



不同进化类型大豆品种光合碳代谢关键酶活性研究

闫洪涛¹, 刘 格¹, 杜文晴¹, 张甜甜¹, 崔喜艳², 陈展宇¹

(1. 吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118; 2. 吉林农业大学 生命科学学院, 吉林 长春 130118)

摘 要: 光合碳代谢是大豆生长发育过程中基础的生理代谢途径, 对其自身的产量和品质有重要的影响。为了探索大豆品种演化过程中光合特性的变化规律和碳代谢的演化趋势, 本研究以野生、半野生、半栽培和栽培大豆品种为试验材料, 对不同进化类型大豆光合特性以及光合碳代谢关键酶活性进行研究。结果表明: 净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、RuBP 羧化酶活性和叶绿素含量在所有类型的大豆品种中均呈现单峰曲线变化, 均以栽培型最高, 最大值在 R2 期, 栽培型净光合速率、叶绿素含量和 RuBP 羧化酶活性分别为 $24.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $99.9 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $4.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 。碳代谢相关酶活性也均呈单峰曲线变化, 蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、淀粉合成酶、ADPG 焦磷酸化酶和 UDPG 焦磷酸化酶活性最大值均出现在 R2 期, 栽培型大豆品种的蔗糖合成酶和 ADPG 焦磷酸化酶活性显著高于其它类型品种, 分别较野生、半野生、半栽培品种高 203.4%、67.8%、49.2% 和 192.5%、142.4% 和 131.1%。各类型大豆叶片碳代谢相关酶活性, 在 V2 和 R2 期与 P_n 呈显著或者极显著正相关, 在 R4、R6 和 R8 期与 P_n 无显著相关性或呈负相关, 随着大豆品种的演化, 叶片光合碳同化能力改善, 其中 RuBP 羧化酶、蔗糖合成酶和 ADPG 焦磷酸化酶活性增强幅度较高。研究结果可为大豆品种选育及高光效利用研究提供理论基础。

关键词: 大豆; 光合速率; RuBP 羧化酶; 碳代谢关键酶

Study on Key Enzyme Activities of Photosynthetic Carbon Metabolism in Soybean Varieties of Different Evolutionary Types

YAN Hongtao¹, LIU Ge¹, DU Wenqing¹, ZHANG Tiantian¹, CUI Xiyan², CHEN Zhanyu¹

(1. College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China; 2. College of Life Sciences, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: Photosynthetic carbon metabolism is the basic physiological metabolic pathway in soybean growth and development, which has an important impact on its own yield and quality. In order to study the photosynthetic characteristics and the activities of key enzymes of photosynthetic carbon metabolism in different evolutionary types of soybeans, we used wild, semi-wild, semi-cultivated and cultivated soybean varieties as experimental materials. The changes of photosynthetic characteristics and the evolution trend of carbon metabolism in the evolution of soybean varieties provided theoretical basis for breeding and utilization of high photosynthetic efficiency of soybeans. The results showed that the net photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, RuBP carboxylase activity and chlorophyll content showed a single peak curve in all types of soybean varieties. The maximum net photosynthetic rate, chlorophyll content and RuBP carboxylase activity of the cultivated type was $24.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $99.9 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ and $4.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$, respectively. The activity of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase, starch synthase, ADPG pyrophosphorylase and UDPG pyrophosphorylase were significantly higher than those of more wild, semi-wild, semi-cultivated varieties at R2 stage, which were 203.4%, 67.8%, 49.2% and 192.5%, 142.4%, 131.1% respectively. The activities of enzymes related to carbon metabolism in leaves of all types of soybean showed significant or extremely significant positive correlation with P_n at V2 and R2 stages, but no significant or negative correlation with P_n at R4, R6 and R8 stages, with the evolution of soybean varieties, the photosynthetic carbon assimilation ability of leaves was improved, and the activities of RuBP carboxylase, sucrose synthase and ADPG pyrophosphorylase were enhanced to a higher extent. The results can provide a theoretical basis for soybean breeding and high light efficiency utilization.

Keywords: soybean; photosynthetic rate; RuBP carboxylase; carbon metabolism related enzymes

大豆是我国重要的蛋白质和油料作物, 被广泛用于食品、饲料和轻工业原料^[1]。栽培大豆是从野生大豆驯化而来, 驯化过程使大豆逐渐失去野生祖先的部分生理形态和遗传特性, 能够满足人类需要的遗传变异被不断积累和强化, 最终形成高产优

质的现代栽培种^[2]。野生大豆具有丰富的遗传多样性, 是拓宽栽培大豆遗传基础的重要基因来源^[3]。

在作物产量形成中, 90% 以上的干物质产自于叶片的光合作用, 光合速率和光合效率直接决定作

收稿日期: 2024-04-22

基金项目: 吉林省自然科学基金(20210101023JC); 吉林省科技厅创新平台(基地)和人才专项(20230508021RC)。

第一作者: 闫洪涛(1999—), 男, 硕士研究生, 主要从事大豆栽培生理研究。E-mail: 972505058@qq.com。

通讯作者: 陈展宇(1972—), 男, 博士, 教授, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: zhanyuc@jlau.edu.cn。

物的产量^[4-5]。光合作用的主要产物是蔗糖与淀粉,蔗糖是碳水化合物进行远程传递的首选物质,而淀粉则是储存这些碳水化合物的重要形式^[6]。蔗糖合成酶(SS)与蔗糖磷酸合成酶(SPS)在蔗糖生产过程中起着核心的调控作用,SPS催化尿苷二磷酸葡萄糖和6-磷酸果糖的生成,而SS将蔗糖逆向分解为尿苷二磷酸葡萄糖和果糖^[7]。ADPG 焦磷酸化酶(AGPase)与UDPG 焦磷酸化酶(UGPase)在淀粉生产过程中起着核心作用^[8],而淀粉合成酶(GBSS)则是直链淀粉生产的唯一酶^[9]。SPS的活性与植物的干物质储备密切相关,当作物的蔗糖合成效率提升时,它们的叶片和种子内的蔗糖磷酸合成酶的活性会随着生育时期而提升,从而使得光合产物的运输速度加快^[10-12]。黄文婷等^[13]研究发现,在大豆的盛花期和盛荚期,蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶的活性会提高,这不仅能够使得叶片中的蔗糖含量大幅提升,还能够推动淀粉的积累,有助于叶片的光合作用。玉米叶片 RuBP 羧化酶的活性降低,阻碍了碳同化物由叶片、茎部运输到达种子的过程,进而导致种子减产^[14]。张国伟等^[15]的研究结果揭示,维护大豆叶片较强的光合作用以及碳代

谢的主要酶活性有助于生产更多的碳水化合物。王竹等^[16]研究显示,大豆叶片中 SPS 活性降低,后期营养物质向籽粒运输和分配受阻,导致产量降低。提升小麦的光合能力,增强开花后叶片 SPS 的活性,可以在灌浆阶段增加籽粒中蔗糖的供应,同时也能提高籽粒中 SS 和 AGPase 的活性,从而加快淀粉的积累速度,进一步提升粒重和产量^[17]。

目前国内外对于不同进化类型大豆的研究大多集中在农艺性状、生理特性等方面,而对于光合碳代谢相关酶的研究较少,因此本研究选用野生、半野生、半栽培及栽培大豆品种,比较其光合特性和光合碳代谢关键酶活性差异,系统地研究不同进化类型大豆品种光合特性与光合碳代谢关键酶的相关性,为大豆品种选育和高光效利用研究提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为野生、半野生、半栽培及栽培共4种进化类型的12份大豆种质(表1),由吉林农业大学大豆区域创新中心与吉林省农业科学院大豆种质资源室提供。

表 1 供试大豆
Table 1 Soybean for the experiment

品种类型 Variety type	品种 Variety	生育期 Growth period/d	品种类型 Variety type	品种 Variety	生育期 Growth period/d
野生大豆 Wild soybeans	zyd02164 zyd00655 zyd03174	135 132 130	半栽培大豆 Semi-cultivated soybeans	茶野生豆 Cha wild soybeans 青皮野生豆 Qingpi wild soybeans 勃力半野生豆 Boli semi-wild soybeans	136 135 140
半野生大豆 Semi-wild soybeans	公 5004 Gong5004 公 546 Gong546 公 504 Gong504	140 143 145	栽培大豆 Cultivated soybeans	吉农 16 Jinong 16 吉农 41 Jinong 41 吉农 48 Jinong 48	132 129 124

1.2 试验设计

试验于2022年5—10月在长春市吉林农业大学教学科研基地(43.53°N,125.1°E)进行。土壤类型为黑壤土,地力均匀,pH6.9,包括26.9 g·kg⁻¹有机质、1.64 g·kg⁻¹全氮、0.86 g·kg⁻¹全磷、120 mg·kg⁻¹碱解氮、161 mg·kg⁻¹速效磷和122 mg·kg⁻¹速效钾。

采用单因素随机区组试验设计,重复3次,每个品种种植5行作为1个小区,行长5 m,行距0.65 m,人工点播,常规大田栽培技术及田间管理,分别在苗期(V2)、盛花期(R2)、结荚期(R4)、鼓粒期(R6)和成熟期(R8)取整株叶片,并置于液氮中,放至-80℃冰箱备用,每个品种3次重复后,再将3个大豆品种的相关指标取平均值。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 光合参数 在天气晴朗上午9:00—11:00,使用Li-6800便携式光合仪(美国Li-Cor公司),选择大豆功能叶片测定净光合速率(*P_n*)、气孔导度(*G_s*)、胞间CO₂浓度(*C_i*)和蒸腾速率(*T_r*),设定光

强为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹。

1.3.2 RuBP 羧化酶活性 称取0.5 g材料,加入2 mL预先冷却的提取物,高速离心,匀浆经4层纱布过滤,滤液于20 000 r·min⁻¹、4℃离心15 min,取上清液,即酶粗提液。把反应体系在340 nm波长处的吸光度数据设定为零,把0.1 mL RuBP的磷酸二氢钠倒入比色杯中,立刻进行测量,每30 s测量1次,总共测量3 min。根据0~1 min吸光度减少的相对值计算酶活性^[18]。

1.3.3 叶绿素 称取0.1 g材料,然后将其放入10 mL 95%的乙醇中,黑暗浸提12 h,使光合色素浸提至无色。分别在665,649和470 nm波长下,使用95%乙醇作为空白进行吸光度的测定,计算叶绿素含量^[18]。

1.3.4 碳代谢相关酶活性 蔗糖合成酶(SS):0.60 mL反应体系含0.15 mL 200 mmol·L⁻¹ Tris-HCl(pH7.0)、0.15 mL 40 mmol·L⁻¹ MgCl₂、0.15 mL 40 mmol·L⁻¹果糖、0.15 mL 12 mmol·L⁻¹ UDPG,加

入一定量酶液,30℃水浴反应10 min,加入0.20 mL 2 mol·L⁻¹ NaOH,沸水浴10 min,冷却,再加入2.8 mL 30% HCl及0.8 mL 0.1%间苯二酚,80℃水浴10 min,在480 nm波长处测定吸光度^[19]。

蔗糖磷酸合成酶(SPS):在蔗糖合成酶反应体系中,40 mmol·L⁻¹ F-6-P被替换为40 mmol·L⁻¹果糖,其余的测定方法均同于蔗糖合成酶^[19]。

ADPG 焦磷酸化酶(AGPase):称取叶片0.2 g,然后将其放入10 mL提取溶液中,研磨至匀浆,然后在10 000 r·min⁻¹离心10 min,得到的上清液体即为粗酶液。将550 μL粗酶液加入100 μL的反应液中,并在沸水浴中反应20 min,再离心,吸取上清液500 μL,加100 μL反应液,30℃反应10 min,然后加入缓冲液2 mL,在340 nm波长处测定吸光度^[20]。

淀粉合成酶(CBSS):粗酶液制备同ADPG 焦磷酸化酶,在180 μL反应体系中加入100 μL粗酶液,在30℃下反应10 min后于沸水中终止反应,冷却,在上述体系中加入100 μL反应液,先沸水浴反应后离心,然后取上清液350 μL,加300 μL反应液,30℃下反应10 min后,加入缓冲液2 mL,在340 nm波长处测定吸光度^[20]。

UDPG 焦磷酸化酶(UGPase):称取叶片0.2 g,然后加入10 mL的缓冲液充分研磨,在12 000 r·min⁻¹离心60 min,上清液即为粗酶液。取0.05 mL的粗酶液溶解于反应混合物中,然后再加0.05 mL的焦磷酸钾,在340 nm波长处测定吸光度^[20]。

1.4 数据分析

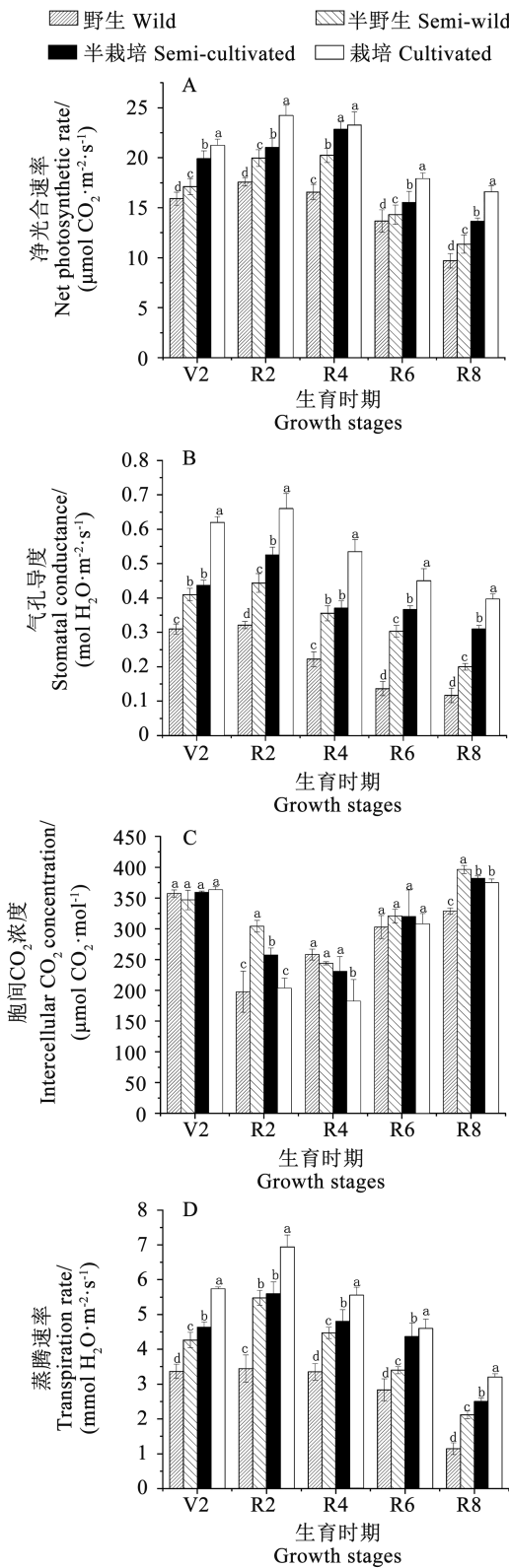
使用Excel 2016和Origin 2018软件整理数据及制作图表,运用SPSS 26进行统计分析,采用LSD测试来评估5%与1%之间的显著性差异。

2 结果与分析

2.1 不同进化类型大豆品种叶片光合参数的差异

随着生育期的推进,不同进化类型大豆品种的 P_n 整体呈单峰曲线变化,最大值在R2期,野生、半野生、半栽培和栽培分别为17.2、19.9、21.0和24.2 μmol·m⁻²·s⁻¹,栽培品种分别较野生、半野生和半栽培品种高40.6%、21.6%和15.2%,整个生育期栽培品种 P_n 最高,与其它品种差异显著(图1A)。4种类型大豆品种 G_s 变化规律与 P_n 相似,最大值也出现在R2期,在整个生育期 G_s 表现均为野生型<半野生型<半栽培型<栽培型,在R2、R6和R8期不同品种间差异显著(图1B)。不同进化类型大豆品种的 C_i 整体呈先下降后升高趋势,R4期最低,R2、R4和R8期不同类型大豆品种间差异显著(图1C)。在整个生育期内 T_r 的变化趋势为先上升后下降,除R2期,其它生育期不同品种间差异显著,所有品种 T_r 在R2期达到最大值,栽培、野生、半野生和半栽培分别为6.9、3.4、4.0和5.5 mmol·m⁻²·s⁻¹。

栽培分别较野生、半野生和半栽培大豆高102.9%、72.5%和25.4%(图1D)。



注:不同小写字母表示同一时期在0.05水平有差异显著。下同。
Note: Different lowercase letters indicate that there are significant differences at 0.05 level in the same stage. The same below.

图1 不同进化类型大豆品种叶片光合参数的比较
Fig. 1 Comparison of leaf photosynthetic sparameters in soybean varieties of different evolutionary types

2.2 不同进化类型大豆品种叶片光合特性的差异

在整个生育期内不同进化类型大豆品种 RuBP 羧化酶活性呈单峰曲线变化,R2 和 R4 期 4 种类型的大豆品种间差异显著,栽培品种 RuBP 羧化酶活性最高。在 R2 期,野生、半野生、半栽培和栽培分别为 1.4,2.2,2.5 和 4.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$,栽培品种在 R2 期,分别较野生、半野生和半栽培品种高 221.4%、104.5% 和 80.0% ;在 R4 期,分别高 208.3%、110.5% 和 78.6% (图 2A)。叶绿素含量呈单峰曲线变化,最大值出现在 R2 期,栽培品种叶绿素含量显著高于其它品种,其叶绿素含量分别较野生、半野生和半栽培品种高 30.7%、15.5% 和 12.2% (图 2B)。

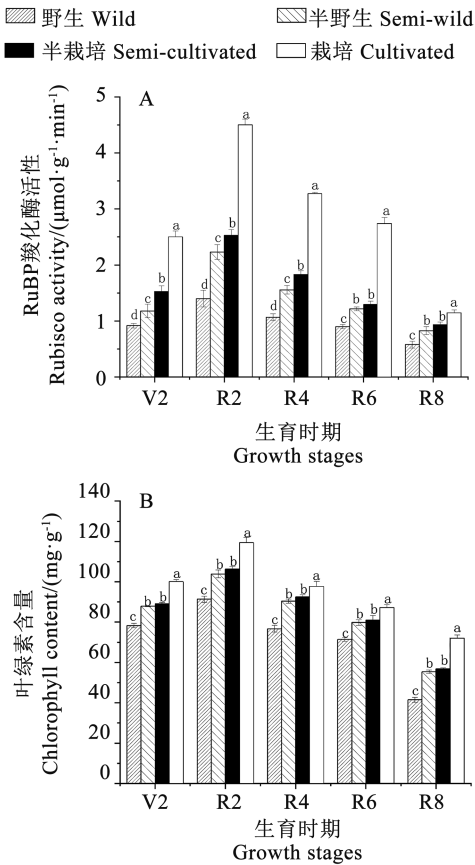


图2 不同进化类型大豆品种 RuBP 羧化酶活性和叶绿素含量的比较

Fig.2 Comparison of RuBP carboxylase activity and chlorophyll content in soybean varieties of different evolutionary types

2.3 不同进化类型大豆品种叶片蔗糖代谢相关酶活性的差异

在整个生育期所有类型的大豆品种 SS 整体呈单峰曲线变化,栽培品种均高于其它品种,V2、R2

和 R4 期品种间 SS 酶活性差异显著。栽培品种较野生、半野生和半栽培在 V2 期分别高 207.1%、88.3% 和 53.7%,R2 期分别高 203.4%、67.8% 和 49.2%,R4 期分别高 175.1%、46.6% 和 37.5% (图 3A)。SPS 活性整体呈单峰曲线变化趋势,整个生期栽培品种与其它品种差异显著,栽培品种 SPS 酶活性最高。在 R2 和 R4 期栽培品种显著高于其它品种,R2 期分别较野生、半野生和半栽培品种高 56.2%、44.6% 和 33.4%,R4 期分别高 70.2%、31.8% 和 13.7% (图 3B)。

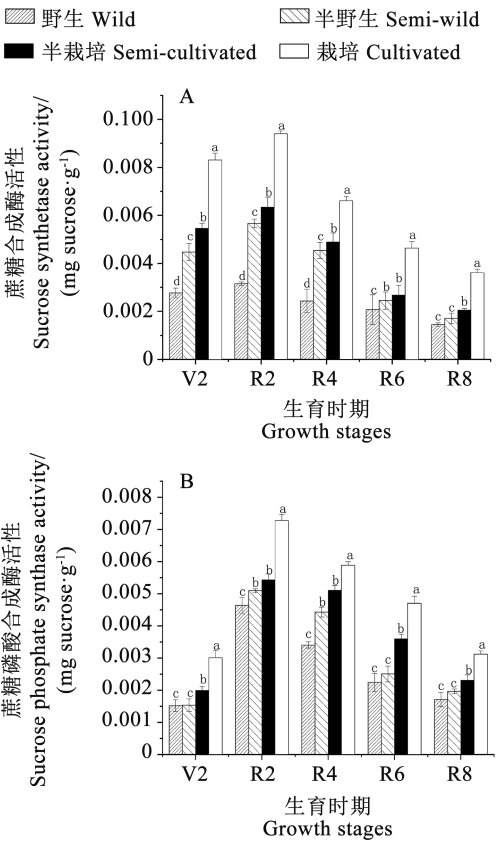


图3 不同进化类型大豆品种蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性的比较

Fig.3 Comparison of sucrose synthetase and sucrose phosphate synthetase activities in soybean varieties of different evolutionary types

2.4 不同进化类型大豆品种叶片淀粉代谢相关酶活性的差异

整个生育期不同进化类型大豆品种 GBSS 活性呈先上升后下降的变化趋势,峰值出现在 R2 期,野生、半野生、半栽培和栽培品种分别为 69.6,83.4,98.5 和 114.0 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ 。栽培品种与其它品种差异显著,栽培品种 GBSS 活性最高。栽培品种 GBSS 酶活性在 V2 期分别较野生、半野生和半栽培品种高

48.2%、31.1%和13.4%，R2期分别高63.7%、36.6%和15.7%，R4期分别高62.2%、30.5%和13.2%，R6期分别高84.1%、30.6%和2.5%，不同品种间差异显著(图4A)。

整个生育期栽培品种ADPG焦磷酸化酶活性显著高于其它品种,所有类型大豆品种的ADPG酶活性呈单峰曲线。在R2期达到最大值,野生、半野生、半栽培和栽培品种AGPase活性分别为52.6, 63.5,66.6和153.9 U·g⁻¹。栽培大豆AGPase酶活性显著高于野生大豆,在V2、R2、R4、R6和R8期分别高152.2%、194.1%、217.4%、151.1%和169.7%(图4B)。

整个生育期UDPG焦磷酸化酶活性整体呈先上升再下降变化,栽培品种UDPG焦磷酸化酶活性与野生、半野生、半栽培有显著差异,在R2期野生、半野生、半栽培和栽培品种UGPase活性分别为85.9, 104.5,105.2和151.0 U·g⁻¹。R4期栽培品种显著高于其它品种,分别较半野生、半栽培和野生品种高72.4%、78.0%和96.9%(图4C)。

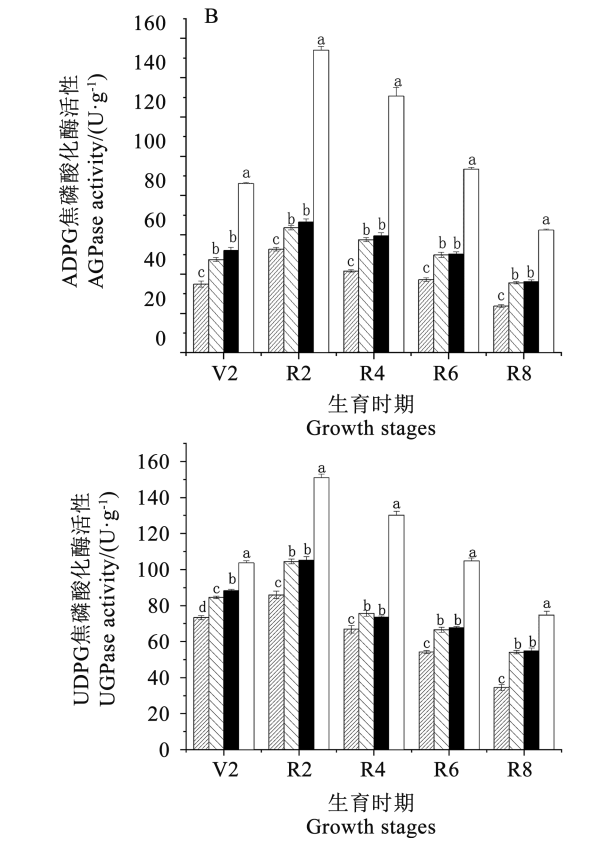
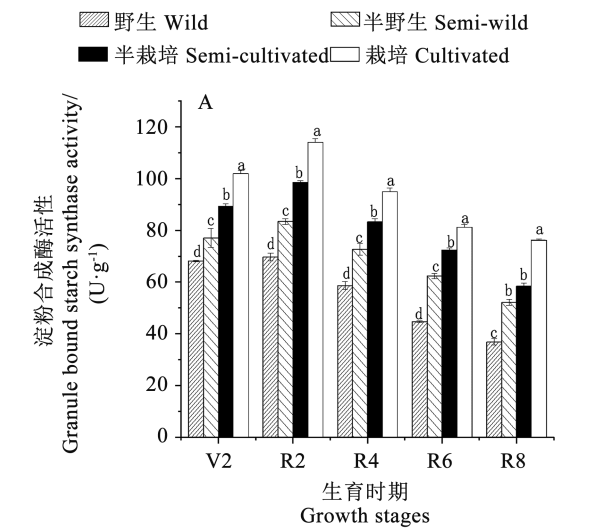


图4 不同进化类型大豆品种淀粉合成酶、ADPG 焦磷酸化酶和 UDPG 焦磷酸化酶活性的比较

Fig. 4 Comparison of activities of granule-bound starch synthetase, ADPG pyrophosphorylase and UDPG pyrophosphorylase in soybean varieties of different evolutionary types

2.5 不同进化类型大豆和不同生育期对净光合速率和碳代谢相关酶的交互影响

如表2可知:不同进化类型大豆品种的碳代谢相关酶活性受品种和生育期的极显著影响($P < 0.001$),二者的交互作用也极显著影响碳代谢相关酶活性;净光合速率受品种的显著影响($P < 0.05$),受生育期的极显著影响($P < 0.001$),二者对净光合速率的交互作用显著($P < 0.01$)。

表2 不同进化类型大豆和不同生育期对净光合速率和碳代谢相关酶的交互影响
Table 2 Interactive effects of different evolutionary types of soybean and different growth stages on *Pn* and enzymes related to carbon metabolism

项目 Item	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>SPS</i>	<i>GBSS</i>	<i>AGPase</i>	<i>UGPase</i>	<i>Pn</i>
品种 Variety	2	191.975 ***	238.193 ***	162.402 ***	5505.409 ***	2021.193 ***	3.742 *
生育期 Growth period	2	463.705 ***	61.303 ***	1257.888 ***	1090.256 ***	1999.480 ***	37.460 ***
品种×生育期 Variety×Growth period	2	6.966 ***	13.936 ***	77.571 ***	198.759 ***	148.026 ***	2.802 **

注:表中数据为*F*值; *、**和***分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 水平存在显著或者极其显著互作。
Note: Data in the table are *F* values; *, ** and *** indicate significant or extremely significant interactions at $P < 0.05$, $P < 0.01$ and $P < 0.001$, respectively.

2.6 叶片净光合速率与碳代谢相关酶的相关性

如表3所示:在V2期,所有类型大豆品种叶片碳代谢相关酶活性均与*Pn*显著正相关,在R2期与*Pn*呈极显著正相关;生育后期叶片SS活性与*Pn*呈负相关,但不显著;野生和半野生大豆在生育后期碳代谢相关酶活性与*Pn*的相关性不显著;半栽培

大豆碳代谢相关酶活性在R4期与*Pn*的相关性不显著,在生育后期GBSS、AGPase、UGPase活性与*Pn*呈显著正相关;在V2和R2期,栽培大豆SS活性与*Pn*呈显著或极显著正相关;在R4、R6和R8期,SPS、GBSS、AGPase、UGPase活性均与*Pn*呈显著或极显著正相关。

表3 不同进化类型大豆品种叶片碳代谢相关酶与净光合速率的关系
Table 3 Relationship between leaf carbon metabolism-related enzymes and net photosynthetic rate of soybean varieties of different evolutionary types

品种类型 Variety type	生育期 Growth period	SS	SPS	GBSS	AGPase	UGPase
野生型大豆 Wild soybeans	V2	0.683 *	0.734 *	0.681 *	0.576 *	0.581 *
	R2	0.736 **	0.821 **	0.731 **	0.722 **	0.785 **
	R4	0.711	0.561	0.658	0.693	0.636
	R6	-0.495	0.338	0.436	0.648	0.558
	R8	-0.605	0.268	0.592	0.702	0.706
半野生型大豆 Semi-wild soybeans	V2	0.654 *	0.648 *	0.593 *	0.598 *	0.649 *
	R2	0.678 **	0.867 **	0.845 **	0.884 **	0.802 **
	R4	0.626	0.513 *	0.627	0.614	0.623
	R6	-0.421	0.457	0.568	0.633	0.586
	R8	-0.594	0.615	0.645	0.573	0.648
半栽培型大豆 Semi-cultivated soybeans	V2	0.612 *	0.682 *	0.728 *	0.683 *	0.715 *
	R2	0.732 **	0.755 **	0.824 **	0.856 **	0.831 **
	R4	0.575	0.534	0.603	0.771	0.686
	R6	-0.824	0.662	0.526 *	0.635 *	0.718 *
	R8	-0.632	0.742	0.661 *	0.582 *	0.726 *
栽培型大豆 Cultivated soybeans	V2	0.715 *	0.685 *	0.503 *	0.784 *	0.684 *
	R2	0.863 **	0.924 **	0.915 **	0.926 **	0.915 **
	R4	0.752	0.843 *	0.726 *	0.751 **	0.744 *
	R6	-0.463	0.552 **	0.704 **	0.637 **	0.697 *
	R8	-0.525	0.634 **	0.581 **	0.702 **	0.592 **

注: * 和 ** 分别表示在0.05 和0.01 水平有显著和极显著相关性。
Note: * and ** indicate significant and extremely significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

3 讨论

光合作用是形成作物产量的基础,叶片光合速率可以反映植物的光合能力^[21]。光合效率提高导致产量潜力改善,大豆产量和鼓粒期叶片光合能力呈正相关^[22-23]。气孔作为植物光合作用的关键结构,*Gs* 降低会增大CO₂进入植物叶肉细胞的阻力^[24]。C₃植物光合作用中的核心酶是1,5-二磷酸核酮糖羧化酶,它不仅能够控制CO₂的固定,还能限制碳素向Calvin循环和光呼吸循环的分流,其活性的强弱直接决定了光合速度^[25-26]。在本研究中,随

着生育期的推进,大豆叶片*Pn*、RuBP羧化酶活性呈先上升后下降的趋势,R2期具有较强的碳同化,这可能为后期生殖生长贮藏碳水化合物;*Pn*、RuBP羧化酶活性在生育后期下降,可能是大豆荚期以后叶片逐渐衰老,导致光合效率变低。张荣铎等^[27]等研究表明,不同大豆品种类型间RuBP羧化酶活性存在差异。作物光合效率大小反映其光合作用强弱,受叶片*Gs*、*Tr*等因素的共同影响^[28]。本研究表明,栽培大豆叶片的净光合速率、叶绿素含量、RuBP羧化酶活性等增加,说明随着大豆品种的演化,叶片光合功能得到改善,提高其生产能力。本研究净光

合速率和叶绿素结果与李大勇等^[29]一致。

植物光合作用产生的磷酸丙糖转运到细胞质中后通过蔗糖合成酶的催化作用形成蔗糖,在叶片中积累的蔗糖如果不能运输到根系和籽粒中,在叶片中过度积累反而会抑制光合作用,导致植株生长减缓^[30]。SPS 和 SS 活性增强,可以促进蔗糖从叶子的韧皮部向储存器官的输送,以此来满足植物的生长需求和储存物质的生成需求^[31]。徐洪超等^[32]研究表明,整个生育期4个高粱品种叶片SS、SPS活性均呈先降后升的变化趋势,不同类型高粱品种碳代谢相关酶活性均有差异。在本研究中,不同进化类型大豆品种的 *Pn*、碳代谢相关酶活性都在 R2 期达到最大值,随后呈下降趋势,SS 和 SPS 活性与 *Pn* 呈显著正相关。本研究表明 R2 期大豆处于生殖生长的关键时期,碳代谢相关酶活性高有利于蔗糖和淀粉的形成,为豆荚和籽粒的发育形成良好的基础。在生育后期碳代谢相关酶活性降低,SS 活性与 *Pn* 呈负相关,可能是叶片中的光合产物运输至豆荚、籽粒,导致叶片中的蔗糖和淀粉含量降低,蔗糖和淀粉分解加快。高松洁^[33]研究揭示,蔗糖生成和降解代谢过程是相互关联的,通常在蔗糖生成代谢活跃的区域,其降解代谢也相当活跃。本研究显示,叶片中碳代谢相关酶活性随着大豆的演化而提高,尤其栽培大豆生育后期具明显的优势,叶片中的碳水化合物储备充分,碳素随时活化补给代谢循环,对大豆营养阶段的生长及生殖生长阶段的产量形成具有积极意义。

4 结论

不同进化类型大豆品种 *Pn*、RuBP 羧化酶、碳代谢相关酶的活性生育期呈单峰曲线变化,最大值在 R2 期,碳代谢相关酶活性与 *Pn* 呈极显著正相关,表现为栽培型 > 半栽培型 > 半野生型 > 野生型,表明大豆在演化过程中逐渐增强光合能力,改善碳素代谢过程中的关键酶活性和物质积累。

参考文献

[1] 刘成, 张雅轩, 陈先连, 等. 野生大豆染色体片段代换系群体中与百粒重关联的野生片段及其候选基因[J]. 作物学报, 2022, 48(8): 1884-1893. (LIU C, ZHANG Y X, CHEN X L, et al. Wild segments associated with 100-seed weight and their candidate genes in a wild chromosome segment substitution line population [J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48 (8): 1884-1893.)

[2] 刘德泉, 聂波涛, 邱红梅, 等. 野生大豆 × 栽培大豆 RIL 群体高密度遗传图谱构建及 SNP 偏分离分析[J]. 大豆科学,

2023, 42(6): 641-652. (LIU D Q, NIE B T, QIU H M, et al. High density genetic map construction and SNP segregation distortion analysis in RIL population of wild soybean × cultivated soybean[J]. Soybean Science, 2023, 42(6): 641-652.)

[3] 鲁兆宏, 宁自力, 史博文, 等. 野生和栽培大豆叶片形态与光合特性对荫蔽的响应[J]. 中国油料作物学报, 2023, 45(6): 1295-1304. (LU Z H, NING Z L, SHI B W, et al. Response of leaf morphology and photosynthetic characteristics to shading in wild and cultivated soybeans [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2023, 45(6): 1295-1304.)

[4] HUANG L, KUANG L, WU L, et al. Comparisons in functions of HKT1;5 transporters between *Hordeum marinum* and *Hordeum vulgare* in responses to salt stress[J]. Plant Growth Regulation, 2019, 89(3): 309-319.

[5] TSUKAMOTO C, NAWAZ M A, KUROSAKA A, et al. Isoflavone profile diversity in Korean wild soybeans (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) [J]. Turkish Journal of Agriculture and Forestry, 2018, 42(4): 248-261.

[6] 张耀文, 赵小光, 关周博, 等. 作物高光效种质筛选的研究进展[J]. 中国农学通报, 2019, 35(18): 1-11. (ZHANG Y W, ZHAO X G, GUAN Z B, et al. High photosynthetic-efficiency germplasm screening of crop: Research progress [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(18): 1-11.)

[7] PELAH D, WANG W, ALTMAN A, et al. Differential accumulation of water stress-related proteins, sucrose synthase and soluble sugars in *Populus* species that differ in their water stress response [J]. Physiologia Plantarum, 1997, 99(1): 153-159.

[8] VERMA A K, UPADHYAY S K, VERMA P C, et al. Functional analysis of sucrose phosphate synthase (SPS) and sucrose synthase (SS) in sugarcane (*Saccharum*) cultivars [J]. Plant Biology, 2011, 13(2): 325-332.

[9] 柯福来, 朱凯, 李志华, 等. 不同糯性高粱胚乳淀粉形成与积累过程的酶学调控机制及显微结构变化[J]. 中国农业科学, 2020, 53(14): 2774-2785. (KE F L, ZHU K, LI Z H, et al. Formation regulating and micro-structure of *Sorghum* starch with different types of endosperm [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(14): 2774-2785.)

[10] TAPPIBAN P, YING Y N, XU F F, et al. Proteomics and post-translational modifications of starch biosynthesis-related proteins in developing seeds of rice[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(11): 5901.

[11] JONES T L, TUCKER D E, ORT D R. Chilling delays circadian pattern of sucrose phosphate synthase and nitrate reductase activity in tomato[J]. Plant Physiology, 1998, 118(1): 149-158.

[12] SARQUS J I, GONZALEZ H, SÁNCHEZ DE JIMÉNEZ E, et al. Physiological traits associated with mass selection for improved yield in a maize population[J]. Field Crops Research, 1998, 56(3): 239-246.

[13] 黄文婷, 冯乃杰, 郑殿峰, 等. 烯效唑和胺鲜酯对大豆叶片光合特性与碳代谢的调控效应[J]. 大豆科学, 2020, 39(2): 243-251. (HUANG W T, FENG N J, ZHENG D F, et al. Effects of uniconazole and diethyl aminoethyl hexanoate on photosynthetic characteristics and carbon metabolism of soybean leaves [J].

Soybean Science, 2020, 39(2): 243-251.)

[14] 张川, 刘栋, 王洪章, 等. 不同时期高温胁迫对夏玉米物质生产性能及籽粒产量的影响[J]. 中国农业科学, 2022, 55(19): 3710-3722. (ZHANG C, LIU D, WANG H Z, et al. Effects of high temperature stress in different periods on dry matter production and grain yield of summer maize [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55(19): 3710-3722.)

[15] 张国伟, 李凯, 李思嘉, 等. 减库对大豆叶片碳代谢的影响[J]. 作物学报, 2022, 48(2): 529-537. (ZHANG G W, LI K, LI S J, et al. Effects of sink-limiting treatments on leaf carbon metabolism in soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(2): 529-537.)

[16] 王竹, 杨文钰. 不同施氮量对套作大豆碳氮代谢及产量的影响[J]. 吉林农业科学, 2014, 39(3): 22-26, 87. (WANG Z, YANG W Y. Effects of different nitrogen application rates on carbon and nitrogen metabolism and yield of intercropping soybean [J]. Jilin Agricultural Sciences, 2014, 39(3): 22-26, 87.)

[17] 王旭东, 于振文, 王东. 钾对小麦旗叶蔗糖和籽粒淀粉积累的影响[J]. 植物生态学报, 2003, 27(2): 196-201. (WANG X D, YU Z W, WANG D. Effect of potassium on sucrose content of flag leaves and starch accumulation of kernels in wheat [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2003, 27(2): 196-201.)

[18] 陈展宇, 张治安. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2022. (CHEN Z Y, ZHANG Z A. Experimental instruction of plant physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2022.)

[19] CHOPRA J, KAUR N, GUPTA A K. Ontogenic changes in enzymes of carbon metabolism in relation to carbohydrate status in developing mungbean reproductive structures[J]. Phytochemistry, 2000, 53(5): 539-548.

[20] 王煜双. 转 *GmPLMT* 基因对野生、栽培大豆光合特性及碳代谢的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2023. (WANG Y S. Effects of transgenic *GmPLMT* gene on photosynthetic characteristics and carbon metabolism of wild and cultivated soybeans [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2023.)

[21] EASWAR RAO D, CHAITANYA K V. Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants[J]. Biologia Plantarum, 2016, 60(2): 201-218.

[22] DEKOV I, TSONEV T, YORDANOV I. Effects of water stress and high-temperature stress on the structure and activity of photosynthetic apparatus of *Zea mays* and *Helianthus annuus* [J]. Photosynthetica, 2000, 38(3): 361-366.

[23] 于显枫, 张绪成, 方彦杰, 等. 高大气 CO₂ 浓度下遮阴对小麦叶片气孔特性及光合特性的影响[J]. 甘肃农业科技, 2017(6): 31-36. (YU X F, ZHANG X C, FANG Y J, et al. Effects of shading on stomatal and photosynthetic characteristics of spring wheat under elevated atmospheric CO₂ concentration [J]. Gansu Agricultural Science and Technology, 2017(6): 31-36.)

[24] 薛崧, 汪沛洪, 许大全, 等. 水分胁迫对冬小麦 CO₂ 同化作用的影响[J]. 植物生理学报, 1992(1): 1-7. (XUE S, WANG P H, XU D Q, et al. Effects of water stress on CO₂ assimilation of two winter wheat cultivars with different drought resistance [J]. China Industrial Economics, 1992(1): 1-7.)

[25] JENSEN R G, BAHR J T. Ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase-oxygenase[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1977, 28: 379-400.

[26] KELLY G J, LATZKO E, GIBBS M. Regulatory aspects of photosynthetic carbon metabolism[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1976, 27: 181-205.

[27] 张荣铤, 朱根海. 三个大豆品种光合特性的差异[J]. 植物生理学报, 1986, 12(3): 259-265. (ZHANG R X, ZHU G H. Differences in photosynthetic characteristics of three soybean varieties [J]. Acta Physiologica Sinica, 1986, 12(3): 259-265.)

[28] ZHU G J, JIANG G M, HAO N B, et al. Relationship between ecophysiological features and grain yield in different soybean varieties[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(6): 725-730.

[29] 李大勇, 陈展宇, 徐克章, 等. 不同年代大豆品种叶片氮含量及其与净光合速率的关系[J]. 中国油料作物学报, 2013, 35(2): 171-178. (LI D Y, CHEN Z Y, XU K Z, et al. Changes of nitrogen content in leaf and its correlations with net photosynthetic rate of soybean cultivars released in different years [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2013, 35(2): 171-178.)

[30] 赵杰堂. 蔗糖转化酶在高等植物生长发育及胁迫响应中的功能研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2016, 24(3): 352-358. (ZHAO J T. Advances in research on invertase in plant development and response to abiotic and biotic stresses [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2016, 24(3): 352-358.)

[31] 何瑞, 方淑梅, 王庆燕, 等. 噻苯隆对大豆碳代谢与产量形成的影响[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2023, 35(3): 22-28, 107. (HE R, FANG S M, WANG Q Y, et al. Effects of thidiazuron on soybean carbon metabolism and yield formation [J]. Journal of Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2023, 35(3): 22-28, 107.)

[32] 徐洪超, 商靖, 吕鑫, 等. 不同高粱品种碳代谢相关酶、SPS 基因表达的比较分析[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(7): 59-65. (XU H C, SHANG J, LYU X, et al. Comparison of SPS gene expression in different sorghum varieties [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(7): 59-65.)

[33] 高松洁. 不同品质类型小麦在不同土壤条件下灌浆期蔗糖代谢与淀粉合成的研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2004. (GAO S J. Study on sucrose metabolism and starch synthesis of different quality wheat under different soil conditions at grain filling stage [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2004.)