

大豆光合生理生态的研究

第13报 大豆叶片的光合速率和水分利用效率*

阎秀峰 许守民 苗以农

(东北师范大学生物系)

摘 要

大豆叶片的水分利用效率明显随生育期进程而变化。大体上从幼苗期到结荚期较低,而初生叶及鼓粒期、黄叶期叶片较高。光合速率随生育期进程呈单峰曲线变化,以鼓粒期最高。生殖生长期水分利用效率的日变化是早晚较高,9:00~15:00较低且变化平缓。不同层次叶片水分利用效率,在结荚鼓粒期自上而下依次增高,开花期无明显差异。

关键词 大豆;叶片;水分利用效率

水分利用效率能够反映作物对水分的利用情况,通过水分利用效率的研究,可以探讨光合作用与蒸腾作用的关系。大豆生长在温暖的春天和夏季,其水分利用效率从 $0.23 \sim 8.6 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1}$,变异幅度之所以这样大,是由于季节、试验条件和品种差异(Van den D. M. 1987)。改善作物管理和植物育种,能导致水分利用效率的实质性增加。有效的措施是增加叶面积、减少土壤蒸发和增加光的截获。通过水分利用效率,可以估计蒸腾的生物学意义与经济意义以及作物的需水量,为栽培管理提供参考依据。在水分是主要限制产量因素的地区,提高和改善大豆的水分利用效率是重要的。

水分利用效率有不同的表示方法,如 $\text{gDM} \cdot \text{kg}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1}$ 等(Frankling P. Gardner, R. Brent Pearce, L. M. Roger, 1985),本文以每蒸腾单位质量的水,所同化的 CO_2 的干重(C. L. Beadle 等 1986)即光合速率与蒸腾速率的比值($\text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$),表示大豆叶片的水分利用效率,探讨其变化规律及其与光合速率和蒸腾速率的关系。

* 第一作者在哈尔滨师范大学生物系工作。

本文于1989年4月17日收到

This paper was received on April 17, 1989.

材 料 与 方 法

供试品种:按育成年代选择东北地区大豆品种 24 个,播种于东北师大校内试验田,按一般农田管理。依实际生育日数分为:早熟品种有小黑脐、荆山朴、东农 4 号、黑农 8 号、黑农 26 号、合丰 25 号、黑农 29 号、黑农 32 号;中熟品种有大白眉、满仓金、铁荚四粒黄、小金黄、吉林 3 号、吉林 13 号、吉林 20 号、长农 4 号;晚熟品种有金元 1 号、集体 1 号、铁丰 18 号、辽豆 3 号、铁丰 24 号、阿姆索、吉林 21 号、8104、 γ 1.0—11—3。

采用 QGD—07 型红外线 CO_2 分析仪为主机,配合记录仪、数字万用表等组装成便携式野外光合测定系统,利用自然光照大田活体测定叶片光合速率。使用 L1—1600 稳态气孔计大田活体测定叶片的蒸腾速率。二者同时进行,平均测定至少 3 片叶片,每一测定项目多次重复,取平均值,计算水分利用效率光合速率/蒸腾速率($\text{mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)。

结 果 与 讨 论

1. 大豆叶片光合速率和水分利用效率的生育期进程

从表 1 可以看出,大豆叶片的水分利用效率明显随生育时期变化。分枝期(V_6 ,按 Fehr 的描述)到结荚期(R_{5-6})这一段生育时期内,水分利用效率的变化比较平缓,而且较低。初生叶(V_1 ,与幼苗期复叶分列)、鼓粒期(R_{6-8})和黄叶期(R_{7-9})叶片的水分利用效率较高。特别是初生叶,明显高于其它的幼苗期叶片。初生叶的光合速率明显高于其它复叶,同时其蒸腾速率则在全生育期最低,从而导致了初生叶较高的水分利用效率。在子叶的营养消耗殆尽,直至第一片三出复叶长出之前的较长的一段时期内,初生叶要提供幼苗继续生长的全部养分,其较高的光合速率及水分利用效率,对于幼苗的继续生长是很重要的。

从幼苗期到结荚期,叶片的光合速率和蒸腾速率以相近的速度增长,这段生育期内二者呈显著的正相关($r=0.789$),因而水分利用效率变化不大。蒸腾速率在结荚期达到高峰后迅速降低,而光合速率则进一步上升到鼓粒期才达到高峰,而后急剧下降。因此,鼓粒期的水分利用效率迅速提高。黄叶期的水分利用效率比鼓粒期还高,但此时期叶片已开始衰老,光合速率和蒸腾速率都已降至最低,因此,考察水分利用效率要同光合速率结合起来。

大豆在营养生长后期至开花结荚期日耗水量最大,并且水分供应对于产量形成极为重要(庞士铨等 1963,常耀中等 1983),这可能与这一段生育期内叶片低的水分利用效率有很大关系。

2. 大豆叶片光合速率和水分利用效率的日变化

从分枝期至鼓粒期共 5 个生育时期测定了 5 个品种大豆叶片的光合速率和水分利用效率日变化,测定间隔为 3 小时,数据为 6 个品种的平均值。从表 2 可以看出,光合速率及蒸腾速率的日变化均为单峰曲线。光合速率未发现有“午睡”现象,蒸腾速率与前人的研究

结果一致(潘瑞炽等 1964)。光合速率和蒸腾速率的日变化有着较好的正相关趋势,5 个生育期的平均值及分枝期达到显著水平,而结荚期和鼓粒期达到极显著水平(表 2)。

表 1 不同生育时期大豆叶片的光合速率、蒸腾速率、水分利用效率

Tab. 1 The photosynthetic rates, transpiration rates and water use efficiency of soybean leaves in different growth stages

不同成熟期大豆 Soybeans of different maturity	大豆生育期 Growing stage of soybean							平均 Average
	初生叶 V ₁	幼苗期 V ₂	分枝期 V ₃	开花期 R ₁₋₂	结荚期 R ₃₋₄	鼓粒期 R ₅₋₆	黄叶期 R ₇₋₈	
光合速率 Photosynthetic rate (μmol CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)								
早熟品种 Early	13.98 ±0.74	10.92 ±0.70	14.04 ±0.55	17.22 ±2.66	18.01 ±1.89	18.97 ±1.46	10.85 ±1.23	14.85 ±0.80
中熟品种 Median	12.00 ±0.45	9.68 ±0.43	13.02 ±0.77	16.25 ±0.84	19.21 ±1.64	19.56 ±1.07	9.62 ±1.09	14.19 ±0.37
晚熟品种 Later	13.84 ±1.17	9.77 ±0.58	13.16 ±1.01	16.65 ±1.71	19.73 ±1.96	20.61 ±1.63	11.13 ±0.87	14.98 ±0.74
平 均 Average	13.27 ±1.23	10.12 ±0.81	13.41 ±0.92	16.71 ±1.93	18.98 ±1.97	19.71 ±1.56	10.53 ±1.26	14.68 ±0.75
蒸腾速率 Transpiration rate (μgH ₂ O · cm ⁻² · s ⁻¹)								
早熟品种 Early	14.74 ±0.51	17.27 ±2.79	36.83 ±4.47	26.09 ±4.33	37.56 ±2.07	25.88 ±2.03	10.92 ±1.55	24.19 ±1.48
中熟品种 Median	12.49 ±0.70	17.63 ±2.72	22.61 ±3.32	34.46 ±3.04	32.44 ±1.42	26.29 ±2.36	11.23 ±1.19	22.45 ±0.91
晚熟品种 Later	15.92 ±2.01	24.04 ±4.21	28.12 ±5.10	33.82 ±2.94	35.98 ±2.44	27.10 ±3.94	14.48 ±2.23	25.64 ±2.16
平 均 Average	14.38 ±1.90	19.65 ±4.43	29.19 ±7.30	31.45 ±5.16	35.33 ±2.94	26.42 ±2.94	12.21 ±2.35	24.09 ±2.06
水分利用效率 Water use efficiency (mgCO ₂ · g ⁻¹ H ₂ O)								
早熟品种 Early	4.186 ±0.255	2.834 ±0.450	1.700 ±0.205	2.970 ±0.558	2.116 ±0.247	3.246 ±0.360	4.494 ±1.067	2.713 ±0.221
中熟品种 Median	4.241 ±0.250	2.471 ±0.384	2.575 ±0.311	2.097 ±0.271	2.602 ±0.146	3.305 ±0.397	3.789 ±0.369	2.785 ±0.100
晚熟品种 Later	3.856 ±0.900	1.835 ±0.291	2.106 ±0.294	2.176 ±0.228	2.422 ±0.276	3.393 ±0.376	3.437 ±0.462	2.616 ±0.072
平 均 Average	4.094 ±0.318	2.380 ±0.561	2.127 ±0.450	2.414 ±0.549	2.380 ±0.305	3.315 ±0.383	3.907 ±0.830	2.690 ±0.191

表2 大豆叶片光合速率和蒸腾速率的日变化
Tab. 2 The diurnal changes of the photosynthetic rates and transpiration rates of soybean leaves

生育期 Growing stage	项目 Light item	6:00	9:00	12:00	15:00	18:00	相关系数 C.C
分枝期 V ₆	光合速率 Pn	13.24	19.95	20.31	15.68	9.50	0.908 *
	蒸腾速率 Tr	13.56	28.67	25.10	25.03	12.04	
开花期 R ₁₋₂	光合速率 Pn	15.36	16.16	16.05	14.61	9.45	0.394
	蒸腾速率 Tr	12.45	25.83	32.80	32.48	17.68	
结荚期 R ₃₋₄	光合速率 Pn	13.78	18.13	19.81	19.05	12.63	0.960 **
	蒸腾速率 Tr	10.79	24.51	32.96	33.95	12.73	
鼓粒期 R ₅₋₆	光合速率 Pn	15.71	20.32	22.50	21.70	13.27	0.998 **
	蒸腾速率 Tr	14.37	22.50	27.47	25.20	10.46	
鼓粒末期 R ₇	光合速率 Pn	11.20	16.90	16.84	15.98	15.36	0.765
	蒸腾速率 Tr	8.34	15.56	22.01	15.74	9.96	
平均 Average	光合速率 Pn	13.86	18.29	19.10	17.10	12.04	0.941 *
	蒸腾速率 Tr	11.90	23.42	28.07	26.48	12.58	

Pn: photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); Tr: Transpiration rate ($\mu\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);

C.C., Correlation coefficient, * 显著, ** 极显著.

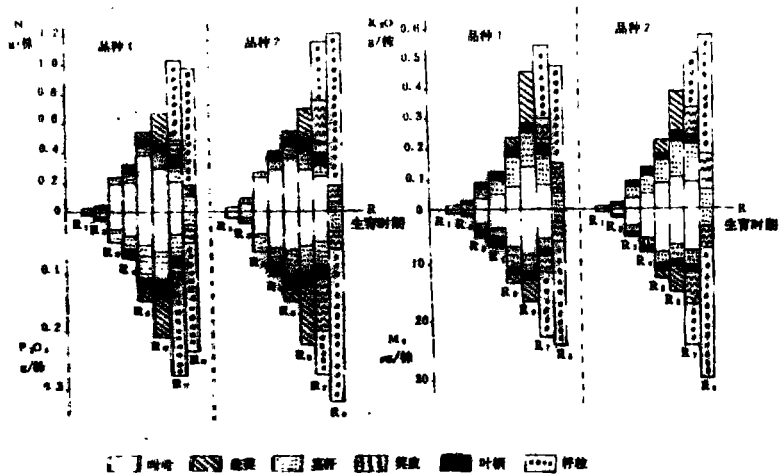


图1 大豆叶片水分利用效率的日变化

Fig. 1 The diurnal changes in water use efficiency of soybean leaves

各生育时期水分利用效率的日变化是不一致的,但大体都是早晚较高,中午以后较低.从5个生育期的平均值看,一日中6:00~9:00及15:00~18:00两段时间内的变化比较迅速,而9:00~15:00则呈现一个平缓状态,特别是12:00与15:00的值相差

很小(图1)。值得注意的是,分枝期、开花期、结荚期一日中水分利用效率的最低值均在15:00,而鼓粒期及鼓粒末期则在12:00,从分枝期到鼓粒末期,一日中水分利用效率的最低值明显地随生育进程在逐渐提前。董钻等(1984)测定 CO_2 浓度一天中早晚较高,中午较低,其变化幅度为254.0~550.4ppm,这种变化可能降低了大豆叶片中午的光合作用,从而与中午低的水分利用效率有关。

3. 不同叶位叶片的光合速率和水分利用效率

开花期大豆植株基本上郁闭封垄。对合丰25号、阿姆索、辽豆3号三个品种上、中、下三个层次叶片的测定表明,大豆叶片的光合速率及蒸腾速率在各生育时期都是从上到下依次降低,但差异程度因生育期而异,开花期各层叶片相差甚微,黄叶期的差别也不大,而结荚期及鼓粒期则呈现显著差异。

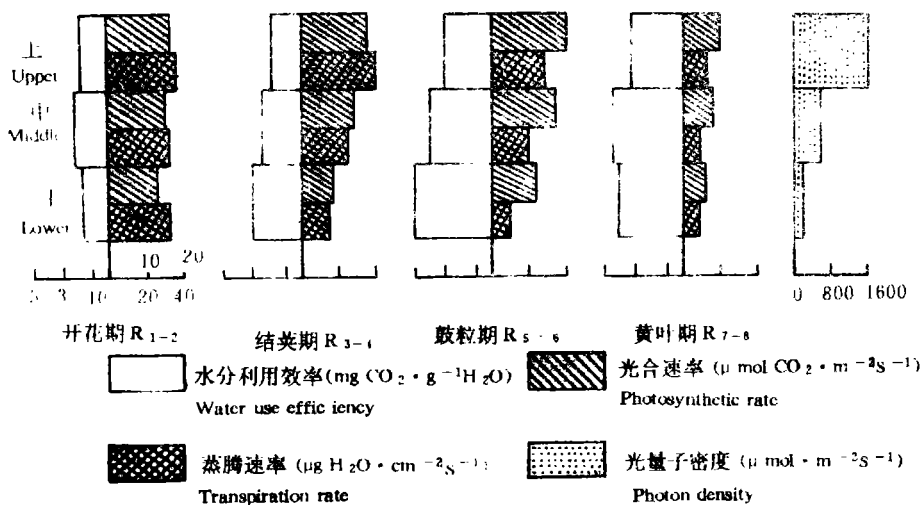


图2 不同叶位叶片的水分利用效率、光合速率、蒸腾速率及光量子流密度
Fig. 2 The water use efficiency photosynthesis and transpiration
of different leaves and photon density

开花期各层叶片的水分利用效率差异不大,从结荚期开始,不同叶位叶片的水分利用效率出现差异,鼓粒期差异最大。结荚期和鼓粒期下层叶片明显高于中、上层叶片,而中层叶片又高于上层叶片。水分利用效率自上而下的逐渐增高,是由于蒸腾速率下降的幅度要大于光合速率。光照是影响蒸腾的重要因子,不同叶位叶片接收到的光合有效辐射差异很大,上层叶片处的光量子密度明显高于中、下层叶片,中层叶片也几乎是下层叶片的三倍(图2),这可能是蒸腾速率自上而下迅速降低的主要原因。光合作用虽然也受光照影响,但董钻等(1984)报导大田中 CO_2 浓度越近地面越高,这可能补偿了一些由于光强减弱而导致光合速率的降低。

4. 不同品种大豆叶片的光合速率和水分利用效率

大豆叶片的光合速率存在品种间差异(小岛睦男1973,杜维广等1982)。从表1可以看出早熟品种叶片的光合速率开花期以前高于中晚熟品种,而结荚鼓粒期低于中晚熟品

种,这与叶片叶绿素(a+b)含量和全氮含量(%)随生育期进程的变化(苗以农等 1987, 1988)是一致的。大豆叶片的水分利用效率在各生育期品种间都有差异,但不同生育期的差异程度不同。幼苗期、分枝期、开花期的品种间差异较大,变异系数分别为 23.57%, 21.16%, 22.74%。黄叶期的品种间差异也较大,变异系数为 21.24%,这可能与不同品种叶片的衰老程度不一有很大关系。初生叶不同于其它节位叶片,品种间水分利用效率的差异很小,变异系数仅为 7.77%。

此外,老品种(60年代以前选育的品种)与新品种(60年代以后育成的品种)间的水分利用效率比较表明,初生叶及幼苗期、分枝期即营养生长期,老品种叶片的水分利用效率高于新品种,而开花期、结荚期、鼓粒期,即生殖生长期及黄叶期叶片则相反,但这种差异在统计上并不显著(表 3)。

表 3 大豆新老品种叶片水分利用效率比较($\text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$)

Tab. 3 The comparison of leaf water use efficiency between old and new soybean cultivars

	初生叶 V ₁	幼苗期 V ₃	分枝期 V ₆	开花期 R ₁₋₂	结荚期 R ₃₋₄	鼓粒期 R ₅₋₆	黄叶期 R ₇₋₈	平均 Average
老品种 Old cultivars	4.259 ±0.309	2.437 ±0.392	2.186 ±0.555	2.201 ±0.244	2.362 ±0.284	3.195 ±0.423	3.802 ±0.421	2.656 ±0.201
新品种 New cultivars	3.996 ±0.302	2.346 ±0.639	2.092 ±0.370	2.542 ±0.660	2.391 ±0.336	3.388 ±0.367	3.969 ±1.034	2.733 ±0.139
差值 Difference	0.299	0.091	0.094	0.341	0.029	0.193	0.167	0.077

大豆生育期间的耗水量与干物质产量及籽粒产量具有一定关系(丁希泉等 1982, R. Blanchet 等 1982, 竹岛博二 1983)。而且,多数研究者认为,开花期的水分供应对于产量的形成是很重要的(昆野昭晨 1979, 竹岛博二 1983, 高振福等 1986)。开花期是营养生长和生殖生长并行的旺盛时期,此时期高的光合速率及水分利用效率对于大豆生产是很有意义的。大豆开花期叶片的水分利用效率品种间有很大差异,而开花期不同层次叶片却差异很小,因此在开花期依据叶片光合特性及水分利用效率的测定数据对于选择高光合速率及水分利用效率的大豆品系可能是很有意义的。

参 考 文 献

- [1] 庞士铨等, 1963, 大豆生育各时期需水量的初步调查, 中国植物生理学会第一届年会论文(摘要)集, 1-2。
- [2] 潘瑞炽等, 1964, 大豆植株在一天中的生理变化, 植物生理学通讯, (2): 39-42。
- [3] 昆野昭晨, 1979, 農業と自然, 54(3): 374-380。
- [4] 丁希泉等, 1982, 大豆需水规律及灌溉技术与指标, 中国油料, (2): 31-35。
- [5] R. Blanchet 等, 1982, 几种大豆品种若干耗水特性和水分利用率的研究, 大豆科学, 1(1): 17-31。
- [6] 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): 131-135。
- [7] 常耀中等, 1983, 大豆需水规律与灌溉增产效果研究, 大豆科学, 2(4): 277-285。
- [8] 竹岛博二(汪福勤译), 1983, 地下水位和大豆产量与光合作用的关系, 国外农学—大豆, (3): 9。

- [9] 董钻等,1984,大豆群体的自动调节和群体内光强、CO₂的分布,大豆科学,3(2),110—119。
- [10] C. L. Beadle 等:生物生产力和光合作用测定技术,1986,科学出版社,50页。
- [11] 高振福等,1986,不同水分条件下大豆干物重增长的数学模型与应用,大豆科学,5(4),299—304。
- [12] 苗以农等,1987,大豆不同节位叶片叶绿素含量的变异性,大豆科学,6(1),21—26。
- [13] 苗以农等,1988,大豆不同节位叶片全氮含量的变异性,大豆科学,7(2),113—118。
- [14] Frankling P. Gardner, R. Brent Pearce, Roger L. M., 1985, Physiology of Crop Plants, 92—96。
- [15] Van Doren, D. M., Jr., D. C. Reicosky, 1987, Soybeans: Improvement, production, and Uses Second Edition, 411—413。

THE PHOTOSYNTHETIC RATE AND WATER USE EFFICIENCY OF SOYBEAN LEAF

Yan Xiufeng Xu Shoumin Miao Yinong

(Biology Department of North East Normal University)

Abstract

The water use efficiencies (WUE) of soybean leaves changed obviously in different growth stages. WUE was lower from V₃ to R₃₋₄ stages and higher in V₁, R₅₋₆ and R₇₋₈ stages. The changes of leaf photosynthetic rates showed a single peak curve during the whole growth stages and the highest value occurred in R₅₋₆. The diurnal change of water use efficiency during reproductive stages was relatively higher in the early morning and later afternoon, but it was relatively lower from 9:00 to 15:00 and varied gently. In R₃₋₈ stages the value of water use efficiency increased from the leaves at upper nodes to the leaves at lower ones. There was no difference in water use efficiency during R₁₋₂ while the difference was greater in podsetting and podfilling stages than that in the other ones.

There were difference in water use efficiency among different cultivars. The old cultivars showed higher water use efficiency in vegetative stages but lower in reproductive stages than the new ones. So it was suggested that higher water use efficiency in reproductive stages may be better to the growth of soybean seed.

Key words Soybean; Leaf; Water use efficiency