

大豆“短青春期”品种的光(温)反应研究^{*}

III. 对长日照的反应

杨志攀 张晓娟 蔡淑平 邱德珍 王国勋 周新安^{**}

(中国农业科学院油料作物研究所, 湖北武汉, 430062)

摘要 在分析“短青春期”品种对播季和短日照反应的基础上, 本研究通过比较不同品种出苗至开花天数与开花至成熟天数对长日处理的反应, 以进一步明确夏大豆型“短青春期”品种的光(温)敏感性特征。研究结果表明: 春播条件下, 开花前 16 小时长光照使“短青春期”品种中豆 24 和巨丰的出苗至开花天数分别延长 19 天和 30 天, 是供试品种类型中对长日照最敏感的类型; 开花前长日照处理, 开花至成熟天数两个“短青春期”品种间表现差异较大, 中豆 24 有所延长, 而巨丰则有所缩短。开花前短日 + 开花后长日处理, 中豆 24 和巨丰的开花至成熟天数均较春大豆明显延长, 但小于秋大豆。通过 30 天和 60 天的长日照处理可以发现, 长日处理结束后, 中豆 24 和巨丰植株需分别接受 7—9 天和 15—18 天的短光照, 才能开花和进入结实期。中豆 24 出苗至开花天数在长日下的温度敏感度高于春大豆品种, 而巨丰出苗至开花天数的温度敏感度极小。

关键词 大豆; 光(温); 敏感性; 短青春期

中图分类号 S311 **文献标识码** A **文章编号** 1000—9841(2001)03—0191—06

在前文中^[1,2], 我们对“短青春期”品种分期播种和短日照处理结果进行了分析, “短青春期”品种中豆 24 和巨丰不同生育阶段的光周期反应与其它类型材料存在明显差异, 出苗至开花天数播季敏感性、短日敏感性与春大豆泰兴黑豆和矮脚早相似, 出苗至开花天数短, 对播季和缩短光照不敏感, 但开花至成熟天数长, 对播季和缩短光照敏感, 与春大豆品种明显不同, 其短日敏感度不仅大于普通夏大豆品种, 而且也大于秋大豆品种。本文将分析“短青春期”品种对长日照的反应, 以进一步明确这类品种的光(温)反应特征。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试品种与前文^[1]相同, 8 个品种代表 4 种不同的生育期生态类型, 其中, 南方春大豆有泰兴黑豆和矮脚早, 南方夏大豆品种有溧阳大青豆和通山薄皮黄豆 A, 秋大豆品种是丽秋 2 号, 长青春期品种

为 F90—7354, “短青春期”品种为中豆 24 和巨丰。

1.2 试验方法

本试验于 1998 年 4 月 14 日至 12 月 3 日在中国农业科学院油料作物研究所试验田(武汉, 30°30'(N))进行。试验中设置春播、夏播、秋播自然光照和加长与缩短光照等 11 种不同的光照处理(表 1)。每处理中都包含全部 8 个供试品种。春播在 4 月 14 日进行; 夏播日期为 5 月 28 日; 秋播在 8 月 7 日发芽移栽。开花前光照处理从第一片复叶展开时起延续 30 天(或至 R₁), 开花后光照处理从 R₁ 开始延续 30 天。当自然光照时数长于计划光照长度时, 采用人工遮光, 遮光棚由黑色聚氯乙烯材料制成; 当自然日照时数短于计划光照长度时则补充光照, 光源为距地面 1.5m 的 250w 荧光高压汞灯(14m²/灯)。

播种后调查各品种的出苗期, 以后每隔 2 天按 Fehr 等^[3]的大豆发育分期标准记载每个品种每种处理第一株的 R₁, R₃, R₅, R₇ 和 R₈ 时间, 并于收获后进行常规考种。

* 收稿日期: 2000—09—11

** 通讯作者

基金项目: 国家自然科学基金项目(39670469)

作者简介: 杨志攀(1974—), 女, 25 岁, 中国科学院发育生物学研究所博士研究生

表 1 光照处理方法*
Table 1 The methods of photoperiod treatment*

光照处理代号 Code of treatment	播期 Sowing date	开花前光照长度 Length of photoperiod before flowering	开花后光照长度 Length of photoperiod after flowering	光照处理代号 Code of treatment	播期 Sowing date	开花前光照长度 Length of photoperiod before flowering	开花后光照长度 Length of photoperiod after flowering
Sp(SD+NPP)	春播 Sp.	短日 8h(SD)	自然光照(NPP)	Sp(LD+ LD)	春播 Sp.	长日 16h(LD)	长日 16h(LD)
Sp(SD+SD)	春播 Sp.	短日 8h(SD)	短日 8h(SD)	Sp(LD+NPP)	春播 Sp.	长日 16h(LD)	自然光照(NPP)
Sp(NPP+NPP)	春播 Sp.	自然光照(NPP)	自然光照(NPP)	Su(LD+NPP)	夏播 Su.	长日 16h(LD)	自然光照(NPP)
Su(NPP+NPP)	夏播 Su.	自然光照(NPP)	自然光照(NPP)	Au(LD+NPP)	秋播 Au.	长日 16h(LD)	自然光照(NPP)
Au(NPP+NPP)	秋播 Au.	自然光照(NPP)	自然光照(NPP)	Sp(LD60+NPP)	春播 Sp.	长日 16h(LD)(60d)	自然光照(NPP)
Sp(SD+ LD)	春播 Sp.	短日 8h(SD)	长日 16h(LD)				

注：* 试验期间，自然光照(NPP)变化范围在 10. 39h 到 14.04h 之间(含晨暮光)，其最短日长长于人工短日照处理(SD)，而最长日长短于人工长日照处理(LD)。

* During experiment, the shortest day-length of natural environment was longer than day-length of short day-length treatment, and the longest day-length of natural environment was shorter than day-length of long day-length treatment.

1. 3 统计分析

将所记载的生育期性状资料换算成各生育期的长度。关于大豆光周期敏感性的描述, 主要参考韩天富的方法^[4], 并在此基础上做了一些改变。文中有以下几个参数: 出苗至开花天数(TF)长日敏感度(LSBF), 开花至成熟天数(TM)长日敏感度(LSAF), 长日后效应(LAE)。具体计算方法如下:

$$LSAF\% = \frac{TM_{SP(SD+LD)} - TM_{SP(SD+NPP)}}{TM_{SP(SD+NPP)}} \times 100\%$$
$$LSBF\% = \frac{TF_{SP(LD+NPP)} - TF_{SP(NPP+NPP)}}{TM_{SP(NPP+NPP)}} \times 100\%$$
$$LAE\% = \frac{TM_{SP(LD+NPP)} - TM_{SP(NPP+NPP)}}{TM_{SP(NPP+NPP)}} \times 100\%$$

表 2 各品种出苗至开花天数对长光照的反应

Table 2 The response of days from emergence to flowering of various varieties to long daylength

品种 Variety	Ve-R ₁		SP(LD+NPP)- SP(NPP+NPP)(d)	LSBF (%)
	SP(NPP+NPP)	SP(LD+NPP)		
泰兴黑豆 Taixingheidou	26	29	3	11. 54
矮脚早 Aijiaozao	31	38	7	22. 58
中豆 24 Zhongdou No. 24	32	51	19	59. 38
巨丰 Jufeng	32	62	30	93. 75
溧阳大青 Liyangdaqingdou	68	86	18	26. 47
通山薄皮黄豆 A Tongshanbopihuangdou A	61	68	7	11. 48
F90- 7354	55	58	3	5. 45
丽秋 2 号 Liqiu No. 2	108	110	2	1. 85
平均值 Means	51. 63	62. 75	11. 13	29. 06
标准差 Standard error	27. 77	25. 95		

数对长日照比对短日照更敏感。溧阳大青豆和通山薄皮黄豆 A 在春播自然光照下出苗至开花天数较长, 仅次于丽秋 2 号, 它们对短光照有强烈的反应, 但在长日条件下, 其 LSBF 仅与春大豆相当。F90—7354 与丽秋 2 号都是出苗至开花天数对短光照敏感的类型^[2], 但长日照处理对其出苗至开花天数几乎没有什么影响, 尤其是丽秋 2 号, 它的出苗至开花天数对短光照和长光照的敏感性分处 8 个品种的两极。

2.2 长日处理效果的传递

春播条件下开花前长日照对开花至成熟天数的影响较复杂, 且程度均不大(表 3)。泰兴黑豆、矮脚早、中豆 24 和丽秋 2 号的开花至成熟天数与出苗至

开花天数表现一致, 均有所延长, 延长天数 2~7 天不等, LAE 反以春大豆为最高。开花至成熟天数在春播下大于 100 天的品种巨丰、大青豆和通山薄皮黄豆 A 的开花至成熟天数却因开花前长光照而缩短, 这可能是由于长光照使出苗至开花天数延长, 而导致开花至成熟处于与正常情况相异的光温条件下(日长变短, 温度下降)所致。F90—7354 春播时的开花至成熟天数虽大于 100 天, 但并未因开花前长光照而缩短, 反而延长 8 天。这些结果说明, 只要有延长的空间, 即开花后结实期间, 光温条件利于大豆生长, 长光照后, 大豆开花至成熟天数就有可能延长。

表 3 各品种开花至成熟天数对开花前长光照的反应

Table 3 The response of days from flowering to maturing of various varieties to long daylength

品种 Variety	V e—R ₁		SP(LD+NPP)— SP(NPP+NPP)(d)	LSBF (%)
	SP(NPP+NPP)	SP(LD+NPP)		
泰兴黑豆 Taixingheidou	45	52	7	15.56
矮脚早 A ijiaozao	52	57	5	9.62
中豆 24 Zhongdou No. 24	86	92	6	6.98
巨丰 Jufeng	126	122	—4	—3.17
溧阳大青 Liyangdaqingdou	118	105	—13	—11.02
通山薄皮黄豆 A Tongshanbopihuangdou A	109	106	—3	—2.75
F90—7354	113	121	8	7.08
丽秋 2 号 Liqiu No. 2	95	97	2	2.11
平均值 Means	93.00	94.00	1.00	3.05
标准差 Standard error	30.26	26.52		

2.3 长日处理对开花前短日处理效果的抑制作用——大豆开花逆转现象

春播条件下在开花前进行短日处理使各品种出

苗至开花天数一致, 开花后分别进行自然光照和 16 小时长光照处理, 观察长日处理对开花前短日处理效果的抑制作用。

表 4 长日处理对开花前短日处理的抑制作用

Table 4 The inhibition of long day—length after flowering to short day—length before flowering

品种 Variety	R ₁ —R ₈		SP(SD+LD)— SP(SD+NPP)(d)	LSBF (%)
	SP(SD+NPP)	SP(SD+LD)		
泰兴黑豆 Taixingheidou	46	45	—1	—2.17
矮脚早 A ijiaozao	46	51	5	10.87
中豆 24 Zhongdou No. 24	46	64	18	39.13
巨丰 Jufeng	98	147	49	50.00
溧阳大青 Liyangdaqingdou	87	150	63	72.41
通山薄皮黄豆 A Tongshanbopihuangdou A	62	84	22	35.48
F90—7354	110	142	32	29.09
丽秋 2 号 Liqiu No. 2	86	194	108	125.58
平均值 Means	72.63	109.63	37.00	50.95
标准差 Standard error	25.82	55.48		

开花后长日处理除对光温极不敏感品种泰兴黑 豆的开花至成熟天数有很小的促进作用(LSAF=—

2.17)外,对其它品种的开花至成熟天数均有不同程度的抑制作用(表4)。开花后长日处理对春大豆矮脚早的抑制作用最弱, $LSAF = 10.87$, 对“短青春期”品种和夏大豆晚熟品种抑制作用显著。同一生态类型的不同品种之间在 $LSAF$ 上存在较大差异。F90—7354 开花至成熟天数延迟天数为 32 天,但由于其在后期自然光照下开花至成熟天数很长,所以 $LSAF$ 低于夏大豆和晚夏品种。丽秋 2 号开花至成熟天数可因花后长日照延长 100 天以上,如此高的 $LSAF(125.58)$ 说明它的开花至成熟天数对长光照非常敏感。

以上结果是前期短日与后期长日综合作用的表现。前文已述及,除泰兴黑豆外,各品种均存在不同程度的短日后效应,即开花前短光照对结实的促进作用^[2],然而后期的长日处理却使它们均未表现出来,这说明开花后长光照完全抑制了开花前短光照的作用,是影响大豆生殖发育的决定因素。

开花后长日处理对开花前短日处理效果的抑制作用除表现在生育期长度上以外,在生理上还有其它表现,即大豆开花逆转现象。在本实验中,除泰兴黑豆和矮脚早两个春大豆品种外,其余品种均有不同程度的落花落和恢复营养生长的现象,以秋大豆丽秋 2 号表现最为显著,可以在同一植株上同时观察到花(R_1)和生理成熟的豆荚(R_7)。它的主茎生长被前期短日诱导的顶端花序所抑制,新的分枝不断产生和生长,以致于分枝远远高于主茎。当进入秋天,

日照缩短,又诱导新一轮的开花和结实,这些荚果至初霜时尚未全部成熟,而第一轮开花在植株底部所结的几个荚果早已霉烂或被虫食。

2.4 “短青春期”品种对长日处理日数的反应
除在不同的生育期进行相同天数的长光照处理,观察它们对大豆的影响外,我们还比较了不同天数的长光照处理作用效果的差异。以春播自然光照为对照,在复叶展开后连续进行 30 天和 60 天的长日处理,结果见表 5。

泰兴黑豆和矮脚早的出苗至开花天数对长日照不敏感,长日处理 30 天与 60 天差异不大。秋大豆临介日长很短,春播自然光照,长日处理 30 天,长日处理 60 天效果相差不大。夏大豆、晚夏类型和长青春期类型的出苗至开花天数随处理天数的增加而延长。

长日处理 60 天与 30 天相比,前者使春大豆开花至成熟天数延长,其它品种开花至成熟天数缩短。分析其原因:春大豆生育期短,对光照不敏感,60 天处理结束时植株已接近成熟(泰兴黑豆)或进入鼓粒期(矮脚早),即长日处理覆盖了结实期的一部分,因而起到了使其延长的作用。而其它品种的出苗至开花天数对长日敏感,60 天长光照使其出苗至开花天数大大延长,当 60 天长日处理结束后方进入开花至成熟天数,此时没有了长日的作用,自然光照条件又转向日照变短,故成熟期缩短。

表 5 各品种对不同长日处理天数的反应

Table 5 The response of various varieties to days of long day—length treatment

品种 Variety	$V_e-R_1(d)$					$R_1-R_8(d)$			
	SP(NPP + NPP)	SP(LD + NPP)	SP(LD60 + NPP)	SP(LD+ NPP)—30	SP(LD60+ NPP)—60	SP(NPP + NPP)	SP(LD + NPP)	SP(LD60 + NPP)	SP(LD60+ NPP)—SP (LD+ NPP)
泰兴黑豆 Taixingheidou	26	29	28	—15	—46	45	52	57	5
矮脚早 Aijiaozao	31	38	40	—6	—34	52	57	75	18
中豆 24 Zhongdou No. 24	32	51	83	7	9	86	92	80	—12
巨丰 Jufeng	32	62	89	18	15	126	122	85	—37
溧阳大青豆 Liyangdaqingdou	68	86	101	42	27	118	105	88	—17
通山薄皮黄豆 A Tongshanbopihuanguangdou A	61	68	100	24	26	109	106	79	—27
F90—7354	55	58	77	14	3	113	121	102	—19
丽秋 2 号 Liqiu No. 2	108	110	115	66	41	95	97	88	—9
平均值 Means	51.63	62.75	79.13			93.00	94.00	81.75	—12.25
标准差 Standard error	27.77	25.95	30.39			30.26	26.52	12.91	

所以,只有当长日处理结束一段时间后,植株接受了一定时期的短光照(对中豆 24 和巨丰来说,分

©1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

别需要 7—9 天和 15—18 天左右的时间), 长日敏感品种才能开花和进入结实期。这一结果进一步说明“短青春期”品种中豆 24 和巨丰对长日照的敏感性。

2.5 长日条件下不同品种类型出苗至开花天数对温度的反应

已知“短青春期”品种中豆 24 和巨丰出苗至开花天数对短日不敏感, 对长日极敏感。在春播、夏播和秋播条件下, 对植株进行开花前长日处理, 可以观察各品种出苗至开花天数对温度变化的反应。从表 6 可看出, 大部分品种的出苗至开花天数在长日条件下的温度升高敏感度不高, 长日条件下播季标准差为 3~4, 只有丽秋 2 号出苗至开花天数对温度非常敏感, 它在长日下的温度敏感度为 25.58, 是典型的秋大豆表现。中豆 24 出苗至开花天数在长日下的温度敏感度(8.33)高于春大豆品种, 而巨丰出苗至开花天数的温度敏感度几近于 0。这也解释了为什么在自然光照下, 巨丰的夏播出苗至开花天数比春播长, 因为夏播时日光变长, 温度升高, 前者抑制开

表 6 长日条件下各品种出苗至开花天数对温度的反应

Table 6 The response of days from emergence to flowering of various varieties to temperature under long day—length

品种 Variety	LD+NPP			温度敏感度(标准差)
	Sp.	Su.	Au.	Temperature sensitivity(standard error)
泰兴黑豆 Taixingheidou	29	23	22	3.79
矮脚早 Aijiaozao	38	37	32	3.21
中豆 24 Zhongdou No. 24	51	55	39	8.33
巨丰 Jufeng	62	62	63	0.58
溧阳大青 Liyangdaqingdou	86	73	#	#
通山薄皮黄豆 A Tongshanbopihuangdou A	68	61	61	4.04
F90—7354	58	52	58	3.46
丽秋 2 号 Liqiu No. 2	110	81	59	25.58
平均值 Means	62.75	55.50	47.71	
标准差 Standard error	25.95	18.67	16.47	

注: #—闭花受精, 没有观察到 R₁ 期
#—R₁ stage was not observed, because of cleistogamy.

韩天富^[8]在证明开花后光周期效应的同时发现了大豆开花逆转现象。在本实验中除早熟的春大豆品种外, 各品种均有不同程度的表现, 其中丽秋 2 号发生了“整株逆转”。大豆开花逆转现象表明单纯的光周期变化足以使大豆植株的生长发育发生全面而深刻的变化, 进一步说明光周期是决定大豆发育的关键因素, 对该现象的深入研究有助于阐明植物光控发育机理。丽秋 2 号可作为这类研究的实验材料加以利用。

开花前短日处理对结实的促进作用称为光周期

花而后者促进开花, 对于其它品种, 显然高温的促进作用大于长日的抑制作用, 而巨丰对温度不敏感, 故长日的抑制作用占主导地位, 使出苗至开花天数略有延迟。总之, 两个“短青春期”品种, 一个对温度变化较敏感, 一个极不敏感。

3 讨论

开花前长日处理使各品种开花期延长, 对结实期的影响则因品种而异, 对于一些结实期较长的品种如巨丰, 溧阳大青豆和通山薄皮黄豆 A 等, 开花前长日处理使其结实期缩短。刘汉中^[5,6]曾根据实验材料提出, 由于北种南引而早播, 出现所谓“前促后延”现象, 并且通过人工遮光实验证实与短光周期有关^[7], 而南种北引相对晚播, 发生“前延后促”现象仍未进一步证实。本实验结果恰为此提供了解释, 说明“前延后促”现象确实是开花前长日作用的结果, 但这种作用可能是间接的。

后效应^[9], 长久以来, 学者们一直致力于短日后效应的研究^[7,10]。除此之外, 开花前长日处理对结实期的发育也存在促进或抑制作用。韩天富等^[11]的研究指出: 大豆在生育后期同样存在光周期效应, 所以, 大豆结实期的发育就同时受到开花期和结实期光周期两方面的作用。在前文中, 我们可以把后效应分为两种: 直接后效应和间接后效应, 直接和间接后效应可以同时存在。从我们的结果看, 短日后效应应以直接后效应为主, 长日后效应以间接后效应为主。

常汝镇^[12]对大豆成熟期基因作用的遗传进行分析,发现控制大豆生育期中开花前后阶段长短的基因有的相同,有的不同,有些基因对开花前后阶段的长度有相反的作用。本实验结果支持以上观点。在今后的生育期生理、遗传研究中,可以以这些品种为实验材料,将有助于揭示大豆生育期生理、生化特征和遗传的基本规律。

参考文献

- 1 杨志攀,张晓娟,蔡淑平,等.大豆“短青春期”品种的光(温)反应研究, I. 对播季的反应[J]. 中国油料作物学报, 2000, 22(3): 35~38.
- 2 杨志攀,张晓娟,蔡淑平,等.大豆“短青春期”品种的光(温)反应研究, II. 对短日照的反应[J]. 中国油料作物学报, 2001, 23(2): 35~39.
- 3 Fehr W R. Stage of development of description for soybean[J]. *Glycine*

max (L.) Merrill[J]. *Crop Sci.*, 1971, 11: 929—931.

- 4 韩天富, 王金陵. 中国大豆不同生态类型开花至成熟期对光周期的反应[J]. 作物学报, 1996, 22(1): 20~25.
- 5 刘汉中. 光、温对大豆生长发育的影响[J]. 气象, 1979, (4): 23~25.
- 6 刘汉中. 光、温对大豆生育的影响[J]. 气象, 1979, (5): 30~32.
- 7 刘汉中, 梁慧贤. 光照时数对大豆生育的影响[J]. 农业气象, 1981, 2(3): 1~6.
- 8 韩天富, 盖钧镒, 王金陵, 等. 大豆开花逆转现象的发现[J]. 作物学报, 1998, 24(2): 168~171.
- 9 Garner W W. Recent work on photoperiodism[C]. *The Botanical Review*, 1937, 3: 259~275.
- 10 徐六康, 钟金传, 刘汉中. 光长对大豆生育的后效应及对植株性状的影响[J]. 中国农业气象, 1990, 11(1): 22~28.
- 11 韩天富, 王金陵. 大豆开花后光周期反应的研究[J]. 植物学报, 1995, 37(11): 863~869.
- 12 常汝镇. 大豆成熟期基因作用的遗传分析[J]. 大豆科学, 1992, 11(2): 127~132.

RESPONSE OF SHORT JUVENILITY VARIETIES TO PHOTOPERIODS

II. Response to long daylength

Yang Zhipan Zhang Xiaojuan Cai Shuping Qu Dezheng Wang Guoxun Zhou Xinan

(*Institute of Oil Crops, CAAS, Hubei Wuhan, 430062*)

Abstracts Including two short juvenility varieties, eight soybean varieties were used to observe the response of days from emergence to flowering (V_e-R_1) and days from flowering to maturity (R_1-R_8), under artificial photoperiod treatment, after the response to different sowing dates and short day—length of these varieties was studied. The objects were to identify the characteristic of response of short juvenility varieties to photoperiods. The results under long day—length treatment showed that the days form emergence to flowering of two short juvenility varieties Zhongdou No. 24 and Jufeng, were most sensitive to long day—length among all eight soybean cultivars. But the long day—length sensitivity to days from flowering to maturity of the two varieties was different. The number of days from R_1 to R_8 of Zhongdou No. 24 was elongated, that of Jufeng was shortened. Through the response analysis of short juvenility varieties to 30 d and 60 d long day—length, it was observed that 7—9 d and 15—18 d short photoperiods were need respectively for the two varieties to flower after long photoperiod. The temperature sensitivity of V_e-R_1 of short juvenility varieties Jufeng under long daylength was different from that of Zhongdou No. 24.

Key words Soybean; Sensitivity to photoperiod; Short juvenility