

# 大豆资源光合气体交换参数的变异

印志同<sup>1,2</sup>, 孟凡凡<sup>1</sup>, 宋海娜<sup>1</sup>, 刘春英<sup>1</sup>, 喻德跃<sup>1</sup>

(1. 南京农业大学 国家大豆改良中心, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095; 2. 江苏沿江地区农科所, 江苏 南通 226541)

**摘 要:**光合作用是决定作物产量的重要因素。光合气体交换参数则是表示植物光合能力的常用指标。在盆栽条件下, 利用 LI-6400 光合仪测定了 162 份大豆品种(系) R6 时期的光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和蒸腾速率等光合气体交换参数。参数间的相关分析表明 4 个光合参数间存在极显著正相关关系。参数的变异特点分析表明, 4 个光合气体交换参数在品种(系)间存在极显著的遗传差异, 变幅较大, 且呈现典型的数量性状分布特点, 育种潜力较大。以光合速率作为选择指标, 筛选了 15 份优异种质, 为今后高光效育种提供了基础材料。

**关键词:**大豆; 光合作用; 气体交换参数; 变异; 高光效育种

**中图分类号:** S565. 1      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-9841 (2009) 05-0801-05

## Variation of Photosynthetic Gas-exchange Parameters among Soybean Gerplasm

YIN Zhi-tong<sup>1,2</sup>, MENG Fan-fan<sup>1</sup>, SONG Hai-na<sup>1</sup>, LIU Chun-ying<sup>1</sup>, YU De-yue<sup>1</sup>

(1. National Center for Soybean Improvement, National Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu; 2. Jiangsu Yanjiang Institute of Agricultural Sciences, Nantong 226541, Jiangsu, China)

**Abstract:** Photosynthesis plays an important role in determining crop's yield. Photosynthetic gas-exchange parameters have been widely used to reflect the photosynthetic capacity of plant. In the present study, pot experiment was conducted to evaluate 162 soybean varieties (lines) for four gas-exchange parameters, photosynthetic rate, stomatal conductance, internal CO<sub>2</sub> concentration and transpiration rate, at R6 development stage with portable photosynthesis systems (LI-6400). The results showed: ( i ) the four gas-exchange parameters correlated with each other positively and significantly; ( ii ) the gas-exchange parameters demonstrated significant difference, wide variation range and quantitative distribution among varieties (lines), suggesting a larger potential for breeding improvement of these parameters; ( iii ) fifteen varieties (lines) with high photosynthetic rate were selected, which could be used as base materials for future high photosynthetic efficiency breeding.

**Key words:** Soybean; Photosynthesis; Gas-exchange parameters; Variation; High photosynthetic efficiency breeding

作物物质生产的 95% 是来自光合作用。大豆光合速率与产量间存在正相关<sup>[1-3]</sup>, 大豆育种家和生理学家长期以来一直致力于通过提高光合速率的途径来提高产量。在实际的大豆育种中, 也的确出现了产量与光合速率同步改良的现象。Ojima 报道日本高产大豆的育种和选择导致品种具有较大的叶片光合速率<sup>[4]</sup>。Buttery 和 Buzzell 测定了 30 a 间加拿大育成和推广的 21 个品种, 结果表明产量和其它农艺性状的选择导致了较高的光合速率<sup>[5]</sup>。张性坦等通过创造高产记录的大豆品种诱处 4 号的研究, 发现该品种具有高光效生理特点, 光合和抗光抑制能力强<sup>[6]</sup>。

早期大量研究表明, 大豆属于品种间光合性能

差异明显的作物, 并具有相对的遗传稳定性<sup>[7]</sup>。但因测定方法的局限性, 大多数研究中测定的品种数量偏少, 无法了解大豆基因库(包含大量品种或品系的群体)中光合性能的遗传变异情况, 更不能较好地起到资源筛选作用。近年来, 新出现的便携式光合作用系统通过直接测定活体叶片的 CO<sub>2</sub> 交换, 可以迅速准确地测出光合速率。该系统采用开放式气路连体测定, 能同步测定光合速率(photosynthetic rate)、以及与光合速率紧密相关的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(internal CO<sub>2</sub> concentration)、气孔导度(stomatal conductance)和蒸腾速率(transpiration rate)等气体交换参数。

以 162 份大豆品种(系)为材料, 在盆栽条件

收稿日期: 2009-06-02

基金项目: 国家高技术研究发展计划资助项目(2006AA10Z1C1); 国家重点基础研究发展规划资助项目(2004CB117206)。

作者简介: 印志同(1972-), 男, 副研究员, 博士研究生, 研究方向为分子遗传与作物遗传育种。E-mail: yztong2003cn@yahoo.com.cn。

通讯作者: 喻德跃, 教授, 博士生导师。E-mail: dyyu@njau.edu.cn。

下,采用 LI-6400 光合测定仪,同步测定光合速率、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、气孔导度和蒸腾速率等光合气体交换参数,探讨相关参数的遗传变异特点,筛选光合性能优异的材料,为大豆高光效育种提供基础材料。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为国家大豆改良中心提供的 162 份大豆品种(系),随机抽自文自翔等研究<sup>[8]</sup>所用的栽培大豆资源群体,主要包括选自全国 24 个省份不同地理季节生态类型的栽培大豆代表性地方品种,大多数品种间无直接的血缘关系。

1.2 盆栽试验

试验材料于 2008 年在南京农业大学江浦试验站种植于塑料盆中。每盆装土 4.0 kg。采用完全随机重复设计,每家系重复 3 次,每重复 1 盆,每盆种植 1 株苗。为了控制环境对表型性状测定的影响,采取分期播种方式。根据前 2 a 记载的各份材料的熟期,将材料分为 3 组。各组材料分别于不同时间种植,以保证绝大部分材料在收集表型数据时处于类似的生育阶段。3 组材料的播种日期分别为 5 月 1 日、8 日和 15 日。每盆种 9 粒,出苗后 7 d,定苗至 1 株。在生长过程中,保证充足的营养和水分供应,以消除营养匮乏和干旱造成的不良影响。

1.3 性状测定

在 R6 时期用 LI-6400 光合测定仪(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)测定各材料的光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和蒸腾速率等 4 个光合气体交换参数。每家系测定 2 株。测定在连续两个晴朗的天气进行,测定部位为叶片(植株倒三复叶的中间叶)的中部。为了避免下午高温和高蒸汽压亏缺(VPD)所造成的不良影响,测定统一在早晨的 9:00 至 11:30 之间进行。考虑到测定样品数目较大,采用 2 台同型号且读数相近的光合测定仪同时测定。测定时叶室内光强设定为 1 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, CO<sub>2</sub> 浓度同外界大气浓度,叶片温度在 25~30℃ 之间。

1.4 数据分析

各性状的方差分析、相关分析、描述统计用

SPSS 17.0 的相应程序完成。

2 结果与分析

2.1 光合气体交换参数间的相关分析

相关分析(表 1)表明,4 个光合气体交换参数间均存在极显著正相关。光合速率与气孔导度、蒸腾速率间的相关系数较大,而与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度相关系数相对较小,表明在现有品种(系)中,气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度均可影响光合速率的大小。

表 1 大豆光合气体交换参数间的相关  
Table 1 Correlation analysis among photosynthetic gas-exchange parameters in soybean varieties (lines)

性状 Traits	光合速率 Photosynthetic rate	气孔导度 Stomatal conductance	胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Internal CO <sub>2</sub> concentration
气孔导度 Stomatal conductance	0.861 **		
胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Internal CO <sub>2</sub> concentration	0.442 **	0.700 **	
蒸腾速率 Transpiration rate	0.776 **	0.925 **	0.689 **

\*\* 表示在 0.01 水平上显著。  
\*\* significant at 0.01 probability levels.

2.2 供试品种(系)光合气体交换参数的遗传变异

由表 2 可以看出,4 个光合气体交换参数在品种间的 *F* 测验均达到极显著水平,说明现有品种(系)在光合气体交换参数上存在着遗传差异。光合速率、气孔导度和蒸腾速率的变异系数较大,变化的范围分别为 3.35~28.15 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 0.03~0.62 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 和 0.65~9.78 mmolH<sub>2</sub>O·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的变异系数则相对较小,其变化范围为 122~294 μmol·mol<sup>-1</sup>。这些参数的遗传变异可为大豆光合能力的改良提供广泛的空间。

表2 供试品种(系)光合气体交换参数的表现

Table 2 General statistics for photosynthetic gas-exchange parameters in soybean varieties (lines)

性状 Traits	最大值 Maximum	最小值 Minimum	变幅 Range	平均数 Mean	标准差 Std	变异系数 CV	品种种间差异 FF test
光合速率 Photosynthetic rate/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	28.15	3.35	24.80	12.62	5.42	42.95	12.09 **
气孔导度 Stomatal conductance/ $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.62	0.03	0.59	0.18	0.13	68.22	8.49 **
胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Internal CO <sub>2</sub> concentration/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-1}$	294.00	122.00	172.00	209.00	33.90	16.22	5.78 **
蒸腾速率 Transpiration rate/ $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	9.78	0.65	9.13	3.28	2.05041	62.51	25.16 **

\*\* 表示在 0.01 水平上显著。\*\* significant at 0.01 probability levels.

由图 1 可以看出,4 个光合气体参数在大豆品种(系)中,均呈现连续性分布,近似正态分布,表明光合气体交换参数是典型的数量性状,受多基因控制。本研究所用的品种(系)绝大多数相互间无直

接亲缘关系<sup>[8]</sup>,在长期人工或自然选择过程中,它们体内控制光合气体交换参数的基因发生了分离和重组,可能是造成相应参数呈连续性正态分布的原因。

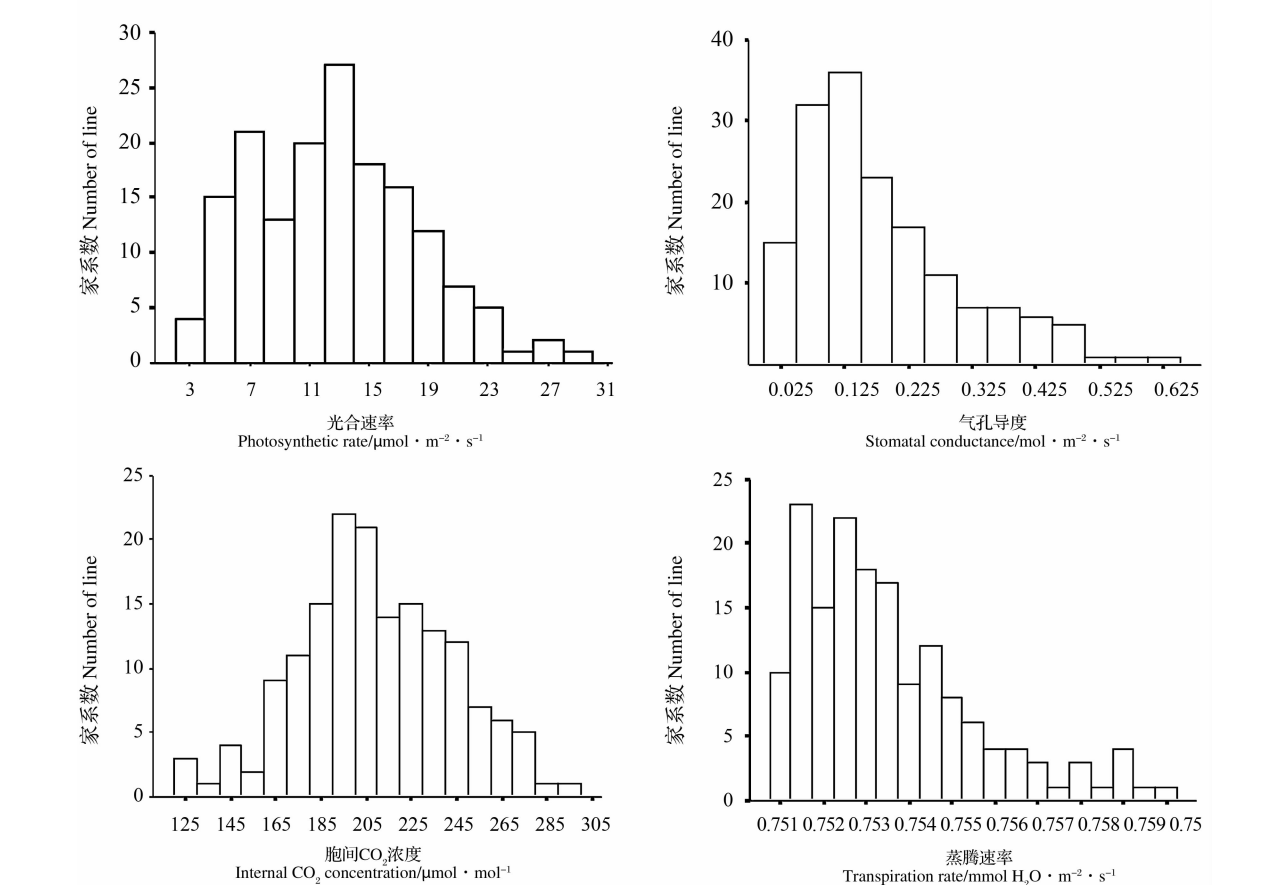


图1 大豆品种(系)光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和蒸腾速率的频率分布

Fig. 1 Frequency distribution of photosynthetic rate, stomatal conductance, internal CO<sub>2</sub> concentration and transpiration rate for soybean varieties (lines)

2.3 高光合性能种质的筛选

光合速率是反应植物光合性能最重要的指标之

一,它是植物光合作用一系列生理反应过程的累加表现。以光合速率作为主要的选择指标,共筛选出

了 15 份高光合性能材料(表 3),它们的光合速率均高于 20  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

表 3 高光合性能种质的光合气体交换参数

Table 3 Photosynthetic gas-exchange parameters of soybean varieties (lines) with high photosynthetic capacity

品种(系) Varieties (Lines)	光合速率 Photosynthetic rate $/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	气孔导度 Stomatal conductance $/\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 Internal $\text{CO}_2$ concentration $/\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	蒸腾速率 Transpiration rate $/\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
石柱猪腰子 Shizhuzhuoyaozi	28.2	0.347	201	6.22
安陆小黄豆 Anluxiaohuangdou	26.8	0.279	178	4.77
文丰 5 号 Wenfeng No. 5	26.6	0.456	207	4.62
进贤早茶豆 Jinxianzaochadou	25.7	0.465	207	5.22
德清香珠豆 Deqingxiangzhudou	23.9	0.255	182	4.41
小粒豆 Xiaolidou	23.5	0.375	205	4.98
拓城紫花糙 Tuochengzihuachao	22.8	0.617	274	9.78
新昌六月豆 Xinchangliuyuedou	22.7	0.498	250	9.38
黔豆 6 号 Qiandou No. 6	21.7	0.514	263	8.80
开封郭庄青 Kaifengguozhuangqing	21.4	0.394	236	8.19
安邑黑豆 Anyiheidou	20.9	0.419	238	4.72
丹豆 12 Dandou 12	20.8	0.439	261	8.56
科丰 1 号 Kefeng No. 1	20.8	0.426	237	6.56
戈阳青豆 Geyangqingdou	20.3	0.325	241	4.58
黄皮小青豆 Huangpixiaoqingdou	20.2	0.218	192	3.65

3 结论与讨论

光合速率是常用的表示植物光合能力的指标。对 162 份大豆品种(系)的光合速率、气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度和蒸腾速率间的相关分析表明,光合速率与气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率间存在极显著正相关(表 1)。该结果与崔世友等研究基本相似<sup>[9]</sup>。这说明,在大豆育种上不仅可以通过直接选择提高光合速率,也可通过提高气孔导度、蒸腾速率和/或胞间  $\text{CO}_2$  浓度的大小,间接实现光合速率的提高。

分析结果表明,4 个光合气体交换参数在品种(系)间存在极显著的遗传差异,变幅较大,且呈现典型的数量性状分布特点(表 2,图 1),暗示育种上对这些参数的改良将会有较大的遗传空间。研究所涉及的 4 个光合气体交换参数中,只有光合速率在大豆品种(系)中的差异曾得到广泛研究。杜维广等<sup>[7]</sup>研究表明,不同品种(系)间光合速率为 6.94 ~ 25.24  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,平均为 14.58  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,变异系数为 28%,变幅为 18.3  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。Bhagsari 等测定了 15 个有限结荚习性品种的光合速率在 14.5 ~ 23.3  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (18.7 ~ 23.0  $\text{mg CO}_2\text{ dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ) 之间<sup>[10]</sup>。Sector 等则发现在大豆高世代品系间光合速率存在显著差异<sup>[11]</sup>。傅旭军等研究表明,36 份秋大豆种质资源的光合速率在 14.27 ~ 22.00  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  之间<sup>[12]</sup>。该研究对光合速率的观察与上述研究结果基本相似,由于在研

究中使用了更多数量的品种(系)(162 份),观察的光合速率变化范围(3.35 ~ 28.15  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )要大于以往研究。

农作物高光效育种是自 20 世纪 70 ~ 80 年代以来发展起来的一项现代育种技术<sup>[13~18]</sup>,其核心是通过提高作物的光合效率来培育高产和超高产品种。目前较为常见的做法是,通过传统的杂交、人工诱变或现代生物技术等手段将  $\text{C}_3$  作物改造成  $\text{C}_4$  作物,或在  $\text{C}_3$  作物群体中选育出具有类似  $\text{C}_4$  植物高光效特性的品种或种质<sup>[18]</sup>。光合速率是反应植物光合效率大小的重要指标之一。通过 LI-6400 光合测定仪在 R6 时期快速测定 162 份大豆品种(系)叶片光合速率,初步筛选出 15 份光合速率高于 20  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的大豆种质材料。傅旭军等曾利用相同技术从 36 份大豆种资源中筛选出 6 份高光速率种质<sup>[12]</sup>。这些高光合速率种质,可以作为高光效育种的亲本材料加以利用,也可以直接进行淘汰选择,从中选出高产或超高产品种。

参考文献

[1] Morrison M J, Voldgen H D, Cobber E R. Physiological changes from 58 years of genetics improvement of short-season soybean cultivars in Canada [J]. Agronomy Journal, 1999, 91 (4): 685-689.

[2] 杜维广, 张桂茹, 满为群, 等. 大豆光合作用与产量关系的研究 [J]. 大豆科学, 1999, 18 (2): 154-159. (Du W G, Zhang G R, Man W Q, et al. Study on relationship between soybean photosynthesis and yield [J]. Soybean Science, 1999, 18 (2): 154-159.)

[3] 朱保葛, 柏惠侠, 张艳, 等. 大豆叶片净光合速率, 转化酶活性

- 与籽粒产量的关系[J]. 大豆科学,2000,19(4): 346-350. (Zhu B G, Bai H X, Zhang Y, et al. Relationships between net photosynthetic rate, invertase activity of leaf and seed weight per plant of soybean strains (variety) [J]. Soybean Science, 2000, 19(4): 346-350.)
- [4] Ojima M. Improvement of leaf photosynthesis in soybean varieties [J]. Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences Series, 1972, 23: 97-154.
- [5] Buttery D A, Buzzell R I. Some differences between soybean cultivars observed by growth analysis [J]. Canadian Journal of Plant Science, 1972, 52: 13-22.
- [6] 张性坦, 赵存, 柏惠侠, 等. 夏大豆诱处 4 号公顷产 4 500 kg 生理指标研究[J]. 中国农业科学, 1996, 29(6): 46-54. (Zhang X T, Zhao C, Bai X H, et al. Study on physiological indexes of summer soybean variety Youchu 4 yielding 4 500 kg · ha<sup>-1</sup> [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1996, 29(6): 46-54.)
- [7] 杜维广, 郝迺斌, 满为群, 著. 大豆高光效育种[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007: 53-54. (Du W G, Hao N B, Man W Q, et al. Soybean breeding for high photosynthetic efficiency [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2007: 53-54.)
- [8] 文自翔, 赵团结, 郑永战, 等. 中国栽培和野生大豆农艺品质性状与 SSR 标记的关联分析 I. 群体结构及关联标记[J]. 作物学报, 2008, 34(7): 1169-1178. (Wen Z X, Zhao T J, Zheng Y Z, et al. Association analysis of agronomic and quality traits with SSR markers in *Glycine max* and *Glycine soja* in China I Population structure and associated markers [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(7): 1169-1178.)
- [9] 崔世友, 喻德跃. 大豆光合性状 QTL 的初步定位 [J]. 大豆科学, 2007, 26(1): 6-10. (Cui S Y, Yu D Y. QTL mapping of photosynthetic rate in soybean [J]. Soybean Science, 2007, 26(1): 6-10.)
- [10] Bhagsari A S, Ashley D A, Brown R H, et al. Leaf photosynthetic characteristics of determinate soybean cultivars [J]. Crop Science, 1977, 17(6): 929-932.
- [11] Sector J, McCarty D R, Shibles R, et al. Variability and selection for leave photosynthesis in advanced generations of soybeans [J]. Crop Science, 1982, 22: 255-259.
- [12] 傅旭军, 朱申龙, 李百权, 等. Li-6400 光合作用测定仪在大豆高光效育种上的应用研究[J]. 浙江农业科学, 2005, 6: 473-474 (Fu X J, Zhu S L, Li B Q, et al. Studies on the application of portable photosynthesis system LI-6400 in soybean high photosynthetic efficiency breeding [J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2005, 6: 473-474.)
- [13] 屠曾平. 水稻光合特性研究与高光效育种 [J]. 中国农业科学, 1997, 30(3): 28-35. (Tu Z P. Studies on the photosynthetic characteristics of rice and breeding for high use efficiency of solar energy [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1997, 30(3): 28-35.)
- [14] 杜维广, 张桂茹, 满为群, 等. 大豆高光效品种(种质)选育及高光效育种再探讨[J]. 大豆科学. 2001, 20(2): 110-115. (Du W G, Zhang G R, Man W Q, et al. Development of soybean cultivars (germplasm) with high photosynthetic efficiency (HPE) and rediscussion of breeding for HPE [J]. Soybean Science, 2001, 20(2): 110-115.)
- [15] 郝乃斌, 杜维广, 戈巧英, 等. 大豆高光效育种研究进展 [J]. 植物学报, 2002, 44(3): 253-258. (Hao N B, Du W G, Ge Q Y, et al. Progress in the breeding of soybean for high photosynthetic efficiency [J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(3): 253-258.)
- [16] 吕艳东, 郭晓红, 刘丽华, 等. 水稻的光合特性与高光效育种 [J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2005, 17(4): 26-30. (Lu Y D, Guo X H, Liu L H, et al. The photosynthetic characters of rice and high photosynthetic efficiency breeding [J]. Journal of Heilongjiang August First Land Reclamation University, 2005, 17(4): 26-30.)
- [17] 李培夫. 农作物高光效育种技术的研究与应用[J]. 种子科技, 2006, 24(6): 41-43. (Li P F. Research and application of technology of crop's high photosynthetic efficiency breeding [J]. Seed Science & Technology, 2006, 24(6): 41-43.)
- [18] 段美娟, 唐海燕, 袁定阳, 等. 水稻关键光合功能因子及高光效育种途径刍议 [J]. 杂交水稻, 2008, 23(4): 1-3. (Duan M J, Tang H Y, Yuan D Y, et al. On key functional photosynthetic factors and ways to breeding for high photosynthetic efficiency in rice [J]. Hybrid Rice, 2008, 23(4): 1-3.)

## 2010 年《黑龙江农业科学》征订启事

《黑龙江农业科学》是黑龙江省农业科学院主办的综合性科技期刊。是全国优秀期刊、黑龙江省优秀期刊。现已被中国科学引文数据库、中国核心期刊(遴选)数据库、CNKI 系列数据库、万方数据库、重庆维普中文科技期刊数据库和华艺电子出版事业群等多家权威数据库收录。

2010 年《黑龙江农业科学》将由双月刊改为月刊,届时,内容、栏目将更加丰富、新颖,更具时效性和可读性。

每月 10 日出版,国内外公开发行。国内邮发代号 14-61,每期定价 5.00 元,全年 60.00 元;国外发行代号 BM8321,每期定价 8.00 美元,全年 96.00 美元。

热忱欢迎广大农业科研工作者、农业院校师生、国营农场及农业技术推广人员、管理干部和广大农民群众踊跃订阅。全国各地邮局均可订阅。漏订者可汇款至本刊编辑部补订。汇款写明订购份数、收件人姓名、详细邮寄地址及邮编。

另外,编辑部现有少量 2007~2008 年合订本珍藏版。2007 年每册 80.00 元,2008 年每册 90.00 元,邮费各 10.00 元,售完为止。

地址:哈尔滨市南岗区学府路 368 号《黑龙江农业科学》编辑部

邮编:150086 电话:0451-86668373 电子信箱:nykx13579@sina.com