

GA₃预处理对野生大豆荫蔽响应的影响

蒋亨珂, 孙孟园[§], 黎艳, 孙歆, 尚静, 余靓, 刘春燕, 杨文钰, 杜俊波^{*§}

(四川农业大学农学院, 四川 成都, 611130)

摘要:野生大豆常生长在灌木遮荫环境下, 具有耐荫特性, 但其适应荫蔽的机理却未被报道。赤霉素(GA₃)是调控植物避荫反应的主要激素之一, 为探索赤霉素在野生大豆响应荫蔽环境中的作用, 本文以赤霉素及其抑制剂多效唑(PAC)预处理野生大豆幼苗, 比较白光和荫蔽条件下野生大豆的表型差异, 并通过qPCR检测不同处理下光合色素合成基因(*GsCAO*)、光合电子传递过程调控基因(*GsPSAE*和*GsPSAG*)的表达情况。结果表明, GA₃预处理会使野生大豆幼苗对荫蔽更加敏感, 而荫蔽下经PAC预处理的野生大豆幼苗光合色素含量显著高于对照, 与GA₃预处理相反。叶绿素荧光参数分析结果显示, PAC预处理能增强野生大豆幼苗的耐荫性, 可能与*GsCAO*、*GsPSAE*和*GsPSAG*表达量变化相关。

关键词:野生大豆; 荫蔽; 赤霉素; 多效唑; 光合色素基因

中图分类号: S565.1; S311

文献标识码: A

文章编号: 1007-9084(2020)03-0472-08

Effects of GA₃ pre-treatment on shade response of *Glycine soja*

JIANG Heng-ke, SUN Meng-yuan[§], LI Yan, SUN Xin, SHANG Jing, YU Liang, LIU Chun-yan,

YANG Wen-yu, DU Jun-bo^{*}

(College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: *Glycine soja* often grow in shrub-shaded environments, but the mechanisms for adapting to shading have not been reported. Gibberellins (GA₃) are a group of hormones that regulates shade avoidance. In order to study the effects of GA₃ on the shade avoidance of *Glycine soja*, the phenotype of *Glycine soja* under white light and shading after GA₃ and GA synthesis inhibitor (paclobutrazol, PAC) application were analyzed. Expression of genes regulating photosynthetic pigment biosynthesis, *GsCAO*, and photosynthetic electron transport, *GsPSAE* and *GsPSAG*, were analyzed. The results indicated that photosynthetic pigment content of shading *Glycine soja* after PAC pre-treatment was significantly higher than that of the control, while GA₃ pre-treatment were opposite. chlorophyll fluorescence parameters suggested that PAC pre-treatment could enhance the shade-resistant while GA₃ pre-treatment would make *Glycine soja* more sensitive to shade. Further research demonstrated that the expression of photosynthetic pigment biosynthesis gene *GsCAO*, photosynthetic electron transport genes *GsPSAE* and *GsPSAG* had an effect on enhanced shade-resistant of *Glycine soja*.

Key words: *Glycine soja*; shade; gibberellin (GA₃); paclobutrazol (PAC); photosynthetic pigment gene

大豆是重要的粮油饲兼用作物, 然而近年来我国大豆生产缺口严重, 主要依赖进口^[1]。目前, 通过间套作和密植提高大豆单产是提高我国大豆总产量的重要途径之一^[2,3]。然而, 间套作系统中, 大豆受到荫蔽胁迫, 易发生避荫反应^[4,5], 严重影响了其

正常生长发育和产量^[6]。而且耐荫大豆品种缺乏, 现有栽培品种难以满足生产需要。野生大豆主要生长于弱光条件下, 具有典型的避荫反应表型和丰富的抗逆基因资源^[7]。因此, 研究野生大豆荫蔽响应机理, 挖掘并利用野生大豆避荫反应调控的基因

收稿日期: 2019-05-20

基金项目: 国家自然科学基金(31871552, 31671445); 四川省科技计划项目(2018HH0108)

作者简介: 蒋亨珂(1995-), 男, 四川德阳人, 在读研究生, 主要研究方向为作物分子生理, E-mail: 2761718627@qq.com; §共同第一作者: 孙孟园, 女, 硕士研究生, 主要研究方向为作物分子生理, E-mail: 1622924018@qq.com

* 通讯作者: 杜俊波(1982-), 男, 四川南充人, 副教授, 主要研究方向为作物分子生理, E-mail: junbodu@sicau.edu.cn

资源具有重要意义。

当植物感知到荫蔽信号后,光受体下游的光敏色素互作因子(PIFs)作为关键的调控单元,通过参与大量转录重编过程从而调控避荫反应^[8]。而 DELLA 蛋白会和 PIF3 和 PIF4 结合,抑制其靶基因的表达,最终抑制下胚轴的伸长。研究证明赤霉素会诱导 DELLA 蛋白降解,从而参与 PIFs 调控的避荫反应过程^[9]。避荫反应的研究主要集中在模式植物中^[8],在野生大豆中还未见报道。野生大豆响应激素处理的研究较少,且多与抗旱耐盐相关,激素参与野生大豆避荫反应调控的相关研究还是空白^[10,11]。野生大豆在荫蔽下有着典型的避荫反应,表现为株高增加幅度显著高于栽培大豆品种,所以我们以野生大豆为材料,着重考察了经赤霉素 GA₃ 以及赤霉素抑制剂多效唑(PAC)预处理后野生大豆幼苗对荫蔽环境的光合生理响应情况,为进一步挖掘野生大豆荫蔽响应基因资源提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

野生大豆:原产地为山东东营,东经:118°5',北纬:38°15'。

1.2 方法

1.2.1 野生大豆种皮破除方法及培养条件 本试验采用硫酸破除野生大豆种子硬实^[12]。选取大小均一、饱满、种皮完好的野生大豆种子置于玻璃烧杯中,并缓慢加入硫酸,完全浸没种子,期间摇晃玻璃杯2次使浓硫酸与种皮充分接触,通过预实验确定98%硫酸处理20 min种皮破除效果最佳。

培养基质为品氏土与文氏营养土;光周期为16 h光照,8 h黑暗,培养温度是25°C。白光条件:光合有效辐射为200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-2}$;红光(R)为45.46 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-2}$;远红光(FR)为4.12 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-2}$ 。荫蔽条件:光合有效辐射为78 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-2}$;红光(R)为11.96 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-2}$;远红光(FR)为33.54 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-2}$ 。

1.2.2 株高测定 野生大豆在白光和荫蔽下生长15d,待其生长至V1期,各选20株长势一致的材料记录表型。

1.2.3 光合生理指标测定 相对叶绿素含量(SPAD):野生大豆在白光和荫蔽下生长15 d,之后选取各处理长势一致的20棵苗,设置3个生物学重复,用叶绿素仪(SPAD-502型,Minolta)测定每片复叶中间小叶的相对叶绿素含量。

光合色素含量测定:野生大豆在白光和荫蔽下生长15 d,之后选取各处理长势一致的20棵苗并设置3个生物学重复,取样部位为成熟健康的三出复叶中间的小叶。避开主叶脉打孔取样,孔直径1 cm,之后将样品于萃取液(丙酮:无水乙醇=4:1)中浸泡24 h,直至色素完全洗脱。以萃取液为空白对照,在 $A_{663.2}$ 、 $A_{646.8}$ 、 A_{470} 下测定提取液的吸光度,并计算出单位面积叶绿素和总类胡萝卜素浓度以及光合色素含量。

叶绿素荧光参数:野生大豆在白光和荫蔽下生长15 d,之后选取长势一致的20棵苗并设置3个生物学重复,用CF-Imager叶绿素成像系统测定每片复叶中间小叶的荧光动力学参数:暗适应15 min后,测定初始荧光 F_0 、最大荧光 F_m 、并计算出可变荧光 F_v 和光系统II(PSII)的最大光化学量子效率(F_v/F_m),光适应20 min后测定叶片荧光值 F_s 、最大荧光 F_m' 和最低荧光 $F_0'=F_0$,并计算光化学猝灭系数 qP 、非光化学猝灭系数 NPQ 、PSII的实际光化学效率 Φ_{PSII} 和电子传递效率ETR。

1.2.4 激素配置及处理方法 GA₃及PAC均用无水乙醇配置浓度为100 mmol/L的母液,工作液浓度均为10 $\mu\text{mol/L}$ 。野生大豆白光下生长5 d后,选取长势一致的3棵苗并设置3个生物学重复,分别喷施0 $\mu\text{mol/L}$ GA₃(CK)、10 $\mu\text{mol/L}$ GA₃和10 $\mu\text{mol/L}$ PAC预处理1 d,间隔6 h喷施一次,共3次。之后各处理浓度下的幼苗分别移入正常光和荫蔽环境中生长3 d,然后记录表型并测定相关指标。

1.2.5 PAC处理及qPCR分析 荫蔽环境处理野生大豆5 d,用10 $\mu\text{mol/L}$ PAC喷施野生大豆整株,处理0 h、2 h、4 h、6 h后取其真叶保存于液氮中,用于提取RNA。每个处理设置3个生物学重复。

总RNA的提取及cDNA的合成:用RNAprep Pure植物总RNA提取试剂盒(天根生化科技有限公司)提取以上材料的RNA。使用NanoVue Plus RNA浓度测定仪检测所提取的RNA样品浓度,并用1.5%琼脂糖凝胶电泳检测RNA完整性。用M-MLV Reverse Transcriptase反转录试剂盒(Invitrogen)合成cDNA。

qPCR检测基因表达量:以cDNA为模板,GsACTIN3为内参基因,检测叶绿素生物合成相关基因GsPSAE(GenBank登录号为KHN48968)、GsPSAG(GenBank登录号为KHN20568)、GsCAO(GenBank登录号为KHN33844)的表达量。使用Primer Premier 5.0设计引物,所用引物见表1。参照港池生物

(杭州)的 SYBR Green Mix 的说明书进行荧光定量 PCR 分析。

qPCR 反应体系为 10 μ L: 其中 SYBR GREEN qPCR Master Mix(2 $\times$) 5 μ L, 引物分别加 0.2 μ L, cDNA 2.5 μ L, ddH₂O 2.1 μ L。反应程序为 95 $^{\circ}$ C 预变性 3 min; 95 $^{\circ}$ C 变性 15 s; 55 $^{\circ}$ C 退火 15 s; 72 $^{\circ}$ C 延伸 20 s, 46 个循环, 每个样品均设有 3 个技术重复。反应结束后, 绘图并计算 3 次技术重复数据的标准误差。

1.2.6 数据分析 利用 SPSS 软件进行显著性分析, Excel 2016 及 Origin 9.0 进行数据分析并作图。

2 结果分析

2.1 GA₃及 PAC 预处理对野生大豆幼苗荫蔽应答的影响

为了探究 GA₃ 及 PAC 预处理后野生大豆在白光和荫蔽下的表型差异, 本实验以无外源激素处理为对照, 观察了经 GA₃ 及 PAC 预处理的白光和荫蔽下野生大豆的表型。如图 1A、B, 无论在荫蔽还是白光条件下, GA₃ 预处理的幼苗株高都显著高于对照。白光条件下, PAC 预处理与对照组无显著差异, 在荫蔽条件下其株高显著低于对照。此外, 在荫蔽环境下生长的野生大豆叶片颜色均比白光下颜色深, 如图 1C。以上结果表明, GA₃ 预处理均可显著增加白光和荫蔽环境中野生大豆的株高, 而 PAC 预处理均可抑制荫蔽下野生大豆下胚轴伸长, 且荫蔽处理后的抑制程度显著高于白光处理, 由此得出 PAC 可以减弱野生大豆株高对荫蔽的响应。从叶色推测, 荫蔽下野生大豆光合色素含量较白光有所增加。

2.2 GA₃与 PAC 预处理对荫蔽下野生大豆幼苗叶片光合色素含量的作用相反

为了研究 GA₃ 及 PAC 预处理对荫蔽条件下野生大豆幼苗叶片颜色的变化是否与叶绿素含量相关,

测定了相关处理叶片的叶绿素含量。如图 2A, 荫蔽条件下野生大豆叶绿素相对含量 SPAD 值显著下降。白光下 GA₃ 预处理后野生大豆的 SPAD 值显著低于对照, 而荫蔽条件下 GA₃ 预处理与对照相比变化不显著。但是, 用赤霉素抑制剂 PAC 预处理之后, 会显著提高白光和荫蔽环境下野生大豆的 SPAD 值, 这与 GA₃ 预处理的结果相反, 而且叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量变化规律与 SPAD 值的变化规律相似, 如图 2B、C、D。Chl a/b 会被荫蔽诱导升高, 如图 2E。GA₃ 预处理会显著提高荫蔽下野生大豆 Chl a/b, 但白光下变化不显著, PAC 预处理结果与之相反。以上结果表明, GA₃ 预处理会导致野生大豆光合色素含量下降, 但会诱导其荫蔽下 Chl a/b 值升高, 而 PAC 预处理会显著增加野生大豆光合色素含量, 且会导致其 Chl a/b 值下降, 这个结果与 GA₃ 预处理完全相反。由此推测 GA₃ 及合成抑制剂 PAC 对野生大豆白光和荫蔽下的光合能力也有影响。

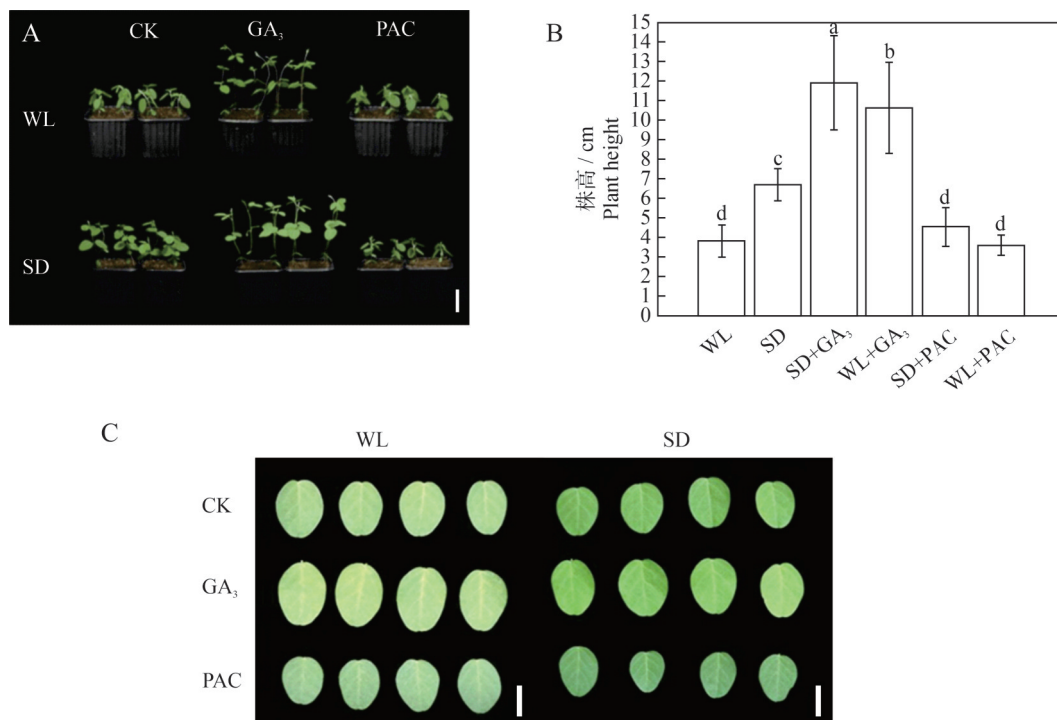
2.3 GA₃及 PAC 预处理对荫蔽下野生大豆叶片叶绿素荧光的影响

后续实验表明, 野生大豆叶绿素含量的变化对叶绿素荧光参数也有影响。如图 3 所示, 荫蔽处理会导致 PSII 最大光化学量子效率(XE=F_v/F_m), 实际光化学量子效率(OE)和电子传递效率(ETR)下降。赤霉素及其抑制剂处理对野生大豆光捕获能力影响较小, 但是 GA₃ 会显著增加白光下野生大豆 OE, 非光化学猝灭系数(NPQ), 光化学猝灭系数(EF)和 ETR, 而荫蔽处理后这些数值的变化与之相反。PAC 预处理后能显著增加白光和荫蔽下野生大豆的 OE、EF 和 ETR 值, 但对于 NPQ 值, 只有在荫蔽下才有显著增加。

以上结果说明, 白光下 GA₃ 预处理会增强野生大豆叶片的光合能力, 荫蔽下则起抑制作用。而

表 1 引物序列
Table1 Primer sequences

基因序列号 GenBank ID	引物名称 Primer	引物序列 Sequence
KN658421	GsPASG-qF	CCATCATTTGAAGCCATCC
	GsPASG-qR	CTAACACCGACACCACCCCT
KN639264	GsPSAE-qF	TAGGCTTCTTGTTAGGGCT
	GsPSAE-qR	ATAGGTGGTGTTTGGTT
KN649478	GsCAO-qF	CAGTCATACCATCCCCATT
	GsCAO-qR	TGTTCTGCACATCCAGG
KN650671	GsACT3-qF	CTGGAACAGCAAAGACAA
	GsACT3-qR	GAGCACTTCAGGGCAACGG



注: WL: 白光; SD: 荫蔽; A: GA₃及PAC预处理荫蔽下野生大豆幼苗株高表型; B: GA₃及PAC预处理荫蔽下野生大豆幼苗株高统计图; C: GA₃及PAC预处理荫蔽下野生大豆幼苗叶片表型。GA₃和PAC处理浓度为10 μmol/L。柱形图上不同小写字母表示处理间差异显著。标尺=2 cm
Note: WL: white light; SD: shade; A. Plant height of *Glycine soja* under shading after GA₃ and PAC pretreatment. B. Statistic analysis of plant height of *Glycine soja* under shading after GA₃ and PAC pretreatment. C. Leaf phenotypes of *Glycine soja* under shading after GA₃ and PAC pretreatment. The concentration of GA₃ and PAC is 10 μmol/L. Different lowercase letters on the columns indicate significant differences. Bar=2 cm

图1 GA₃及PAC预处理荫蔽下野生大豆幼苗表型

Fig. 1 Effects of GA₃ and PAC pretreatment on phenotypes of *Glycine soja* seedlings

PAC预处理则无论在白光还是荫蔽下均可增强野生大豆叶片的光合能力,所以需要进一步研究荫蔽下PAC预处理提高野生大豆光合能力的分子机制。

2.4 PAC预处理对荫蔽下叶片光合色素基因表达量的影响

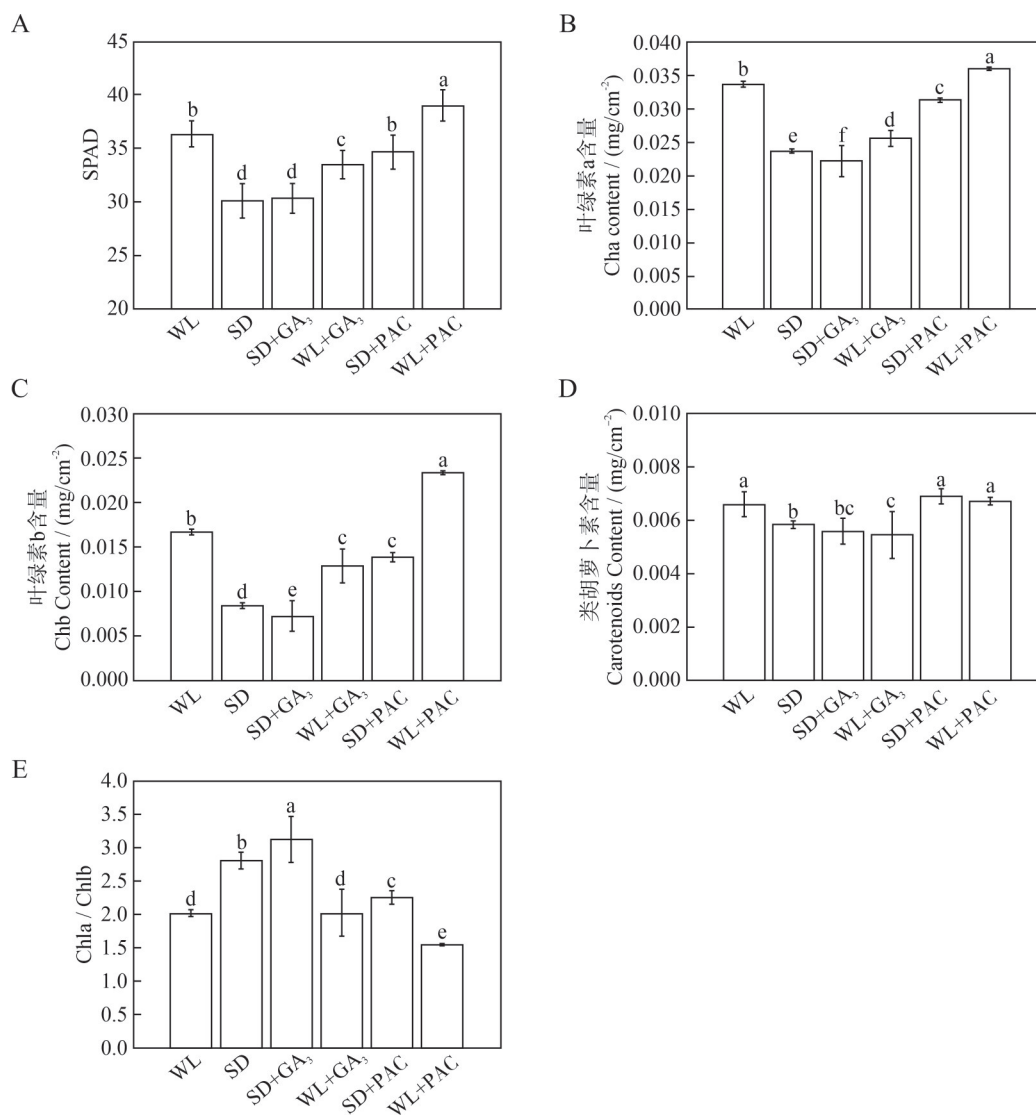
图4中qPCR结果表明,从白光转移到荫蔽环境2h内GsPSAE和GsCAO的表达量显著降低,但随着荫蔽时间的增加,其表达量逐渐增加,6h已显著超过0h,而GsPSAG的相对表达量在遮荫4h就已经超过对照组。这说明PAC预处理后可诱导野生大豆在荫蔽条件下的光合色素合成及光合电子传递过程中关键基因表达,进而导致其叶片颜色加深,光合能力加强。

3 讨论与结论

3.1 GA₃及其合成抑制剂PAC预处理对荫蔽条件下野生大豆表型的影响

本实验发现,经PAC预处理的野生大豆幼苗株高显著低于空白对照,而GA₃预处理的结果与之相

反。赤霉素参与了高等植物几乎所有的生长发育过程,具有重要的生物学功能。有研究发现赤霉素参与荫蔽导致的大豆叶片减小^[13],对大豆株高和叶柄长有促进作用,而烯效唑的作用与此相反。烯效唑作为一种重要的植物生长调节剂,在作物株型调控方面应用广泛。烯效唑干拌种可以增加大豆有效荚数^[14],烯效唑浸种可以改善栽培大豆苗期生长状态,通过影响可溶性糖含量和保护性酶活性提高大豆的抗旱能力^[15],叶面喷施烯效唑还可以提高大豆的碳氮代谢水平,达到增产的目的^[16]。也有研究发现赤霉素能增加野生大豆的抗旱能力^[17],但对其耐盐性的影响不显著^[18]。此外,赤霉素和烯效唑对大豆株高的调控具有时效性,在大豆苗期调控作用最为明显,表现为赤霉素增加大豆幼苗株高,烯效唑抑制大豆幼苗株高^[19],这与本实验对野生大豆幼苗的株高的调控结果相吻合,说明苗期野生大豆和栽培大豆对赤霉素及其抑制剂处理的响应机制存在相似之处。还有研究发现在拟南芥中的ERECTA参与拟南芥的避荫反应^[20],该过程依赖光敏色素PHYB且有生长素和赤霉素参与其中^[21],该团队进



注: SPAD: 叶绿素相对含量; Chl a/b: 叶绿素 a 和叶绿素 b 比值; GA₃ 和 PAC 处理浓度为 10 μmol/L。柱形图上不同小写字母表示处理间差异显著

Note: SPAD: relative chlorophyll content; Chl a/b: Chlorophyll a and chlorophyll b ratio; The concentration of GA₃ and PAC is 10 μmol/L; different lowercase letters on the columns indicate significant differences. Error bars represent the standard errors of three replicates

图2 GA₃及PAC预处理荫蔽下野生大豆幼苗叶片光合色素含量

Fig. 2 Effects of GA₃ and PAC pretreatment on leaf photosynthetic pigment content of *Glycine soja* seedlings

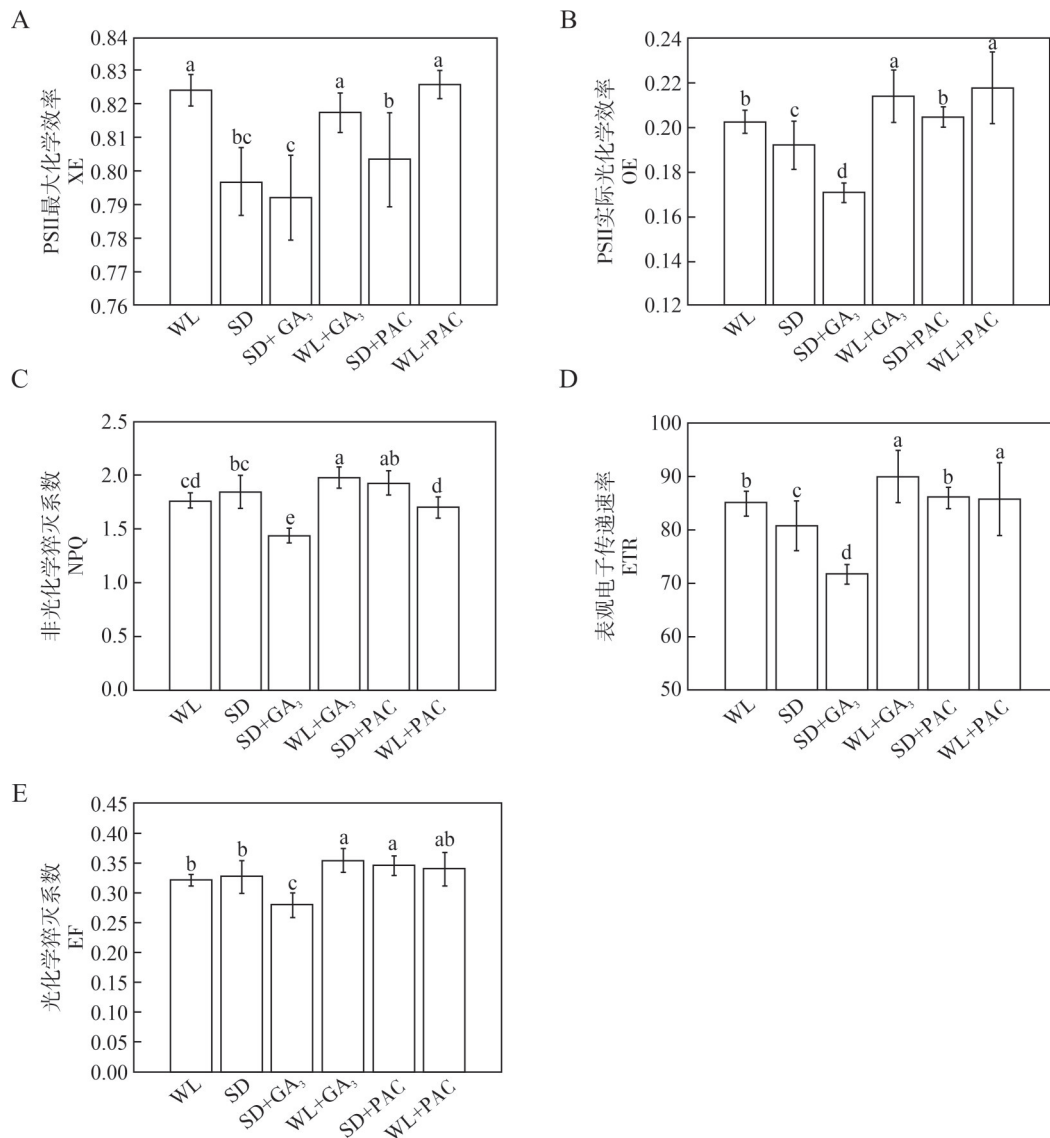
一步发现了大豆中 ERECTA 同源蛋白的可变剪切, 并发现这种可变剪切也可以被荫蔽诱导表达, 且能恢复拟南芥 *er-3* 突变体的表型^[22]。本实验野生大豆避荫反应是否也有相似机理需要进一步研究。

3.2 GA₃及合成抑制剂PAC预处理对荫蔽条件下野生大豆光合生理的影响

本实验发现, 与对照相比, PAC 预处理能增加白光和荫蔽下野生大豆幼苗的叶绿素含量并导致光合荧光参数改变, 表现为 OE、EF 和 ETR 的增加, 但 NPQ 只有在荫蔽下才有显著增加, 而 GA₃ 预处理对白光和荫蔽下野生大豆幼苗的叶绿素含量的作用与 PAC 预处理相反, 并且其光合荧光参数除了 XE 在白光和荫蔽条件下均减小外, OE、NPQ、ETR

和 EF 均表现为荫蔽下降低, 白光下增加。

玉米大豆套作种植模式中, 荫蔽限制了大豆产量的进一步提高。有研究表明不同大豆品种的耐荫抗倒表型是由于内源赤霉素的量所决定, 并且发现耐荫品种南豆 12 茎尖维持较低活性赤霉素水平, 表现出较强的耐荫抗倒性^[23], 并且荫蔽导致的大豆叶面积减小有赤霉素参与^[13]。此外, 通过适当荫蔽锻炼, 大豆还能通过重塑光合特征来增强耐荫能力, 表现为荫蔽锻炼后大豆叶片光系统 II 的最大光化学量子效率和光合色素含量显著提高。烯效唑通过调节浮萍细胞分裂素 6-BA 含量, 以此增加持绿基因的表达, 从而提高了浮萍的叶绿素含量和净光合速率^[24], 而本实验 PAC 预处理也增加荫蔽下野



注:柱形图上不同小写字母表示处理间差异显著;GA₃和PAC处理浓度为10 μmol/L

Note: Different lowercase letters on the columns indicate significant differences; The concentration of GA₃ and PAC is 10 μmol/L

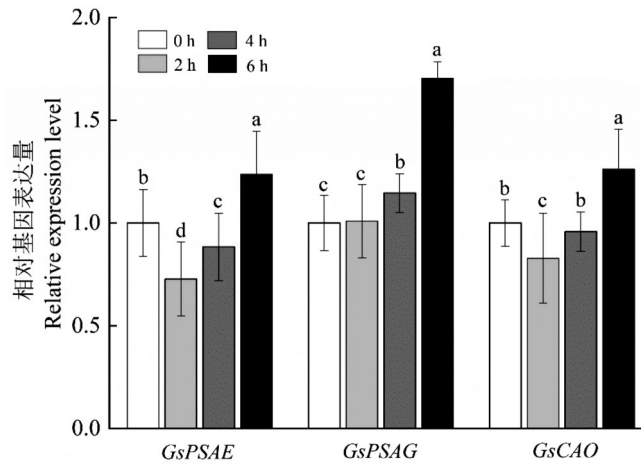
图3 GA₃及PAC预处理对荫蔽下野生大豆叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of GA₃ and PAC pretreatment on leaf chlorophyll fluorescence parameters of *Glycine soja* seedlings

生大豆幼苗的叶绿素含量。Downes 和 Crowell 等^[25]发现细胞分裂素可诱导核编码的叶绿体蛋白基因的表达来增加捕光色素结合蛋白和光诱导的硝酸还原酶的基因表达量。此外6-BA预处理低温弱光胁迫下辣椒幼苗的最大光化学效率、PSII实际光化学效率及光反应下最大光化学效率均有显著提高^[26],这与本研究结果相似,说明PAC预处理荫蔽下野生大豆的光合生理改变可能也与细胞分裂素有关。本实验中与荫蔽下未经激素处理和GA₃预处理的野生大豆相比,赤霉素抑制剂PAC预处理能显著增加荫蔽下野生大豆幼苗的相对叶绿素含量、叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量。GA₃预处理显著增加了荫蔽下野生大豆幼苗叶绿素a和叶绿素b的

比值,而PAC作用与此相反,这说明PAC预处理能在一定程度上提高野生大豆幼苗的耐荫性。

研究表明叶绿素b由叶绿素a在叶绿素a氧化酶作用下(CAO)合成^[27],控制叶绿素a氧化酶合成的基因表达量是衡量植株光合能力的一个重要指标。在拟南芥中的研究表明光合电子传递过程相关基因 *PHOTOSYSTEM1 SUBUNIT G (PSAG)* 和 *PHOTOSYSTEM 1 SUBUNIT E (PSAE)* 以及光合色素合成相关基因 *CHLOROPHYLL A OXYGENASE (CAO)* 都与PIF1互作^[9],且这些基因与避荫反应相关。本实验通过qPCR分析结果发现,PAC预处理后随着时间推移,野生大豆幼苗叶片中光合色素合成基因 *GsCAO* 及光合电子传递过程相关基因 *GsP-*



注:柱形图上不同小写字母表示处理间差异显著

Note: Different lowercase letters on the columns indicate significant differences

图4 PAC预处理对荫蔽下野生大豆叶片光合色素基因表达的影响

Fig. 4 *Glycine soja* seedling leaf photosynthetic pigment gene expressive quantity under shading after PAC pretreatment

SAE和GsPSAG的表达上调。这与光合色素含量的测定结果吻合,也进一步证明PAC预处理是通过促进光合色素合成和光合电子传递相关基因的表达,来增加光合色素含量,提高光合能力,最终提高了荫蔽下野生大豆幼苗的耐荫性。

综上,赤霉素抑制剂PAC预处理降低了野生大豆幼苗内源赤霉素含量,提高了野生大豆幼苗在白光和荫蔽下的光合能力,而PAC预处理荫蔽下野生大豆幼苗光合能力的增加伴随着光合电子传递和光合色素合成相关基因表达上调,表明内源赤霉素在野生大豆叶片适应荫蔽环境的过程中起着重要的作用。

参考文献:

- [1] 言幸. 我国大豆对外依存状况分析及对策建议[J]. 中国商论, 2019(7): 108-109.
- [2] 冯军, 吴海英, 于晓波, 等. 四川丘陵地区大豆轻简高效栽培技术[J]. 大豆科技, 2018(3): 34-35, 39.
- [3] 韩文斌, 吴海英, 于晓波, 等. 玉米套作大豆高产高效栽培技术[J]. 大豆科技, 2015(2): 56-57.
- [4] 范元芳, 杨峰, 刘沁林, 等. 套作荫蔽对苗期大豆叶片结构和光合荧光特性的影响[J]. 作物学报, 2017, 43(2): 277-285.
- [5] 周峰. 植物避荫反应信号转导途径研究进展[J]. 广东农业科学, 2014, 41(22): 141-145.
- [6] Tang Y J, Liesche J. The molecular mechanism of shade avoidance in crops - How data from *Arabidopsis* can help to identify targets for increasing yield and biomass production[J]. J Integr Agric, 2017, 16(6): 1244-1255.
- [7] 王静, 李占军. 野生大豆种质资源及开发利用研究进展[J]. 农业与技术, 2018, 38(22): 59.
- [8] Yang C W, Li L. Hormonal regulation in shade avoidance [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1527.
- [9] Cheminant S, Wild M, Bouvier F, et al. DELLAs regulate chlorophyll and carotenoid biosynthesis to prevent photooxidative damage during seedling deetiolation in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2011, 23(5): 1849-1860.
- [10] 严勇亮, 路子峰, 张金波, 等. 野生大豆耐盐性研究进展[J]. 农业科技与信息, 2017(21): 44-45.
- [11] 陈锐. 耐旱野生大豆 MicroRNA 的鉴定与表达分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.
- [12] 李旭晨, 李明, 谢小波. 野生大豆种子萌发特性的研究[J]. 江西农业科技, 1999(1): 27-29.
- [13] Wu Y S, Gong W Z, Yang W. Shade inhibits leaf size by controlling cell proliferation and enlargement in soybean [J]. Sci Rep, 2017, 7: 9259.
- [14] 龚万灼, 张正翼, 杨文钰, 等. 烯效唑干拌种对大豆形态特征和产量的影响[J]. 大豆科学, 2007, 26(3): 369-372, 376.
- [15] 闫艳红, 李波, 杨文钰. 烯效唑浸种对大豆苗期抗旱性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 480-485.
- [16] 闫艳红, 万燕, 杨文钰, 等. 叶面喷施烯效唑对套作大豆花后碳氮代谢及产量的影响[J]. 大豆科学, 2015, 34(1): 75-81.
- [17] 孙学彬, 李祥莲, 刘庆. 外源植物激素对野生大豆幼苗期抗旱能力影响的初步研究[J]. 生命科学仪器, 2008, 6(9): 36-40.
- [18] 奚广生, 王艳玲. 外源激素对野生大豆耐盐性的影响[J]. 大豆科学, 2007, 26(6): 972-974.
- [19] 韩毅强, 石英, 高亚梅, 等. 赤霉素及烯效唑对大豆形态、光合生理及产量的影响[J]. 中国油料作物学

- 报, 2018, 40(6): 820–827.
- [20] Du J B, Li Y, Sun X, et al. Characterization of a splice variant of soybean ERECTA devoid of an intracellular kinase domain in response to shade stress [J]. J Genet, 2018, 97(5): 1353–1361.
- [21] Du J B, Jiang H K, Sun X, et al. Auxin and gibberellins are required for the receptor-like kinase ERECTA regulated hypocotyl elongation in shade avoidance in *Arabidopsis* [J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 124. DOI:10.3389/fpls.2018.00124.
- [22] Du J, Xin S, Sun M, et al. Identification and Expression analysis of ERECTA homologous genes in *Glycine max* [J]. Inter J Agric & Biol, 2017, 19(6): 1497–1504.
- [23] 罗玲, 于晓波, 万燕, 等. 套作大豆苗期倒伏与茎秆内源赤霉素代谢的关系[J]. 中国农业科学, 2015, 48(13): 2528–2537.
- [24] Liu Y, Fang Y, Huang M J, et al. Uniconazole-induced starch accumulation in the bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*) II: transcriptome alterations of pathways involved in carbohydrate metabolism and endogenous hormone crosstalk [J]. Biotechnol Biofuels, 2015, 8: 64.
- [25] Downes B P, Crowell D N. Cytokinin regulates the expression of a soybean beta-expansin gene by a post-transcriptional mechanism [J]. Plant Mol Biol, 1998, 37(3): 437–444.
- [26] 杨芳芳. 6-BA 预处理对低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合作用与生理生化特性的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2009.
- [27] Kunugi M, Takabayashi A, Tanaka A. Evolutionary changes in chlorophyllide a oxygenase (CAO) structure contribute to the acquisition of a new light-harvesting complex in *Micromonas* [J]. J Biol Chem, 2013, 288(27): 19330–19341.

(责任编辑:王丽芳)