

大豆群体光合特性的研究现状

郑殿峰¹, 张晓艳¹, 李建英², 杜吉到¹, 王艳杰¹, 迟莉³

(1. 黑龙江八一农垦大学植物科技学院, 大庆 163319; 2. 黑龙江省农科院大庆分院, 大庆 163316; 3. 黑龙江省农科院嫩江科研所, 齐齐哈尔 161041)

摘要 大豆产量与群体光合特性密切相关。从群体光能的利用、光合速率、CO₂、叶面积、叶面积指数、光合势, 以及比叶重、含氮量、叶绿素含量、RuBP羧化酶含量、气孔阻力与光合速率的关系等方面, 叙述了大豆群体光合特性的研究进展。

关键词 大豆; 产量; 群体; 光合特性

中图分类号 S565.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2007)03-0412-05

THE RECENT RESEARTH CONCERING PHOTOSYNTHETIC CHARACTERS IN SOYBEAN POPULATION

ZHENG Dian-feng, ZHANG Xiao-yan, LI Jian-ying, DU Ji-dao, WANG Yan-jie, CHI Li

(1. Heilongjiang August First Land Reclamation University, Daqing 163319; 2. Daqing Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Daqing 163316; 3. Nenjiang Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Qiqihaer 161041)

Abstract There was significantly relationship between yield and photosynthetic characters in soybeans. The recent researchs concerning light using, photosynthetic rate, carbon dioxide, leaf area, leaf area index, leaf area duration and relationship between specific leaf weight, nitrogen content, chlorophyll content, RuBPcase content, stoma resistance and photosynthetic characters were summarized.

Key words Soybean; Yield; Population; Photosynthetic characters

作物生产的实质是光能驱动的一种生产体系。研究表明作物生物学产量中, 90% ~ 95% 的物质来自作物光合作用的产物, 只有 5% ~ 10% 的物质来自根部吸收的营养物质^[1]。大豆生产是群体生产, 大豆产量也是指群体产量而言。大豆的产量是通过两个生理过程形成的, 一个是吸收作用, 一个是光合作用。光合产物是大豆产量形成的物质基础, 其群体产量取决于光合作用所制造有机物的数量及转化的效率。因此在研究大田条件的光合作用时, 研究

群体的光合作用是非常必要的。本文主要讨论大豆群体的光合特性及其与产量的关系, 为大豆高产栽培及育种实践提供理论依据。

1 大豆群体光能的利用

作物群体光的分布是以比尔~郎伯特(Beer-Lambert)定律为基础的, 即光线通过一个介质时, 它的强度是按对数下降的。Smith等在理论上对群体

收稿日期: 2006-12-06

基金项目: 国家大豆项目(2006BAD21B01); 黑龙江省“十一五”科技攻关项目(GA06B101-1-1)

作者简介: 郑殿峰(1969-), 男, 教授, 博士, 现主要从事大豆栽培及化学调控方面的教学及研究。

内光的分布进行了改进和完善^[2]。当日光照射大豆群体时,光线通过的叶层越多,光照强度削减的越重。从不同高度的光照强度来看,大豆群体的光截获率较高,而且株间大于行间。行间株高的2/3,1/3处和地面光强分别占入射光强的11.51%、2.74%和1.14%。而株间的分别为9.63%、1.50%和0.71%。群体越大,田间荫蔽越严重,稀植处理的中、下层光强明显高于密植处理^[3]。Wells等的研究已证实,增加冠层光的分布可以提高单位叶面积的光合速率^[4]。

作物利用太阳辐射能的效率,是说明辐射能被绿色的光合作用组织所吸收的多少。辐射利用率随着种植密度的加大而增加,但群体的生物产量与光合有效辐射关系不大^[5]。Singh等认为光合有效辐射截获率与株高、干物质、LAI呈显著正相关^[6]。当光能截获量达95%时是群体产量形成的关键时期,此时群体冠层的光合速率最大,理论上冠层的发育已终止^[7]。Parvez等认为,增加单位面积的株数,叶面积指数和光能截获呈增加趋势^[8]。Browde等的研究已证实,在不同群体条件下,通过不同剪叶处理,群体的产量下降,这与群体的光能截获有关^[9,10]。Haile等认为在R₂期进行剪叶处理以后,群体冠层的光能截获量与产量有显著的相关性^[11]。

2 大豆群体的光合速率与净光合速率

光合作用是决定作物产量的最重要因素,光合能力大小直接影响作物产量的高低。许多学者对大豆单叶光合速率及其与产量的关系进行了研究,他们认为大豆叶片的光合速率与产量之间存在着显著的相关性^[12,13]。不过Bhagsari等认为,单叶光合速率与产量之间的关系不大,并且单叶光合速率往往不能直接说明群体光合作用结果,甚至会得出相反的结论^[14]。

近20年来,植物生理学家和农学家,从作物的群体水平的光合速率证明了光合作用与作物生产力呈正相关^[15]。群体上、中、下层叶片对整体光合速率的贡献分别为70.0%、24.2%和5.6%^[3]。且群体中的单株各节、节位间的叶片平均光合速率、与荚数、粒数及总粒重的高低分布趋势基本一致、均以中上部节位最大,基部和顶部节位最小^[16]。傅金民的研究表明,开花结荚期的群体光合速率与种植密度呈抛物线关系,与百粒重、生物产量和籽粒产量

呈显著或极显著正相关^[3]。Jones也认为生殖生长期冠层的光合速率与产量显著正相关^[17]。

净光合率是一定时期内植株总干物质的积累量被该时期内叶面积的平均值除所得的商。这个商的最高值往往出现在低密度下和叶面积指数较小的时候。楚奎锡的研究已证实,大豆群体的平均净光合速率为3.39~4.36 gm⁻²叶·d⁻¹,且大豆鼓粒期上层叶片的净光合速率与子粒产量之间存在显著正相关^[18]。

3 大豆光合速率与叶部性状的关系

3.1 比叶重

叶片比叶重是指作物单位叶面积之干重,一般以g dm⁻²表示。光合速率与比叶重之间有很大的相关性,但在各种环境中二者都存在显著的相关性^[19]。Buttery等认为在盛花期比叶重与光合速率呈极显著的正相关关系,但在鼓粒期关系不显著^[20]。Ojima等认为大豆株植下部叶片比叶重与光合速率显著正相关,上部叶片比叶重与光合速率不存在相关性^[21]。但Thompson等认为比叶重与光和速率及产量均存在显著的相关性,且植株中上部的比叶重高于下部^[22]。

3.2 叶片含氮量

氮素营养是大豆生长发育和产量形成的主要元素,大豆植株的氮素积累过程呈“S”形曲线变化,植株各部分吸收全氮的70%左右最终转移到籽粒中,且以叶片向籽粒中转移的氮素量为最多^[23]。杨文杰等的研究已证实,叶片含氮量与光合速率的关系呈二次形曲线,即达到一定含氮量后,光合速率不再继续上升。叶片光合速率的变化与叶片全氮含量大致呈同一趋势:以结荚期最高,以后逐渐下降,鼓粒期下降迅速^[24]。Skumudini等认为大豆籽粒形成时加速了植株组织中氮素的运输,但由于籽粒的需氮量过大,导致叶片早衰,光合速率降低,产量下降^[25]。但Renih等认为籽粒形成中积累的是干物质并不是氮,干物质积累过程中仅仅需要17mM的氮来维持新陈代谢酶的需要,所以籽粒形成时需要的氮并不能导致叶片的衰老^[26]。

3.3 叶绿素含量

叶绿素是绿色植物叶绿体内的主要光合色素,研究表明作物叶绿素含量与净光合速率密切相关。叶绿素含量高能增加对光能的吸收,有利于植物光

合作用,特别是低光强下,提高叶片叶绿素含量尤为重要^[27]。Ojima 等研究已证实,鼓粒期叶片光合速率与单位叶面积叶绿素含量显著正相关^[21]。大豆在大田群体生长条件下,中部叶片叶绿素(a + b)含量较高,而叶绿素 a/b 比值较低,但在鼓粒期植株中上部叶片的叶绿素含量、叶绿素 a/b 比值明显高于中下部叶片,对产量形成有利^[28]。

3.4 RuBP 羧化酶含量

RuBP 羧化酶是决定 C₃植物光合碳代谢方向和效率的关键酶,其活性和含量对衰老反应敏感,并构成对光合速率的限制^[29]。在叶片发育过程中,RuBP 羧化酶活性与光合速率是相关的,在一定范围内与光合速率构成 1: 1 的直线对应关系^[30]。郝乃斌等认为在饱和光强下,它的活性与光合效率呈正相关,光合效率与叶片中 RuBP 羧化酶含量也呈正相关,叶片中 RuBP 羧化酶含量与产量也密切相关,说明籽粒产量取决与光合碳循环的运转效率^[31]。

3.5 气孔阻力

气孔是作物与外界环境进行水汽与 CO₂交换的通道,通过其开和闭调节着蒸腾和光合过程。气孔阻力的大小可以直接影响细胞间隙 CO₂浓度,气孔阻力小,CO₂扩散导度大,蒸腾速率也高,对光合作用有利。胞间 CO₂浓度低,导致气孔阻力增大,光合效率受到较大的限制^[32]。大豆群体内叶片气孔阻力在花期从上层至下层逐层降低,在结荚期,不同层次叶片气孔阻力相差不大,并无规律可言^[33]。Dornhoff 等也认为,大豆群体上层叶片的气孔阻力比中、下层小,并且光合速率高^[19]。

4 大豆群体内二氧化碳(CO₂)的分布

CO₂作为光合作用的原料,它在群体内的浓度是光合作用强弱的一个标志。空气中 CO₂的含量为 0.03%。一般认为,0.03% 的 CO₂含量不足以充分供应植物的光合作用。特别是当空气中流动较少、气体流动速度较慢、空气中 0.03% 的 CO₂供给植物进行光合作用而得不到补充时,就会感到 CO₂不足。CO₂浓度倍增可以增强光合效能,从而促进群体的光合作用,增加作物的产量^[34]。但在长时间高浓度 CO₂环境下,植物的光合色素含量以及光合速率最初受到促进,以后会逐渐恢复到原来的水平^[35]。

Orla 等认为减少 CO₂浓度可以延长叶片的衰老,使光合势增加^[36]。

董钻等认为大豆群体内 CO₂浓度有明显的规律性日变化。午夜和凌晨大豆群体内 CO₂浓度很高,这是因为在此期间,CO₂有积累无消耗;日出后,叶丛光合作用开始,CO₂浓度逐渐下降;直至中午,光合作用旺盛,CO₂被消耗,浓度降至最低值;傍晚日落后,光合作用停止,CO₂浓度又复上升。中午前后,大豆群体内 CO₂浓度已经低于空气中 CO₂的标准含量。也就是说,在光照充足的时候,CO₂是阻碍光合作用的重要因素^[37]。

5 大豆群体的叶面积与叶面积指数

叶片是作物截获光能和光合作用的首要器官。Fehr 等的研究已证实,在 R5 ~ R5.5 期叶片 100% 剪掉,产量减少 80%^[38]。在 R6.3 期叶片 100% 剪掉,产量减少 40%,在 R6.6 期叶片 100% 剪掉,产量只减少 20%^[39]。而 Board 的研究进一步证明,产量的降低与剪叶的时期和剪叶的数量有关,在鼓粒期叶面积减少 41%,产量降低 8%,叶面积减少 56%,产量降低 17%^[40]。Hunt 等认为叶面积减少,使叶面积指数达 3.5 的时期延长,限制了光能的截获和干物质的积累^[41]。

叶面积指数是群体的总绿色叶面积与该群体所占的土地面积的比值(绿色叶面积/土地面积)。它是群体组成大小和植株繁茂程度的重要参数。Wells 等的研究已证实,叶面积指数相同的两个作物群体,若叶倾角和叶片在空间分布的均匀程度不同,群体内的光分布不同,可能导致冠层的光合速率不同,结果单位时间内群体生产的干物质不同^[42]。而 Westgate 等认为,叶面积指数在 3.5 ~ 4 之间有利于光能的截获和产量的提高^[43]。但 Board 的研究证实,结荚鼓粒期叶面积指数与产量呈极显著相关,在此时期保证适宜的叶面积指数可以避免大豆减产^[44]。

6 大豆群体的光合势

光合势是反映作物光合功能的潜势指标,是作物群体在某个阶段或整个生育期间叶面积的累加数,光合势越大,光合产物积累越多^[1]。王滔等的

研究已证实,大豆前期的光合势与籽粒产量正相关,未达到显著水平,中期光合势与籽粒产量呈极显著的正相关,后期光合势与籽粒产量之间达显著正相关^[45]。但产量水平不同的两类大豆群体,各个生育阶段的光合势都有较大的差异。随生育进程的推移,其差异愈来愈大。生育中后期阶段光合势的大小对群体获得高额产量起着很大的作用^[18]。

与光合势类同的另一个指标是叶面积持续时间其含义仍是多大的叶面积持续了多长时间。Saratha等认为延长叶面积的持续期,可以使干物质积累增加^[46]。

参 考 文 献

[1] 王金陵. 中国东北大豆[M]. 哈尔滨:黑龙江科学出版社,1999.

[2] Smith, F W, D A Sampson, J N Long. Comparison of leaf area index estimates from tree allometrics and measured light interception[J]. For Science, 1991, 37:1682 ~ 1688.

[3] 傅金民. 夏大豆群体光合特性的研究[J]. 大豆科学, 1994, 13(1):17 ~ 21.

[4] Wells R, Burton J W, Kilen T C. Soybean Growth and Light Interception to Differing Leaf and Stem Morphology [J]. Crop Science, 1993, 33:520 ~ 524.

[5] Larry C Purcell, Rosalind A Ball, J D. Reaper radiation use efficiency and biomass production in soybean at different population densities[J]. Crop Science, 2002, 42:172 ~ 177.

[6] Singh K, Kler D S. Correlation and regression studies among various growth and yield parameter of soybean (*Glycine max*(L) Merrill) [J]. Crop Research Hisar, 2000, 19(2):287 ~ 297.

[7] Westgate, M E. Managing soybeans for photosynthetic efficiency [C]. 1999, 223 ~ 228. In H. E Kauffman (ed.) World soybean research Proc. World Soybean Res. Conf, 4th, Chicago, IL 4 - 7 Aug. 1999. Superior Print, Champaign, IL.

[8] Parvez, A Q, F P Gardner, K J Boote. Determinate and indeterminate - type soybean cultivars responses to pattern, density and planting date[J]. Crop Science, 1989, 29:150 ~ 157.

[9] Browde, J A, L P Pedigo, M D K Owen, et al. Soybean yield and pest management as influenced by nematodes, herbicides, and defoliating insects[J]. Agronomy. Journal, 1994, 86:601 ~ 608.

[10] Haile, F J, L G. Higley, J E. Specht et al. Soybean leaf morphology and defoliation tolerance[J]. Agronomy Journal, 1998, 90:353 ~ 362.

[11] Haile, F J, L G. Higley, J E. Specht. Soybean cultivars and insect defoliation: Yield loss and economic injury levels [J]. Agronomy Journal, 1998, 90:344 ~ 352.

[12] J E. Specht, D J. Hume, S. V Kumudini. Soybean yield potential - a genetic and physiological perspective [J]. Crop Science, 1999,

39:1560 ~ 1570.

[13] Jiang H F, Egli D B. Soybean seed number and crop growth rate during flowering[J]. Agronomy Journal, 1995, 87:164 ~ 167.

[14] Bhagsari, A S, D A shley, R H. Brown et al. Leaf photosynthetic characters of determate soybean cultivars [J]. Crop Science, 1977, 17:929 ~ 932.

[15] Bruening, W P, Egli, D B. Relationship between photosynthesis and seed number at phloem isolated nodes in soybean [J]. Crop Science, 1999, 39:1768 ~ 1774.

[16] 邹冬生. 几种作物叶片主要生理特性的比较研究[J]. 作物研究, 1991, 5(1):20 ~ 22.

[17] Jones, P, L A Allen, Jr, J W Jones, et al. Soybean canopy growth photosynthesis and transpiration responses to whole - season carbon dioxide enrichment [J]. Agronomy Journal, 1984, 76:633 ~ 637.

[18] 楚奎锡. 高产大豆叶面积消长规律和光合势、净同化率与产量相关模型的研究[J]. 大豆科学, 1988, 7(3):216 ~ 222.

[19] Dornhoff G M, Shibles R M. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves[J]. Crop Science, 1970, 10:42 ~ 45.

[20] Buttery BR, Buzzell RI, Findlay WI. Relationship among photosynthetic rate, bean yield, and other characters in field - grown cultivars of soybean[J]. Canada Journal Plant Science, 1981, 61:191 ~ 198.

[21] Ojima, M, R Kawashima. Studies on seed production of soybean. V. Varietal differences in photosynthetic rate of soybean[J]. Crop Science, 1968, 7:667 ~ 675.

[22] Thompson J A, Nelson R L, Schweitzer L E. Relationships among specific leaf weight, photosynthetic rate and seed yield in soybean [J]. Crop Science, 1995, 35:1575 ~ 1581.

[23] Guimét, J J, Balatti, P A, Montaldi, E R. Nitrogen assimilation and leaf development in indeterminate soybeans as influenced by post - flowering photoperiod[J]. Journal Experimental Botany, 1986, 37:1611 ~ 1618.

[24] 杨文杰, 苗以农. 野生大豆和栽培大豆光合作用特性的比较研究[J]. 大豆科学, 1983, 2(2):93 ~ 96.

[25] Skumudini, A D, J Humeb, G Chuc. Genetic Improvement in Short - Season Soybeans. II Nitrogen Accumulation, Remobilization and Partitioning[J]. Crop Science, 2002, 42:141 ~ 145.

[26] Renih Hayati1, D B Egli, S J. Crafts - Brandner. Independence of nitrogen supply and seed growth in soybean: studies using an in vitro culture system[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 294(47):33 ~ 40.

[27] Boardman, N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. Plant Physiology, 1977, 28:355 ~ 377.

[28] 苗以农, 姜彦秋, 黄剑, 等. 大豆光合生理生态的研究 第7报, 大豆不同节位叶片叶绿素含量的变异性[J]. 大豆科学, 1987, 6(1):21 ~ 26.

[29] Ford D M, Richard S. Photosynthesis and other traits in relation to chloroplast number during soybean leaf senescence [J]. Plant Physiology, 1988, 86:108 ~ 111.

[30] Makino A, Mac T, Chira K. Enzymic properties of ribulose 1, 5

–bisphosphate carboxylase – oxygenase purified from rice leaves [J]. Plant Physiology,1985,79:57.

[31] 郝乃斌,戈巧英,张玉竹,等. 高光效大豆光合特性的研究 [J]. 大豆科学,1989,8(3):283~286.

[32] Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. Plant Physiology Message,1997,33:241~44 (in Chinese).

[33] 张兴义,孟凯,隋跃宇,等. 不同肥力条件下大豆群体内叶片气孔阻力变化[J]. 农业系统科学与综合研究,1999,15(4):302~305.

[34] Allen,L H. Plant responses to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants[J]. Journal Environment Quality,1990,19:15~34.

[35] Fordham M,Bames J D. The impact of elevated CO₂ on growth and photosynthesis in *Agrostis canina* L ssp. *Monteluccii* adapted to contrastion atmospheric CO₂ concent rations [J]. Oecologia,1997,110:169~178.

[36] Orla Dermody Stephen P. Long. How does elevated CO₂ or ozone affect the leaf – area index of soybean when applied independently [J]. New Phytologis,2006,69:145~155.

[37] 董钻,孙卓韬. 大豆株型、群体结构与产量关系的研究 第一报,大豆群体的自动调节和群体内光强和 CO₂ 的分布[J]. 大豆科学,1984,5,3(2):111~120.

[38] Fehr W R,B K Lawrence,T A Thompson. Critical stage of development for soybean defoliation[J]. Crop Science,1981,21:259~262.

[39] Board J E, A T Wier, D J Boethel. Soybean yield reductions caused by defoliation during mid to late seed filling [J]. Agronomy Journal,1994,86:1074~1079.

[40] Board J E,A T Wier,D J Boethel. Critical light interception during seed filling for insecticide application and optimum soybean grain yield[J]. Agronomy Journal. 1997,89:369~374.

[41] Hunt T E,L G Higley,J F Witkowski. Soybean growth and yield after simulated bean leaf beetle injury to seedlings[J]. Agronomy Journal,1994,86:140~146.

[42] Wells R,Meredith W R Jr, Willford J R. Canopy photosynthesis and its relationship to plant productivity in near isogenics cotton lines differing in leaf morphology[J]. Plant Physiology,1986,82:635~640.

[43] Westgate M E. Managing soybeans for photosynthetic efficiency [J] . In H. E. Kauffman (ed.) World soybean research. Proceedings. 1999,P:223~228.

[44] James E Board. Soybean cultivars differences on light interception and leaf area index during seed filling [J]. Agronomy Journal,2004,96:305~310.

[45] 王滔,孙淑燕,陈存来. 大豆叶一莢关系与产量的研究初报 [J]. 大豆科学,1983,2(1):68~74.

[46] Saratha, Kumudini, David J, Hume, Godfrey Chu. Genetic improvement in short season soybeans. I Dry matter accumulation, partitioning and leaf area duration[J]. Crop Science,2001,41:391~398.