

大豆形态结构和生理生化性状的多样性^{*}

苗以农 石连旋 刘立侠 朱长甫 许守民

(东北师范大学生命科学学院, 长春 130024)

摘要 概述了大豆形态结构和生理生化性状的多样性, 尤其从气体代谢角度看, 大豆光合作用吸收 CO_2 , 呼吸作用吸收 O_2 , 共生固氮固定游离 N_2 , 根瘤菌固氮酶(HuP^+)吸收 H_2 , 是典型的四固定作物。新陈代谢的多样性决定其产品多样性。对大豆丰富的宝贵的种质资源进行研究和评价, 发掘新的有用基因, 可促进大豆育种和产品开发利用的新突破。

关键词 大豆; 形态结构; 生理生化; 多样性

中图分类号 S 565. 101 **文献标识码** A **文章编号** 1000—9841(2004)02—0130—04

生物多样性(Biological diversity)内涵十分广泛, 体现在生命系统的多个水平和层次上, 其中研究较多、意义重大的主要为遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性 4 个层次上^[1]。我国作物遗传资源十分丰富, 在世界上占有重要的地位, 保护和利用好作物遗传资源多样性已成为我国和世界各国的共同愿望和紧迫任务^[2]。张博等(2003)从常规表型、生化和分子三个方面阐述了大豆育成品种遗传多样性的研究进展^[3]。我国是大豆原产地及生物多样性中心, 大豆资源达 2 万份之多, 对大豆的形态结构和生理生化的多样性进行广泛深入的探讨和评价, 为大豆育种新的突破和产品开发利用, 发挥我国大豆品种资源优势提供科学依据是有意义的。

1 大豆形态结构的多样性

1.1 种子

种子的形状有圆形、椭圆形、扁圆形、长椭圆形和肾脏形五种; 种皮色分为黄色、青色、褐色、黑色和双色等; 脐色有黄(无)、淡褐、褐、深褐、黑、蓝, 粒大小差别大, 百粒重自 5g 以下至 30g 以上。荚果也有一、二、三、四甚至有五粒荚之分。

1.2 根

大豆根属于直根系, 由主根、侧根、不定根组成; 还由幼根和根尖的表皮细胞突出伸长形成的根毛; 结瘤大豆根系普遍具有根瘤。

1.3 茎

茎的形态有高矮、粗细和分枝多少的多样性。从茎的生育的状况, 主茎还可分为直立型、半直立型、半蔓生型、蔓生型和圆秆茎、扁茎、四棱茎、曲茎。茎的颜色也有多种, 幼茎有绿色(开白花)和紫色(开紫花)之分; 成熟时茎呈现出品种固有的颜色, 有淡褐、褐、深褐、黑、淡紫, 甚至有活秆成熟的绿茎。陆静梅等(1998)对野生大豆扫描电子显微镜观察, 首次发现茎叶表面具有盐腺, 其泌盐方式可能有两种, 幼嫩盐腺以泌盐, 成熟盐腺以整体破碎释盐^[4]。大豆属植物茎的次生木质部结构存在着多样性: 野生大豆茎材多为单管孔, 少见复管孔; 半野生大豆具复管孔, 少见多细胞的管孔链; 半栽培大豆茎材中复管孔和管孔链较多; 而栽培大豆更多且普遍^[5]。

1.4 叶

叶有子叶、初生单叶和复叶; 复叶一般为 3 片小叶, 有的品种(系)复叶有 4~5 片小叶, 个别出现 6 片小叶^[6]; 小叶的形状分圆形、卵圆形、椭圆形和披针形; 小叶面积小者为 30cm^2 , 大者可达 100cm^2 ; 叶子有对生、互生和轮生。叶肉组织第二层栅栏细胞除进行光合作用还具有暂时贮藏淀粉以备鼓粒中期之后, 叶片光合能力陡然下降时, 降解动用^[7]。叶肉组织的平脉叶肉细胞能将栅栏组织和海绵组织的光合产物迅速运向韧皮部, 还在鼓粒前和鼓粒期叶片蛋白质的合成、氮贮藏和再度动用中起着重要作用, 细胞液泡中贮藏的糖蛋白, 在鼓粒最初的 14 天中逐渐降低^[8-10]。某些新品种大豆植株主茎第 4-14

* 收稿日期: 2003—11—03

基金项目: 国家自然科学基金(3070139); 东北师范大学青年科学基金(111362)资助

作者简介: 苗以农(1927—), 男, 教授, 主要从事植物生理学和大豆生理育种研究。

复叶的叶柄有 5 个大型和 5 个中型维管束交错排列, 还有为数众多(多者达 20 个)的小型维管束参与其中^[11]。大豆结构和功能的多样性是适应高蛋白高脂肪种子形成的需要。

1.5 花

花的颜色有白、紫、淡紫色三种; 花序有腋生总状花序和顶生总状花序, 还有顶端形成一大荚簇的扁冠状花序和顶端类似于禾本科的穗状花序; 开花的数量一般为 100 ~ 200 朵, 扁茎大豆开花高者达 1000 朵以上。由于存在着结荚习性不同和主花序、副花序、一次分枝、二次分枝之分, 大豆开花顺序和持续的时间也有多样性^[12,13]。

1.6 株型

大豆植株形态结构千姿百态, 必然产生株型的多样性, 依分枝之有无和分枝与主茎角度大小不同, 植株可分为独秆、收敛、开张、半开张等。以主茎生长方式可分为有限结荚习性、亚有限结荚习性和无限结荚习性。以花序类型不同, 有长花序、多花序、短果枝之分。

在科学实践中利用形态结构差异大的亲本进行远缘杂交, 可以创造出特异株型材料。例如, 利用扁茎尤其是美国扁茎和中国普通大豆杂交(不仅形态差异大, 而且地理远缘), 后代产生疯狂分离, 株型变异多样, 有利性状优势显现。东北师范大学等单位选育出特异株型新品系和有用的亲本材料几十份^[14-18]。

2 生理生化性状的多样性

2.1 大豆的碳素代谢

大豆属于 C_3 植物, 叶绿体具有 RuBP 羧化酶/加氧酶(Rubisco)系统, 光合作用最初产物是含有 3 个碳的磷酸丙糖。三碳糖一部分用于重新形成 RuBP, 以便继续固定更多的 CO_2 ; 另一部分在叶绿体内合成淀粉, 暂时贮存, 或者输出到细胞质中用于合成蔗糖。大豆叶片的光合速率在品种(系)间存在着显著差异。根据杜维广等(1982)测定了 30 个品种(系)结荚鼓粒期光合速率绝对值为 $8.77\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \sim 20.58\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 品种间变异系数为 21%。1980 年光合速率绝对值为 $6.94\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \sim 25.24\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 变异系数为 28%^[19]。经研究表明, 大豆叶片单位叶面积的光合速率与叶片的 Rubisco 含量及活性、叶绿素含量、全 N(%)含量、叶绿体数目、比叶重呈

正相关。因此, 不同生育期植株不同节位叶片的光合速率也有差异。无限结荚习性品种在营养生长期产生的叶片的表现光合速率幅度大约为 $19\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \sim 25\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 而在开花结荚期产生的叶片的表现光合速率幅度大约为 $30\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \sim 40\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ^[20,21]。大豆不同结荚习性、不同节位叶片的解剖特征和最大光合速率的持续时间也不同^[22,23]。

大豆虽属于 C_3 植物, 但在绿色器官中还存在 C_4 循环途径酶。李卫华等(1999)认为 C_4 循环途径较之 C_3 循环途径具有更大的优势, 能在外界 CO_2 浓度较低的情况下, 通过它的酶系统如磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPCase)、NADP-苹果酸脱氢酶(NADP-MDH)、NADP-苹果酸酶(NADP-ME)、丙酮酸磷酸双激酶(PPDK)等有效地同化外界 CO_2 , 使作物保持较高的碳同化效率^[24]。郝乃斌等(1991)发现大豆绿色器官中均有 PEP 羧化酶及其相关的酶类, 其中以荚壳和种皮中 PEP 羧化酶活性最高。大豆在光下或暗中均能固定 CO_2 , 但是在黑暗条件下, 荚壳及种皮所固定的 CO_2 远高于叶片, 且主要固定呼吸作用所释放的 CO_2 ^[25]。对大豆来说, 根瘤中大约有一半的 CO_2 通过 PEP 羧化酶来循环^[26], 表明根际 CO_2 浓度高有利于固氮酶活性的提高。

大豆除具有呼吸 O_2 放出 CO_2 的暗呼吸作用外, 还能通过 Rubisco 所具有双重功能, 使 RuBP 与 CO_2 羧化反应, 推动 C_3 碳循环, 也能使 RuBP 与 O_2 起加氧反应而引起 C_2 氧化循环, 即在光下发生光呼吸作用。光呼吸循环途径是在叶绿体、过氧化体和线粒体三个不同的细胞器中进行的, 其代谢的总结果是两分子的磷酸乙醇酸转化成一分子的磷酸甘油酸和一分子的 CO_2 。从碳素同化角度看, 光呼吸将光合作用固定的 20%—40% 的碳变为 CO_2 放出; 从能量角度看, 每释放 1 分子 CO_2 需要消耗 6.8 个 ATP 和 3 个 NADPH。显然, 光呼吸是一种浪费。许大全(2002)对光呼吸的生理功能进行了描述: 一是回收有氧条件下双功能酶 Rubisco 催化的 RuBP 加氧反应所不可避免产生的乙醇酸有机碳, 避免过多的碳损失; 二是消耗多余的能量, 保护光合机构免遭光破坏。在普通空气中及强光下, 加强的光呼吸可能通过两条途径缓解叶片光合作用的光抑制: ①消耗光合机构吸收的过剩光能; ②促进 Pi 的循环利用, 特别是在强光条件下或缺 Pi 的胁迫条件下, 缓解 Pi

不足对光合作用的限制^[27]。光呼吸代谢中涉及甘氨酸和丝氨酸等多种氨基酸的形成和转化过程,它对绿色细胞氮代谢是一个补充,对大豆等需氮较多的作物更为有益。

杜维广等(2001)选育的大豆一些高光效品种(种质),在光合速率、RuBP羧化酶活性和PEP羧化酶活性等方面均有明显的提高^[28]。

2.2 大豆的氮素代谢

大豆有两个氮素代谢系统一是根从土壤中吸收固有的或者施入的化合态氮,二是大豆与根瘤菌共生固定空气中的游离氮素形成 NH_3 。因此,大豆具有存在于叶片绿色细胞中的硝酸盐还原酶系统和根瘤中的共生固氮酶系统以及相应的合成氨基酸和酰胺等的酶系统。大豆的氮素固定存在着广泛的差异。固氮量为 $0-450\text{kg}/\text{hm}^2$,固氮比率为 $0-85\%$ 。土壤氮水平直接影响根瘤的形成和氮素固定,已有在高氮土壤条件下,固氮比率为零的研究报导^[29]。

在根瘤共生固氮过程中,氢酶(HuP^-)放氢损失能量约占固氮总能量的 $40\%-60\%$,而根瘤菌某些菌株具有吸氢酶(HuP^+)可以吸收氢,能将固氮过程中释放的 H_2 捕捉回来,重新利用,从而提高共生固氮效率^[30]。

另外,大豆结瘤和共生固氮菌株已被鉴定为三类在特性和分类上均不相同的根瘤菌。据李俊等(1994)对从我国15个省(区)分离的大豆三类共生体54个菌株的12株慢生大豆根瘤菌(代时多数为8.5-12.0h)、26株快生大豆根瘤菌(代时多数为2.6-4.7h)和16株超慢生大豆根瘤菌(代时多数为18.2-39.6h之间)的比较^[31]。快生根瘤菌生长速度快、耐盐、耐高pH,并有较强的竞争结瘤能力;超慢生大豆根瘤菌突出的特点是产碱能力强,因此在考虑作为碱性土壤的接种菌株资源时,这些超慢生大豆根瘤菌是有其重要地位的。

从上述大豆碳和氮气体代谢角度看,大豆光合作用吸收 CO_2 ,呼吸作用吸收 O_2 ,共生固氮吸收 N_2 ,根瘤菌氢酶(HuP^+)吸收 H_2 ,是典型的四固定作物。

经研究表明,大豆碳和氮素代谢存在密切的关系。根瘤固氮作用,对寄主植物光合产物的依赖程度因品种而异,大约 $1/3$ 的光合产物被用做 N_2 的固定和合成、碳骨架和还原剂。根瘤菌固定大量的氮素满足大豆对氮的需求,促进光合作用,尤其对子粒贮藏蛋白质的合成更为有利。可以说,大豆光合作用和固氮作用是生理育种的基础。

2.3 大豆的光周期反应

大豆是典型的短日植物。自光周期现象发现之日起,大豆就是该领域中重要的实验材料。许多关于植物光周期现象的重要发现是以大豆为材料获得的。在大豆生物学特性的诸多领域中,光周期反应是研究最长、最系统、最深入、并对相关基础学科和其他作物的同类研究产生巨大推动作用的少数领域之一。中国大豆不同生态类型代表品种开花前、开花后光周期反应存在着多样性^[32]。韩天富等(1998)还发现了大豆开花逆转现象^[33]。

3 大豆产品的多样性

正因为形态结构和生理生化的多样性,大豆形成了对自身生命需要的各种有机物质以及适应各种环境的特异物质,决定了其产品的多样性。

产品中除富含高质量的蛋白质(含有所有的必需氨基酸)、脂肪(含有不饱和的油酸、亚油酸和亚麻酸)、蔗糖和淀粉等以及对人体具有保健功能的生理活性物质。例如,皂甙、异黄酮、磷脂、水苏糖、棉子糖、维生素E(生育酚)^[34]和膳食纤维、大豆血球凝集素等。

从应用上看,大豆既可加工成各种食品、饲料、工业原料又可用于药品、保健品与化妆品等有着广泛的用途,产品种类比其它任何作物都多。在一定的高产水平下,培育高油、高蛋白以及各种医药或保健品等特用大豆品种将是大豆育种的发展方向。

4 结语

大豆形态结构和生理生化及其产品的多样性归根到底是其遗传资源多样性的表型化。大豆生物学的多样性不仅在自然界物质循环生态平衡上起着重要作用,而且在物质生产经济上有很高的价值,更是植物科学研究上不可缺的实验材料。大豆形态结构和生理生化的多样性是常规育种(尤其株型育种、生理育种)、生物技术、人工诱变,培育高产、优质、多抗新品种的物质基础。所以说,大豆的生物学多样性是宝贵的种质资源,需要进行深入的研究和评价,努力发掘新的有用基因,促进大豆育种的新突破和产品开发利用的新进展。

参考文献

1 陈灵芝. 生物多样性保护现状及其对策[A]. 见: 中国科学院生

物多样性委员会编, 生物多样性研究的原理和方法[C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994.

2 董玉琛, 章一华, 娄希祉. 生物多样性和我国作物遗传资源多样性[J]. 中国农业科学, 1993, 26(4): 1—7.

3 张博, 邱丽娟, 常汝镇. 大豆育成品种的遗传多样性及核心种质研究进展[J]. 作物杂志, 2003, 3: 46—49.

4 陆静梅, 刘友良, 胡波, 等. 中国野生大豆盐腺的发现[J]. 科学通报, 1998, 23(19): 2074—2078.

5 陆静梅, 刘友良, 胡波, 等. 大豆属植物茎的次生木质部结构研究[J]. 应用生态学报, 1998, 8(4): 377—380.

6 崔永实, 郑丽君, 黄文. 大豆多叶形状观察[J]. 中国油料, 1997, 19(2): 10—11.

7 许守民, 苗以农. 大豆不同叶肉组织中光合产物淀粉的积累和动用[J]. 大豆科学, 1988, 7(3): 211—214.

8 Franceschi. V. R., R. T. Giaguinta. The paraveinal mesophyll of soybean leaves in relation to assimilate transfer and compartmentation. Ultratructure and histochemistry during vegetation development[J]. Planta, 1983, 157: 411—421.

9 Franceschi. V. R., R. T. Giaguinta. The paraveinal mesophyll of soybean leaves in relation to assimilate transfer and compartmentation. II Structural, metabolic and compartmental changes during reproductive growth[J]. Planta, 1983, 157: 422—431.

10 苗以农, 徐克章. 大豆叶片平脉叶肉细胞的研究[J]. 大豆科学, 1984, 3(3): 251—252.

11 王英典, 徐克章, 苗以农, 等. 大豆不同叶位叶柄维管束组织的比较研究[J]. 大豆科学, 1993, 12(20): 100—106.

12 游明安, 盖钧镒. 大豆花序性状的研究现状[J]. 中国油料, 1995, 17(1): 74—77.

13 董钻. 大豆产量生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001, 1—28.

14 苗以农, 朱长甫, 石连旋, 等. 从大豆产量形成生理特点探索特异高产株型的创新[J]. 大豆科学, 1999, 18, (4): 342—346.

15 田佩占, 袁全, 豫永纯, 等. 改良普通大豆生物学特性提高大豆产量[J]. 大豆科学, 1999, 18(2): 95—100.

16 娄成喜, 陈维元, 吕德昌. 利用扁茎大豆选育节多花多荚密的大豆新品系[J]. 作物杂志, 2001, (1): 40—41.

17 苗以农, 石连旋, 朱长甫, 等. 大豆花序变异(续二)[J]. 大豆通报, 2003, 1: 8.

18 石连旋, 苗以农, 朱长甫. 不同株型大豆某些生理特性的研究[J]. 大豆科学, 2003, 22(2): 97—101.

19 杜维广, 王育民, 谭克辉, 等. 大豆品种(系)间光合活性的差异及其与产量的关系[J]. 作物学报, 1982, 8(2): 131—136.

20 Domoff, G. M., R. M. Shible. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves[J]. Crop Sci. 1970, 10: 42—45.

21 Gordon. A. J., J. D. Hesketh, D. B. Perters. Soybean leaf photosynthesis in relation to maturity classification and stage of growth[J]. Photosynth. Res. 1982, 3: 81—93.

22 许守民, 苗以农, 朱长甫, 等. 有限和无限结荚习性大豆叶片解剖及光合活性的比较研究[J]. 大豆科学, 1993, 12(3): 212—218.

23 许守民, 苗以农, 王树彬, 等. 大豆不同节位叶片光合作用的持续特性[A]. 大豆育种应用基础和技术研究进展[C]. 1990, 43—48.

24 李卫华, 户庆陶, 郝乃斌, 等. 大豆叶片 C₄ 循环途径酶[J]. 植物学报, 2001, 43(8): 805—808.

25 郝乃斌, 谭克辉, 那松, 等. C₃ 植物绿色器官 PEP 羧化酶活性的比较研究[J]. 植物学报, 1991, 33(9): 692—697.

26 Warembourg, F. R., C. Roumet. Why and how to estimate the cost of symbiotic N₂ fixation? A progressive approach based on the use of ¹⁴C and ¹⁵N isotopes[J]. Plant and Soil, 1989, 115: 167—178.

27 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2000.

28 杜维广, 张桂茹, 满为群, 等. 大豆高光效品种选育及高光效育种再探讨[J]. 大豆科学, 2001, 20(2): 110—115.

29 李新民, 窦新田, 王玉峰. 大豆寄主固氮遗传育种研究进展[J]. 大豆科学, 1999, 18(2): 160—163.

30 张学江, 周平贞, 吴生堂, 等. 大豆共生固氮效率[J]. 中国油料, 1985, 3: 64—66.

31 李俊, 葛诚, 徐玲玫, 等. 大豆三类共生体生理生化特性变化规律研究[J]. 大豆科学, 1994, 13(2): 145—151.

32 韩天富, 盖钧镒, 邱家驯. 中国大豆不同生态类型代表品种开花前、开花后光周期反应的比较研究[J]. 大豆科学, 1998, 17: 129—134.

33 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: 168—171.

34 崔洪斌, 刘颖, 陈近利, 等. 大豆中具有生理活性物质的研究与开发[J]. 大豆通报, 1998, (6): 19—20.

THE DIVERSITY OF MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL TRAITS OF SOYBEAN

Miao Yinong Shi Lianxuan Liu Lixia Zhu Changfu Xu Shoumin

(School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024)

Abstract This review summarizes the biodiversity of soybean in morphological and physiological traits. Soybean is a typical crop with four gaseous fixation types in gaseous metabolism. It may absorb CO₂ in photosynthesis and O₂ in respiration, fix N₂ through the symbiotic nitrogen fixation and use H₂ by rhizobium hydrogen enzyme (HuP⁺). The diversity of metabolism in soybean makes the multiplicity in soybean products. The further evaluation of soybean germplasm and exploration of new gene will promote the progress of soybean breeding and development of soybean products.

Key words Soybean morphology; Plant physiology; Biodiversity