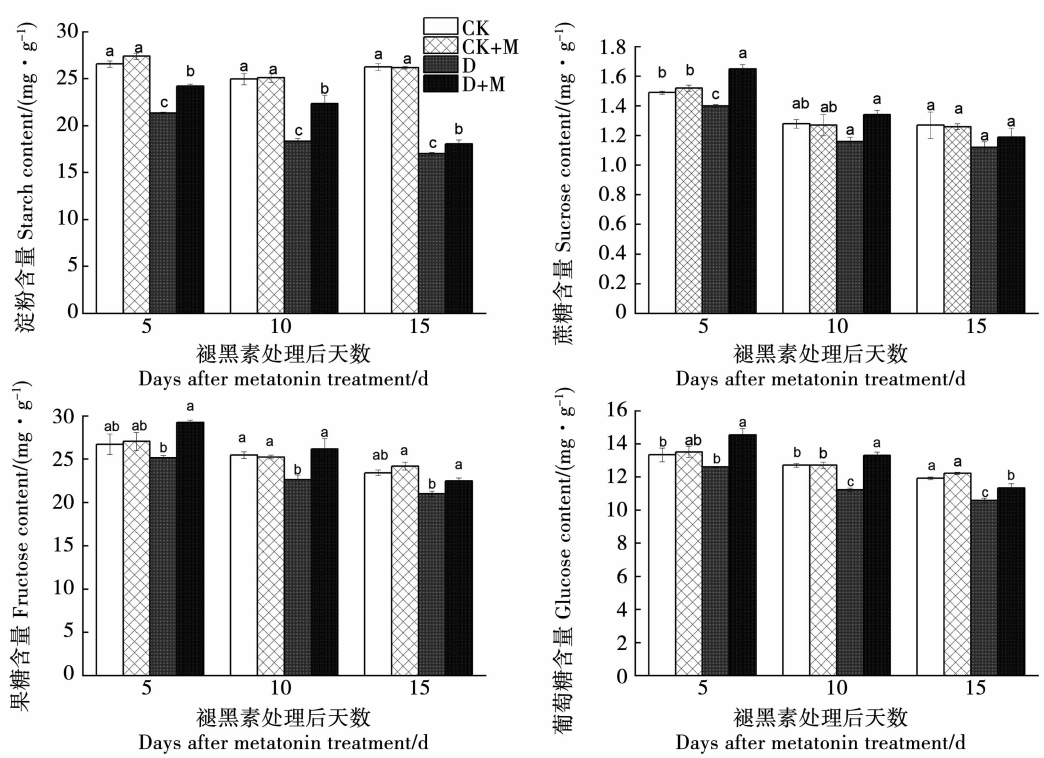


图2 干旱胁迫下外源褪黑素对大豆糖类物质含量的影响

Fig. 2 Effects of melatonin on carbohydrates contents of soybean under drought stress

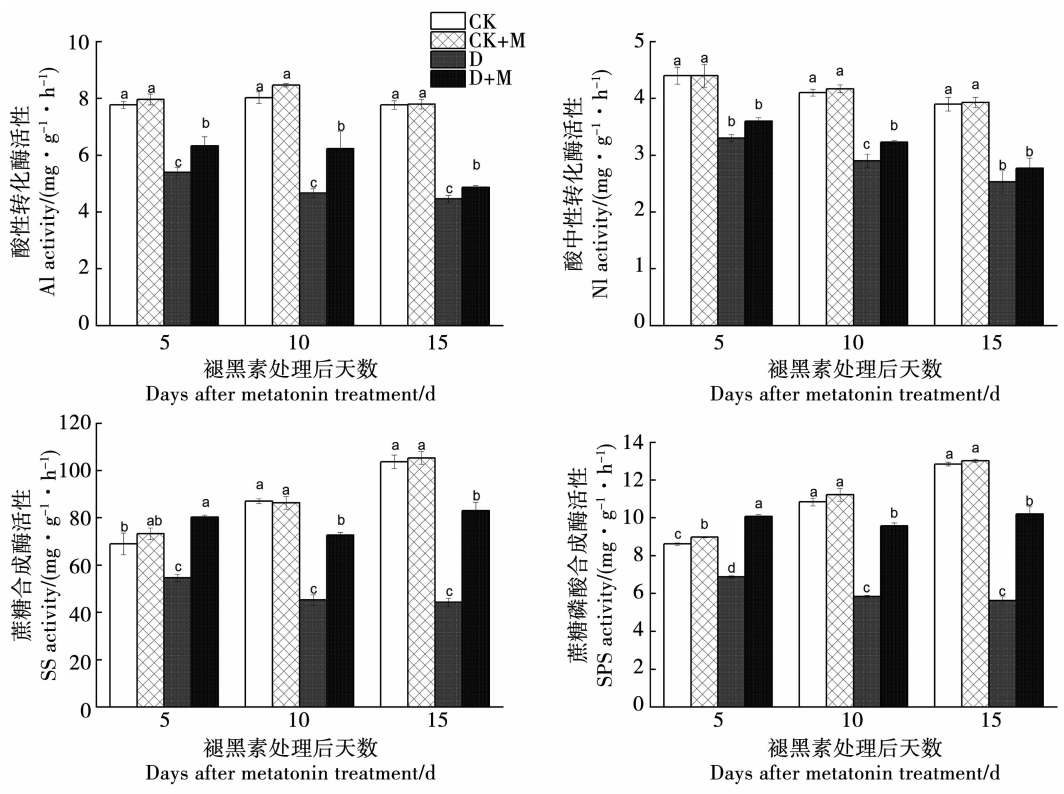


图3 干旱胁迫下外源褪黑素对糖代谢相关酶活性的影响

Fig. 3 Effects of melatonin on sugar metabolism related enzyme activities of soybean under drought stress

### 3 讨论

本研究结果表明,大豆鼓粒期遭遇干旱胁迫造成株高、茎粗和底荚高度显著降低,大豆的单株荚数和单株粒数均有不同程度的减少,最终导致单株粒重显著低于对照,该研究结果与前人相一致<sup>[19-20]</sup>。屈春媛等<sup>[19]</sup>和李菁华<sup>[20]</sup>以抗旱型大豆品种抗线虫9号和干旱敏感型大豆品种绥农14为试验材料,发现大豆鼓粒期遭遇干旱胁迫明显抑制了单株粒数和百粒重,从而导致产量降低,而施用外源脱落酸(ABA)对产量构成因子有促进作用,进而对籽粒产量有增产效果。外源ABA可缓解干旱胁迫对鼓粒期间大豆生理过程的影响,如提高 $P_n$ 等光合作用相关指标<sup>[20]</sup>。邹京南等<sup>[11]</sup>于大豆苗期进行干旱胁迫后,施用外源褪黑素显著提高了大豆叶片的 $P_n$ 、 $Tr$ 和 $G_s$ ,叶片 $C_i$ 则呈前期升高后期降低的变化趋势,而干旱胁迫过程中,外源施用褪黑素可以有效地缓解大豆苗期 $P_n$ 的减少,说明叶面喷施褪黑素可能对光合系统有保护作用。本研究中,与D处理相比,D+M处理的 $P_n$ 、 $Tr$ 和 $G_s$ 分别增长36.51%~54.17%、30.91%~58.33%和31.11%~39.47%。表明鼓粒期外源施用褪黑素有效地缓解了干旱胁迫对单株荚数、单株粒数、百粒重和单株粒重的不利影响。同时,与CK相比,M处理的上述指标分别增加了1.22%、3.98%、8.13和12.43%,正常环境下施用褪黑素亦可显著提高大豆产量。

光合作用是初级代谢的关键过程,在干旱条件下对植物的生长发育起着重要作用。大豆鼓粒期遭遇干旱胁迫使大豆 $P_n$ 、 $Tr$ 、 $G_s$ 和 $C_i$ 均明显下降<sup>[19-20]</sup>,Jia等<sup>[21]</sup>和Hu等<sup>[22]</sup>认为干旱胁迫通过非气孔限制抑制光合作用,Yin等<sup>[23]</sup>却认为干旱胁迫抑制光合作用可能是由于气孔关闭引起。邹京南等<sup>[11]</sup>认为干旱胁迫初期 $P_n$ 降低受气孔因素限制,干旱胁迫后期 $P_n$ 降低受非气孔限制,并严重损伤了光合系统。在本研究中,随着干旱处理时间的延长,叶片 $P_n$ 、 $Tr$ 和 $G_s$ 逐渐降低, $C_i$ 先升高后降低,整个取样过程中, $P_n$ 降低伴随着 $G_s$ 显著降低和 $C_i$ 增加,这表明干旱胁迫诱导 $P_n$ 降低的主要原因是非气孔限制因素,可能是由于干旱胁迫下大豆叶片叶绿体结构被破坏,导致叶片光合器官受损、光合活性降低、 $CO_2$ 浓度增加。本研究中叶片 $P_n$ 降低与邹京南等<sup>[11]</sup>研究结果略有不同,可能是胁迫处理时间存在差异导致。

光合作用对于干旱胁迫的敏感导致了光合作用形成同化物质的代谢也易受干旱胁迫的影响。刘

文夫等<sup>[9]</sup>于大豆苗期进行干旱胁迫,发现随干旱胁迫的加强可溶性糖和果糖含量显著升高,蔗糖含量显著降低,SPS和SS活性逐渐降低,同一品种不同部位之间受干旱胁迫影响程度不同,普遍表现为叶>柄>茎。张仟雨等<sup>[6]</sup>和李菁华<sup>[20]</sup>分别于大豆花期和鼓粒期进行干旱胁迫,发现叶片内的还原糖含量和可溶性总糖含量随胁迫时间的延长而逐渐增加。本研究结果表明,干旱胁迫造成大豆叶片内光合同化产物减少的原因主要可概括为两方面,一是干旱胁迫抑制了光合作用,致使光合产物形成减少;二是干旱胁迫抑制了蔗糖合成途径,加快了分解途径。从源库角度来看,源器官内蔗糖含量的减少不利于其向外运输,导致库器官无法从源器官得到充足的光合同化物,致使其大量脱落,导致最终产量降低。随着胁迫时间的延长,叶片内的糖类物质含量(淀粉、蔗糖、果糖和葡萄糖)逐渐降低,其中,淀粉含量下降最显著,干旱胁迫抑制了叶片内酸性和中性转化酶活性、SPS和SS活性,该结果与前人研究结果既有相同之处也有不同之处<sup>[6,20]</sup>,其不同可能与干旱强度、持续时间、胁迫时期和品种基因型不同有关。正常环境下,外源施用褪黑素对大豆叶片内糖类物质含量及其相关酶活性的调控效果不显著,而干旱胁迫下,外源施用褪黑素却显著提高了大豆叶片内的糖类物质含量及其相关酶活性。

### 4 结论

大豆鼓粒期遭遇干旱胁迫不同程度的减少了株高、茎粗、单数荚数和单株粒数,显著降低了单株粒重,外源施用褪黑素可以有效地延缓作物产量及其构成因素的减少。随着干旱胁迫时间的延长,大豆叶片的 $P_n$ 逐渐降低,糖类物质含量逐渐减少,蔗糖代谢相关酶活性受到了显著的抑制作用,而外源施用褪黑素显著增加了叶片内糖类物质含量及其酶活性,提高了叶片的 $P_n$ ,增加了单株荚数和单株粒数,最终提高了大豆单株产量。

### 参考文献

- [1] Harrison M T, Tardieu F, Dong Z, et al. Characterizing drought stress and trait influence on maize yield under current and future conditions[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(3):867-878.
- [2] Lobell D B, Roberts M J, Schlenker W, et al. Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U. S. Midwest. [J]. *Science*, 2014, 344(6183): 516-519.
- [3] Mayank, Anand, Gururani, et al. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition[J]. *Molecular Plant*,

2015, 8(9): 1304-1320.

[4] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. *Annals Botany*, 2009, 103(4): 551-560.

[5] 曹秀清, 蒋尚明. 干旱胁迫对大豆品质及产量的影响[J]. *现代农业科技*, 2017(16): 3-4, 7. (Cao X Q, Jiang S M. Effect of drought stress on yield and quality of soybean[J]. *Modern Agricultural Technology*, 2017(16): 3-4, 7.)

[6] 张仟雨, 李萍, 宗毓铮, 等. 干旱对大豆生理及产量影响的研究[J]. *华北农学报*, 2016, 31(5): 140-145. (Zhang Q Y, Li Q, Zong Y Z, et al. Effects of drought on physiology and yield of soybean[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, 31(5): 140-145.)

[7] Graham I A. Carbohydrate control of gene expression in higher plants [J]. *Research in Microbiology*, 1996, 147(6-7): 572-580.

[8] Maria R, Zvi P, Yasser M, et al. Stress-induced cytokinin synthesis increases drought tolerance through the coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation in rice[J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(4): 1609-1622.

[9] 刘文夫, 董守坤, 徐亚会, 等. 大豆苗期干旱胁迫对糖分吸收与相关酶活性的影响[J]. *作物杂志*, 2014(3): 117-120. (Liu W F, Dong S K, Yu Y H, et al. Effects of drought stress on sugar absorption and related enzyme activities at soybean seedling [J]. *Crops*, 2014(3): 117-120.)

[10] Zhang N, Zhang H J, Zhao B, et al. The RNA-seq approach to discriminate gene expression profiles in response to melatonin on cucumber lateral root formation[J]. *Journal of Pineal Research*, 2013, 56(1): 39-50.

[11] 邹京南, 金喜军, 王孟雪, 等. 外源褪黑素对于旱胁迫条件下大豆苗期光合及生理的影响[J]. *大豆科学*, 2018, 37(6): 896-905. (Zou J N, Jin X J, Wang M X, et al. Effects of exogenous melatonin on photosynthesis and physiology of soybean seedlings under drought stress[J]. *Soybean Science*, 2018, 37(6): 896-905.)

[12] Ming D F, Pei Z F, Naeem M S, et al. Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment [J]. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 2012, 198(1): 14-26.

[13] Je'ro'me Verdier, Richard D T. Transcriptional regulation of storage protein synthesis during dicotyledon seed filling[J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(9): 1263-1271.

[14] Courtney D N, Jocelyn A O, Leonid V K, et al. Tissue-specific regulation of gibberellin biosynthesis in developing pea seeds[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 897-912.

[15] 张宪政. 作物生理研究法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1992. (Zhang X Z. *Crop physiology research*[M]. Beijing: China Agricultural Press, 1992.)

[16] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001: 128-129. (Zhang Z L. *Plant physiology experiment guide* [M]. Beijing: Higher education press, 2001: 128-129.)

[17] Tsai C Y, Salamini F, Nelson O E. Enzymes of carbohydrate metabolism in the developing endosperm of maize[J]. *Plant Physiology*, 1970, 46(2): 299-306.

[18] Chopra J, Kaur N, Gupta A K. Ontogenic changes in enzymes of carbon metabolism in relation to carbohydrate status in developing mungbean reproductive structures[J]. *Phytochemistry*, 2000, 53(5): 539-548.

[19] 屈春媛, 张玉先, 金喜军, 等. 干旱胁迫下外源 ABA 对鼓粒期大豆产量及氮代谢关键酶活性的影响[J]. *中国农学通报*, 2017, 33(34): 26-31. (Qu C Y, Zhang Y X, Jin X J, et al. Effect of exogenous aba on yield and key enzyme activities of nitrogen metabolism of soybean under drought stress[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2017, 33(34): 26-31.)

[20] 李菁华. 干旱胁迫下外源 ABA 对鼓粒期大豆抗旱生理特性及产量的影响[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2017. (Li J H. Effects of exogenous aba on physiological characteristics and yield of soybean in drought stress under drought stress [D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2017.)

[21] Jia H, Oguchi R, Hope A, et al. Differential effects of severe water stress on linear and cyclic electron fluxes through Photosystem I in spinach leaf discs in CO<sub>2</sub>-enriched air[J]. *Planta*, 2008, 228: 803-812.

[22] Hu W H, Yan X H, Xiao Y A, et al. 24-Epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum annuum*[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 150(2): 232-237.

[23] Yin C, Peng Y, Zang R, et al. Adaptive responses of populus kangdingensis to drought stress[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 123(4): 445-451.