

# 大豆花荚败育及脱落的研究进展<sup>\*</sup>

张兴文 任红玉 严 红

(东北农业大学资源与环境学院 哈尔滨 150030)

**摘要** 对大豆花荚败育的影响因素及相关机制进行了综述,其中包括影响花荚败育的环境因素、源库关系、营养状况、植物生长物质及脱落的生理机制和研究方法。重点对激素在大豆花荚败育期间的变化进行了阐述。

**关键词** 大豆;败育;脱落;激素

**中图分类号** S 565.101 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2002)04-0290-05

大豆(*Glycine max* (L.)merrill)花荚脱落是生产中存在的普遍现象,因栽培品种和栽培条件而异,脱落率可达30%—80%<sup>[1]</sup>。大豆的花荚脱落是与产量形成过程密切相关的生理现象<sup>[3]</sup>。虽然败育与脱落有一定的区别,但都有相似的结果。有些研究者认为大豆的败育与同化物的供应或同化物的积累能力有关<sup>[1]</sup>,有些研究者则认为内源激素(主要是ABA)启动了花荚的脱落<sup>[4]</sup>,至今人们尚未完全搞清楚导致花荚脱落的内在生理机制。随着一些新技术和新方法的应用,对脱落现象的研究也有了进一步的发展。本文拟对大豆花荚败育的影响因素及脱落的研究方法作一综述。

## 1 器官脱落的形态解剖学和细胞学特征

在脱落之前,脱落器官的基部会分化出离区(Abscission Zone),以后在离区的范围内进一步分化产生离层(Separation Layer)和保护层(Protection Layer)。离区是由5—50层小细胞组成的一个完整的贯穿整个脱落部位的细胞层。据东北师范大学的研究,即将脱落的大豆花蕾、花朵和荚、在子房下面的花柄基部,从花柄的外围逐渐到里面形成离层,随着离层细胞的形成,花柄基部与花序轴组织逐渐分离,仅有花柄中央部分联系着。这使花荚的水分和营养供应中断,花荚变成饥饿状态,最后中央部分也逐渐

分离而脱落。他们认为离层细胞的产生是由于养分供应不足或其它生理因素促成的。

脱落时离层处的细胞由于细胞壁的降解相互分离。这其中有的是中胶层的水解,也有的是整个细胞壁的降解。由于细胞壁的解体使得里层细胞壁彼此分离。在风吹雨打、重力等机械力及组织内力的共同作用下脱落器官便脱落下来。

## 2 影响花荚败育的环境因素

胁迫可影响花、发育的子房和营养器官,但制约花败育的途径主要有两方面,一方面胁迫直接作用于花本身而未影响光合作用或其它营养生长过程;另一方面胁迫降低光合作用,间接地通过影响同化物和激素合成的机制而提高花的败育率。不同的环境胁迫都可提高花的败育率。

### 2.1 温度对花荚败育的影响

在大豆开花期间,不适宜的温度条件对花粉生活力的影响也是很大的,相应地影响荚的发育。Raper和Thomns(1978)指出,当大豆种植在短光周期、较高的白昼/夜晚温度比率条件下,单株可得到较高的荚数;当大豆种植在长日照光周期的条件下,接受较低的白昼/夜晚温度比率,也可得到较多的单株荚数。这说明,日长和温度间有交互作用的现象。Varschark和Probst报道,高温比低温更易造成大豆花的败育。温度过高或过低,都会使花荚脱落增加。超过适宜温度范围的高温和低温均会造成

<sup>\*</sup> 收稿日期:2002-01-15

基金项目:黑龙江省自然科学基金资助项目。

作者简介:张兴文(1972—),男,硕士研究生,从事植物营养研究。

生殖生长的延迟乃至停滞,低温冷害不论在光周期诱导的哪个阶段发生均可降低结荚数量。温度逆境可能妨碍植株的光合作用,引起体内有机营养的亏缺,改变光合产物在不同器官中的分配,使源、库之间的关系不协调而发挥作用。

## 2.2 光照对花英败育的影响

开花后提高日长可增加荚的脱落数。Kokubun (1983)报道,在开花期和荚伸长期遮光对减少单株荚数的影响最大。黑龙江省农科院的研究结果表明,随着大豆株间光照强度减弱,花英脱落率呈增加趋势。山东省临沂农业科学研究所调查证实,大豆生育中期每天日照时数少,花英脱落率高,反之亦然。Antos 和 Wiebold(1984)利用遮光处理提高花英的脱落数,研究发现,遮光植株的叶和叶柄中的淀粉和可溶性糖含量均低于不遮光的对照,说明花英的败育与碳水化合物的生产水平有关。

对光照提高败育的原因的解释是不同的。Heindl 和 Brun<sup>[25]</sup> (1983)认为,光照或遮阴直接作用于花、荚,引起结实或败育的后果是对形态发生的控制。Schon 等人认为,在开花和座荚期遮光降低了叶的光合作用,这是引起花英败育的主要原因。正常情况下,大豆冠层的光照充足,花英脱落率是比较低的。影响大豆冠层光照量的是每天日照时数<sup>[3]</sup>。

## 2.3 水分对花英败育的影响

土壤和植株缺水或水分供应失调,也是大豆花英脱落的重要原因。原中国农科院江苏分院的研究表明,通过中耕可改善土壤的通透性和保水性,深中耕处理的比浅中耕处理的花英脱落率有所减低。黑龙江省农科院研究了植株含水量与花英脱落的关系,表明结荚期含水率较高的植株引起荚的脱落较少。土壤缺水使大豆植株生长矮小、叶面积少、光合作用速率减弱,有机物质积累少。植株缺水表现为细胞液浓度增大,向花英输送养分的机能受阻,不仅影响开花数目,也会影响结荚数目和产量。在开花时期如连日阴雨,田间密度过大,就将出现开花数少,花英脱落增加,尤其是下层花英脱落更为严重<sup>[5]</sup>。

## 3 源库关系对花英败育的影响

Bunn 和 Betts 的研究表明源库间的关系影响着大豆花的脱落与败育。因为花英的正常发育需要协调的源库关系,而造成源库关系失调的原因大多都是间接的因素所为,如光照、温度、水分等。在生殖

器官授粉、受精后,遮光后去除叶片,会造成空瘪粒数明显增多,粒重下降<sup>[6,7]</sup>。因为遮光后植株光合作用下降,去除叶片使叶面积指数降低,碳水化合物合成受阻,同化物供应不足,造成源的缺乏,从而导致源库比例失调。Moalister 和 Krober (1958), Hicks 和 Pendleton (1969)报道,摘除荚可减少余留荚的败育,Gent (1982)试验得到相同的结论。Binnile 和 Clifford (1981)用菜豆 (*P. Vulgaris* L.) 作材料,试验结果指出摘除花 15 天后,提高了剩余花的座荚率。

除了摘除花和荚之外,摘除顶端分生组织和分枝也减少花的败育,提高座荚率。Carbonell 和 Garcia Martinez (1980)的报告指出,摘除豌豆的顶端分生组织,可减少单性果实的荚。摘除分枝可提高不同种的羽扇豆属植物的单株结荚数。

在花英发育过程中,败育花英内贮藏物质的合成能力明显不同于正常花英。李秀菊等<sup>[8]</sup>的研究表明正常花英中的干物质量为败育的 2 倍,当后期干物质积累越弱,败育的可能性就越大。败育花英中主要贮藏物质的合成能力明显衰落<sup>[9]</sup>。

## 4 营养状况对花英败育的影响

有机营养是花赖以生存的基础,研究结果表明,在花英生长时有机营养的主要障碍是:营养物质不足,同化产物含量低;运输系统在生育某一个时期,尤其在盛花期至结荚期间受阻;花英生长发育所必须的养分种类和数量比例失调,以及开花结荚期间营养生长和生殖生长的营养比例失调。据东北师范大学(1960)观察,开花以后,叶柄和茎由临时贮藏库逐渐转变为主要的输导系统,若那时的水分供应不足或生理缺水,叶柄的细胞液浓度由于光合产物的积累而增高,减慢了同化产物向花英中输送的速度,花英处于饥饿状态,因而花英脱落率增加。大豆及棉花在开花期缺少氮、钙及锌元素时,蕾铃及幼荚脱落提高。

开花结荚期间氮素营养在营养器官和生殖器官中的分配比例对花英脱落也有重要影响。吉林省农科院的研究结果说明,大豆植株含氮低、花英中含氮量的比例也较低的大豆落荚率就较高。中国农科院辽宁分院的研究结果认为,徒长的大豆植株花英的脱落也较高。许多研究工作者认为,在开花一鼓粒期间的某一时期中,C/N 比值的骤然上升会造成花英脱落率猛增。

吉林省农科院的研究指出,初花期花中含磷量

多,开花数也多。盛花期花荚中含磷量多、从盛花期到鼓粒期磷量逐渐均衡上升的脱落少。生殖器官与营养器官的氮磷比值差距越大的花荚脱落越多。

氮、锌是吲哚乙酸合成所必须的,钙是细胞中胶层果胶酸钙的重要组成,缺乏这三种元素,易加重脱落;落蕾、落花和落荚是缺硼的一种典型症状,缺硼常引起花粉败育,导致不孕和果实退化和脱落<sup>[1]</sup>。1999年黑龙江省北部大豆大面积不实的直接原因是缺硼<sup>[11]</sup>。硼有提高固氮酶和硝酸还原酶活性,促进碳水化合物运输等作用<sup>[12]</sup>。缺硼对生殖器官及花粉萌发均有影响,有报道认为,油菜缺硼时,其花药中核糖和淀粉积累减少,花药中能量供应不平衡,花药呼吸速率降低<sup>[13]</sup>;花药中脯氨酸含量降低,而脯氨酸含量是与花粉育性密切相关的<sup>[14 15]</sup>。

## 5 植物生长物质对花、荚败育的影响

Leopold(1971)研究表明脱落是一种由各种因素共同调节的复杂生理过程,多种激素对其都有影响。李秀菊等<sup>[16]</sup>曾系统探讨了同一花序上不同部位花荚的脱落过程与内源激素的关系,发现细胞分裂素与脱落酸参与调控了大豆生殖器官的脱落过程。

### 5.1 生长素的调节作用

一般认为,生长素(IAA)对于脱落有延迟作用。生长素的浓度适宜可促进幼小繁殖器官继续发育,如果浓度过高或过低,生长即受抑制。在下列两种情况下,IAA也会表现促进脱落的效果:一是老化过程已经开始后,如果施用生长素的时间推迟了,植物器官已经开始老化,即使在远轴端施用IAA也会加速脱落;二是施用高浓度的IAA时<sup>[3]</sup>。

很多学者利用外源的吲哚乙酸研究其对败育的影响。前人的研究说明IAA可能由先生成的豆荚产生,之后转移到毗邻的较晚形成的花中,使其败育。在用IAA诱导大豆花轴的脱落时发现,同样的IAA分多次施用要比一次施用对脱落的延迟效果好<sup>[3]</sup>。当远轴端的IAA高于近轴端时会抑制脱落,而在近轴端的IAA浓度高于远轴端时则会降低抑制作用,说明离层对于IAA的相对浓度梯度而不是绝对含量敏感<sup>[17]</sup>。在离层发育的一定时期在近轴端施用也有延迟脱落的效果,但在远轴端施用要比近轴的施用抑制脱落的效果好,可能与IAA的极性运输有关<sup>[18]</sup>。

但在花冠脱落的过程中,生长素起促进作用而不是延缓作用,将IAA涂于兰花柱头上,其会产生

大量的乙烯促进花冠快速脱落,而将IAA涂于花瓣上却无效。

### 5.2 乙烯及其与生长素在脱落过程的相互作用

乙烯能加速植物器官的脱落。其能刺激酶大量的合成,使细胞壁松弛,导致细胞膨大变圆。现已有资料证明,乙烯能够诱导纤维素酶(cellulase)和多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase)的活性增加<sup>[19, 20]</sup>。与脱落有关的BAC基因(bean abscission celloase)已被分离出来并对其进行了序列分析后,得知该基因编码PI9.5的纤维素酶,其启动子对乙烯和生长素有特异敏感性。用外源乙烯处理能促进该基因的表达。Campillo和Bennet<sup>[21]</sup>利用分子生物学技术在乙烯诱导西红柿花脱落的研究中说明,脱落是一个由多种酶参加的复杂过程,具体在脱落过程中哪种酶起作用,要看脱落发生时其具体生理条件。

Rubinstin和Leopold<sup>[22]</sup>在以大豆为材料的实验中将延迟期(Lag phase)划分为stage I和stage II。在stage I施用IAA能延迟脱落。低浓度乙烯因阻止IAA的运输而缩短了stage I的进程<sup>[22]</sup>。stage II紧接stage I之后,在这一时期IAA和乙烯都能加速脱落。生长素能加速脱落,可能是由于IAA的增加刺激了乙烯产量的增加;这或许也是在离层的近轴端施用生长素,虽然由于生长素的极性运输并不能将其有效地运往离层,但仍为脱落效果明显的一个原因<sup>[17]</sup>。总之,stage I是IAA延缓脱落作用的敏感期,stage II是乙烯促进脱落的敏感期。

在调节脱落的过程中IAA和乙烯相互影响。生长素可促进乙烯合成,乙烯抑制生长素合成及干扰生长素向器官柄部的运输,这些作用都与促进脱落有关。离层细胞对乙烯的敏感性受生长素在离层处远轴与近轴部位的相对浓度影响。当生长素浓度在远轴端高、近轴端较低时,离层对乙烯的敏感性小,就不会发生脱落。但远轴端及近轴端生长素浓度差异减少或逆转时,离层细胞对乙烯的敏感性增加,器官容易脱落。当离层处于敏感状态时,低浓度的乙烯即能促进纤维素酶及其它水解酶的合成及运转,导致脱落的发生<sup>[3]</sup>。Brown(1997)的研究表明,刚刚开放的花对高浓度的乙烯不敏感,而若开花后2—3天仍未授粉,非常低的乙烯就会使花脱落。这都是生长素的浓度影响了离层细胞对乙烯的敏感性的结果。

### 5.3 细胞分裂素对花、荚败育的影响

细胞分裂素(CTK)能延缓脱落,但它的作用机理并不清楚。李秀菊等<sup>[8]</sup>对不同发育状态的大豆幼

蕾与花英中的细胞分裂素(DHZR<sub>s</sub>, ZR<sub>s</sub>, iPA)的含量测定表明,正常花英 DHZR<sub>s</sub> 含量均高于败育的,花后3—5天幼英中含量最高,可达 33.03nmol/gDW,为败育幼英的 5.16 倍。在败育较严重的幼英期,正常幼英中的 iPA 及 ZR<sub>s</sub> 含量均较高。一般开花后 10 天为幼英脱落高峰期,也是受精后的子房细胞迅速分裂期。研究表明,败育子房在受精后的几天内细胞不能迅速分裂,胚胎停留在 4—8 细胞期,这时期高含量的细胞分裂素有利于幼胚迅速生长和防止脱落。

#### 5.4 脱落酸对花、英败育的影响

在有脱落酸(ABA)存在时,纤维素酶和多聚半乳糖醛酸酶的活性增加,BAC 基因的 mRNA 含量大增。但若用乙烯的抑制剂 AVG 处理,则 ABA 对于纤维素酶和多聚半乳糖醛酸酶将不再发挥作用,说明 ABA 对于脱落的影响是通过乙烯起作用的<sup>[23]</sup>。李秀菊等人<sup>[16]</sup>的研究发现,大豆同一花序的上部花英 ABA 含量较高是造成其花英脱落的重要因素。在大豆花英败育期间的植物激素变化的研究中同样发现脱落严重的幼英中 ABA 的含量明显较高,进一步说明了 ABA 在大豆生殖器官发育过程中的重要作用<sup>[8]</sup>。

## 6 脱落的几种研究方法

在脱落的研究中,除了依据不同季节的各个时期采用整体植株上的脱落器官作材料外,还有一些其它方法。研究者有的采用人工诱导脱落的方法;有的切掉不同的器官使其柄部脱落;用乙烯也可以诱导植物器官脱落,现大多用 1—50μl/L 的乙烯来诱导植物器官的脱落;采用立体诱导方法,所用的外植体是包括离层的近轴端和远轴端在内的小组织块,将这些小组织块放入适当的环境中,就会诱导出离层;Moline(1972)将叶的外植体培养在湿沙中,以萘乙酸和赤霉素处理;Webster(1973)将叶柄外植体在无菌琼脂上培养并用乙烯处理;Oberholster 等<sup>[18]</sup>用琼脂和水混合培养大豆的花轴并用加有不同成分的琼脂块来处理离层的远轴端和近轴端,以研究不同条件对脱落的影响;王幼群等<sup>[24]</sup>将紫丁香叶的外植体在 MS 培养基上培养,辅以短日照诱导,组织学和细胞学观察表明,在春、夏季生长的叶柄中离体诱导出的离层与自然条件中产生的离层非常相似。

Campillo 和 Bennett(1996)<sup>[21]</sup>用弹簧秤对不同时期离层处的断裂力(breakstrength)的大小进行测量,

并根据所测量的断裂力的大小对脱落进行分期,将脱落的过程划分为两个时期,延迟期(Lag phase)和分离期(Separation phase)。在延迟期断裂力没有明显的下降或稍有下降;而在分离期断裂力快速下降,离层细胞与相临细胞相比变得脆弱而易破裂。该方法能较准确地确定离层所处的发育状态。

## 参考文献

- 1 Heitholt J. J., Egli D. B., Leggett J. E. et al. Role of assimilate and carbon-14 photo synthate partitioning in soybean reproductive abortion[J]. Crop Sci., 1986, 26: 999—1004.
- 2 于振文.大豆的花、英败育(综述)[J].国外农学—大豆,1986,1:1—6.
- 3 韩静,王幼群,王晓理.植物器官脱落的机制及其研究进展[J].植物学通讯,1999,16(14):405—410.
- 4 Dybing C. D., Ghiasi H., Christion Paed. Biochemical characterization of soybean ovary growth from anthesis to abscission of absorbing ovaries[J]. Plant Physiology, 1986, 81: 1069—1074.
- 5 张子金.中国大豆育种与栽培[M].北京:农业出版社,1987.
- 6 顾自奋,朱庆森,曹显祖.水稻结实率的研究—稻穗上强弱势粒的干重积累过程与空瘪粒的分布[J].中国农业科学,1981,(6):38—44.
- 7 古世禄,马建萍,独俊娥.库源比对谷子(粟)结实的影响[J].中国农业科学,1988,21(3):27—33.
- 8 李秀菊,孟繁静.大豆花英败育期间的植物激素变化[J].植物学通讯,1999,16(14):464—467.
- 9 郑丕尧.作物生理学导论[M].北京:北京农业大学出版社,1992.
- 10 董钻.大豆产量生理[M].北京:中国农业出版社,2000:23.
- 11 杨庆凯,陈秀辉,邵启义,等.黑龙江北部大豆不实的原因与防治[J].大豆通报,2000,3:13.
- 12 吴明才,肖昌珍.大豆钼素研究[J].大豆科学,1994,13(3):245—251.
- 13 沈振国,张秀省,王震宇,等.硼素营养对油菜花粉萌发的影响[J].中国农业科学,1994,27(1):51—56.
- 14 J. J. Kern R. E. Atkins. Free amino acid content of the anthers of male—sterile and fertile lines of grain sorghum bicolor(1.) monenchi[J]. Crop Sci., 1972, 12: 835—839.
- 15 Maintin F. W. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence[J]. Stain Technology, 1959, 34: 125—128.
- 16 李秀菊,孟繁静.植物激素在大豆生殖器官脱落过程中的变化[J].植物生理学报,1997,23(4):342—346.
- 17 Addicott F. T. Abscission, Berkeley[M]. Los Angeles, London, University of California Press, 1982, 113—151.
- 18 S. D. Oberholster, C. M. Peterson, R. R. Dute. Pedicel abscission of soybean: cytological and ultra—structural changes induced by auxin and ethephon[J]. Can. J. Bot., 1991, 69: 2177—2186.
- 19 Aurelio G. C., Francisco R. T., Manuel Talon et al. Leaf Abscission induced by ethylene in water—stressed intact seedlings of cleopatra mandarin requires previous abscisic acid accumulation in roots[J]. Plant Physiology, 1996, 112, 401—408.

20 Tucker M. L., Roy Seton, Elena Del Campillo. Bean abscission cellulase [ J] . Plant Physiology, 1988 88: 1257— 1262.

21 Campillo E. D., Bennett A. B. Pedicel breakstrength and cellulase gene expression during tomato flower abscission[ J] . Plant Physiology, 1996, 111: 813— 820.

22 Elmo M., Beyer J. R. Support for a role of ethylene modification of auxin transport[ J] . Plant Physiology, 1973, 52: 1— 5.

23 Sagee O., Raphael Goren and Joseph Rivov. Abscission of citrus leaf ex- plants[ J] . Plant Physiology, 1980, 66: 750— 753

24 王幼群 刘瑞凝. 紫丁香叶离层离体诱导及其组织学和细胞学变化[ J] . 园艺学报. 1997, 24(4): 403— 404

25 Brun W. A., Betts K. J. Source/sink relation of abscising and nonabscising soybean flowers[ J] . Plant physiology. 1984, 75: 187.

26 Rubinstein B., Leopold A. C. Analysis of the auxin control of bean leaf abscission[ J] . Plant Physiology, 1963, 38: 262— 267.

ADVANCES ON STUDY OF ABSCISSION AND ABORTION OF  
SOYBEAN FLOWERS AND PODS

Zhang Xingwen Ren Hongyu Yan Hong

(College of Resource & Environment, North East Agriculture University, Harbin, 150030)

**Abstract** Influence factors and relative mechanism on abscission and abortion of soybean flowers and pods had been reviewed, such as environmental factors, source and sink, nutrition, plant growth matter, physiological mechanism of abscission and study methods . The change of plant hormone during abscission and abovtion of soybean flowers and pods was mainly doscribed.

**Key words** Soybean; Abortion; Abscission; Hormone

欢迎订阅 2003 年《中国油料作物学报》

《中国油料作物学报》是中国农科院油料作物研究所主办的油料作物专业科技刊物。分开发行, 季刊。主要刊登油菜、大豆、花生、芝麻、向日葵、胡麻、红花及其它油料作物有关品种资源、遗传育种、耕作栽培、生理生化、综合加工利用以及品质测试技术方面的论文、研究报告、应用技术、综述、动态等文稿。可供农业科技、教学和生产部门的技术人员参考。

每期定价 5. 00 元、全年 20. 00 元。国内代号: 38—13, 全国各地邮局均可订阅, 漏订者可直接寄款至本刊编辑部订购。

地址: 湖北省武汉市武昌区保集安油料所

邮编: 430062