

大豆株型育种的若干生理问题

董 钻

(沈阳农业大学)

SEVERAL PHYSIOLOGICAL PROBLEMS IN SOYBEAN PLANT TYPE BREEDING

Dong Zuan

(Shenyang Agricultural University)

一、关于株型育种的理论基础

株型 (Plant type) 指的是植株在空间的态势。良好的株型对于阳光的利用、气流交换的调节, 对于适应高肥、足水、密植栽培和提高产量, 都是重要的。角田(1959)在讨论禾谷类、豆类、薯类作物的株型时, 曾对大豆的株型提出过设想。1968年, Donald 创“理想株型”(Ideotype)一词, 对小麦的理想株型作了阐述。七十年代, 他又提议把生物产量和收获指数作为鉴定禾谷类作物育种的两个指标。理想株型概念的引入加深了人们对株型与产量关系的认识, 也引起了育种家对作物生理的关注。

严格说来, 株型育种有狭义和广义之分。狭义的株型育种是指通过改善某些重要形态性状(如株高、叶片姿态等)来增强耐肥抗倒能力, 增加密度和最适叶面积指数, 以求得提高光能利用和提高产量的目的。广义的株型育种是指通过综合改善植株形态性状和生理机能, 使育成品种充分利用当地的生态条件, 以达到生物产量和经济系数共同提高的目的。育种实践一再证明, 设计一个作物的株型, 只有兼顾机能与经济性状的平衡才能获得良好的结果。

Образцов(1975)认为, 在育种上, 除了遗传学的原则而外, 若能运用决定作物生产力、早熟性、抗逆性和其他形态生理特征特性的知识, 将是有成效的。杨守仁(1983)则更明确地指出, 作物育种的基础理论应该有遗传学和植物生理学两个方面。我们认为, 将作物生理学引入作物育种实践, 其作用有三:

1. 对育种目标一植株的形态类型和生理生态提供理论的和实践的依据。株型理想的品种应具有形态特征和生理特性的最佳组合, 而这样的品种模式是可以借助作物生理的知识预先设计的。

2. 研究亲本和杂交后代的形态和生理性状及其对外界环境因子的反应, 研究性状之间在机能上的相互联系(如器官建成、源库关系等)以及它们与生产力之间的因果关

本文于1987年6月23日收到。This paper was received in June 23, 1987.

系,以便以“简而易行、行而有效”的间接指标对亲本及其后代进行有效的鉴定和选择。

3. 在群体之外,仅根据某些性状在早期世代选择“优良单株”作为培育高产纯系的方法常常是无效的。通过生理学研究,可以揭示个体的形态生理性状在群体条件下的饰变,而根据性状对环境条件的反应则可以为品种理想模式提出生理参数。

二、关于大豆株型的特点

大豆的株型性状包括:生长习性或结荚习性,植株高度和节数,分枝的有无和多少、长短和角度,叶片的大小、形状及其层次分布,叶柄长短等(董钻,1985)。大豆的株型有一定的稳定性,但又是可变的,我们的研究表明,不同大豆品种株型的稳定性大不相同。例如,铁农7555—4—5—15—14品系是矮秆分枝型,其分枝与主茎的夹角只有 15° — 20° ,分枝与主茎几乎呈平行状态。该品系在地理上相距甚远、生态条件迥异的四个地点种植,其株型并无太大的差别。可是,大多数品种在不同条件下栽培,株型都有较大的变化。比如,铁丰18号在每亩5370、9760和12800株三种密度下种植,株高分别为77.7、86.5和106.8cm,分枝数差别更大,分别为20.3、11.3和7.8个,株型的变异达到了难以辨识的地步(董钻等,1984)。

大豆群体的自动调节能力很强,这是影响大豆株型的又一因素。按照de Wit(1965)的分类,大豆群体属于平叶型冠层,由于大豆叶的镶嵌性极强,在高产栽培条件下冠层覆盖严密。据我们(董钻等,1984)定株、定时观测的结果,大豆叶片有明显的日运动。从凌晨至黄昏,大豆各复叶的各个小叶都随着太阳的起落而有规律地起伏或扭转。总的趋势是叶片的正面朝向太阳。观测还表明,叶柄甚至幼嫩的分枝也能够起伏或扭转。角田(1959)曾设想,适于繁茂条件下的大豆叶片应当是窄而厚的、直立的。叶片始终直立似不可能。

上述实例说明,大豆的株型问题比禾谷类作物的株型复杂得多,因此也增加了大豆株型育种的难度。

三、源库关系与荚粒分布

大豆叶片的同化产物有明显的“局部利用性”,这一点已为国内外许多利用示踪原子的研究所证实(Беликов,1957;陈铨荣,1963;高金芳,1963)。近年来的一些研究又表明,大豆荚果不但从所在节的叶片获得同化产物,而且还从若干个邻近的叶片获得(Карпов,1976)。王滔等(1983)的研究证实,去叶节上的荚的重量相当于有叶节荚重量的60%以上。这类研究结果表明,大豆的同化产物在分配上有较大的补偿作用。不过,这种补偿作用与大豆叶片同化产物的“局部利用性”并不矛盾。

应当指出,大豆“叶—荚”的密切关系不只是表现在单株上,同时也表现在群体上。刘士达等(1963)注意到,大豆群体干重特别是花荚干重的垂直分布与叶面积的垂直分布相吻合。我们对大豆盛花期和成熟期所进行的群体大田切片结果证实,叶面积多的

层次，籽粒产量也高，反之亦然。二者的相关系数为 $0.932-0.937$ ，达到了极显著水准。在另一项实验中，我们将盛花期和成熟期的大豆植株垂直分成三等分以考察各层叶面积指数与粒重的对应关系，结果证明， $r=0.8096$ ，相关极显著（孙卓韬等，1984）。

如所周知，大豆植株的荚粒分布与结荚习性有着密切的关系。我们曾对76个大豆品种进行了测定和分类。若按粒重的垂直分布，可分作三类，即：上层型，粒重的60.5%集中在上层，中层和下层分别有35.2%和4.3%；中层型，粒重的50.0%在中层，上层和下层各有25.8%和24.2%；均匀型，上、中、下层的粒重各有42.6%、46.6%和10.8%。这三种类型分别与有限、无限和亚有限结荚型相吻合。

76个品种若按粒重的纵向分布看，则可分作主茎型和分枝型两类。主茎型的粒重76.5%分布在主茎上，23.5%在分枝上；分枝型的粒重，主茎和分枝分别拥有50.7%和49.3%。

如前所述，大豆的荚粒分布是与叶面积分布相对应的，要想改变荚粒（库）的分布，首先就要改变叶片（源）的分布。最突出的事例是凤交66—12。该品系的主茎和分枝顶部都着生着长达10—30cm的长花序，上面结10—20个荚，这样大的“库”是以顶部面积在150—200cm²的大叶——“源”所保证的。想缩小顶叶以改善光照，又保住这样多的荚的两全之策是很难行得通的。

四、几个生理指标的评述

据现在所知，在大豆株型育种上，除了考虑株高、结荚习性、分枝性、叶片大小等形态指标而外，也已应用了以下一些机能性性状指标：

1. 叶片光合强度

作物产量明显地依靠光合作用这一事实往往会导致一种似乎合乎逻辑的推理，即：叶片净同化率提高，产量也将增加。可是，Watson 还在1947年就曾经通过试验作出了如下结论：用育种方法或栽培方法使净同化率提高的可能性不大，提高产量必须主要通过叶面积的控制。近年来许多作物生理学者（Evans, 1975; Burris 和 Black, 1975; Cooper, 1976; Ничипорович, 1979; deWit, 1979; Kramer, 1980）都一再阐述了同一个意思，即：在作物叶片的光合强度和生产力之间没有稳定的和恒定的相关性。不过，日本的一些研究者其中包括武田等（1957）、村田（1961）、小岛（1972）却指出，在大豆生育后期干物质生产速度与光合强度（或净同化率）是呈正相关的。张荣贵等（1979）的研究证明，大豆开花末至鼓粒期，净同化率与产量呈高度正相关。Пенчук（1980）对不同熟期的6个大豆品种进行了考察，认为在生育期相同的情况下，净同化率高的品种，其籽粒产量也高。杜维广等（1982）指出，生育期相近的大豆品种（系）结荚期的光合速率与产量呈正相关；但生育期相差悬殊的品种的光合速率与产量呈负相关，这可能是由于叶面积指数小、光合势低的缘故。

我们对8个大豆品种的测定表明，全生育期平均净光合率与生物产量和经济产量之

间不存在必然的联系。比如, Amsoy 的平均净光合率为 $4.46\text{g}/\text{m}^2 \cdot \text{日}$, 籽粒产量为 $192\text{kg}/\text{亩}$, 而铁丰 18 号的平均净光合率为 3.83g , 籽粒产量却为 241.9kg (董钻等, 1979)。郝欣先等 (1987) 对 42 份大豆产量资料的相关测定证实, 光合效率与大豆株粒重、株茎重、株茎粒重均无关, 相关系数分别为 0.0739 、 0.0434 、 0.0545 。

2. 比叶重

小岛等 (1965)、Dornhoff 等 (1970) 都认为比叶重与光合强度有密切的关系, 这个参数可以作为选择高光效大豆的一个指标。不过, 据 Bowes 等 (1972) 测定, 在不同的光照强度下, 大豆比叶重与光合强度之间的相关性是不稳定的。小岛 (1972) 根据三年的实验证明, 比叶重与大豆植株下层叶的光合强度呈正相关 ($r=0.71-0.80$), 而与上层叶的光合强度的相关性较小 ($r=0.34-0.40$)。我们测定了 29 个品种 (系) 盛花期植株顶叶以下第 4、5 叶的比叶重与成熟期单株生物产量的相关性, 结果表明, $r=0.3345$, 相关不显著 (董钻等, 1979)。类似的结果也见于其他研究者的报道 (El-Sharkway 等, 1965; Brinkman 等, 1978)。

苗以农等 (1982) 研究了 20 个大豆品种的比叶重, 结果证明, 品种之间比叶重确有差别, 同一品种的比叶重因测定年份、生育时期、一日中的测定时间不同而不同。比叶重还因叶位、种植密度、肥水条件变化而变化。可见它不能算作一个稳定可靠的生理指标。苗以农和徐克章 (1983、1984、1986) 的研究证明, 高产新品种的叶片栅栏细胞多为 3 层, 而且栅栏细胞数量多, 叶片也较厚; 一般品种叶片的栅栏细胞只有 2 层。这个性状可能有利于增加光合作用器官的内表面积, 也可能增加单位叶面积的叶绿体数量。看来, 叶片栅栏细胞层数可能成为高产株型育种的间接选择指标。

3. 叶片叶绿素含量

在一定范围内, 光合速率与叶绿素含量呈正相关, 而超过了一定的范围后则相关关系不复存在, 叶绿素的最适含量为 $3.0-5.7\text{mg}/\text{dm}^2$ (Cooper, 1967)。Buttery 等 (1976) 对 48 个大豆品种 (系) 测定的结果表明, 单位叶面积内的叶绿素含量与光合强度相关极显著 ($r=0.67$)。我们于大豆盛花初荚期, 取 29 个品种 (系) 顶叶以下第 4、5 叶, 测定其叶绿素含量, 并统计了它们与单株生物产量的相关性, 结果表明, 每克鲜叶的叶绿素含量高的, 单株生物产量也高。 $r=0.4428$, 接近 1% 显著水准。叶绿素含量的高低通常表现为叶色的深浅和色调的浓淡。例如, 叶片呈草绿色, 每克鲜叶含叶绿素在 2.85mg 以下, 而呈紫杉绿色, 叶绿素含量在 2.75mg 以上 (可参见《色谱》一书)。

胡明祥等 (1980) 测定了 15 个大豆品种的叶片叶绿素含量, 证明它们与大豆产量呈正相关, $r=0.41$ 。他们认为, 通过测定叶绿素含量, 早期筛选高光效的杂交后代是可行的。杨文杰等 (1983) 的研究表明, 大豆鼓粒期叶片叶绿素含量与光合速率呈极显著的正相关 ($r=0.94$)。孙卓韬等 (1986) 的测定证实, 大豆冠层中各层叶片的叶绿素含量基本上是自上而下递减的。在测定时, 对这一点需加以注意。

4. 叶片含氮量

角田(1960)在谈到小麦和山羊草属的光合效率时曾经指出,野生种具有较高光合效率的原因之一是其叶片含氮量高,惟其叶面积小,产量才远远低于栽培种。我们从杨文杰等(1983)的报道中可以看出,野生大豆叶片全氮含量占干重的4.16%,栽培大豆占3.98%。相关分析证明,叶片全氮含量与光合速率呈显著正相关($r=0.84$)。但是,野生大豆的产量无法与栽培大豆相比拟是人所共知的。由此可见,至少在这项试验中,叶片含氮量与产量并不呈正相关。

小岛(1972)对日本和美国的38个大豆品种的测定表明,单位叶面积含氮量与光合强度之间有极密切的关系,相关系数在0.56—0.88之间。Pal等(1976)在研究大豆组织氮与产量的关系时发现,叶内全氮浓度和 $\text{NO}_3\text{—N}$ 含量与籽粒产量之间存在着很高的相关关系。胡明祥等(1980)分析了10个大豆品种叶片的全氮含量,结果证明,结荚期叶片全氮含量与大豆产量的相关系数为0.68,达到显著水准。同时,作者又指出,不同时期和不同叶位的叶片全氮含量并不一致,这是值得引起注意的。

从以上的评述中可以看出,叶片光合强度、比叶重、叶片叶绿素含量和叶片含氮量等都或多或少地可以用来作为大豆高光效株型育种的间接生理指标。同时还可以看出,这些指标中的任何一个都不是一成不变的。因此,在应用时要摸清楚在哪个时期、在什么部位取样最有代表性,最少出现偏差。不少生理专家提出忠告说,植株生理指标的测定结果,受多种内在和外界因素的干扰,如果测定次数比较少,只凭借一、二个点的数据下结论,往往是不可靠的(王天铎等,1963; Bone等,1972)。在进行大豆株型育种的生理指标测定时,对此当然应予以足够的重视。

五、关于株型育种需处理好的几个关系

1. 把增加叶面积和提高叶质量统一起来

武田(1973)在谈到提高作物群体光合作用的阶段划分时认为,第一阶段主要是通过扩大叶面积指数,第二阶段是通过改良株型,第三阶段是提高能量转换效率。这样截然的阶段划分似不十分恰当。因为株型的改良兼有提高叶面积指数和提高能量转换率的作用。现有的资料表明,大豆依靠叶面积指数4.32和6.70都可获得225kg/亩的产量。换言之,用12.5 m²和20.0 m²的绿色叶片都能生产出1kg的籽粒。如何以较少的叶片取得较高的产量是值得深入研究的课题。除了注重叶面积指数的大小而外,对于叶片的层次结构(即叶层密度)和叶片的各种质量性状,也应密切关注。

2. 把叶片性状的研究和高产单株特别是高产群体的研究统一起来

大豆生产是群体生产,大豆产量是群体产量,要建立高产的大豆群体,必须依靠理想的株型。理想株型应当同时具备优良的形态性状和生理功能。再好的性状最终还要依靠产量的高低来检验(孙寰,1986)。我们常常看到,表现在单叶上的优点,在整株水

平上,可能只有微小的优点或者没有优点,而在群体水平上则可能无优点可言。还有一层意思是:那些能提高生物产量的性状未必能提高经济产量。因此,要提倡把叶片性状、单株产量和群体产量三者结合起来研究。这是株型育种成败的关键所在。

3. 把大豆遗传研究和生理研究统一起来

株型育种涉及到作物遗传的问题,也涉及到作物生理的问题。因此引起了育种专家和作物生理专家的普遍重视。其实,早在理想株型作为一种概念提出来之前,我国的大豆育种家所始终坚持的生态型育种原则本身即包含了株型选择的意思(王金陵,1982)。近年来,一些育种专家更加重视对生理指标的选择。有的专家还为一定的生态区设计了高产品种的株型指标。而一些从事大豆生理研究的专家则在器官平衡、模拟株型、叶片性状等方面为大豆株型育种提供了一些参数。

遗传育种学和作物生理学的知识正在相互渗透,育种专家和生理专家正在相互接近。这一趋势预示着大豆株型育种将有长足的进展。

参 考 文 献

- [1] 王渭等,1983,大豆叶荚关系与产量的研究初报,大豆科学(1)。
- [2] 王金陵,1982,中国大豆育种的几个问题,第二次中美大豆科学讨论会论文。
- [3] 尹田夫,1983,大豆模拟株型的研究,作物学报(3)。
- [4] 孙 寰,1986,作物育种策略浅谈,吉林农业科学(4)。
- [5] 孙卓刚等,1986,大豆株型、群体结构与产量关系的研究,Ⅰ,群体中英粒分布规律,大豆科学(2)。
- [6] 杨文杰等,1983,大豆光合生理生态的研究,Ⅰ,野生大豆和栽培大豆光合作用特性的比较研究,大豆科学(2)。
- [7] 杨守仁,1984,水稻理想株型育种的理论和方法初论,中国农业科学(3)。
- [8] 杜维广等,1982,大豆品种(系)间光合活性的差异及其与产量的关系,作物学报(2)。
- [9] 李启明,1980,作物光合效率与产量的关系及影响光合效率的内在因子,植物生理学通讯(2)。
- [10] 陈恒鹤等,1984,大豆株型性状的相对遗传进度与配合力,大豆科学(4)。
- [11] 郝欣先,1987,北方夏大豆高产性状结构剖析,大豆科学(1)。
- [12] 苗以农等,1982,大豆光合生理生态,Ⅰ,大豆比叶重的变异性,大豆科学(1)。
- [13] 胡明祥等,1980,大豆高产株型育种研究,吉林农业科学(3)。
- [14] 徐克章等,1984,大豆光合生理生态的研究,Ⅳ,大豆不同节位叶片形态解剖的研究,大豆科学(1)。
- [15] 董钻等,1979,叶绿素含量及比叶重与大豆单株生物产量的相关性,沈阳农学院学报(2)。
- [16] 小岛睦男,1972,关于提高大豆品种光合作用能力的研究(苗以农等译),国外大豆生理研究(译文选编),吉林省农业科学院。
- [17] Donald C. M. 等,1979,生物学产量和收获指数作为禾谷类作物育种的标准,农业科技译丛(3)。
- [18] Evans L. T., 1975,作物生理学,农业出版社。
- [19] Kramer P. J., 1980,生理学在作物改良中的作用,华南农学院科技情报室编印。
- [20] Перуков В. М., 1981,大豆品种间的光合作用与产量,国外农学(大豆), (1)。