

# 大豆开花后的光周期反应\*

韩天富

(东北农业大学农学系, 哈尔滨, 150030)

## A REVIEW ON THE POST-FLOWERING PHOTOPERIODIC RESPONSES IN SOYBEAN

Han Tianfu

(Department of Agronomy, Northeast Agricultural University)

前人对大豆光周期反应的研究主要集中在光照长度对开花期的影响方面,而关于大豆开花至成熟阶段(以下称开花后)对光照长度的反应研究较少。近年的研究工作显示,光照长度对大豆的成熟期、农艺性状、化学品质及生理生化性状等都有明显影响。本文是这一领域研究概况的综述。

### 一、大豆开花后光周期反应的试验证据

一些研究者在分期播种试验中注意到,调整播期使开花后的日照长度变化时,大豆开花至成熟日数会发生变化。Johnson等(1960)发现,晚播使开花至成熟和终花至成熟的日数缩短。Lawn等(1973)指出,晚熟大豆品种初花后若遇长日照,初花至终花期和终花至成熟期将延长。Akhanda等(1981)发现,晚播条件下由于短日照的作用,开花期、开花至鼓粒期、鼓粒期及终花至成熟日数均缩短。

人工光照处理得出类似的结果。Garner和Allard(1920,1923)在关于光周期现象的早期论文中就发现,短日照能加速大豆品种Peking开花后的发育进程,长光照影响晚熟品种Biloxi的结实。Johnson等(1960)的结果表明,短光照下开花至结荚、开花至成熟、结荚至成熟日数均短于长日处理。Fisher(1963)发现,某些品种开花后若置长光照(20小时)下则不结实,需在初花1周后进行3天的短日照(12小时)方可结荚。开花前进行3天的短日照虽可使初花期提前,但不能使之结荚。Mann等(1970)把经短日处理的植株复置长日照下,发现子房的发育受抑。在Guamet等(1984b)的试验中,长日照使大豆品种生殖生长期延长9—78%。长光照不仅使荚的发育和籽粒的成熟延迟,而且使籽粒达到最大干重的时期推后(Raper等,1987;Guamet等,1984)。Kiyosawa等(1962)曾进行过开花后暗期

\* 谨以此文祝贺王金陵教授八十华诞。

本文于1994年6月30收到。This paper was received on June 30, 1994.

光间断的试验。其中,10分钟的光间断不足以抵销短日照对成熟过程的促进作用,而在暗期中给予30分钟和1小时的光照则有明显的作用。Morandi等(1988)用3小时的弱光间断暗期也发现延迟开花后发育的效果。深慧贤等(1984)通过人工补充弱光的方法设置了光照时间(光周期)相同而光合时间不同的试验。结果表明,短光周期处理比对照早熟2天,而光周期相同但光合时间较短的处理,成熟期并未提前。他们认为光合时间短、光合产物不足并不是导致大豆开花后发育进程改变的原因。Sinclair(1993)发现,120Lux的弱光即可明显延迟大豆早期生殖生长进程(R1-R5)。

韩天富等(1995a)通过一系列试验,证明不同成熟期的大豆品种开花后普遍存在着对光照长度的反应,这种反应属典型的光周期现象。他们将不同成熟期材料开花前用12小时短日照诱导同期开花,开花后在相近的温度条件下进行不同光照处理,发现随光照时数的增加,多数品种初花(R1)后各阶段明显延长。在15小时及以上光照下,供试15个品种初花至初荚(R1-R3)、鼓粒初期至生理成熟(R5-R7)等期平均值显著( $P < 0.05$ )或极显著( $P < 0.01$ )长于短日处理(12小时),其它各期也有所延长。在长光照下,一些晚熟品种不仅不能正常成熟,而且花荚脱落,新枝萌生,恢复旺盛的营养生长状态,表现出强烈的长日抑制作用。他们还用弱光延长光照和人工控温(人工气候箱)等手段设置了光合时间和温度相同而光周期不同的试验,结果发现弱光延长光照即可明显延缓大豆开花后的发育进程,并诱导晚熟品种出现开花逆转现象(reversion of flowering),证明大豆品种开花后对光照长度的反应不是由温度的变化所致,也不是由光合作用时间长短和同化产物的盈缺引起的,而由光周期的变化所致。为去除前期短日诱导的后效应(刘汉中等,1983;徐六康等,1990),他们选用较早熟品种,开花前种植在哈尔滨自然长光照下,开花后进行不同长度光照处理,发现短日照使生殖生长期明显加快。

## 二、大豆开花后光周期反应的品种差异

一般而言,晚熟品种开花后的光周期反应比早熟品种敏感。Nagata(1960)发现,夏大豆比春大豆、无限型比有限型、种粒较大的比小粒者开花后的光周期反应更加敏感。在Fukui等(1951)的试验中,晚熟的岩手2号比早熟的黄荚开花后受短日照的促进作用更大。成熟期相近的品种开花后对光照长度的反应也有差别。Polson(1972)用分属00或0成熟期组、前期光照反应迟钝的400个材料进行试验,发现其中部分材料在长日照下开花后阶段明显延长其它一些品种变化不明显。

韩天富等(1996a)选用来自中国不同大豆生态区的15个代表品种,在温度基本一致和人工控制光照的条件下,比较了不同产地、不同生育期、不同播期类型的大豆品种开花后光周期反应的差异。结果表明,大豆品种在开花后光周期反应方面存在着广泛的遗传多样性。中国大豆典型生态类型开花后光周期反应敏感性有以下顺序:南方秋豆>南方夏豆>黄淮夏豆>南方春豆、黄淮春豆>北方春豆。他们还发现,大豆品种开花至成熟期各阶段长度与该品种在自然条件下出苗至初花(R1)的日数正相关。供试的早熟品种开花后的光周期反应比开花前更加敏感,它们在生育期上的差别主要在于生殖生长期长度不同。

## 三、开花后光照长度对大豆农艺性状的影响

一些研究结果表明,通过人工光照处理使大豆生殖生长期长度改变时,农艺性状也会发生相应变化。开花后若处长日照下,大豆顶端分生组织的活动期将延长(Thomas等,

1983),节数、分枝数和分枝长度、叶数、株高等均增加,叶面积扩大,叶片脱落减少(Guiamet等,1984a,1984b)。由于营养生长的加强,干物质向营养器官分配的比例上升(梁慧贤等,1984;Cure等,1982;Guiamet等,1984a)。开花后光照长度改变时,花粉育性(Fisher,1963)、花荚的数量、分布、生长速度、脱落比例等均有变化。在多数情况下,短日照使最低着花节位下降,花荚数量减少,荚生长速度加快,每节荚数增多。

开花后的光照长度对最终产量性状也有不同程度的影响。长日照条件下,荚数、粒数增多(梁慧贤等,1984),百粒重下降(Cure等,1982;Guiamet等,1984b),产量基本不变或有所提高(梁慧贤等,1984)。

Morandi等(1988)在大豆品种 Hood75(属第Ⅵ成熟期组)开花后设置3种不同的光照处理:(1)短日照(9小时)(SD);(2)短日照+暗期光间断(NI):在9小时暗期中施行3小时弱光处理间断暗期;(3)暗期光间断—短日照(NI—SD):先按(2)的方法处理39天,此后置短日照下。结果发现,花荚期和鼓粒期以SD为最短,NI—SD次之,NI处理最长。与SD相比,NI处理中分化的花荚数和籽粒数高出1倍,但最终结荚数相近。SD处理中完全发育的粒数比例较NI更高,籽粒生长速度更快,最终产量与NI相当。NI—SD处理花荚期的光间断增加粒数,以后的短日照加快鼓粒速度,从而使NI—SD处理的最终产量显著高于NI和SD处理。

韩天富等(1996b)在人工控制条件下,研究了开花后的光照长度对大豆农艺性状的影响及大豆不同发育阶段长度与农艺性状的相关性。结果表明,开花后光照长度对农艺性状的作用除与光合时间有关外,还涉及光周期本身的机制。开花后延长光照时,生殖生长期延长,干物质积累量增加,结实器官的数量增多。在霜前可以成熟的前提下,长日处理可起到增产的效果。但如果光照太长将使成熟偏晚,营养生长过旺,造成霜前不熟和明显减产。试验进一步证明鼓粒期长度与粒重和产量密切正相关,并发现花荚期长度对产量形成也很重要。他们认为,中国东北大豆主产区开花前及花荚期的长日照有助于干物质的积累和较高花荚数量的形成,鼓粒开始后迅速缩短的日照条件有利于干物质向籽粒的运转,并促进籽粒的整齐成熟。

#### 四、开花后光照长度对大豆化学品质的影响

在环境条件与大豆化学品质的关系方面,以往的研究多注重自然生态因子的综合作用,对单一光照因子作用的研究很少,而开花后光照条件对大豆化学品质影响的研究更为鲜见,作者仅见到庞青玉(1984)的报告。她发现,开花至成熟阶段的弱光照使大豆蛋白质含量下降,并认为其原因是弱光下光合速率下降,光合产物减少。

韩天富(1994)在人工控制条件下,较系统地研究了开花后的日照长度对大豆化学品质的影响。结果表明,开花后的日照长度是影响大豆化学品质的最重要的生态因子之一。长日照下大豆蛋白质含量下降,油分上升,棕榈酸和油酸占油分的比例下降,亚油酸和亚麻酸的比例升高。日照长度对蛋白质含量的影响大于对油分含量的影响。所测5种脂肪酸受光照长度影响的顺序为:油酸>亚油酸>亚麻酸>硬脂酸>棕榈酸。花荚期和鼓粒期长度与化学品质性状关系密切,较长的开花后阶段有利于含油量和亚油酸比例的提高。他们认为,播期调节、异地种植对化学品质的影响及化学品质性状南北地理分布规律性的形成均与日照长度的变化有关韩天富等(1994)。他们的结果还表明,品种遗传特性对大豆化

学品质性状的影响大于日照长度的作用。

### 五、大豆品种开花后对开花前不同光照处理的反应

刘汉中等(1983)发现,开花前对大豆进行短日处理,不仅使开花期提前,而且可加速开花后的发育进程,他们把前期短光照加速后期发育的现象称为光照后效应。徐六康等(1990)进一步证明,对早熟品种吉林 3 号而言,开花前短日处理对花芽分化起始时间、开花期和开花前其它阶段都没有明显影响,但可使花芽分化末期和结荚提前,花芽分化数量减少,并影响株高、复叶数、单株荚数等。韩天富等(1995b)的试验结果验证刘汉中等(1983)提出的短光照后效应的存在,并证明这种效应广泛存在于包括超早熟品种在内的大豆品种中。前期短日处理对供试品种成熟期的促进远大于对开花期的促进作用。例如,开花前对早熟品种勃利半野生进行 12 小时短日处理,开花期提前幅度为 10.2%,而成熟期的促进幅度为 40.8%;超早熟品种东农 36 开花期提前幅度为 -0.6%,而成熟期的提前幅度达 22.9%。可以看出,开花前的短日处理虽不能使早熟品种的开花期提前,但明显加速开花后的发育进程,即开花前的短日效应主要表现在开花以后。从整个生育期的变化来看,早熟品种对光周期也有一定的敏感性。他们提出,短光照对大豆开花前和开花后发育影响的机制存在相似性,大豆一生中光周期的反应是一个连续过程,由光周期诱导开启的基因表达过程或由此产生的某些物质,不仅可以诱导成花,而且可加速开花后的发育进程。这些物质或过程的作用方式具有持久性。

### 六、大豆开花后光周期反应的生理生化基础

研究表明,大豆开花后进行不同光照处理,会明显影响氮素代谢。在开花期进行长日照处理,使营养器官的含氮量下降(Guamet 等,1986),可溶性蛋白质占蛋白总量的比例升高(Guamet 等,1984a),其原因可能是长日照下碳水化合物的积累速度比氮素的同化速度快。鼓粒期的光照长度影响氮的运转方向。Cure 等(1982)发现,短日照使籽粒的含氮量升高,而营养器官的含氮量下降。梁慧贤等(1984)证明,短日照下氮素主要运往籽粒,而对照则以运往新生茎节的比例较高。可以看出,光照长度对大豆开花后氮代谢的影响与籽粒库的大小和活性的变化有关。

碳代谢是受光周期影响的另一类重要的生理生化过程。Casano 等(1984)发现,长日照降低营养生长期和鼓粒期 RuBP 羧化酶的活性,短日照则促进单位叶面积干物质的积累,但 CO<sub>2</sub> 的同化率并无显著变化。Morandi(1986)发现,短日处理使<sup>14</sup>C 标记的同化产物向籽粒的分配率提高。

韩天富等(1995c,1995d)研究了过氧化物酶活力和同工酶谱、叶片蛋白组分等生化性状在大豆开花后受光周期影响的趋势。结果表明,短日照下大豆叶片过氧化物酶活力和比活力升高,过氧化物同工酶谱和用 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳分析的叶片蛋白组分因不同光周期处理而改变,长、短日照下均有新的谱带出现。以上指标在开花前和开花后有一致的变化趋势,作者由此认为,开花后的光周期反应与开花前有相似的生化基础。

综上所述,大豆开花后仍存在对光照长度的反应,这种反应属典型的光周期现象,而不是由温度的替代作用,光合时间改变或前期光照后效应等引起的。大豆开花后的光周期反应有确切的生理生化基础,并且在大豆的干物质生产、产量构成和化学品质形成中起重要作用。大豆开花后光周期反应的研究,对于加深大豆乃至其它作物光照反应特性的研究

具有重要意义,并可为大豆生育期结构设计、生长发育和产量形成的人工调控提供依据。

### 参 考 文 献

- [1] 刘汉中、梁慧贤、张金峰. 1983. 北京农业大学学报, 9(3): 67-72
- [2] 庞青玉、刘汉中, 1986. 北京农业大学学报, 12(1): 101-105
- [3] 庞青玉, 1984. 硕士论文, 北京农业大学图书馆
- [4] 徐六康、钟金传、刘汉中. 1990. 中国农业气象, 11(1): 22-28
- [5] 韩天富、王金陵. 1995. 植物学报, 37: 863-869
- [6] 韩天富、王金陵. 作物学报, 1996. 22: 22-29
- [7] 韩天富、王金陵、范彬彬等. 1996. 应用生态学报, 7
- [8] 韩天富. 1994. 博士论文, 东北农业大学图书馆
- [9] 韩天富、王金陵、邹继军等. 1995. 大豆科学, 14: 283-289
- [10] 韩天富、王金陵、谭克辉等. 1995. 东北农业大学学报, 26: 214-219
- [11] Akhanda AM et al. . 1981. Indian J. Agric. Sci. . 51(4): 214-220
- [12] Casano LM et al. . 1984. Photosynthetica. 18(2): 161-167
- [13] Cure JD. et al. . 1982. Crop Sci. . 22: 1240-1250
- [14] Fisher JE. . 1963. Can. J. Bot. . 41: 871-873
- [15] Fukui J and H. Yarimizu. 1951. Japan. J. Breed. . 1(2): 86-90
- [16] Garner W. W. and H. A. Allard. 1920. J. Agric. Res. , 18: 553-606
- [17] Garner W. W. and H. A. Allard. 1923. J. Agric. Res. . 23: 871-920
- [18] Guimet J. J. and F. Nakayama. 1984. Japan. J. Crop Sci. , 53(1): 35-40
- [19] Guimet J. J. and F. Nakayama. 1984. Japan. J. Crop Sci. , 53(3): 299-306
- [20] Guimet J. J. , P. A. Balatti and E. R. Montaldi. 1986. J. Exp. Bot. . 37: 1611-1618
- [21] Johnson H. W. , H. A. Borthwick and R. C. Leffel. 1960. Bot. Gaz. . 122(2): 77-95
- [22] Kiyosawa S. and K. Kiyosawa. 1962. Japan. J. Crop Sci. , 30(4): 342-345
- [23] Lawn R. J. and D. E. Byth. 1973. Aust. J. Agric. Res. , 24: 67-80
- [24] Mann J. D. and E. G. Jaworski. 1970. Crop Sci. . 10: 620-624
- [25] Morandi E. N. . 1986. Plant Physiol. Suppl. . 80: 378
- [26] Morandi E. N. , L. M. Casano, L. M. Reggiardo. 1988. Field Crops Res. , 18: 227-241
- [27] Nagata T. 1960. Japan. J. Breed. . 10(3): 188-194
- [28] Polson D. E. . 1972. Crop Sci. , 12: 773-776
- [29] Sinclair T. R. 1993. Field Crops Res. . 31: 101-109
- [30] Thomas J. F. and C. D. Raper Jr. . 1983. Bot. Gaz. . 144: 471-476