



遮光对野生大豆叶片形态及功能的影响

刘 明^{1,2}, 吴 迪¹, 来永才², 毕影东², 李 炜², 刘 淼², 王 玲², 樊 超²

(1. 吉林农业科技学院 农学院, 吉林 吉林 132101; 2. 黑龙江省农业科学院 耕作栽培研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘 要:为明确遮光条件下野生大豆叶片形态及功能的变化趋势,本研究分析了遮光对 5 个不同采集地野生大豆材料叶片形态、光合特性、叶绿素含量及叶绿素荧光特性的影响。结果表明:不同遮光处理下野生大豆叶片形态特征存在差异,遮光处理使叶片大小和叶色值发生改变,遮光率为 50% 时叶面积和叶色值增加,遮光率继续增加时两个指标降低。遮光后野生大豆光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度均发生变化,遮光率发生变化时材料间各指标变化趋势存在差异,不同材料的光响应存在敏感型和不敏感型。随着遮光率的增加,各品种叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量呈先增加后降低趋势,叶绿素 a/b 呈下降趋势,遮光率越高,叶绿素 a/b 越小。野生大豆具有阴生植物的特点,正常光照和遮光下 F_v/F_m 均较低,产生光胁迫现象,不同材料光能转换效率存在差异。通过表型性状及光合性能的比较可知,A5 材料遮光后叶面积变化幅度较小,光合速率增加,能够维持较高的叶色值, F_v/F_m 较高,A5 材料为耐阴型材料。

关键词:野生大豆;遮光;叶片;形态;光合特性;叶绿素

Effects of Shading on Leaf Morphology and Function of Wild Soybean

LIU Ming^{1,2}, WU Di¹, LAI Yong-cai², BI Ying-dong², LI Wei², LIU Miao², WANG Ling², FAN Chao²

(1. Agricultural College, Jilin Agricultural Science and Technology University, Jilin 132101, China; 2. Cultivation and Crop Tillage Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)

Abstract: In order to clarify the changing trend of leaf morphology and function of wild soybean (*Glycine Soja*) under shading conditions, we studied the effects of shading on leaf morphology, photosynthetic characteristics, chlorophyll content and chlorophyll fluorescence characteristics of wild soybean materials from five collection areas. The results showed that the morphological characteristics of wild soybean leaves were different under shading treatments. The leaf size and leaf color value changed after shading treatment. The leaf area and leaf color value increased when the shading rate was 50%, but decreased when the shading rate continued increasing. The photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance and intercellular carbon dioxide concentration of wild soybean changed after shading. Different shading rate conducted on different materials induced different variation trends, different materials showed sensitive or insensitive light response. With the shading rate increasing, the chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoid contents of each materials increased firstly and then decreased. The chlorophyll a/b showed a decreasing trend, and the higher the shading rate, the smaller the chlorophyll a/b. Wild soybean had the characteristics of shade plants, and both normal illumination and shading will lead to the decrease of F_v/F_m , resulting in the phenomenon of light stress. Different materials had different conversion efficiency of light energy. According to the comparison of phenotypic traits and photosynthetic performance, after shading, A5 material had a smaller change in leaf area, increased photosynthetic rate, and maintained a higher leaf color value and F_v/F_m ratio, so A5 was a shade-resistant material.

Keywords: Wild soybean (*Glycine soja*); Shading; Leaf; Morphology; Photosynthetic characteristic; Chlorophyll

在遮光条件下,植物体的表型性状会发生相应变化,不同种类或品种植株对其敏感程度不同^[1-2]。大豆在弱光条件下形态发生了相应的变异和变化,表现出不耐阴品种对弱光环境反应的敏感性和耐阴品种的钝感性^[3]。遮光导致大豆叶片形态改变、功能降低及干重下降,而株高、节间伸长,植株茎秆

收稿日期:2021-01-05

基金项目:黑龙江省基金面上项目(C2018059);黑龙江省农业科学院院级科研项目(2019CGJL008);黑龙江省杰出青年基金(JQ2019C003);国家自然科学基金面上项目(31771823);黑龙江省农业科学院农业科技创新跨越工程专项(HNK2019CX12)。

第一作者:刘明(1982—),男,博士,副研究员,主要从事作物栽培与耕作研究。E-mail:liuming666@126.com。

通讯作者:来永才(1964—),男,博士,研究员,主要从事作物遗传育种与耕作栽培研究。E-mail:yame0451@163.com。

变细,容易出现倒伏^[46],进而导致单株产量显著降低^[7]。不同耐阴性大豆品种对弱光的响应程度不同^[8-9]。

一年生野生大豆是栽培大豆的近缘野生种,二者杂交后代可育^[10]。长期生长在自然条件下的野生大豆较栽培大豆具有更丰富的遗传物质和功能基因,这些基因可直接应用于栽培大豆的育种中^[11-12]。黑龙江省地处我国高寒地区,野生大豆资源丰富多样,在新种质创制方面蕴藏着巨大潜力^[13]。野生大豆在自然条件下的生境多为荫蔽条件,处于漫射光中,光照强度较低,由于野生大豆长期适应这种环境,同栽培大豆相比叶片较薄,光饱和点较低^[14]。杨文杰等^[15]研究表明,野生大豆能更有效利用较短波长的光,而在蓝紫光下的光合速

率也就相对高于栽培大豆,所以也表明了野生大豆具有阴生植物的光合特性^[16],对弱光的利用效率高 于栽培大豆。因此,野生大豆耐阴机理研究将为耐阴型栽培大豆品种选育提供理论支撑和材料基础。目前,国内外对野生大豆耐阴机制的研究较少,而对耐阴光合机理的研究也较为鲜见,本研究通过对不同野生大豆遮光条件下叶片形态及功能进行研究,旨在为耐阴光合机理研究及高光效育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料为 5 份来自黑龙江省不同生态区的野生大豆资源,各材料采集地点及特征特性详见表 1。

表 1 供试野生大豆特征特性

Table 1 The characteristics of tested wild soybeans

编号 Code	采集地 Collection site	百粒重 100-seed weight/g	粒色 Seed color	叶形 Leaf shape	花色 Flower color	茸毛色 Fuzz color
A1	东宁	2.32	黑	卵圆	紫	棕
A2	哈尔滨	2.16	黑	椭圆	紫	棕
A3	呼玛	3.12	褐	批针	紫	灰
A4	齐齐哈尔	2.28	黑	卵圆	紫	棕
A5	饶河	2.56	黑	卵圆	紫	棕

1.2 试验设计

试验于 2019 年在哈尔滨市道外区民主乡国家现代农业科技示范展示基地进行,采用不同遮光率的遮阴网进行遮光处理,设置 4 个不同遮光率处理:0% (正常光照,CK)、50%、70%、90%。每份野生大豆材料种植 4 穴,每个试验处理四周每隔 1 m 深埋 1 根立柱,顶端固定遮阴网,保证试验区光强均匀。于出苗后进行全生育期遮光;苗期插入供野生大豆缠绕的竹竿;生长季调查生长发育特性,测定生长指标。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片表型特征 盛花期选取植株中部 5 片三出复叶,用游标卡尺测定叶长和叶宽,叶面积 = 叶长 × 叶宽 × 叶面积系数,叶面积系数设定 0.75,取 5 片三出复叶的均值。采用 SPAD-502 Plus 叶绿素仪测定 SPAD。

1.3.2 光合特征参数 在盛花期测定各处理相同

叶位叶片的光合特性。选择晴朗无风天气,上午 9:00—11:00,使用 Li-6400 型便携式光合测定仪(美国),采用自然光源叶室测定光合速率(P_n)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度($Cond$),每个处理测 5 株,取平均值。

1.3.3 叶绿素和类胡萝卜素含量 参照舒展等^[17]的浸提法测定光合色素含量,利用 Unic7200 型分光光度计测定 663、645 和 470 nm 下的光密度值,计算叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量及叶绿素 a/b。

1.3.4 叶绿素荧光参数 叶绿素荧光的测定与光合色素含量测定同期进行。采用 FMS2 脉冲调制式荧光仪(Hansatech,英国),叶片暗适应 30 min 后,测定初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)和光系统 II 最大光化学效率(F_v/F_m)。然后用活化光对黑暗处理的叶片进行光处理,测定光适应下最大荧光产量(F_m')、稳态荧光产量(F_s)、电子传递速率(ETR)和实际光化学效率(Y_{II})。

2 结果与分析

2.1 遮光对野生大豆叶片表型特征的影响

如图 1 所示,遮光处理下野生大豆叶片表型特征发生变化,各材料在不同光照强度下叶长、叶宽及叶面积存在明显差异。正常光照条件下叶片的生长受到抑制,叶长、叶宽、叶面积均小于遮光率 50% 处理,说明野生大豆具有阴生植物的特点,遮光

率增加后叶面积变小;SPAD 和叶片表型的变化趋势相同,遮光 50% 处理的 SPAD 高于不遮光处理,遮光率增加后 SPAD 降低。不同材料的变化规律存在明显差异,其中 A1 和 A2 材料在不同光照强度下叶片表型性状变化程度较大,判断为光响应的敏感类型;A3、A4 和 A5 材料判断在不同光照强度下叶片表型性状变化幅度较小,判断为光响应的不敏感类型。

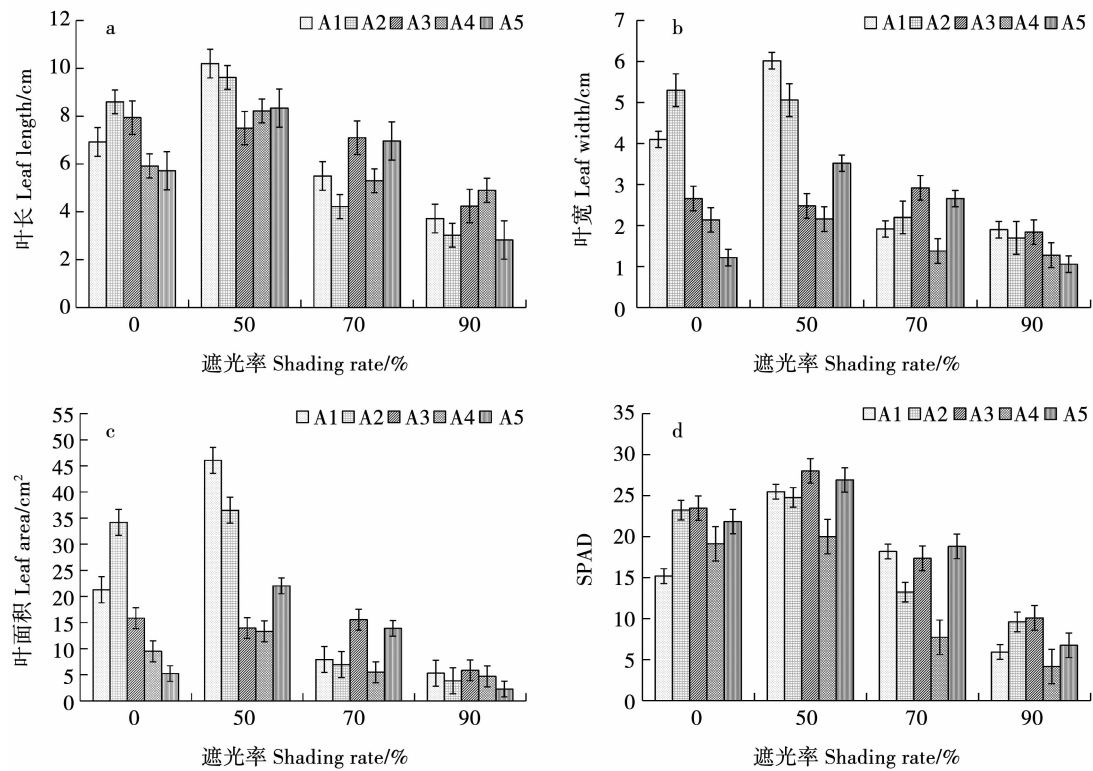


图 1 遮光对野生大豆叶片表型特性的影响
Fig. 1 The effects of shading on phenotypic characteristics of wild soybean leaves

2.2 遮光对野生大豆光合特性的影响

不同光照强度下野生大豆 P_n 呈规律性变化,其中 A1、A2、A3 材料随着遮光率的增加, P_n 呈下降趋势,A4 呈下降-升高-下降的趋势。正常光照条件下 A5 的 P_n 最低,但 A5 处理 P_n 随着遮光率的增加呈先增后降的趋势,在遮光率为 50% 和 70% 时 P_n 较正常光照分别高 50.2% 和 31.6%,在遮光率为 90% 时,其 P_n 最低,较正常光照降低了 93.5%,表明材料 A5 对光强较为敏感,强光或极弱光对其 P_n 产生较大影响。在遮光率 50% 和 70% 时,与其它材料相比 A5 的 P_n 虽然不是最高,但对弱光的适应能力高于其它材料(图 2a)。

C_i 与 P_n 的变化趋势相反,其中 A1、A2 和 A3 材料的 C_i 随着遮光率的增加呈上升趋势,说明遮光导致这些材料光合活性降低,进而造成 C_i 增加。A4 和 A5 材料随着遮光率的增加呈先降低后升高

的趋势(图 2b);各材料 Tr 随着遮光率的增加整体呈降低趋势(图 2c); $Cond$ 随着遮光率的增加整体呈降低-增加-降低的趋势(图 2d)。说明遮光影响叶片温度,进而导致叶片的 Tr 降低。

2.3 遮光对叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

如图 3 所示,随着遮光率的增加,叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均呈先增加后降低的趋势。其中 A2 和 A3 的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量在遮光率 50% 时最高,A1、A4 和 A5 在遮光率 70% 时最高,当遮光率为 90% 时叶绿素各组分的含量均为最低。遮光导致叶绿素 a/b 降低,随着遮光率的增加叶绿素 a/b 呈现降低趋势,其中遮光率为 90% 时降低幅度最大。不同程度的弱光均使叶绿素 a/b 降低,这也说明了野生大豆能更有效利用较短波长的光,具有阴生植物的光合特性。

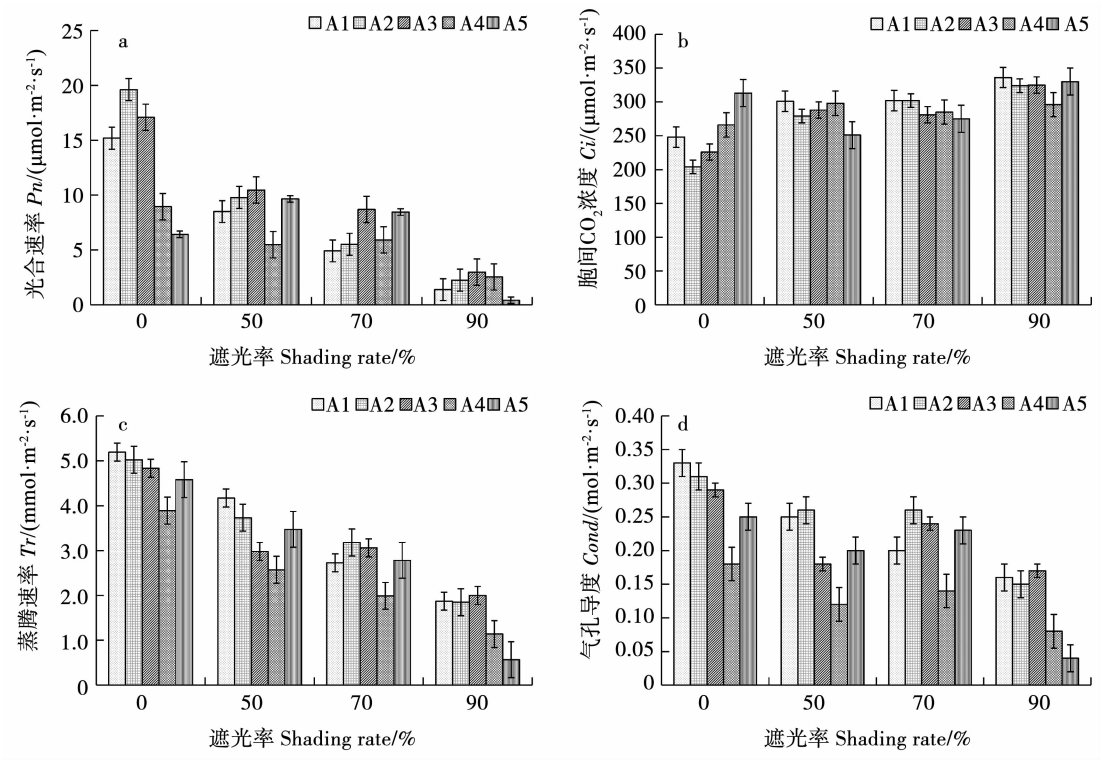


图 2 遮光对野生大豆光合特性的影响

Fig. 2 The effects of shading on photosynthetic characteristics of wild soybeans

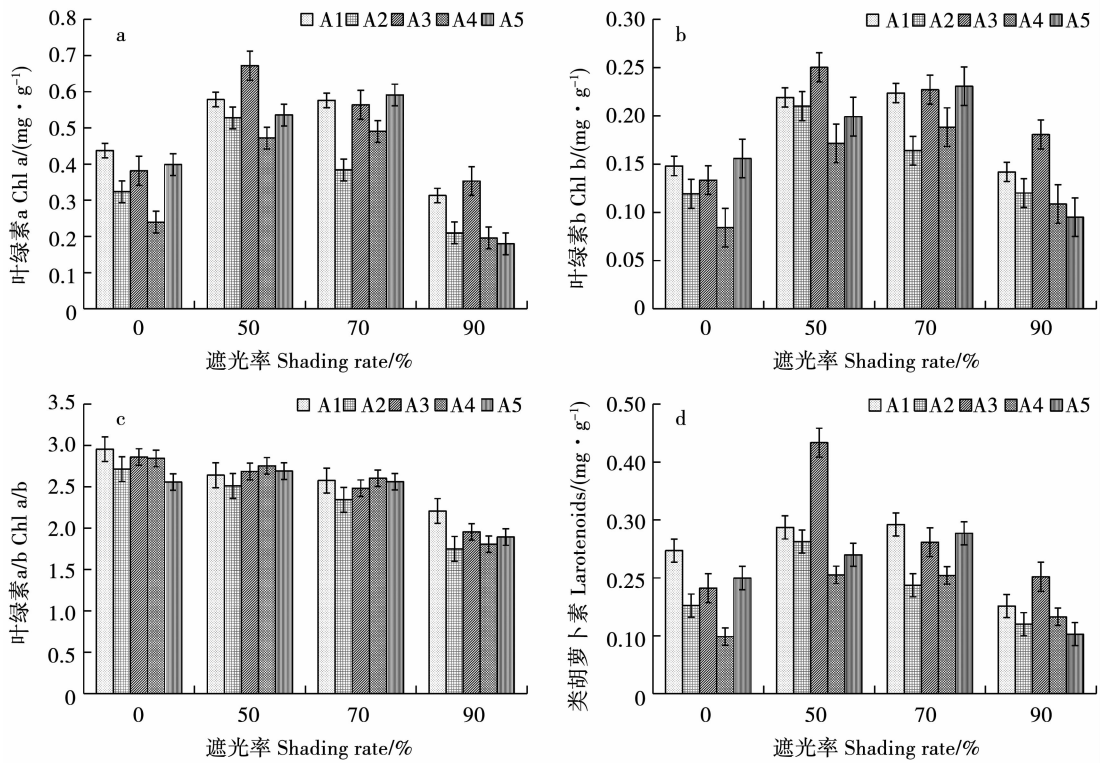


图 3 遮光对野生大豆叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

Fig. 3 The effects of shading on chlorophyll and carotenoids contents of wild soybeans

2.4 遮光对野生大豆叶绿素荧光特性的影响

在正常光照条件下 F_o 较低,遮光导致 F_o 升高,除 A4 外,其它材料随着遮光率的增加 F_o 呈上升趋势(图 4a)。A1 和 A2 在正常光照条件下 F_v/F_m 能够维持较高的水平,遮光导致其 F_v/F_m 降低,遮光率越高其降低幅度越大;A4 和 A5 在正常光照条件下 F_v/F_m 较低,遮光率增加后 F_v/F_m 整

体上升,遮光率达到 70% 时 F_v/F_m 达到最大值,遮光率达 90% 时 F_v/F_m 降低;而 A3 对光强不敏感,不同光照强度下 F_v/F_m 变化幅度较小(图 4b)。在正常光照条件下 $Y(II)$ 和 ETR 较低,而随着遮光率的增加二者整体呈增加趋势(图 4c 和 4d),说明遮光条件下野生大豆电子传递速率提高,对弱光的适应能力增强。

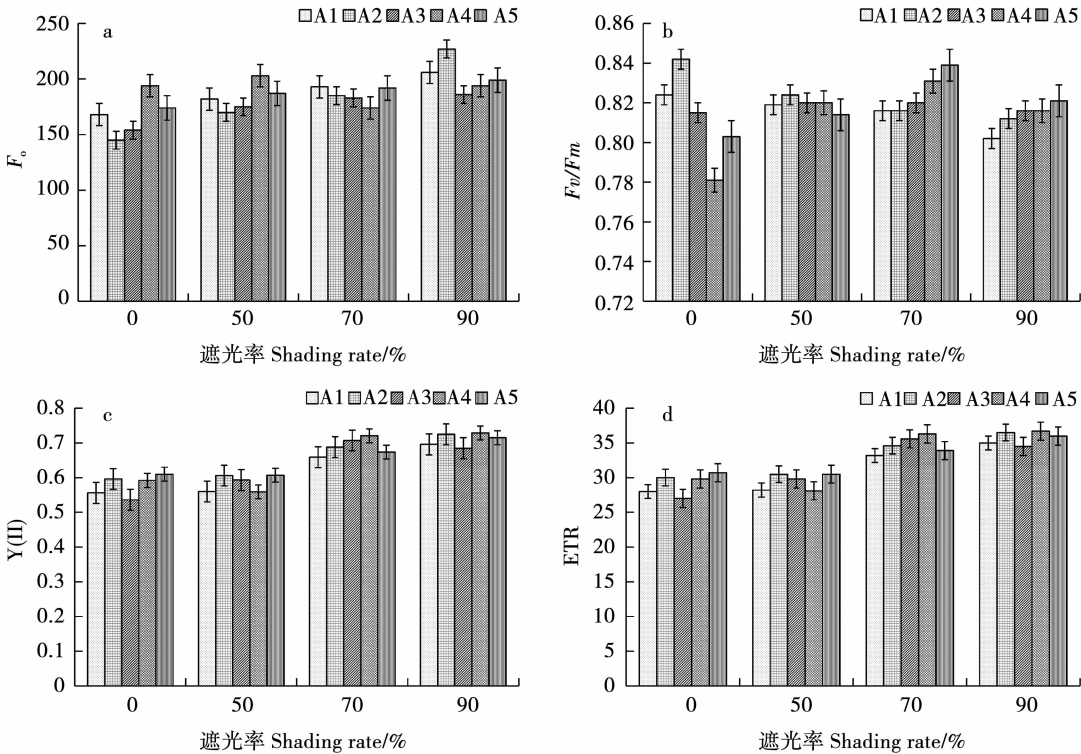


图 4 遮光对野生大豆叶绿素荧光特性的影响

Fig. 4 The effects of shading on chlorophyll fluorescence characteristics of wild soybeans

3 讨论

遮光可以显著改变植物叶片形态和解剖特征^[18],通过降低单株叶面积和叶面积指数来适应弱光环境^[19-20],野生大豆对遮光最直观响应就是表型特征发生变化。本研究表明,不同光照强度导致野生大豆叶片大小和叶色值的不同,强光和弱光对野生大豆叶片的生长均产生抑制作用,一定范围的遮光导致叶面积增加,随着遮光率的增加叶片长、宽、叶面积及叶色值呈先增加后降低的趋势,光照强度对叶宽的影响大于叶长,这也说明了野生大豆在遮光条件下通过调节叶面积增加光合面积,通过调控叶绿素含量提高光合性能,反映了野生大豆对弱光的适应性。

程亚娇等^[21]研究表明,随着遮阴程度的增加,大豆 P_n 、 $Cond$ 和 Tr 均呈逐渐降低趋势,但 C_i 随着遮阴率的增加呈上升趋势。本研究表明,遮光导致 P_n 降低,需要消耗的 CO_2 减少,导致 C_i 增加,而在

正常光照条件下,叶片 P_n 较高,需要消耗较多的 CO_2 ,因此导致 C_i 下降。不同材料的 P_n 对光强的响应存在差异,在高光照条件下 A2 的 P_n 较高,对强光有较高的利用效率;在遮光条件下 A5 的 P_n 高于其他材料,对弱光有较高的利用效率。 Tr 和 $Cond$ 均随着遮光率的增加呈下降趋势, Tr 下降的趋势大于 $Cond$ 。

叶绿素含量及活性对光合作用有直接影响^[22],叶绿素含量随光照强度降低而增加,但叶绿素 a/b 却随光照强度的降低而减少^[23-24],也有研究表明,在强光下生长的植物叶绿素 a/b 较大,在弱光下生长的植物叶片厚度变薄,光饱和点变低,叶绿素 a/b 降低^[25]。而本研究表明,不同材料在不同遮光率条件下的叶绿素含量存在差异。遮光率为 50% ~ 70% 时,A1、A4 和 A5 材料的叶绿素含量较高;在遮光率为 70% 时,A2 和 A3 材料的叶绿素含量较高;当遮光率大于 90% 时,各材料的叶绿素含量均降至最低。

在正常光照条件下 F_o 较低,表明由于野生大豆阴生植物的特点,会将强光下过剩的光能以热耗散的形式散失。随着遮光率的增加 F_o 上升,表明弱光胁迫导致了反应中心受到破坏或失活,其破坏程度与遮光率有关。在低光照条件下,PS II 的量子产量通常较高,因为叶片所吸收的光能中有较大的比例被用于光化学反应中,而在高光照强度条件下,因为叶片所吸收能量中的很大比例通过非光化学过程而散失,所以经过强光适应的叶片 $Y(II)$ 较低,说明强光和弱光对不同材料均产生了光胁迫,光能转换效率降低。ETR 是一个表征植物光合作用能力高低的变量,本研究表明,弱光下野生大豆通过提高 ETR 来增强其对弱光的适应能力,使其能够适应遮光率为 50% ~70% 的弱光条件。

4 结 论

遮光后野生大豆表型性状和光合生理特性发生改变,A1 和 A2 材料在遮光后叶片表型性状变化程度较大,表型性状对遮光敏感,A3、A4、A5 材料变化程度较小,表型性状对遮光不敏感。大部分材料的 P_n 随着遮光率的增加而降低,其中 A1、A2、A3 和 A4 材料对强光的利用率较高,而 A5 材料在强光下的 P_n 较低,遮光条件下 P_n 增加,为弱光高效型材料。各材料的叶绿素含量均呈先增加后降低的趋势,A1、A4 和 A5 材料对弱光的耐受能力强于 A2 和 A3 材料。遮光导致 A1 和 A2 材料的 F_v/F_m 降低,产生光胁迫现象;而 A4 和 A5 材料的 F_v/F_m 升高,对弱光的适应性较强;A3 材料的 F_v/F_m 变化幅度不大,对光强的反应不敏感。研究表明,A5 材料遮光后叶面积变化幅度较小, P_n 增加,能够维持较高的叶色值, F_v/F_m 较高,为耐阴型材料。

参考文献

[1] Ruberti I, Sessa G, Cioffi A, et al. Plant adaptation to dynamically changing environment: The shade avoidance response [J]. Biotechnology Advances, 2012, 30(5): 1047-1058.

[2] Azari R, Tadmor Y, Meir A, et al. Light signaling genes and their manipulation towards modulation of phytonutrient content in tomato fruits[J]. Biotechnology Advances, 2010, 28(1): 108-118.

[3] 梁镇林. 耐阴与不耐阴大豆茎叶性状的变异及差异比较研究[J]. 大豆科学, 2000, 19(1): 35-41. (Liang Z L. Studies on variation and different of characters of stem and leaf between shade enduring and shane non-enduring soybeans[J]. Soybean Science, 2000, 19(1): 35-41.)

[4] Liu W G, Zou J L, Zhang J, et al. Evaluation of soybean (*Glycine max*) stem vining in maize-soybean relay strip intercropping system[J]. Plant Production Science, 2015, 18: 69-75.

[5] Yang F, Huang S, Gao R C, et al. Growth of soybean seedlings in

relay strip intercropping systems inrelation to light quantity and red far-red ratio[J]. Field Crops Research, 2014, 155: 245-253.

[6] 吴雨珊, 龚万灼, 廖敦平, 等. 带状套作荫蔽及复光对不同大豆品种(系)生长及产量的影响[J]. 作物学报, 2015, 41(11): 1740-1747. (Wu Y S, Gnog W Z, Liao D P, et al. Effects of shade and light recovery on soybean cultivars(lines) and its relationship with yield in relay strip intercropping system[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(11): 1740-1747.)

[7] 范元芳, 杨峰, 王锐, 等. 弱光对大豆生长、光合特性及产量的影响[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(1): 71-76. (Fan Y F, Yang F, Wang R, et al. Effects of low light on growth, photosynthetic characteristics and yield of soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2016, 38(1): 71-76.)

[8] 李春红, 姚兴东, 鞠宝韬, 等. 不同基因型大豆耐阴性分析及其鉴定指标的筛选[J]. 中国农业科学, 2014, 47(15): 2927-2939. (Li C H, Yao X D, Ju B T, et al. Analysis of shade-tolerance and determination of shade-tolerance evaluation indicators in different soybean genotypes[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(15): 2927-2939.)

[9] 武晓玲, 张丽君, 聂邵仙, 等. 弱光对大豆苗期生长及光合荧光特性的影响[J]. 大豆科学, 2014, 33(1): 53-57. (Wu X L, Zhang L J, Nie S X, et al. Effects of low light on growth and photosynthetic fluorescence characteristics in soybean seedling [J]. Soybean Science, 2014, 33(1): 53-57.)

[10] 杨光宇, 郑惠玉, 韩春风, 等. 利用野生大豆(*G. soja*)种质选育大豆新品种的研究[J]. 中国农业科学, 1991, 24(1): 89-90. (Yang G Y, Zheng H Y, Han C F, et al. A study on the use of *G. soja* to breed new soybean cultivars[J]. Scientia Agricultura Sinica, 1991, 24(1): 89-90.)

[11] 李向华, 王克晶, 李福山, 等. 野生大豆(*Glycine soja*)研究现状与建议[J]. 大豆科学, 2005, 24(4): 305-309. (Li X H, Wang K J, Li F S, et al. Research progress of wild soybean (*Glycine soja*) suggestions for improving its effective utilization and protection[J]. Soybean Science, 2005, 24(4): 305-309.)

[12] 董英山, 庄炳昌, 赵丽梅, 等. 中国野生大豆遗传多样性中心[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 521-527. (Dong Y S, Zhuang B C, Zhao L M, et al. The genetic diversity centers of annual wild soybean in China[J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(6): 521-527.)

[13] 王玲, 来永才, 李炜, 等. 黑龙江省寒地野生大豆资源的现状、问题及对策[J]. 黑龙江农业科学, 2016(3): 138-142. (Wang L, Lai Y C, Li W, et al. Status, problems and countermeasures of wild soybean resource in cold region of Heilongjiang Province [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2016(3): 138-142.)

[14] 马爽, 宗婷, 邵帅, 等. 野生大豆(*Glycine soja*)光合生理学研究进展[J]. 吉林农业科学, 2012, 37(3): 7-11. (Ma S, Zong T, Shao S, et al. Advances in studies on photosynthetic physiology of wild soybean (*Glycine soja*) [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2012, 37(3): 7-11.)

[15] 杨文杰, 苗以农. 野生大豆和栽培大豆光合作用特性的比较研究[J]. 大豆科学, 1983, 2(2): 83-92. (Yang W J, Miao Y N. Comparative studies of photosynthetic characters of wild and cultivated soybeans[J]. Soybean Science, 1983, 2(2): 83-92.)

[16] 张明春, 苗以农. 不同类型大豆叶绿素蛋白复合体比较研究

[J].大豆科学,1988,7(4):277-282. (Zhang M C, Miao Y N. A compartive research on the chlorophyll-protein complexes of the different types of soybean[J]. Soybean Science,1988,7(4):277-282.)

[17] 舒展,张晓素,陈娟,等. 叶绿素含量测定的简化[J]. 植物生理学通讯,2010,46(4):399-402. (Su Z, Zhang X S, Chen J, et al. The simplification of chlorophyll content measurement[J]. Plant Physiology Communications, 2010, 46(4): 399-402.)

[18] Ward D A, Woolhouse H W. Comparative effects of light during growth on the photosynthetic properties of NADP-ME type C4 grasses from open and shaded habitats. II. Photosynthetic enzyme activities and metabolism[J]. Plant Cell and Environment, 1986, 9(4): 271-277.

[19] 段建真,郭素英. 遮荫与覆盖对茶园生态环境的影响[J]. 安徽农业大学学报, 1992(3): 189-195. (Duan J Z, Guo S Y. Effect of shading and couering on the ecological environment of tea garden[J]. Journal of Anhui Agricultural Collage, 1992(3): 189-195.)

[20] Behairy T G. Effect of intercropping patterns on soybean growth and photosynthetic apparatus [J]. Journal of Physiological Sciences, 1994, 18(1): 168-178.

[21] 程亚娇,范元芳,谌俊旭,等. 光照强度对大豆叶片光合特性及同化物的影响[J]. 作物学报, 2018, 44(12): 1867-1874. (Cheng Y Q, Fan Y F, Chen J X, et al. Effects of light intensity on photosynthetic characteristics and assimilates of soybean leaf [J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(12): 1867-1874.)

[22] 李德全,赵会杰,高辉远,等. 植物生理学[M]. 北京:中国农业出版社,1988: 59-66. (Li D Q, Zhao H J, Gao H Y, et al. Plant physiology[M]. Beijing: China Agriculture Press,1988: 59-66.)

[23] 胡彦波,许楠,包卓,等. 桑树叶片光合诱导对光强转换的响应[J]. 中国农业生态学报, 2010, 18(14): 799-803. (Hu Y B, Xu N, Bao Z, et al. Response of photosynthetic induction to irradiance transition in mulberry leaf[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2010, 18(4): 799-803.)

[24] 许春辉. 光逆境对叶绿体叶绿素蛋白质复合物的影响[J]. 植物学通报, 1991, 11(4): 8-11. (Xu C H. Effects of light stress on chlorophyll protein complexes from chliroplasts [J]. Chinese Bulletin of Botany, 1991, 11(4): 8-11.)

[25] 薛德榕. 作物的光合作用与物质生产[M]. 北京: 科学出版社, 1979:141-142. (Xue D R. Photosynthesis and material production of crops[M]. Beijing: Science Press, 1979:141-142.)

(上接第 509 页)

[15] 侯昕芳,王媛媛,黄收兵,等. 花期前后高温对玉米花粉发育及结实率的影响[J]. 中国农业大学学报, 2020,25(3):10-16. (Hou X F, Wang Y Y, Huang S B, et el. Effects of high temperature during flowering on pollen development and seed setting rate of maize [J]. Journal of China Agricultural University, 2020,25(3):10-16.)

[16] 朱镇,赵庆勇,张亚东,等. 抽穗扬花期极端自然高温胁迫对水稻结实率的影响[J]. 西南农业学报, 2015,28(1):10-15. (Zhu Z, Zhao Q Y, Zhang Y D, et el. Effect of extreme natural high temperature at heading and flowering stage on seed setting rate of rice [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2015,28(1):10-15.)

[17] 兰旭,顾正栋,丁艳菲,等. 花期高温胁迫对水稻颖花生理特性的影响[J]. 中国水稻科学, 2016,30(6):637-646. (Lan X, Gu Z D, Ding Y F, et al. Effect of high temperature stress on physiological characteristics of spikelet of rice during flower stage[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2016,30(6):637-646.)

[18] 秦胜华,颜秀娟,李明妹,等. 大豆源库流关系研究浅析[J]. 湖南农业科学,2010(17):54-56. (Qin S H, Yan X J, Li M Z, et el. Analysis of relationships among source, sink and flux of soybean[J]. Hunan Agricultural Sciences,2010(17):54-56.)

[19] 王四清,高聚林,刘克礼,等. 大豆源、库关系的研究[J]. 华北农学报,2005(S1):1-4. (Wang S Q, Gao J L, Liu K L, et al. Study on the relation of source and sink of soybean[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica,2005(S1):1-4.)

[20] 陈建珍,闫浩亮,刘科,等. 大穗型水稻 BL006 和 R-农白籽粒灌浆过程中源-流-库特性分析[J]. 中国农业气象,2019,40(9): 574-582. (Chen J Z, Yan H L, Liu K, et el. Source-flow-sink characteristics of heavy panicle rice BL006 and R-Nongbai [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2019,40(9):574-582.)

[21] 周红英,张桂莲,肖应辉,等. 超大穗型水稻 R1126 及其组合穗颈输导组织与籽粒灌浆结实的关系[J]. 中国水稻科学,2014, 28(4):411-418. (Zhou H Y, Zhang G L, Xiao Y H, et el. Relationship between the conducting tissue in the first internode and the grain-filling of super large panicle rice restore line R1126 and its derived combinations[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2014,28(4):411-418.)

[22] 张彩霞,符冠富,奉保华,等. 水稻同化物转运及其对逆境胁迫响应的机理[J]. 中国农业气象,2018,39(2):73-83. (Zhang C X, Fu G F, Feng B H, et al. Mechanisms of assimilation transport in phloem of rice and its response to abiotic stress[J]. Chinese Journal of Agrometeorology,2018,39(2):73-83.)

[23] 董钻. 大豆产量生理[M]. 北京:中国农业出版社,2012:20-25. (Dong Z. Soybean yield physiology[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2012:20-25.)

[24] 苏黎,张仁双,宋书宏,等. 不同结荚习性大豆开花结荚鼓粒进程的比较研究[J]. 大豆科学,1997,16(3):52-59. (Su L, Zhang R S, Song S H, et al. Comparative studies on flowering pod setting and seed filling of soybean with different podding habits [J]. Soybean Science, 1997,16(3):52-59.)