

大豆生态研究

IV 野生大豆(*G. soja*)控光和自然条件下开花临界光周期的研究^{*}

徐 豹 路琴华

(吉林省农业科学院大豆研究所)

提 要

采用来自 53—24°N 野生大豆(*Glycine soja*) 26 份为材料,在 8—18 小时八种光照条件下研究并提出了来自各纬度材料在控光条件下的开花临界光周期(CFCP)。分析代表性纬度野生大豆在当地自然条件下的光周期变化动态与开花的关系,提出了自然条件下的开花临界光周期(NFCP)。CFCP 与 NFCP 数值近似。50°N 材料为 16—16.5 小时;45°N 材料为 15—15.5 小时;40°N 材料为 14.5 小时左右;35°N 材料为 14.0 小时左右;30°N 材料为 13.5 小时左右;25°N 材料为 13 小时左右;还提出了控光开花临界光周期与结荚期、成熟期、营养器官、结实器官生长之间的密度关系。讨论了确定开花临界光周期的方法和意义。

关键词 野生大豆(*G. soja*);控光开花临界光周期(CFCP);自然开花临界光周期(NFCP)

大豆是短日性植物。早在五十和七十年代,王金陵等(1956、1973 年)分别做了我国不同地理来源的栽培大豆和野生大豆光照生态型的分析。八十年代,我们对我国不同纬度;同纬度不同海拔或不同海陆位置的野生大豆做了进一步分析,提出了中国野生大豆生态型区划(徐豹等 1983、1987、1989 年)。野生大豆的短日性与原产地纬度呈显著负相关。但不同地理来源野生大豆在人工控制光周期和在当地自然条件下的临界光周期还缺乏系统研究。本文分析了不同纬度野生大豆在八种控制光照条件下发育过程,旨在提出控光条件下的开花临界光周期(CFCP)。同时研究代表性纬度野生大豆在当地自然条件下光周期变化动态,以提出自然条件下的开花临界光周期(NFCP),为控制野生大豆开花及杂交利用

^{*} 国家自然科学基金资助项目。本文用了泉州、济宁、九三农科所的物候资料,谨志谢意。

本文于 1990 年 10 月 11 日收到。 This paper was received on Oct. 11, 1990.

提供资料,丰富大豆基础生物学。

材 料 和 方 法

一、试验部分

原产我国 53—24°N 平原地区(<400m)野生大豆(*G. soja*)26 份,在公主岭(43°32'N、124°42'E、203m)进行盆栽试验。设每日 8、13、13.5、14、14.5、15、16.5、18 小时八种光照处理。暗期移入暗室,每平方米用 200 瓦白炽灯,补足长日所需补的光照。经我们试验,12 小时以下出苗到开花天数差别不大,因此本试验未设 10、12 小时处理。每处理 3 株,5 月 20 日正常期播种,29 日出苗,出苗当天进行光照处理,9 月 25 日结束,试验周期 114 天。

调查单株的开花始期(开第一朵花)花始期的开花节位和这茎叶龄;结荚始期(结第一荚)、成熟始期(第一个荚成熟)单株荚数,单株粒重,百粒重。

计算出苗到开花始的天数(FD),控光条件下开花临界光周期(CFCP)的计算方法为,同一纬度材料,比较前后两个光周期 FD 的增长百分率。以增长百分率超过 35%的前一个光周期,为该材料的临界光周期。例如 45°N 材料在 14.5、15、16.5 小时光周期下 FD 值,分别为 27、32、63 天,15 小时的 FD 值比 14.5 小时增长 19%,16.5 小时的 FD 值比 15 小时增长 67%,15 小时光周期即为 45°N 材料的控光开花光周期。

二、野生大豆在原产地自然条件下光周期的变化动态与自然开花临界光周期(NFCP)的测定

我国 50°N、45°N、40°N、35°N、30°N、25°N 代表性地点,以常年早春气温稳定通过 10°C 的日期作为当地野生大豆的出苗期。逐日计算出苗后累加光照时数(可照时数)的日平均值,分析其动态与当地野生大豆开花的关系。例如,5 月 10 日出苗,5 月 11 日的累加光照日平均时数,为 5 月 10 日和 5 月 11 日的光照时数之和除以 2,5 月 12 日的累加光照日平均时数,为 5 月 10 日、5 月 11 日、5 月 12 日的光照时数之和除以 3,以此类推。由于各地野生大豆在当地自然条件下的开花期,均出现在累加光照时数日平均最大值之后,因此,以累加光照时数日平均最大值,作为该材料的自然开花临界光周期(NFCP)。

试 验 结 果

一、控光条件下的开花临界光周期(CFCP)

(一)不同纬度材料在不同光周期下出苗到开花的天数(FD)与临界光周期(CFCP)的关系,从表 1 看出:

1. 各纬度材料的 FD 值,一般在八小时光照下最小,随着光周期的延长,FD 值增大。低纬度材料的 FD 值比高纬度材料增长快,而且幅度大,表现低纬度材料的短日性比高纬度材料强。

2. 控光开花临界光周期(CFCP)与原产地纬度关系密切。高纬度材料的时数长,低纬度的短。49°N 以北为 16.5 小时;44—48°N 为 15 小时;42—40°N 为 14.5 小时;38—35°N

为 14 小时左右;34—32°N 为 13.5 小时;31—27°N 为 13 小时左右;26—24°N 小于 13 小时;CFCP 值可作为衡量不同纬度野生大豆光周期反应的重要数量指标。

表 1 不同纬度野生大豆在不同光周期下出苗到开花天数(FD)与开花临界光周期(CFCP)

Table 1 Days from emergence to flowering (FD) and critical photoperiod (CFCP) of wild soybean from different latitudes under different photoperiods

材料号 No. of samples	原产地纬度 (°N)	不同光周期出苗到开花天数(FD)										延 长 F·D%								CFCP (小时) (Hours)
		Days from emergence to flowering (FD)										Delayed percentage of F. D								
		8	13	13.5	14	14.5	15	16.5	18	13	13.5	14	14.5	15	16.5	18				
1	53	24	25	23	23	23	25	28	38	4	(—)	0	0	9	12	36	16.5			
2	51	24	25	23	24	24	27	29	53	4	(—)	4	0	13	7	83	16.5			
3	50	24	24	24	24	24	26	34	51	0	0	0	(—)	8	31	50	16.5			
4	49	25	23	24	23	25	26	35	50	1	4	(—)	9	4	35	43	16.5			
5	48	x	24	24	24	24	25	45	67	x	0	0	0	4	80	49	15			
6	47	23	24	25	24	26	31	50	72	4	4	(—)	8	19	61	44	15			
7	46	25	24	24	24	24	28	46	66	(—)	0	0	0	17	64	44	15			
8	45	24	24	24	26	27	32	63	84	0	0	8	4	19	97	33	15			
9	44	23	28	29	28	30	40	55	93	0	4	(—)	4	35	26	69	15			
10	42	27	24	25	27	29	52	104	—	(—)	4	8	7	79	100		14.5			
11	41	28	27	26	26	31	49	99	—	(—)	(—)	0	19	58	102		14.5			
12	40	24	25	24	25	29	59	104	—	4	(—)	4	16	103	76		14.5			
13	38	26	26	26	29	47	88	—	—	0	0	12	62	87			14			
14	37	28	27	31	41	55	86	—	—	(—)	15	32	34	56			14.5			
15	36	27	32	42	50	74	103	—	—	19	31	19	48	39			14			
16	35	26	30	34	46	63	70	—	—	15	13	35	37	11			14			
17	34	26	31	35	51	75	98	—	—	19	13	46	47	31			13.5			
18	33	27	35	44	65	63	98	—	—	30	26	48	32	31			13.5			
19	32	27	34	45	54	x	x	—	—	26	32	20					13.5			
20	31	27	33	47	69	81	—	—	—	22	42	47	17				13			
21	30	30	47	69	98	102	—	—	—	57	47	42	4				<13			
22	29	31	40	55	96	102	106	—	—	29	38	75	6				13			
23	27	30	38	46	98	—	—	—	—	27	26	113					13			
24	26	28	52	70	102	—	—	—	—	86	35	46					<13			
25	25	31	69	88	104	—	—	—	—	122	28	27					<13			
26	24	32	69	98	—	—	—	—	—	116	42	21					<13			

注:—为未开花,x为资料不全,(—)为负数

(二)各纬度野生大豆的 CFCP 与相应纬度材料发育期,营养生长与结实器官的关系:

1. CFCP 与开花始到结荚始,开花始到成熟始天数的关系:表 2 中 DFPP 与 DFMP 列举的是各纬度材料在 8—18 小时八种光周期下,随着光周期的延长,开花始到结荚始的天

数与开花始到成熟始的天数明显增长的前一个光周期值。诸纬度材料的 CFCP 值与 DFP-P,DFMP 值均呈显著正相关,说明 CFCP 在很大程度上反映了对结荚、成熟期的影响。

2. CFCP 与开花始期主茎叶龄,开花节位的关系:在 8 小时光照下,开花始的主茎叶龄一般为 4—5,开花节位为 1—3。随着光周期的延长而增加。表 2 中 ANNP 为各纬度材料叶龄增长到 8 以上的前一个光周期值。APEP 为开花节位增长 5 以上的前一个光周期值,诸纬度材料 ANNP、APEP 与 CFCP 均呈显著正相关,说明 CFCP 与开花始期的营养生长状态密切相关。

表 2 各纬度野生大豆 CFCP 与结荚期、成熟期、营养生长期与结实器官的关系
Table 2 Correlation between CFCP and podding stage maturing stage ,vegetative growth and reproductive organs of different latitudinal wild soybeans

材料号 No. of sample	纬度°N	CFCP	DFPP	DFMP	ANNP	APEP	MPNP	MSYP	MiGWP
1	53	16.5	16.5	16.5	16.5	—	16.5	16.5	18
2	51	16.5	16.5	15	16.5	16.5	16.5	16.5	16.5
3	50	16.5	16.5	15	16.5	16.5	15	15	16.5
4	49	16.5	16.5	15	16.5	16.5	16.5	16.5	15
5	48	15	15	15	16.5	15	16.5	16.5	16.5
6	47	15	15	14.5	16.5	15	15	15	16.5
7	46	15	15	14.5	15	15	15	15	15
8	45	15	15	14.5	15	15	15	15	15
9	44	15	15	14.5	14.5	15	15	14	15
10	42	14.5	14.5	14	14.5	14.5	14.5	15	15
11	41	14.5	14.5	14.5	14	14.5	14	14	14.5
12	40	14.5	14.5	14	14.5	14.5	14	14	15
13	38	14	14	14	14	14	14.5	13.5	14
14	37	14.5	14	13.5	13.5	13.5	14.5	13.5	14.5
15	36	14	14	13.5	13	13	14	14	14.5
16	35	14	14	13.5	13	13.5	13.5	13.5	<13
17	34	13.5	13.5	13	<13	—	13.5	13.5	13
18	33	13.5	13.5	13	<13	13	13.5	13.5	13.5
19	32	13.5	13.5	13	<13	13	13.5	13	13.5
20	31	13	13.5	13	13	13.5	—	—	13
21	30	+<13	13	<13	<13	<13	—	—	13
22	29	13	13	<13	<13	<13	13	13	13
23	27	13	13	<13	<13	<13	13	13	<13
24	26	<13	13	<13	<13	<13	13	13	13
25	25	<13	<13	<13	<13	<13	<13	<13	<13
26	24	<13	<13	<13	<13	<13	<13	<13	<13
r									
(与 CPKP 相关系数)			0.9781 **	0.9348 **	0.9129 **	0.9621 **	0.9230 **	0.8996 **	0.8670 **

DFPP 明显延迟开花始到结荚始天数的前一光周期。Delayed podding critical photoperiod
DFMP 明显延迟开花始到成熟始天数的前一光周期。Delayed maturing critical photoperiod
ANNP 明显增长开花始期主茎叶龄(>8 天)的前一光周期。Accelerated nodes critical photoperiod
APEP 明显增长开花始期主茎开花节位(<5)的前一光周期。Accelerated flowering node position critical photoperiod
MPNP 最大单株荚数光周期。Maximum pods/plant critical photoperiod
MGWP 最大单株粒重光周期。Maximum yield/plant critical photoperiod

MiGWP 最小百粒重光周期。Minimum 100 seeds wt critical photoperiod

+t<13 小时,以 12 小时计算。

3. CFCP 与单株最大荚数,单株最大粒重与百粒重的关系。表 2 中 MPNP 为各纬度材料单株最大荚数的光周期值,MSYP 为最大单株粒重的光周期值,MiGWP 为最小百粒重光周期值。诸纬度材料的上述三个光周期值均与 CFCP 值显著正相关。说明 CFCP 值在很大程度上反映了结实器官的质与量。

总之 CFCP 不仅反映了对开花期的临界作用,且对结荚期、成熟期、营养生长、以至产量形成均有重要的关系,是一个有比较广泛理论和实际意义的参数。

二、野生大豆在原产地自然条件下,光周期的变化动态与自然开花临界光周期(NFCP)

人工控制光照下的试验结果表明,纬度愈低的材料短日性愈强。这与各地野生大豆在原产地的自然光照,从北到南由长至短的规律是一致的,关于各地野生大豆在自然条件下的开花期与当地光周期动态的关系做了如下探索。

(一)分析了公主岭野生大豆在自然条件下的开花与当地光周期变化动态的关系:

公主岭(43°31'N)野生大豆一般在气温稳定在 10℃ 以上,约 5 月上旬出苗。可照时数在 14.32 以上。首先经历了光周期由短到长的阶段,最长光照(夏至)达 15.43 小时,以后由长至短,7 月中下旬光照时数小于 15.08 开始开花。8 月中旬光照时数<13 开始成熟。图 1 中曲线 A 是公主岭野生大豆出苗到成熟期间的自然可照时数变化动态(NP),曲线 B 是根据野生大豆出苗后,逐日计算累加自然光周期的日平均值(MCP)绘制的。曲线 B 的最高值为 15.08 小时,和 AB 交叉点 C 点几乎重合,出现日期为 7 月 16 日。而开花期为 7 月 23 日,在 7 月 16 日以后。即开花时的光周期小于累加光周期日平均最高值。我们把出苗后累加光周期日平均最高值,作为公主岭野生大豆的自然开花临界光周期(NFCP)。NFCP 的出现,结束了长光抑制发育作用,为开花提供了基础。

(二)代表性纬度野生大豆,在各地的自然光周期动态 NFCP 与开花期的关系。从图 2 表 3 可见

表 3 不同纬度野生大豆的理论 NFCP 值出现日期与实测开花始期

Table 3 Theoretical NFCP and observed flowering data of various latitudinal wild soybean

纬 度	NFCP		观察开花始期 (Observed flowering data)			
	小 时 (hr.)	日 期 (data)	开花始期 (Flowering data)	光周期 (Photoperiod)	地 点 (Location)	
50 *	16. 6	7. 6	7. 18	15. 99	嫩江 (Nenjiang)	
45	15. 27	7. 14	7. 19	15. 09	公主岭 (Gongzhuling)	
40	14. 55	7. 21	—	—	—	
35	13. 96	7. 26	8. 4	13. 75	济宁 (Jining)	
30	13. 53	8. 2	—	—	—	
25	13. 01	8. 14	8. 28	12. 67	晋江 (Jinjiang)	
* 代表性地点 Representative locations	黑龙江省爱辉 Aihui	吉林省榆树县 Yushu	辽宁省盖县 Gaixian	山东省临沂 Linyi	浙江省杭州 Hangzhou	广东省连县 Lianxian

1. 从北到南出苗后累加光周期日平均最高值,即各地自然条件下的开花临界光周期

(NFCP),由长到短。50°N 为 16.16 小时;45°N 为 15.27 小时;40°N 为 14.55 小时;35°N 为 13.96 小时;30°N 为 13.53 小时;25°N 为 13.01 小时。

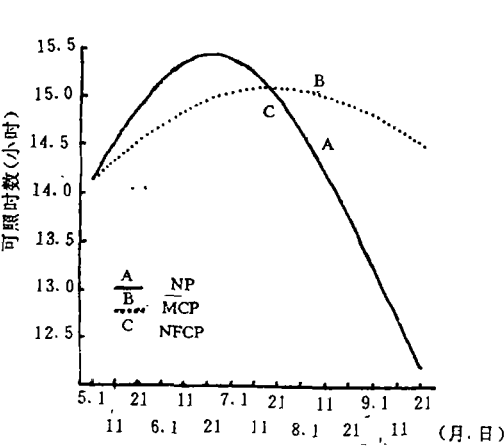


图 1 公主岭自然光周期变化动态(NP)与累加光周期平均值 (MCP)的变化动态

Fig. 1 Dynamic changes of natural photoperiod (NP) and mean cumulative photoperiod (MCP) at Gongzhuling

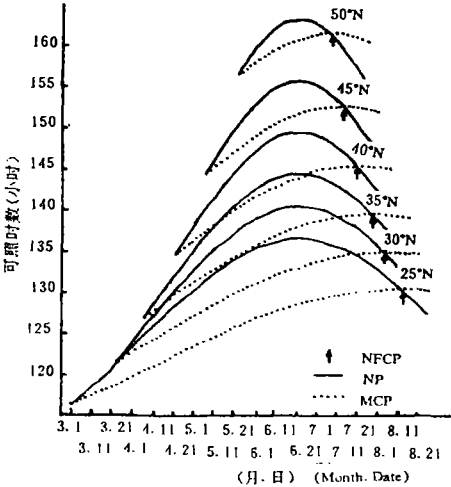


图 2 代表性纬度野生大豆在当地自然光周期变化动态(NP)累加光周期平均值 (MCP)的变化动态与 NFCP

Fig. 2 Dynamic changes of natural photoperiod (NP) mean cumulative (MCP) and NFCP of wild soybean at different latitudinal locations

2. 各纬度野生大豆均经历了一个光周期由短到长和由长到短的过程。各纬度的 NFCP 出现的日期,由北到南而推迟。与各地的 AB 交叉点几乎重合。表3列举了几个地点的实际观察的开花始期,均出现在各地 NFCP 出现之后。开花始期在当地的自然光照时数,均小于 NFCP。而且差别不大。

三、控光开花临界光周期(CFCP)和自然开花临界光周期(NFCP)的比较

由表4可见,各纬度 CFCP 与 NFCP 值不仅趋势一致,而且数值相当接近。控制光周期的试验是在恒定光周期下进行的,而各地野生大豆是在当地自然光周期变动情况下成长的。条件差别很大。而得到的结果如此接近,启示我们两者之间存在某种相当紧密的联系。值得深入研究。这对不同纬度材料发育期的控制有实际意义。

表4 代表性纬度野生大豆的 CFCP 和 NFCP 值比较

Table 4 Comparison of CFCP and NFCP of representative latitudinal wild soybean

纬度 (°N)	50	45	40	35	30	25
CFCP(小时 hour)	16.5	15.00	14.50	14.00	13.50	<13.00
NFCP(小时 hour)	16.16	15.27	14.55	13.96	13.53	13.01

讨 论

一、关于确定野生大豆开花临界光周期的原则和方法问题

自 Garner 与 Allard (1920, 1923) 提出大豆光周期理论以来, 积累了大量研究资料。对于大豆开花临界光周期, 一般以不能开花的最短光周期为准。有人把限制花芽分化的最短光周期作为衡量标准(Howell, 1960), 在理论上都有一定意义。但是在临界期的具体确定, 特别是在实际应用上都有一定困难。有的高纬度材料在 24 小时光照下也能开花。这些材料就难以确定其临界光周期。另外, 从表 1 看, 44°N 材料在 18 小时光周期下仍能开花, 而 44°N 当地的最长(夏至)可照时数仅 15.43 小时, 如以大于 18 小时作为开花临界光周期, 显然缺乏实际意义。短日植物水稻以基本营养生长期、抽穗适宜光周期, 和延长光照对抽穗延迟的程度来研究光周期反应得到较好的结果。我们认为大豆开花临界光周期的确定, 应考虑: 1. 在不同纬材料之间有规律性的数量化指标。2. 超过此指标将明显影响其发育。3. 最好可做生长量以至产量形成的参考指标。4. 与当地自然条件下, 开花时的实际周光期有一定联系。本文在控光试验中以出苗到开花始的数目延长 35% 以上作为明显延长开花的指标, 并以此光周期的前一光周期, 作为该材料的开花临界光周期(CFCP), 结果由高纬度到低纬度, 临界光周期由长到短, 有明显的规律性, 且对结荚期、成熟期、开花期的生长量、结实器官的质和量均呈明显正相关, 可作为多方面的参考指标。另外我们又分析了野生大豆在自然条件下光周期的变化动态与开花的关系, 发现开花期均出现在出苗后累加自然光周期日平均最高值之后。提出以此作为自然开花临界光周期(NFCP)。它与各地野生大豆在当地开花时的光周期密切联系。我们还进一步发现各纬度 CFCP 和 NFCP 的数值极为近似。这样, 把两者综合起来, 提出了各纬度的开花临界光周期为: 50°N: 16~16.5 小时; 45°N: 15~15.5 小时; 40°N: 14.5 小时左右; 35°N: 14.00 小时左右; 30°N: 13.5 小时左右; 25°N: 13 小时左右, 提供讨论。

在本试验中, 我们还做了半野生大豆, 栽培大豆的相应研究, 趋势一致, 又各有特点(另文发表)。由于野生大豆最能反映自然生物学特性, 研究结果可以作为大豆开花临界光周期的研究基础。

二、自然开花临界光周期(NFCP)的形成和应用

自然条件下野生大豆的开花始期均出现在当地自然临界光周期(NFCP)之后。野生大豆的开花与当地出苗后累加光周期日平均最大值之间, 为什么有这样的联系? 不同地理位置的野生大豆的光周期特性, 是在特定的自然光周期和温度条件下, 经过长期自然选择形成的。我们设想: 一个地方的野生大豆从出苗开始, 当地的光周期和温度等条件不仅对当时的生育起作用, 且在植株内部起着潜在的积累作用, 随着生育的进展, 植株继续同化变动中的光温条件, 在植株内部起着积累、分配、平衡的复杂生理过程, 只有当这个过程达到一定生理指标。才可能开花, 这种设想的内涵和机理, 有待进一步研究。

另外, 我们注意到了同纬度野生大豆的自然临界光周期出现的日期, 是在一定范围内变动的。其原因至少有以下几个方面: 1. 计算累加光周期日平均值, 是以稳定通过 10°C 以

上的出苗期为起点的同纬度材料因海拔,海陆位置不同而有区别。即使同一地方,年间温度的变化,出苗期的变异也使开花临界光周期表现出差异。2. 影响大豆开花,除光周期起基础作用外,温度有相当大的影响(另文讨论)。年份间气温不同,即使同期出苗,开花期也会有变动。3. 同一地方的野生大豆,由于突变,生育期出现变异是生物界普遍存在的现象。因此,在应用自然开花临界光周期时,去估计一定地区野生大豆的开花期,不能简单化,绝对化。

参考文献

- [1] 王金陵等,1956,农业学报,7(2) 169~180
- [2] 王金陵等,1973,遗传学通讯,3期 1~3
- [3] 中央气象局,中国气象资料,1961~1970
- [4] 徐豹等,1983,大豆科学,2(3) 155~167
- [5] 徐豹等,1987,中国农业科学,20(5) 29~35
- [6] 徐豹等,1989,植物生态学与地植物学学报,20(5) 29~35
- [7] Borthwich H. A. et al. , 1983, Bot Gaz. , 99:825~839
- [8] Garner W. W. et al. , 1920, J. Agri. Res. , 18:553~606.
- [9] Xu Bao et al. , 1989, Preceeding of WSRC IV, :59~65.

SOYBEAN ECOLOGY STUDY IV. STUDY ON THE FLOWERING CRITICAL PHOTOPERIOD OF WILD SOYBEANS (*G • soja*)*

Xu Bao Lu Qinhua

Abstract

The flowering coritical photoperiod (FCP) of wild soybean (*G • soja*) from various latitudes under photo—controlled conditions (8, 13, 13.5, 14, 14.5, 15, 16.5, 18hr./day) were analysed. The FCP consisted of CFCP (FCP under controlled conditions), NFCP (FCP under natural conditions). Synthesizing the data of CFCP and NFCP, it was summerized that the FCP of accessions from different latitudes were approximately as follows: 50° N:16--16.5hr., 45° N:15--15.5hr., 40° N:about 14.5hr., 35° N:about 14hr., 30 °N:about 13.5hr., and 25° N:about 13hr. CFCP not only restricted flowering but restricted the days from flowering to podding, the days from flowering to maturity and the vegetative and reproductive growth also. The method of FCP determination of soybean was discussed.

Key Words *G • soja*; CFCP (Flowering critical photoperiod under controlled conditions); NFCP (Flowering critical photoperiod under natural conditions)