

大豆 *Glycine max* (L.) Merrill 根系研究进展^{*}

金 剑 刘晓冰 王光华

(中国科学院黑龙江农业现代化研究所, 哈尔滨 150040)

摘要 从野生大豆 *Glycine soja* 与栽培大豆 *Glycine max* (L.) Merrill 根系的区别、根系生长与产量关系、不同特性大豆根系性状的比较、根系生理生化特性、根系遗传及环境条件和栽培措施对大豆根系的影响 6 个方面比较详细地概括了大豆根系的研究现状, 提出了今后进一步深入研究的方向。

关键词 大豆根系; 生理生态; 生长动态; 根系遗传; 环境因子

中图分类号 S565.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2002)03-0223-05

根系是作物吸收水分和养分的重要器官, 作物正常的生长发育是地上部光合作用与地下部根群吸收水分、养分相统一的系统过程, 强大的根系促进地上部的光合作用, 而充足的光合产物又会为根系的生长提供必须的营养物质, 所以准确了解作物根系发育的时空分布特征对科学地估计产量以及适时实施农艺措施如施肥、灌溉及机械除草等是至关重要的 (Morita, 1993; 王金陵等, 1999)^[11, 29]。Weaver (1926) 对田间根系形成进行研究指出, 要科学地理解作物生产就必须全面地认识作物的根系, 强调了作物根系的重要性^[35]。但由于土壤限制根系的可观察性, 田间条件下研究植物根系困难, 所以有关作物根系的研究不如地上部深入 (Liedgens, 2000)^[25]。随着大豆在现代人类饮食生活中显示出广泛的应用开发前景 (张秋英等, 2001)^[13], 科学家也越来越重视有关大豆的研究, 与此同时, 对大豆根系的研究也在不断的深入。

1 野生大豆根系性状与栽培大豆的区别

野生大豆 *Glycine soja* 是栽培大豆 *Glycine max* (L.) Merrill 的近缘野生种, 栽培大豆是野生大豆在一定的培育条件下, 经人工定向选择进化而来, 许多性状发生了遗传上质的变异。

野生大豆根系干重生长动态不同于栽培大豆。研究发现, 野生大豆苗期根系不如栽培大豆发达, 随

着生育进程, 根系干重逐渐增加, 到结荚鼓粒后期, 根系干重增长率显著超过栽培豆, 而栽培豆根系生长在结荚鼓粒期达到高峰。在落叶期前 20 天之内, 栽培种根量减少 6.3%, 而野生种增加 15.1%。大豆根干重是可遗传性状, 在大豆育种的亲本选择中利用这种根系性状, 有可能培育出后期根系发达, 不早衰、子粒饱满的大豆新品种 (田佩占, 1984; 陈成榕, 1992)^[1, 7]。

野生大豆为典型的直根系 (tap root system), 主根和侧根形态区别明显, 侧根与次级根也明显不同。经长期的栽培驯化, 其根系发育也逐渐形成与不同环境条件相适应的生态类型。豆科作物根的类型可分为苜蓿型、野豌豆型和中间类型 3 种, 大豆属中间型, 但也有人认为类似苜蓿型 (Tanaka, 1964)^[34]。田佩占 (1984) 认为, 主根 (胚根向下延伸的部分) 与根节附近的侧根 (主根以外的部分称侧根) 都在根系的发育初期分生, 加之大豆的主根并不比侧根发达, 因而可统称为初生根, 而下胚轴、甚至茎分生出来的根系, 称后生根。品种间初生根数及后生根数的差异均较明显, 且后生根的差异为初生根的四倍, 其干重也有相似变化, 根据这些差异可把大豆品种分为初生根型、后生根型和中间型 3 种^[7]。王法宏 (1989) 根据一级支根的出生部位, 把下胚轴上发生的一级支根叫做“上部侧根”, 而胚根上发生的一级支根叫“下部侧根”, 并据此把大豆的根系划分为“浅根型”、“中间型”和“深根型”三种生态类型。其生态适应性与田佩占划分的三种类型相似^[8]。

* 收稿日期: 2002-02-26

项目来源: 本研究是中科院农业知识创新工程重大项目 (KZCX1-Y-CA-04)。

作者简介: 金剑 (1974-), 男, 研究员, 在读硕士, 主要从事作物生理生态研究。

不同根系生态类型的大豆对土壤不同层次的水分利用情况也存在差异,这就决定了其对不同的生态区域有着不同的适应性。

2 大豆根系生长动态、分布及其与产量关系

大豆根系生长呈S型曲线变化,是一个“慢—快—慢”过程,即慢生长($V_e - V_3$),快速生长($V_3 - R_5$)和衰老(R_5)三个阶段,高峰值出现在 $R_4 - R_5$ 阶段,此后随着生殖器官的发育和子粒的成熟根系逐渐衰老,部分根系死亡,其生长过程符合逻辑斯蒂克方程(Logistic formula $y = k / (1 + Ae^{-bx})$) (Mitchell 和 Russell, 1971)^[28]。苗期根系是由几条向四周近似于平行扩展的支根和垂直生长的主根组成,自现蕾期始,支根大量产生,并由近似平行的支根向四周扩展,开始转入向下垂直生长,直到鼓粒期,根系中新生根的生长已基本停止,此时大豆根系的基本形貌呈钟罩型。根重随土层加深而递减,而且递减的幅度是非常大的,绝大部分根系集中在距地表0—20cm和距植株0—5cm的土体内,20cm以下和5cm以外的土壤中根重极少(傅金民等, 1987)^[2]。

大豆产量与根系性状密切相关。高产大豆品种根长较长 (Silberbush and Barber, 1985)^[33]。Mehetre 等 (1997)对大豆根系生长和产量性状进行通经分析表明,单株产量与分枝数、叶面积、收获指数和百粒重呈显著正相关,对产量影响的直接效应由大到小的因素分别为分枝数、根干重、全株干重、百粒重、单株荚数、根长和叶面积,对产量的间接效应主要来自根长、单株荚数和叶面积。而且大豆生育的中前期良好的根系生长对提高产量有积极作用^[27]。

大豆产量还受根系吸水能力的影响。Hudak 和 Patterson (1996)指出,水分胁迫是美国大豆减产的直接原因。即使在东南部湿润地区,由于降雨的分布不均,大豆产量还是为水分的可利用性所限制。根系特性是其吸收土壤水分能力的重要指标,增加根系面积就会扩大根系可利用的土壤体积。大豆根系相对生长较快,根系强大能减轻干旱胁迫,提高土壤水分利用率^[23]。根系的深扎比其侧向发展更有利于利用水分,相当含量的底土水分被吸收利用,行间水分的利用率仅为行下层水分利用率的一半。另外,根段的直径大小与表面积,对根系水、肥吸收能力有很大影响。Lynch (1997)建立了能准确的模拟

根系的结构与功能的 SimRoot 根系模型,该模型能模拟根系径向变化。应用该模型还可模拟大豆根系结构与根系周围土壤磷吸收的关系,从而评估不同根系形态结构的资源利用效率^[26]。

3 不同特性大豆根系形态性状的比较

根系是农作物抗旱研究的重要对象之一,抗旱性不同的大豆根系性状不同。任冬莲等 (1993)选择抗旱性强、中、弱的大豆品种对成苗期抗旱性与根系生长、胚轴伸长的关系进行研究,结果表明,抗旱性的品种发根早,主根长,侧根数量多,侧根总长度长,胚轴长,成苗率高,在干旱条件下的趋势更为明显^[5]。大豆生长发育后期耐旱的品种具有较大的根重、根体积以及较发达的主根与侧根(王金陵, 1992)^[10]。

不同熟期大豆相比,晚熟品种根系最发达,其次是中熟品种,早熟品种根系相对不发达;不同结荚习性大豆品种根部性状也存在差异,亚有限结荚习性大豆与无限结荚习性大豆相比,亚有限结荚习性大豆的根系比较发达,根量多,根体积庞大,侧根发达,下胚轴粗壮(杨秀红, 2001)^[12]。

不同作物间, Yamaguchi 和 Tanaka (1990)定量比较了田间不同作物在根系完全伸展后的根系特征表明,单位土地面积大豆的根重、根长、根系表面积、根系总体积均大于马铃薯 ($61\text{g}/\text{m}^2$),小于水稻、小麦、玉米、甜菜。90%的根系分布的耕层深度为:水稻 (23cm)、马铃薯和大豆 (35—38 cm)、甜菜和小麦 (48—51 cm)、玉米 (59 cm)。水稻和小麦根层上部的根密度比马铃薯和大豆的高^[24]。

可见,前人对根部性状的研究主要集中在不同抗性 & 不同生态类型的大豆品种根系性状 (如生长动态、根群分布、根重、根体积、根长等) 差异的比较,而对不同产量类型的大豆品种根系性状及其与地上部关系的研究较少。

4 根系生理生化特性

大豆根系的生理生化特性与其抗性 (尤其是抗旱性) 有着不同程度的相关性。研究表明,根系活性变化与根系生长特点相似, R_1 期之前根系活性逐渐增强, R_2 期之后根系活性下降,根系活性变化比根系生长提前。根系活跃吸收表面积是反映根系吸收能力的一个重要指标,一般抗旱品种在各个生育时期的根系活跃吸收表面积都大于抗旱性较弱的品种

(孙广玉, 1996)^[6]。

由于根压导致的根系吸水, 所以根系出液速度也是反映大田作物根系生理活性的有效指标 (Okamoto, 2000)^[30]。根系伤流量大, 其吸水能力强。而根系伤流液电导率大小由根系伤流液带电颗粒多少所决定, 这些带电颗粒大部分是根系吸收的盐离子和根系合成的氨基酸和小颗粒蛋白质分子。根系伤流量与电导率关系密切, 电导率大, 说明根系吸收和合成能力强, 这样才能维持较高的伤流量。已有研究表明, 根系内的可溶性物质含量高、伤流量大、伤流液电导率大、渗透吸水能力强是抗旱大豆品种根系的重要生理功能 (王法宏, 1990)^[9]。另外在根系解剖结构上, 抗旱品种根系的疏导组织发达, 柱粗、导管数目多、导管面积大; 皮层细胞大, 细胞间隙大, 在皮层厚度一定时, 皮层细胞数目少, 故其吸水阻力也少, 根的输水效率较高。(王法宏, 1989)^[8]。

许多研究者也从不同生理角度探讨根系与产量形成之间的关系。郑丕尧 (1989) 研究表明, 可溶性糖的含量和游离氨基酸含量都有一个高峰期, 前者的高峰期出现在出苗后 50 天左右, 后者出现在出苗后 60 天左右^[14]。根系内氨基酸含量与离层形成和花荚脱落有关, 开花结荚期根系内氨基酸含量高峰的出现是防止花荚脱落的生理适应功能的表现, 而根系内氨基酸含量高峰的出现又必须以含糖量的增加为基础。所以, 可溶性糖的高峰期先于氨基酸的高峰期 (金滢完等, 1984)^[3]。根冠或根尖产生植物激素向地上部运输, 进而产生一系列生理生化变化, 大豆开花盛期根系伤流液中脱落酸含量的多少与大豆花荚脱落有关 (刘晓冰等, 2001)^[4]。Osaki (1997) 研究大豆超高产关键指标, 提出根系每天每克干物质中所含氮的毫克数 (称之为根系比氮率 SARN) 是根活性高低及大豆超高产的关键生理指标^[31]。

5 大豆根系遗传

大豆根系遗传学是对植物地下器官即根和根瘤的遗传研究。根瘤数、株高、植株生物量、根生物量、主根、三级根与四级根的数量都随发育时期而变化, 不同品种表现出不同模式, 是一种从属于栽培种的现象 (Zobel, 1986)^[15]。这为大豆根系的遗传选择提供了理论依据。

然而, 考察大量的根系特性对于育种者来说是不可行的, 这就需要找到一个快速有效的评价大豆根系的方法。Pantalone 等 (1996) 提出根系分值

(root score), 即以须根 (fibrous root) 所占根系面积的直观百分比为依据, 划分为 0—10 分: 0=0%, 1=10%, 2=20%, 3=30%, 4=40%, 5=50%, 6=60%, 7=70%, 8=80%, 9=90%, 10=100%。根系分值与根系表面积、根瘤数和根瘤重表现显著正相关, 而基因型×年份、基因型×生育时期×年份无相关性, 所以育种者可以把根系分值作为一项重要的选择指标, 且可以用于抗旱品种的筛选^[32]。

根系分值也可作为提高氮素固定的选择指标。Buttery 等 (1992) 指出, 增强豆科作物固氮效率的遗传改良已为缺乏合适的根系选择指标所限制^[17]。Fay 等 (1991) 发现根瘤分值 (以根瘤生物量为标准) 可用于氮素固定的评估^[20]。Zobel (1986) 也指出, 大豆固氮量可因根瘤数、根瘤体积和根瘤效率这三个因素的增长而变化^[15]。大豆的子粒产量与氮素固定、根瘤体积和根瘤干重呈正相关 (Breias 和 Planchon, 1990)^[16]。

6 环境条件和栽培措施对大豆根系的影响

大豆根系是为植株生长提供水分和营养离子的重要器官。虽然大豆根系具有一定程度的遗传稳定性, 但在田间条件下, 不同的土壤环境也会导致根系发育产生广泛的变化。

6.1 环境条件

植物根系对温度的反应有三大特点: (1) 对最适温度的反应略低于地上部部分; (2) 对异常温度的适应性较低; (3) 对温度的急剧变化很敏感。对于刚出土的大豆幼苗来说, 温度是其成活最重要的因素, 其下胚轴最大伸长率的最适温度约为 30℃, 25℃左右时, 胚轴的伸长速度减慢, 而在 25℃左右时主根伸长率最大。要获得高产, 适宜大豆根系生长的土温为 22℃—27℃ (Gilman 等, 1973)^[21]。

根系仅能穿过比其直径大的空隙。根尖有限的可塑性不能使它通过狭窄的空隙, 但若土壤渗透阻力足够低, 根系就能挤开土壤颗粒而使空隙增大。在空隙度较低的土壤中, 主根和侧根的平均伸展率均较低, 这可能是气体扩散受阻的缘故, 粘重板结的土壤氧扩散慢, 人工加大土壤养分有利于根系伸展 (Coale 等, 1986)^[19]。

土壤水分过多或缺乏都限制根系的生长及其功能的发挥。土壤水分胁迫影响大豆根系分布, 减少根长, 进而影响大豆产量。另外, 大豆能一定程度地

忍耐自由水。有研究表明,开花前根系渍水7天,对大豆根系生长几乎无影响,开花后短暂渍水会引起水面以上新的分枝根的分化,结荚后几乎不存在对渍水的忍耐和调节,但大豆在出苗后3—4周或开花期地下水达土表4—5天,就减产20%左右(Hegges-tad, 1990)^[22]。

改变光周期和光合有效辐射可调节植物生长,短日照和低光强能降低大豆根系伸长率,减少根系干物质重(Coale等, 1986)^[19]。

6.2 耕作栽培措施

密度、肥料等外界条件对大豆根系有很大影响,大豆单株的根重随密度的增加而降低,在贫瘠的土壤中,使用一定量的化肥可促进根系生长(傅金民, 1987)^[2]。

耕作通过改变土壤的物理性状来影响大豆的根系发育,这种影响多限于土壤20cm表层。耕作引起整个根系土壤容重、空隙度、持水力、养分分布的变化。研究表明,机械阻力、水分供应和透气状况是相互依赖的。在容重较高的土壤,根重和根表面积均较小,且根内细胞壁增加,凯氏带和木质部导管加厚,破裂的表皮组织增多。土壤紧实影响根和根瘤的结构,且明显减少两者的干重。耕作区比免耕区的根长更长,产量更高(Coale等, 1986)^[19]。

矿质营养对大豆根系发育及其功能产生影响。根系对有效氮、磷的反应相似且相互促进,有试验表明,低磷下(0.005 μ g/ml)的大豆根干重还不到高磷下(2 μ g/ml)的一半,而根瘤干重仅约二十分之一;在高磷条件下,高氮(5mmol/L)使根系干重增加一倍,但根瘤干重有所下降。不同Cl浓度对氮、磷、钾的吸收影响不同,100ppmCl对大豆吸收NO₃⁻、H₂PO₄⁻无不良影响,500—2000ppmCl对吸收NO₃⁻、H₂PO₄⁻有明显的抑制作用,2000ppmCl抑制根系生长,对根瘤生长也有明显影响,但不论Cl的浓度高低都对K⁺的吸收有一定的促进作用。土壤中的钾素对根系发育影响还不清楚,但低钾条件下根系表面积增加(Cassman等, 1980)^[18]。所以,根据土壤基础肥力状况,适时配合施用肥料,促进根系发育,对大豆的产量形成是有益的。

7 大豆根系研究的发展方向

根系研究已有一百多年的历史。至于大豆的根系研究,形态学方面较为细致,已明确其生长发育的基本模式,分析了根系性状与地上部性状、根系性状

与外部环境的关系。虽然从进化角度也对根系性状进行了一些研究,但还不够深入。所以,要进一步探讨根系性状与大豆产质量及抗逆性的关系,为高产栽培措施的制定、稳定遗传目标的确立提供理论依据,今后对大豆根系的研究应从以下几个方面开展研究工作:

(1)大豆根系的演化规律研究。深入比较研究野生大豆、不同年代推广的栽培大豆之间的根系形态、机能的变化规律,明确哪些性状得以改善进化,哪些有益的根系特性已经退化丢失。

(2)大豆根系的吸水特性研究。对根系整体进行研究,从发育角度侧重根长与根系纵向分布以及吸水机制的研究,有效提高水分利用率,增强大豆的全程抗旱能力,进而提高产量。

(3)根际微生态环境与大豆根系构型及吸收功能关系的研究。主要从根际pH值、微生物群落及有效营养元素等几方面的动态变化状况,探讨对根系的构型作用及机能变化的影响,尤其在根系与氮、磷的吸收利用率方面,要应用同位素标记技术作深入研究。

(4)开展大豆根系的分子遗传学研究。应用现代分子生物学技术手段,探索和标记优良大豆发根基因进行遗传转化,辅助大豆育种,加快育种进程。

参 考 文 献

- 1 陈成榕. 野生大豆(*Glycine Soja*)根系特性的研究[J]. 福建省农科院学报, 1992, 7(2): 53—59.
- 2 傅金民, 董钻. 大豆根系生长与产量的关系[J]. 大豆科学, 1987, 6(4): 261—279.
- 3 金滢完. 大豆根系的生理生化成功能与花荚脱落关系的初步研究[J]. 吉林农业科学, 1984, (3): 43—48.
- 4 刘晓冰, 王光华. 根系研究的现状与展望(上)[J]. 世界农业, 2001, (9): 33—35.
- 5 任冬莲, 路贵和, 刘学义. 大豆成苗期抗旱性与根系生长的关系[J]. 中国油料, 1993, (1): 37—39.
- 6 孙广玉, 何庸, 张荣华等. 大豆根系生长和活性特点的研究[J]. 大豆科学, 1996, 15(4): 317—320.
- 7 田佩占. 大豆品种根系的生态类型研究[J]. 作物学报, 1984, 10(3): 173—177.
- 8 王法宏, 郑丕尧, 王树安等. 大豆不同抗旱性品种根系性状的比较研究. I 形态特征及解剖组织结构[J]. 中国油料, 1989, (1): 32—37.
- 9 王法宏. 大豆抗旱性品种特性的研究[J]. 莱阳农学院学报, 1990, 7(3): 196—199.
- 10 王金陵. 王金陵论文集[D]. 东北林业大学出版社, 1992, P238—241.
- 11 王金陵, 杨庆凯, 吴宗璞(主编). 中国东北大豆[M]. 黑龙江科

- 学出版社, 哈尔滨, 1999: 54.
- 12 杨秀红, 吴宗璞, 张国栋. 无限结荚习性与亚有限结荚习性大豆品种根系性状的比较研究[J]. 大豆科学, 2001, 20(3): 231—234.
 - 13 张秋英, 大崎·满. 日本的大豆研究[J]. 大豆科学, 2001, 20(3): 227—230.
 - 14 郑丕尧, 王法宏, 王瑞舫, 等. 大豆不同抗旱性品种根系性状的比较研究. II 生理功能[J]. 中国油料, 1989, (2): 6—9.
 - 15 Zobel R. W. 彭玉华摘. 大豆的根系遗传学[J]. 国外农学: 大豆, 1986(5): 1—5.
 - 16 Breias N., Planchon C. Increasing soybean productivity through selection for nitrogen fixation[J]. Agron. J., 1990, 82: 1031—1034.
 - 17 Buttery B. R., Park S. J., Hume D. J. Potential for increasing nitrogen fixation in grain legumes[J]. Can. J. Plant Sci., 1992, 72: 323—349.
 - 18 Cassman K. G. Root growth and yield dry matter distribution of soybean as affected by phosphorus stress nodulation and nitrogen source [J]. Crop Sci., 1980, 20: 239—244.
 - 19 Coale F. J., Grove J. H. Effect of cultivations on root development of soybean[J]. Soil Sci. Plant Anal., 1986, 17(8): 799—818.
 - 20 Fay M. F., Mytton L. R., Dale P. J. Germplasm assessment in Trifolium species[J]. Plant Breed., 1991, 106: 226—234.
 - 21 Gilman D. F., Fehr W. R., Burris J. S. Temperature effects on hypocotyl elongation of soybean[J]. Crop Sci., 1973, 13: 246—249.
 - 22 Heggstad H. E., Lee E. H. Soybean root distribution, top growth and yield response to ambient ozone and soil moisture stress when grown in soil columns in greenhouses[J]. Environmental Pollution, 1990, 65(3): 195—207.
 - 23 Hudak, C. M., Patterson R. P. Root distribution and soil moisture depletion pattern of a drought-resistant soybean plant introduction [J]. Agron. J. 1996, 88: 478—485.
 - 24 Junichi Yamaguchi, Akira Tanaka. Quantitative observation on the root system of various crops growing in the field[J]. Soil Sci. Plant Nutr., 1990, 36(3): 483—493.
 - 25 Liedgens M., Soldati A., Stamp P. et al. Root development of maize (*Zea mays* L.) as observed with Minirhizotrons in Lysimeters[J]. Crop Science, 2000, 40: 1665—1672.
 - 26 Lynch J. P., Nielsen K. L., Davis R. D. et al. SimRoot: Modelling and visualization of root systems[J]. Plant and Soil, 1997, 188: 139—151.
 - 27 Mehetre S. S., Shinde R. B., Borle U. M. et al. Correlation and path analysis studies of partitioning in root growth and yield characters in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill)[J]. Crop Research Hisar, 1997, 13(2): 415—422.
 - 28 Mitchell R. L., Russell W. J. Root development and rooting patterns of soybeans *Glycine max* (L.) Merrill evaluated under field conditions[J]. Agron. J., 1971, 63: 313—316.
 - 29 Morita S. Root system distribution and its possible relation to yield in rice[J]. Low-input sustainable crop production systems in Asia, 1993: 371—377, KSCS, Korea.
 - 30 Okamoto, Jun ABE, Junko Yamagishi. Bleeding rate of field-growth maize with reference to root system development[J]. Jpn. J. Crop. Sci., 2000, 69(1): 80—85.
 - 31 Osaki M., Shinano T., Matsumoto M., et al. A root-shoot interaction hypothesis for high productivity of field crops[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1997, 43: 1079—1084.
 - 32 Pantabne V. R., Rebetzke G. J., Burton J. W. et al. Phenotypic evaluation of root traits in soybean and applicability to plant breeding [J]. Crop Sci., 1996, 36: 456—459.
 - 33 Silberbush M., Barber S. A. Root growth, nutrient uptake and yield of soybean cultivars grown in the field[J]. Communications in soil science and plant analysis, 1985, 16(1): 119—127.
 - 34 Tanaka N. Studies on the three types of root system formation in leguminous crops plant[J]. Agric. Bull. Sage Univ., 1964, 20: 31—43.
 - 35 Weaver J. E. Root development of field crops[M]. McGraw-Hill Book Company, New York., 1926, p1—291.

ADVANCES IN ROOT RESEARCH OF SOYBEAN *Glycine max* (L.) MERRILL

Jin Jian Liu Xiaobing Wang Guanghua

(Heilongjiang Institute of Agricultural Modernization, CAS, Harbin, 150040)

Abstract This review made a thorough discussion on the advances of soybean root research from six aspects including difference between wild soybean *Glycine soja* root and cultivated soybean *Glycine max* (L.) Merrill root, relationship between root growth and grain yield, root traits in soybean cultivars with different characteristics, physiological and biochemical characters of root, root inheritance and effects of environmental conditions and field managements, further research of soybean root was proposed as well.

Key words Soybean root; Eco-physiology; Growth dynamic; Root inheritance; Environmental factor