

美国大豆产量生理研究的进展^{*}

刘晓冰¹ 宋春雨¹ Stephen J. Herber²

(1. 中国科学院黑龙江农业现代化研究所 哈尔滨 150040;

2. 美国麻省大学植物与土壤科学系 Amherst, MA, 01002, USA)

摘要 从籽粒生长调控的参与因素及其机理、源库关系在产量形成中的作用、全球气候变化对大豆生育和产量的影响以及冠层(群体)光合作用等方面综述了美国大豆产量生理研究进展。

关键词 种子发育; 源库关系; 气候变化; 冠层光合; 大豆产量

中图分类号 S565.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2001)02-0141-05

1 籽粒生长的调节

籽粒生长的研究普遍集中在两个成分上,即单个籽粒的干物质积累率(ISGR)和干物质积累期(EFP)的长短。

1.1 ISGR的调节

研究表明 ISGR 的基因型间的差异与子叶中的细胞数量有关^[1]。但在一个基因型内叶细胞数量上年际间存在显著的差异^[2],此外,即使在子叶细胞分裂期摘荚、落叶、遮荫等处理以发迹同化产物供给等也可影响细胞的数量^[3]。上述结果表明部分地调节着 ISGR 的子叶细胞数量的因素是由遗传和环境两方面控制。

1.1.1 激素

研究认为, ISGR 可能由植物生长物质控制。在种子发育过程中起重要作用的多种植物激素中,应首先应考虑脱落酸(ABA)和细胞分裂素在控制 C 和 N 向籽粒的移动中的作用,其中,在很多基因型上内源的 ABA 和 ISGR 之间表现为正相关的关系^[4]。

1.1.2 温度、水分

研究发现,在人工气候室实验中 ISGR 在从 24/19℃(白天/夜间)到 30/25℃的温度范围内上相对稳定的,但在 18/13℃和 32/28℃时较低^[5]。种子短期的¹⁴C 积累在 25℃时达到最大值,即使温度再增加至 35℃也无变化^[6]。与温度相反,大豆

种子生长对水分胁迫相当敏感。影响叶片水分状态的水分胁迫不影响种子的水分状态,这可能是由于在胚胎和母株之间缺少维管连接的缘故^[7]。但是,如果水分胁迫抑制了光合作用同化产物供应的减少最终有可能影响 ISGR。

1.2 EFP的调节

1.2.1 遗传差异

有效灌浆期(EFP)基因型的差异年际间是一致的^[8]。而这种差异在来自世界大豆种质资源中心的基因型要高于普通的品种,这可能与资源的遗传背景宽而育成品种的遗传基础相对比较狭窄有关。

1.2.2 库与EFP

EFP 对同化产物供应变化的反应不像 ISGR 的反应那样呈线性相关。摘去 25—85%的果实以增加同化供应可增加 EFP(Konno, 1979)。然而,在个别的试验中在灌浆期用遮荫方法降低源库比率时,也可增加 EFP4—7天(Egli 等, 1985)^[9]。

1.2.3 开花早晚与EFP

单个花的开花时间对 EFP 有明显的影响。开花期的果实中的种子的 EFP 通常比开花期早的果实中的种子的 EFP 短,在上部主茎节上的种子的灌浆期短于下部节的种子。但所有的种子几乎同时达到生理成熟^[9,10]。

1.2.4 环境条件与EFP

研究发现,介于 21—30℃之间温度对从开花褐色豆荚的出现(完熟)的持续天数无影响^[11]。而

* 收稿日期:1999-12-13

基金项目:中国科学院“九五”重点基础上作物产量与品质形成的关系及其调控的一部分。

作者简介:刘晓冰(1963—),男,博士,研究员,主要从事作物生理生态研究。

另有研究认为,从整株来看,温度影响种子的灌浆期,生殖生长期的水分胁迫加速了衰老并且缩短了灌浆期^[8,13],而长日照有增加灌浆期的趋势^[14]。

1.3 调节 EFP 的机制

以上研究表明,在植株和种子水平上,可能都有几种机制调控 ISGR 和 EFP,而任何影响同化产物供应的因素都将潜在地影响 ISGR。已经证明,ISGR 无论在植株还是活体试验上都对原料供应的变化有反应^[12,13],种子生长速率也由种子自身控制,最典型的例子就是子叶细胞数量对 ISGR 遗传差异的影响。ISGR 的遗传差异可在过量的蔗糖和氨基酸的增减基中得到保持,表明来自母体的同化产物的供应并不影响 ISGR 方面的遗传差异^[9]。温度和 O₂ 的作用看来是直接影响种子,而不是影响植株向种子提供同化产物的能力^[11]。所以,ISGR 有可能是由同化物有效性、子叶中细胞的数量以及这些细胞吸收和代谢母体提供的原料的能力来控制的。

有试验表明即使母体上仍有同化产物供应的情况下,种子也会停止生长并成熟^[14,16]。水分移入细胞必然引起细胞体积增大,这将导致种子体积在生长期增大,故种子水分状态在调节种子生长方面起着重要作用^[17]。可以认为,种子生长持续时间的长短可能由包括细胞壁限制因素、种皮或荚壁以及所获得的同化物有效性等复杂的交互作用所控制。

2 源库的关系

作物有产量是指其光合同化物的生产(源)、同化物向生殖库的运输、以及发育中的种子为生产构成经济产量的贮藏物质而对同化物的利用的函数。众所周知,大豆产量关于源方面的限制在生殖生长期高于营养生长期,因此了解影响大豆产量构成的同化作用源的敏感度)、生长期内与构成产量因子相偶联因子的鉴定等将有助于制定高产的育种和栽培方面的策略。

2.1 源对产量的限制

研究认为,生殖期改变源强度对产量的影响大于营养生长期^[18],在生殖生长晚期增加源强度可以增产,而早期则不能,其增产结果是源于荚数增加而非籽粒的增大^[19]。但也有研究认为在开花晚期到结荚早期之间的两周时间内源强度的判别对荚数和产量有着显著的影响,而荚数的较大的变化

未对种子的大小产生什么影响^[18],这可能是籽粒的大小补偿了荚数的减少(籽粒大小的源敏感性)之故^[19]。在 R₁ 到 R₇ 期间,源强首先由于影响荚数而影响大豆产量,因此期是生殖阶段对源强度改变的最敏感期^[20]。一旦荚数确定了(R₅ 期后不久),源强的适度波动将不会影响产量。然而,必须避免激烈的源强度波动,在 R₅ 期的中期或 3/4 期到 R₇ 期间,全部摘叶将由于减少了籽粒体积而减产^[21]。生殖期间叶片、叶柄和豆荚壁中淀粉的积累有助于说明源供应时间的减少是在生育晚期而不是早期^[22]。这种储备将在源强度受抑时被再动用于保持籽粒的生长速率并延长有效的灌浆时期^[22]。但是,另有研究表明,再调动仅仅用作有效灌浆期作物生长速度降低时避免产生次级最优籽粒大小的一种机制,而不是在有效灌浆期之前由于生长速率降低而产生的籽粒数量减少时用于使籽粒达到超过正常大小之用^[24]。

2.2 库对产量的限制

以籽粒大小来补偿荚数的不足并不能足以保证产量的稳定,说明在有效灌浆期间在一定条件下,限制产量的可能是库而不是有限的源^[23]。在有效的灌浆期到来之前由于胁迫而导致的籽粒数量未能达到最优化将很有可能导致整个灌浆期内库对产量的限制,表明生殖后期库对产量的限制是较常见的,而源的限制则仅仅发生于严重的和长时间的胁迫条件下^[24]。如果在田间条件下的大豆产量是由有效灌浆期间源限制引起的,则源限制的程度在接近生理成熟时下降,也表明限制在生育早期比生育晚期更大。灌浆期间严重的干旱胁迫也能引起籽粒大小和产量的降低^[27]。

3 环境变化的影响

3.1 CO₂ 对产量构成因子的影响

CO₂ 与其它痕迹气体在大气中的连续富集必将导致空气温度的增加,并且有可能影响降水和水文学过程的变化方式^[28]。

研究表明开花前的 CO₂ 富集对收获期调查的营养生长的任何参数都没有影响^[29],但也有研究认为,大豆营养阶段的叶片光合速率在高 CO₂ 时被强烈的提高了^[30]。开花期间 CO₂ 富集对最终植株的高度和形成的分枝数无影响,然而明显增加节数,尤其是分枝上的节数,此外,叶和茎的干重也显

著的增加。营养参数的增大表明此期叶片和花生生长对有效光合产物的竞争激烈。此外此期的 CO_2 富集还可以增加花数^[31]。尽管由开花期 CO_2 富集而导致荚数增加,但对最终的荚重或籽实产量无影响。虽然开花后的 CO_2 富集对所测量的营养参数无明显影响,但是,在分枝上充实荚的数量却有显著增加,主茎上的瘪荚数也有所减少^[30]。

3.2 CO_2 与温度对产量的综合作用

在差别较大的气候条件下,一个 20 年的试验表明:无论 CO_2 的高 (546ppmv) 低,温度增加 2°C 时,对北部的大多数区域无什么影响,而在南部地区平均产量减少 16% 左右,如在乔治亚地区,温度增加 2°C ,产量减少 21%,并且当温度增加 5°C 时产量减少 55%^[32]。这个结果与大豆生长的最适温度为 $23-25^\circ\text{C}$ 相一致^[33,34,35]。

3.3 CO_2 与降水的综合作用

提高 CO_2 浓度到 456ppmv,补偿了因纬度造成的温度增加的负面影响,但不同地点的补偿差别很大,北部平均增产 26%,然而,南部平均增产 11%^[36]。另有报道认为温度增加 2°C 、降雨减少 20% 及 CO_2 为 555ppmv 时产量可增加 30 和 22%^[37]。 CO_2 浓度加倍 (700ppmv 对 350ppmv) 时,有灌溉和无灌溉条件下的模拟大豆产量分别增加 32% 和 44%^[38]。另一将 CO_2 加倍的试验表明 CO_2 从 330 到 660ppmv 大豆可增产 34% 从 315 到 630ppmv 可增产 32%^[39,40]。

4 冠层光合作用

从上述讨论可以看出,大豆的产量形成主要是受源的限制,因此,增加生育期间冠层光合作用的努力将有可能增加籽粒的产量。

4.1 光合作用与叶面积指数

叶面积扩大时群体光合速率的增加在开花期左右及鼓粒期达到最高峰,并在灌浆后期开始下降^[41]。当 95% 的入射的太阳辐射被群体截获时则为光合速率的最高点。这通常发生在叶面积超过地面积 4 倍时 ($\text{LAI}=4.0$)。通过行距和密度的试验已清楚表明,越早达到了这个关键的叶面积指数,对于一定的品种和环境条件来说,就能越早的使群体固定速率达到其最大值^[42]。

4.2 光合作用与产量构成

大豆冠层用遮阳网覆盖,在营养生长期、开花

结荚期或者灌浆期减少太阳辐射 50% 的情况下,冠层光合作用比未遮盖者减少了大约 35%,在营养生长和开花/结荚期的遮荫处理下,冠层光合速率在移去遮荫后的一天之内恢复到未遮荫的数值^[18]。营养生长期群体光合作用减少 38% 对籽粒数量的减少、籽粒大小及产量影响不大。而在开花/结荚期,光合作用上大致等同的减少可使产量降低 17%。但在灌浆期对冠层进行遮光时引起的减产最大。这些结果表明籽粒的形成和发育对冠层光合作用的变化是非常敏感的^[23]。

4.3 光合作用与生育期

研究认为,大豆冠层中,在叶片的表面上辐射能量的分配是平衡的。大多数的太阳辐射能由大豆冠层上层外围的叶片所拦截,有效能量自上而下的减少。光线射入冠层是决定植株代谢源的大小的重要因子,通过育种的努力改进冠层结构使光线能深入冠层,即能获得高效的光合生产^[40]。因此有必要在开花时达到最大的作用生长速率^[41]。但这需要冠层在初花期之前截获 95% 或更多的入射光。密度研究证实,如果到此期不能达到 95% 的光截获,大豆品种将有减产的可能性^[43]。因此,在整个开花期和结荚期都应达到最大的光截获以获得大豆的最高的单位面积籽粒和产量。研究表明:减小行距能增加大豆冠层的光截获效率,光的消光系数 (K) (由 0.76m 行距下的 0.43 增加到了 0.38m 行距下的 0.51),即单位叶面积上光截获的量。但此 K 值的变化对冠层光截获的作用来说相对不大。光截获的较大的变化将依照群体及叶面积指数而变,后者的出现决定于增加的植株密度或适宜的生长条件。在窄行中可以达到叶片的近乎最佳的冠层结构^[42]。光状况的变化对产量构成可产生不同的程度影响,大豆生殖早期施以强化的光将增加种子的发育过程中的同化物有效性,并且减少花荚脱落,提高荚数^[44]。

从以上研究结果可以认为,为挖掘大豆的生产潜力,今后应注重植物生长物质、生殖生长后期的源库关系的作用,从栽培角度应尽早形成合理冠层,提高群体冠层的光合效率,要从地域的角度对 CO_2 富集的可能影响给予正确的评价。

参 考 文 献

1 Guldan, S. J. W. A. Brunf. J]. Crop Sci. 1985, 25: 815-819

2 Swank, J. C. D. B. Egl, T. W. Pfeiffer J]. Crop Sci. 1987, 27:

- 85—89
- 3 Eglé D. B., E. L. Ramsey Z. et al W. Yu [J]. *Crop Sci* 1989, 29; 732—735
 - 4 Jones J. W. Jagtap S. S., et al *World Soybean Research Conference IV* [C]. Chicago, USA, 1999, 209—222
 - 5 Schussler J. R., M. L. Brennet, W. A. Brun [J]. *Plant Physiol* 1991, 96; 1308—1313
 - 6 Eglé D. B., I. F. Wardlaw [J]. *Agron. J.* 1980, 79; 697—700
 - 7 Thome, J. H [J]. *Plant Physiol* 1982a, 69; 1016—1025
 - 8 Westgate M. E., D. Thomson Grant [J]. *Plant Physiol.* 1989, 91; 975—979
 - 9 Eglé D. B., R. D. Guffy, L. W. Meckel et al [J]. *Ann. Bot.* 1985, 55; 395—402
 - 10 Glöckner P. J., P. K. Crookston [J]. *Crop Sci.* 1981, 21; 652—655
 - 11 Spaeth S. C., T. R. Sinclair [J]. *Agron. J.* 1984, 76; 123—127
 - 12 Hesketh, J. D., D. L. Myhra C. R. Willey [J]. *Crop Sci.* 1973, 13; 250—254
 - 13 Mechel L., D. B. Eglé R. E. Philips et al [J]. *Leggett. Agron. J.* 1984, 75; 1027—1031
 - 14 Morandi E. N., L. M. Casano, L. M. Reggiard [J]. *Field Crop Res.* 1988 18; 227—241
 - 15 Fadee G. M., H. R. Koller [J]. *Plant Physiol.* 1984, 75—694—699
 - 16 Obendorf R. L., E. E. Timpo, M. C. Byrne [J]. *Ann. Bot.* 1984, 53; 853—863
 - 17 Adams C. A., R. W. Rinne [J]. *Int. Rev. Cytiol.* 1980, 68; 1—8
 - 18 Christy, A. L. C. A. Porter. In Govindjee (ed.) *Photosynthesis* [C]. Vol. II Academic Press New York 1982, 499—511
 - 19 Brun, W. A. Assimilation [C]. In A. G. Academic Press New York, 1978, 45—76
 - 20 Schonbeck, M. W., F. C. Hsu, T. M. Carlsen [J]. *Crop Sci.* 1986, 26; 783—788
 - 21 Schou, J. B., D. L. Jeffers J. G. Streeter [J]. *Crop Sci.* 1978, 18; 29—34
 - 22 Board, J. E., A. T. Wier, and D. J. Boethel. [J] *Crop Sci* 1995, 35; 1104—1110
 - 23 Board, J. E., A. T. Wier, D. J [J]. Boethel. *Agron. J.* 1994, 86; 1074—1079
 - 24 Dunphy, E. J., J. J [J]. Hanway. *Agron. J.* 1976, 68; 697—700
 - 25 Giaqunta R. T., B. Quebedeaux, N. L. Sadler et al In R. Shibles (ed.) *Proc. World Soybean Res.* III Westview Press [R] . Boulder, CO, 1985, 729—738
 - 26 Board, J. E., B. G. Harville [J]. *Crop Sci.* 1998 38; 763—771
 - 27 Kolman G. E., J. G. Streeter, D. L., Jeffers [J]. *Agron. J.* 1979, 66; 549—554
 - 28 Reicosky, D. C., and L. G. Heatherly. *Soybean*. In B. A. Stewart and D. R. Nielsen (ed.) [R]. *Agron. Monogr.* 30 ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI, 1990, 639—674
 - 29 Rosenzweig, C., D. Hille [R]. Oxford University Press, New York, 1998, 324pp
 - 30 Hardman, L. L., W. A. Brun [J]. *Crop Sci.* 1971, 11; 886—888
 - 31 Brun, W. A., R. L. Cooper [J]. *Crop Sci.* 1967, 7; 451—454
 - 32 Paker, M. W., H. A. Borthwick. *Bot [J]. Gaz.* 1940, 102; 256—268
 - 33 Pab, D., K. J. Boote, J. T. Baker, et al [J]. *Agron. Abstracts.* ASA, Madison, WI, p. 1994 150
 - 34 Baker, J. T., L. H. Allen, Jr., K. J. Boote [J]. *Crop Sci.* 1989, 29; 98—105
 - 35 Boote, K. J., N. B. Pichering, L. H. Allen, Jr. ASA special publication No. 61 [C]. *Amer. Soc. Agron.*, Madison, WI, 1997, pp. 179—228
 - 36 Curry, R. B., J. W. Jones K. J. Boote et al. (eds.) ASA special publication No. 59 [C]. *Amer. Soc. Agron.*, Madison, WI, 1995, p163—181
 - 37 Allen, L. H. Jr. Carbon dioxide increase; In K. J. Boote et al [C] . *Amer. Soc. Agron.*, Madison, WI, 1994, p425—459
 - 38 Christy, A. L., D. R. Williamson. In; P. W. Ludden and J. E. Burris [R]. Elsevier Science Pub. Co. 1985, p379—387
 - 39 Duncan, W. G [J]. *Crop Sci.* 1986, 26; 584—588
 - 40 Willcott, J., S. J. Herbert, Zhiyi, Liu [J]. *Field Crops Res.*, 1984, 9; 173—182
 - 41 Jiang, H. F. D. B. Eglé [J]. *Agron. J.* 1995, 87; 264—267
 - 42 Flenet, F., J. R. Kiniry, J. E. Board [J]. *Agron. J.* 1996, 88; 185—190
 - 43 Herbert, S. J. G. V. Litchfield [J]. *Field Crops Res.* 1984, 9; 163—171
 - 44 Mathew, J. S. J. Herbert. *Agronomy Research Report* [R] . University of Massachusetts 1997 10—12

SOME BRIEF ASPECTS OF YIELD PHYSIOLOGY RESEARCH IN SOYBEAN IN USA

Liu Xiaobing¹ Song Chunyu¹ Stephen J. Herbert³

(1. Heilongjiang Institute of Agricultural Modernization, Chinese Academy of Sciences, Harbin, 150040, PR China; 2. Department of Soil and Plant Science, University of Massachusetts, Amherst, MA, 01002, USA)

Abstract The paper reviews the advance of study on factors and mechanisms involved in the regulation of seed growth, roles of source-sink relationship in yield formation and effects of climate change and canopy photosynthesis on growth and yield of soybean in U.S.A

Key words Seed growth; Source/sink; Climate change; Canopy photosynthesis; Soybean yield

春大豆早熟高蛋白质品种鄂豆 7 号

唐崇伟 唐善新

(湖北省仙桃市九合垸原种场 433032)

鄂豆 7 号(又名沔 1011), 系湖北省仙桃市九合垸原种场经有性杂交, 采用系谱法于 1999 年选育而成。经湖北省区试和多点生产试验, 比矮脚早增产 8—15%, 比鄂豆 4 号增产 10% 以上, 一般亩产 180kg, 高产潜力 230kg 以上。2001 年 3 月, 通过湖北省作物品种审定委员会审定。

1. 特征特性

株高 38—40cm, 主茎节数 9—10 节, 主茎分枝 0.8 个左右, 白花灰毛, 单株结荚 18—20 个, 荚壳浅褐色, 荚粒数 2.2 粒左右, 单株生产力 7.5g, 百粒重 20—22g, 种皮黄白色, 浅褐脐, 粒椭圆形, 子粒整齐度高, 完全粒率 93%, 子粒外观品质佳良, 蛋白质 49.95%, 脂肪 17.15%, 总计 67.1%, 属高蛋白质品种。全生育期 94—100 天。

鄂豆 7 号幼苗茎秆矮, 真叶肥厚色浓, 根入土深, 耐旱, 株型收敛, 叶柄略短向上, 营养期生长平稳, 茎秆粗硬, 不裂荚, 不倒伏, 综合抗性好。遇连续阴雨或高温高湿天气, 轻度感叶部斑点病害。轻度感病毒。

2. 栽培要点

2.1 施好底肥。667m² 施灰渣肥或草木灰等 800—1000kg, 或年前以玉米秆等禾秆旋耕翻压还田; 或施 10—25kg 三元素(N、P、K)复混肥作底肥, 于播种前 15—30 天施入, 结合整地作厢, 厢宽包沟 2—3m, 三沟配套。

2.2 春播田力争适时早播。一般于 3 月 20 日后, 持续高温土爽即可播种, 一直可播到 5 月上旬, 以 4 月份播种产量最高, 应适当密植, 播种规格: 行距 33cm, 穴距 20cm, 平均每穴 3 株, 密度 3—3.5 万株/667m²。

2.3 田间管理。鄂豆 7 号以中肥田, 保 3 万株/667m², 适当密植, 苗架好, 控病虫, 增产潜力很大。播后苗前, 注意复盖露子, 清挖三沟。出苗后, 用敌杀死等 1:1000 倍液下午 4 时左右向地面喷药, 防治地老虎、蓟马、蚜虫、蛴螬等。用铜制剂(如波尔多液)或硫制剂(如石硫合剂)或代森锰锌或多菌灵等, 在幼苗期或高温高湿天气前后控制病害。苗期及早松土锄草。种子田拔除个别苗病毒植株。酌情在初花期喷施尿素加磷酸二氢钾。后期及时防治造桥虫和拔除大草。

鄂豆 7 号适宜与果树、幼林、棉花、甘蔗、玉米、蔬菜、小麦、薯类等前后搭配多种间套; 也适于油豆稻、豆稻及田埂豆, 菜园和房前屋后及城郊塑料大棚早套播, 作菜豆(早毛豆)生产, 见缝插针, 多熟多用途栽培, 效益显著。

2.4 适时抢收、抢脱, 及时晒干、妥存。需要大豆蛋白质加工企业、养殖业或出口经销部门, 可选用标准种子, 采取公司加农户连片规模种植, 验质分级专收, 能大大提高商品豆的子粒品质, 降低生产成本。

3. 栽培适应范围

鄂豆 7 号具有生育期短、植株矮、秆粗硬、品质优、产量高, 综合性状明显优于鄂豆 4 号和矮脚早; 在纬度 29—32℃ 间的低山平原湖区, 可单种, 可间套, 喜肥水, 耐干旱, 适于与多种作物前后搭配多熟间套、多播期栽培。