

大豆器官的形态建成*

朱之垠

(黑龙江省农业科学院作物育种研究所)

高产栽培和培育高产品种都需使作物的生长和发育能充分利用当地生态条件, 创造有利的形态结构, 实现高产。因此, 不同地区有主要靠主茎、主穗或分枝、分蘖增产, 靠粒多、荚多或大粒、大穗增产等各种不同的高产结构, 形成生育节律和成熟期互不相同的各种生态类型。Φ. M. 库别尔曼把被子植物一生中结实器官的形成过程分为十二个器官形态建成时期, 并认为每一时期对外界环境条件有一定的要求, 只形成形态上相同、具有同样生理动能的器官。以分生组织细胞分化和生长习性的转变为基础的器官形态建成将比物候学时期更精确地反映植物的形态变化和生理状态。以器官建成作为植物形态生理状态的一种生物学标尺, 来研究植物与环境条件的关系, 能比用物候学时期更精细地了解它们对生长、发育、形态结构等的影响。对作物器官形态建成的检查被称为“农作物的生物学检定”, 可藉助于双筒立体显微镜进行。

1957—1960我们以不同生态型大豆为材料, 研究了大豆结实器官的形态建成过程, 不同生态型大豆器官形态建成的特点以及光、温等重要生态因素对大豆器官建成的影响等。本文将首先报导前二部份的研究结果。

一、大豆的器官建成时期

时期 I 在种子发芽的最初阶段, 可见到种胚的顶端分生组织尚未分化, 呈半球形, 为一对单叶原基及其托叶所覆盖(图版 I、图 1)。它处于器官建成的第 I 时期。此时期非常短暂。

时期 II 大豆在出苗前就已进入器官建成的第 II 时期。生长点开始奠定具有三片小叶的复叶原基和紧缩的节间。出苗前可形成 5~6 个复叶原基或更多些, 因品种而异。大豆叶原基的奠定有一定的规律: 首先在主茎生长点侧面发生一个叶原基突起, 以后在它两侧形成片状托叶原基。叶原基增长, 并纵裂为三(图版 I、2—6), 以后发育为三出复叶。与此同时, 在主茎生长点的另一侧, 与前一个叶原基相对, 开始奠定下一片叶的叶原基。每一片中间小叶的基部形成二个小突起, 而二侧的小叶只形成一个小突起。在十分良好的

* 本工作是在 Φ. M. 库别尔曼教授指导下, 在苏联莫斯科大学生物土壤系完成的。因经常接到大豆科学工作者来函索要有关大豆器官形态建成的资料, 特在此刊发表。

生长条件下,小突起有可能发育为小叶片,形成具有4或5片小叶的复叶(图版Ⅱ、8—10)。

在时期Ⅱ还奠定侧枝。无论是子叶,单叶或复叶的叶腋内都可能奠定侧芽。侧枝的形成过程与主茎相仿。每个叶腋内的生长点二侧首先奠定一对相当于单叶的原基(图版Ⅰ,7),然后依次形成复叶原基。一般情况下,单叶原基是不发育的,偶尔其中之一可以得到发育,可见到分枝基部第一片叶是形状较小的单叶。当发育受阻而具备充分的生长条件时,侧枝的每一个叶腋又可以同样方式奠定更次级侧枝的原基。

时期Ⅱ延续时间的长短因品种特性和环境条件而异。在我们的试验中观察到品种间差异范围由5天至60天以上等不同情况。一般说来,品种熟期的早晚在很大程度上与时期Ⅱ持续的久暂有关。时期Ⅱ愈短,品种愈是早熟。

时期Ⅲ 当植株进入器官建成第Ⅲ时期时,叶原基腋内出现突起。这种突起的体积稍大,以后发育为花,同时叶原基的生长和分化速度逐渐减缓,最终完全退化(图Ⅱ,11—17)。一般主茎顶部即将展开的叶腋内叶芽的生长点首先转入时期Ⅲ。

大豆器官建成的第Ⅲ时期比较短,大部份品种只有2—3天。一些极晚熟品种,特别当它们处在长日照和低温条件下,第Ⅲ时期大大延迟。如在莫斯科条件下,公主岭小油豆时期Ⅲ可延续至9—13天。

时期Ⅳ 这时期主要形成小花的二片苞叶(图Ⅱ,Ⅲ,18—21),这时期十分短暂。

时期Ⅴ 第Ⅴ时期主要是分化小花。首先在突起的外缘发生五个片状花萼突起,然后在中央出现一个较大的圆形突起,它以后发育为雌蕊。接着在萼片与雌蕊突起之间形成五个雄蕊突起,它们围绕雌蕊突起排列成圈。稍后,在它们之间又发生五个雄蕊突起。它们在形态上小于先产生的,在以后的发育上稍有落后。不久,在后产生的雄蕊突起外侧出现五个片状花冠突起,雌蕊突起纵向伸长,并在一侧形成纵沟,以后又愈合成为子房(图Ⅲ,Ⅵ,22—32)。

有限结荚习性品种的植株在时期Ⅴ茎端生长点往往停止叶原基的分化,而无限结荚习性品种茎端生长点尚能继续分化叶原基,处在时期Ⅱ。

时期Ⅵ 花药内发育花粉母细胞,四分孢子,直至形成花粉。此期花蕾甚小,不易被肉眼察觉,外部形态大体是萼片的顶部达到与苞叶同长,花冠达到与雄蕊同长(图版Ⅳ,34—36)。

时期Ⅶ 此期植株生长旺盛,同时花器也有明显的生长:花丝伸长,花药转黄,花冠长度达到并超过子房的高度,萼片长度超过苞片。花蕾有明显的生长,易被肉眼所见(图版Ⅴ,37—40)。

时期Ⅷ 时期Ⅷ进行的主要过程是开花,完成这一过程要求一定的温度。四川泥豆是我国西南地区的野生类型。它在马依库泊种植时,前期发育受长日照阻碍,时期Ⅱ延续47天,到8月14日才进入器官建成的第Ⅶ时期,但直到9月20日未能开花结荚。当地八月下旬日照时数为13:40'~12:40',昼夜均温为20—15℃,平均最低温度为15—10℃。

在夏播条件下, 一些晚熟品种也有类似表现。此外, 开花与日照条件有关, 当植株长期在短日照条件下生长, 花器各部分, 尤其是花冠的生长受阻, 结果形成一些很小的花蕾, 不能开花, 但能正常授精和结荚。

时期 IX 主要完成授精过程。大豆是自花授粉作物, 在开花前往往已完成了授粉过程。时期 IX 与时期 VIII 同时或比后者更早进行是大豆器官建成的又一特点。

时期 X 主要是豆荚的迅速生长和种子的生长。

时期 XI 种子迅速增大体积, 积累干物质。时期 XI 延续时间的长短和干物质积累的强度与种子百粒重性状有密切关系。

时期 XII 种子迅速脱水, 营养物质转化为贮藏物, 最终达到完全成熟。

二、不同生态型大豆器官建成的特点

1960年在全苏作物栽培研究所马依库泊试验站大田播种了54份大豆, 对它们进行了生物学检定。根据这些材料的熟期可分为早熟、中熟、晚熟、迟熟、极晚熟五类(表1)。

表 1 不同生态型大豆器官形态建成各时期的延续时间 (天)

生态型	时期	I	II-IV	V	VI	VII	VIII-IX	X	XI
早熟		9—15	2—4	5—9	3—5	4—8	6—12	7—11	25—38
中熟		13—21	2—5	6—12	3—7	4—9	10—15	8—19	35—41
晚熟		11—25	2—4	6—16	4—9	6—13	8—18	5—15	42—43
迟熟		17—29	3—11	12—13	3—6	6—12	10—17	9—17	—
极晚熟		32—60	3—5	10—20	4—9	11—16	13—18	10—14	—

结果表明, 早熟材料器官建成各时期都比晚熟材料短。如早熟材料通过时期 II 需 9—15 天, 晚熟材料需 11—25 天, 极晚熟材料为 32—60 天。又如时期 VII, 早熟材料延续了 4—8 天, 晚熟材料为 6—13 天, 极晚熟材料为 11—16 天。另一个明显的特点是不同熟期材料之间以时期 II 的差异最为显著。极晚熟材料时期 II 延续的时间几乎是早熟材料的 4 倍, 超过任何其他时期在不同熟期材料之间的差别。可以说, 品种熟期的早晚, 主要取决于它们通过器官建成时期 II 需时的长短, 其次才是受时期 V 和时期 XI 长短的影响。

三、不同亚种间器官建成的特点

按照 B. B 因肯的分类, 我们对 28 份属于不同亚种的大豆进行器官建成分析。由表 2 可知, 东北亚种和斯拉夫亚种器官建成各时期都比较短, 尤其是时期 II 更明显地较短, 表现为早熟类型; 朝鲜和中国亚种器官建成各时期都比较长, 尤其时期 II 延续的时间更长, 表现为晚熟类型。B. B. 因肯主要按大豆的地理分布来确定亚种的划分, 它们具有十分不同的生态条件。中国亚种主要分布在生育期内日照较短, 温度较高的低纬度

表 2 大豆不同亚种器官建成各时期的延续时间(天)

亚种	时期	II	III-IV	V	VI	VII	VIII-IX	X
中国		18-27	3-8	5-15	3-11	5-13	6-20	—
朝鲜		12-21	3-7	5-14	4-19	7-14	9-18	9-15
东北		7-17	2-5	4-10	4-6	5-11	5-17	7-13
斯拉夫		7-13	2-4	6-10	3-5	4-8	5-15	7-11

地区, 当它们被种植在高纬度的北方地区, 由于夏季日照太长, 生育期间温度较低, 因而延迟了器官建成各时期的通过, 表现晚熟, 那些长期在北方种植, 并已适应了那里夏季的长日照和较低温度条件的斯拉夫亚种和东北亚种在北方条件下能较顺利地通过器官建成各时期。由此可见, 大豆的不同材料为了通过器官建成各时期所需的条件是不同的, 这种差别是它们对不同生态适应的历史反映。

四、同一熟期类型的不同品种间器官建成的特点

在熟期相仿的不同品种之间, 我们观察到它们通过器官建成各时期的速度并不一致(图1)。拂留那勃朗斯与克霜同属极早熟材料, 前者之所以表现早熟, 主要因它的时

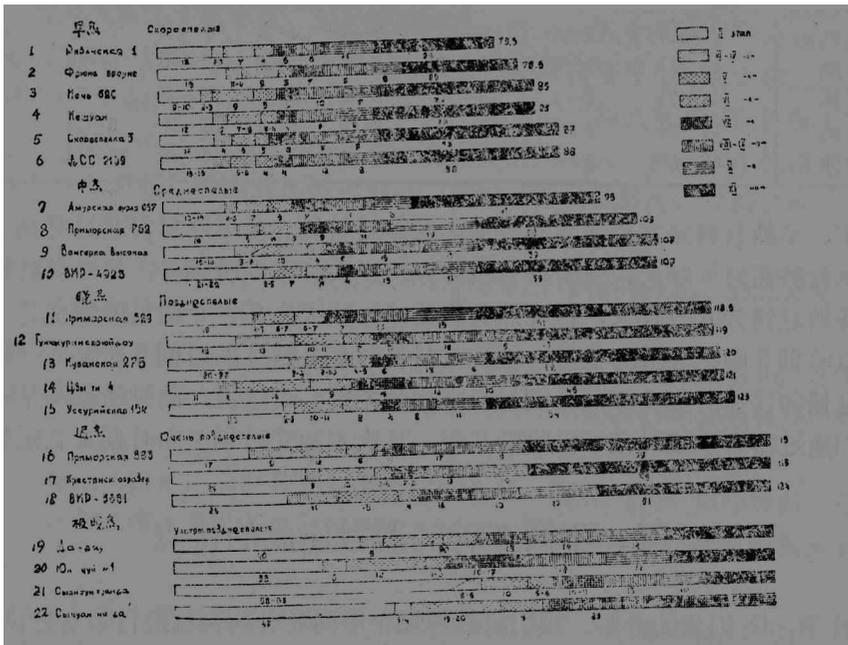


图1 不同熟期大豆通过器官建成时期的速度(天)

- 1. 梁赞1号 2. 拂留那勃朗斯 3. 涅尔620 4. 克霜 5. 早熟3号 6. 得西西2159 7. 阿木尔褐豆057 8. 沿海762 9. 匈牙利高秆 10. 维尔4923 11. 沿海529 12. 公主岭小油豆
- 13. 库班276 14. 集体4号 15. 乌苏里164 16. 沿海883 17. 农民之光 18. 维尔3681
- 19. 大豆 20. 银川1号 21. 沐阳红黄豆 22. 四川泥豆

期Ⅻ较短，它比克雷晚五天进入时期Ⅻ，成熟却早4天；但拂留那勃朗斯的时期Ⅱ却较长，几乎与中熟类型的品种相仿。晚熟材料中集体4号时期Ⅱ特别短，与早熟类型品种相仿。熟期与集体4号相仿的库班276时期Ⅱ和Ⅻ比集体4号分别长15~16和6天，而时期Ⅴ，Ⅵ，Ⅶ和Ⅹ都比较短。可见，同一熟期类型的不同品种，可能因不同的原因，在通过不同的器官建成时期受到阻碍。所以，可以用生物检定的方法研究品种发育受阻的时期，原因和条件。在进行生物检定的基础上也可能予期在二个晚熟品种杂交后代中出现较早熟的材料。

五、同一品种器官建成的特点

我们对不同大豆品种进行大田播种。每三天取样进行生物学检定。每个品种取样4株。我们看到，个体间通过器官建成各时期的整齐度，各品种不尽一致（表3）。如维

表3 在马依库泊条件下不同品种植株通过器官建成各时期的整齐度

月、日	维 尔3681					沿 海863					公主岭小油豆				
	Ⅰ	Ⅱ	Ⅴ	Ⅵ	Ⅶ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅴ	Ⅵ	Ⅶ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅴ	Ⅵ	Ⅶ
6.2	2					2					2				
6.7	2					3					3				
6.10	2					3					1	1	1		
6.13	3					1					1	3			
6.15	3						2				1	2	1		
6.19	3						4					3		1	
6.22		4					3	1				3	1		
6.25		4					1	3				2	2		
6.28		4						4					4		
7.1		2	2					3	1				3	1	
7.4			4					3	1					4	
7.7			4					1	3					3	1
7.10			4						3	1				1	3
7.13			2						1	3					4
7.16				1						4					4
7.19				3						4					—
					4					—					—

尔3681，梁赞1号等品种个体间从器官建成从一个时期转入另一个时期比较整齐一致。另一些品种，如公主岭小油豆，沿海529，沿海762等品种，同一日期观察植株的器官建成时期，发现个体间分别处在2~3个不同的时期。这大概与品种的适应性有关。当品种处在不适宜的生态条件下，个体间在发育上的差异充分地表现出来了，表现为它们在通过器官建成各时期的参差不齐。

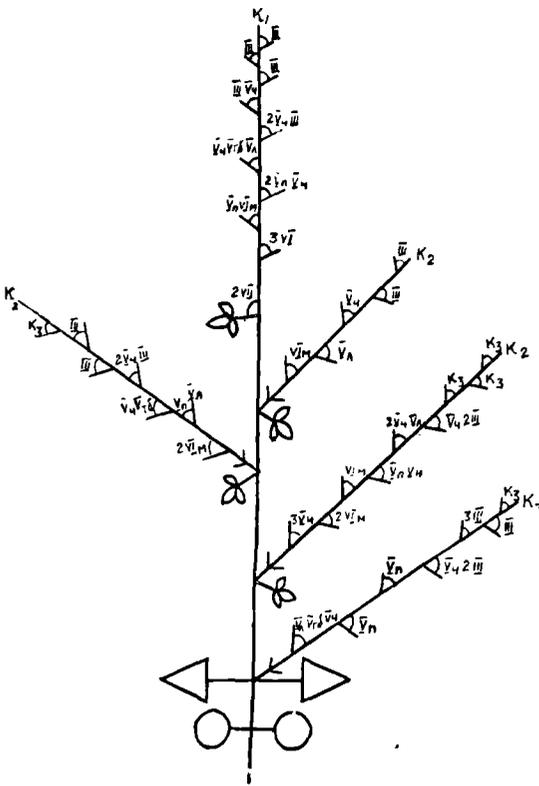


图2 克霜腋芽的器官建成状态
6月22日观察

K₁主茎 F₂一级分枝 F₃分枝的腋芽
 V_n 形成花萼突起 V_{T.6} 形成雄蕊突起
 V_n 形成花冠突起 V_n 形成花药
 V_M 形成花粉母细胞 II 时期 III

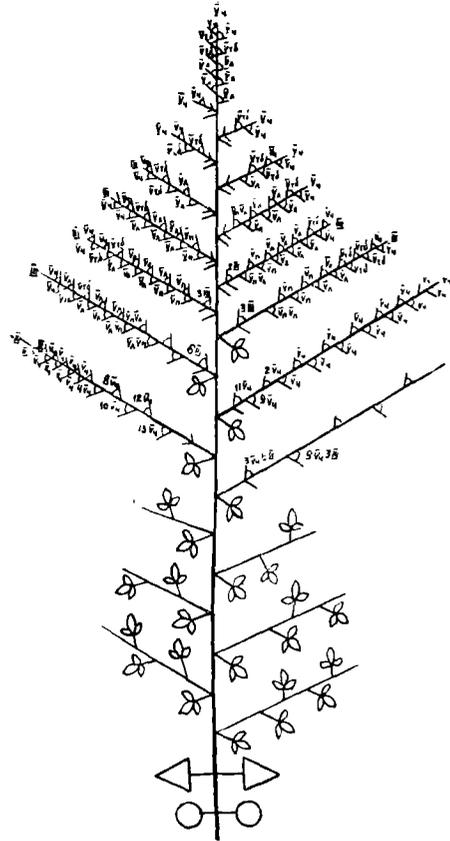


图3 维尔3681腋芽器官建成状态
7月13日观察

V_n 形成萼片突起 V_{T.6} 形成雄蕊突起
 V_n 形成花冠突起 V_n 形成花药 II 时期 III

六、在个体范围内大豆器官建成的特点

大豆与禾本科植物不同，主茎的大部分叶腋内生长点或者发育为侧枝，或者发育为花芽。因此，仅仅以分化程度最高的芽代表整株的发育状态就不能全面反映大豆器官形成的特点，还需注意到个体范围内各部位分生组织在器官建成上的特点。我们对不同结荚习性的大豆品种进行定期的整株全面的生物学检定。克霜是无限结荚习性品种。由图2可见，当发育程度最高的芽处在时期Ⅶ，其茎端生长点仍处在时期Ⅱ，继续营养生长。在个体范围内各部位生长点的分化处在第Ⅱ至第Ⅷ六个不同器官建成时期。有限结荚习性品种维尔3681的植株进入时期Ⅴ时，茎端生长点已转入时期Ⅲ或Ⅳ，较早地停止了叶的分化。各部位器官建成相对地比较一致(图3)。可见，大豆植株各部位器官分化的

相一致性与豆株的生长，结荚习性等性状有关。

结 语

根据 Ф. М. 库别尔曼对被子植物结实器官形态建成时期的划分，我们研究了大豆的器官建成时期与特点。早熟品种器官建成各时期一般都比晚熟品种短。大豆品种生育期的长短主要与时期 II，V 和 VI 的长短有关，在很大程度上尤其取决于时期 II 的长短。按照 В. Б. 因肯的大豆亚种分类，斯拉夫亚种和东北亚种一般都具有较短的器官建成时期，尤其是时期 II 更为显著，所以多表现为早熟类型，而朝鲜亚种和中国亚种则相反。这与它们适应的生态条件有关。

与禾本科植物结实器官形态建成的特点不同，大豆的生育期主要决定于时期 II。它的时期 III 和 IV 比较短。时期 IV 比时期 VII 更早进行。

生育期相仿的大豆品种，它们通过器官建成各时期的速度不尽相同，在生物检定的基础上，可以预期从二个晚熟材料的杂交后代中获得较早熟的材料。

对杂交后代选出的稳定系进行生物检定，可以了解材料的稳定程度。对引种材料进行生物学检定，有助于了解材料的适应性。

对生育期相仿的材料进行生物检定，可以发现它们在器官建成上的差异，这种发育上的差异往往不能用物候学观察的方法所发现。深入仔细地研究大豆不同材料在通过器官建成各时期速度上的差异，它们对适宜环境条件的不同要求，在一定器官建成时期的各种生长指标等，将使我们更深刻地了解品种的生长发育特性，以便采取相应的促控措施，实现高产，使我们对亲本的选择更有针对性。大豆器官建成与某些生态因素的关系，我们将另文发表。

参 考 文 献

1. Куперман. Ф. М., Дзюрянки Ф. А., Ростовцева З. П., Ржанова Е. И. : 1955, Этап формирования органов плодоношения злаков. изд. МГУ.
2. Ржанова Е. И., 1959, Некоторые особенности органообразовательных процессов в онтогенезе бобовых растений, сб. Рост растений стр. 50—52.
3. Ржанова Е. И., Шалыганова О. И., 1957, Биологический контроль за развитием и ростом бобовых кормовых растений. Наука и Передовой опыт в сельском хозяйстве № 10 1957.
4. 朱之氓; Биологический контроль за развитием и ростом сои Рекорд Севера. Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве. № 1. 1959
5. 朱之氓; Особенности прохождения этапов органогенеза различными по скороспелости сортами и подвидками сои. Тезисы III. Всесоюзной научной конференции молодых ученых-биологов, посвященной 250-летию со дня рождения М. В. Ломоносова Т. 1. 1961.

MORPHOLOGICAL ONTOGENESIS OF SOYBEAN ORGANS

Zhu Zhi-yin

*(Plant Breeding Institute, Heilongjiang Academy
of Agricultural Sciences)*

Abstract

Present paper studied morphological ontogenesis of fruit-bearing organs of soybean, characters of organ ontogenesis of different soybean subspecies and etc, Generally early-maturing types of soybean pass through stages of organ ontogenesis faster than late-maturing types. Stage II, V and XI of organ ontogenesis of early-maturing types are shorter. To a great extent early-maturing characters of varieties relate to speed of passing through stages II. Speed of passing through stages of organ ontogenesis of soybean with same growing period is different. Their developments in different stages of organ ontogenesis meet with obstruction due to various reasons. Generally the differences of developments are not easy to find by using morphological observation. using the method of morphological ontogenesis of organs, we can study characters of growth and development and relations with environment in detail. This method can be a staff gauge of biological study of soybean.