

# 从大豆株型结构和生理生化特点看 选育超高产品种的趋势<sup>\*</sup>

苗以农 朱长甫 石连旋 许 月

(东北师范大学生命科学学院, 长春 130024)

PREDICTION OF SOYBEAN HIGH YIELD BREEDING TENDENCY  
UPON ITS GROWTH TYPE STRUCTURE AND PHYSIOLOGICAL-  
BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS

Miao Yinong Zhu Changfu Shi Lianxuan Xu Yue

(School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024)

禾谷类作物的“绿色革命”启示育种家从群体株型以及光能利用方面探求产量的突破。与禾谷类作物的穗状花序不同,大豆为节上结实,开花、结荚先后参差,时间很长,存在严重的花荚脱落现象。大豆理想株型模式理应与禾谷类不同。盖钧镒等(1990)认为,理想株型主要指植株高效受光态势的茎叶构成,还包括内在光合特性、物质积累与分配等源流、库的相应生理过程<sup>[16]</sup>。小岛睦男(1972)强调,大豆单位叶面积光合效率的提高如不能与改善受光株型同时实现,那么就不能增产,从这一点来看,当前应该优先利用改善株型来提高受光效率<sup>[18]</sup>。本文从国内外几例大豆每公顷产量 4500kg 以上的高产品种株型结构和生理生化特点,概述选育超高产材料的趋势。

## 一、株型结构和生育模式

1 株型结构 (1)密度 60–75 株/m<sup>2</sup>,半矮秆株高小于 75cm,适于窄行密植(行距 17cm)的有限和亚有限结荚习性品种<sup>[29,30]</sup>; (2)密度 19–23 株/m<sup>2</sup>,株高 100cm 左右,分枝 3–7 个,主茎节 20 个左右,单株荚数 48–56 个,单株粒数 105–122 个,百粒重 22–22.5g,叶片稍上举,株型紧凑的亚有限结荚习性品种<sup>[11–12]</sup>; (3)密度 15 株/m<sup>2</sup>,主茎长 70–80cm,分枝 5–6 个,主茎节 17–18 个,单株荚数 80–90 个,百粒重 24g 左右,上层叶片生长得宽而长,叶色浓绿有光泽,叶厚而充实,晴天进行明显的“调位运动”的有限结荚习性品种<sup>[19–20]</sup>。

2 生育模式 有限结荚习性的奥白目品种生育初期生长快,茎粗、节间短,长成分枝多和小叶多的营养体;开花期较早,结实日数长(从开花到成熟的日数为 84–91 天);开花后

\* 收稿日期: 1997–04–23

This paper was received on April 24, 1997.

2-3周后主茎生长大体停止,节数开始确定;开花后30天(结荚期)达最大繁茂期,叶面积系数达到6-6.5,生长量增加显著,干重增加最快<sup>[19 20]</sup>。

亚有限结荚习性的诱处4号品种生育模式与上述类似。植株日生长量前期随生育进程逐步加快,开花到结荚期19天,株高由43.0cm生长到88.6cm,日均生长量2.4cm为生长高峰期,叶面积系数达到最大值为6.15,进入鼓粒期,叶面积系数稳健下降至5.9<sup>[12]</sup>。

总之,生育后期植株维持较大的叶面积系数是受光株型良好,获得大豆高产的重要标志之一。

## 二、营养生长和生殖生长

大豆花序(花簇)分散着生在各个叶腋的茎节上,营养生长终止时间晚,小麦和水稻穗状花序生在顶端,营养生长终止早。大豆的营养生长和生殖生长重叠时间较长,在大豆营养生长和生殖生长重叠期间,逐渐生长着的营养器官(茎叶、根和根瘤)与生殖器官(花、荚)之间在光合产物的需求上存在着剧烈的竞争,特别是无限结荚习性的品种,开花期至结荚初期正是营养生长占优势的时期,其所蓄积的干物重约为地上部的40%,即使在此期间光合产物的供应相当丰富,也未必能使结荚率提高<sup>[21]</sup>。国分牧卫(1988)为改善生长型设计株型模式的试验表明,有限型的源的形成速度快且时间短,同化产物在源库间的竞争相对小些,比无限型有利,高产品种的库的形成时间长,这一点是无限型所具备的;他认为,以上两者长处兼备的,即具有源形成期间短,库形成期间长的生长型是适于籽粒生长的,理想的生育型将是源库竞争的最小者<sup>[22]</sup>。盖钧镒等(1990)用12个品种的试验结果表明,营养生长与生殖生长重叠期与产量呈极显著地负相关,达0.90,高产品种重叠期为生育期的14%(18.8天),显著短于中产和低产品种(均为22%或25.7天),并指出这一结果可能是由于高产品种营养生长与生殖生长重叠期短,减轻了营养生长与生殖生长间同化产物的竞争,有利于荚和籽粒的发育<sup>[16]</sup>。去荚后的有限、亚有限和无限结荚习性品种的比叶重和全N含量增加幅度的顺序为有限>亚有限>无限品种,而叶面积和光合速率增大的顺序与之相反,为无限>亚有限>有限品种,营养生长终止时间早晚的顺序为有限-亚有限-无限品种,而营养生长和生殖生长重叠时间长短的顺序则为无限-亚有限-有限品种<sup>[9]</sup>。进一步研究表明,营养生长与生殖生长对光合产物的竞争势的顺序为无限>亚有限>有限品种。实践证明,美国的半矮秆大豆和日本、中国的超高产大豆多为有限和亚有限结荚习性品种。

## 三、光合作用与干物质生产

大豆的产量与产量构成因素(结荚数、一荚内的粒数、百粒重)中的有效结荚数关系密切。有效结荚数由开花以后植株不倒伏,中下层叶受光姿态好,光合效率高,最大光合速率持续时间长,干物质生产的绝对量高和在干物质生产量中籽粒所占的比率高(经济系数或收获指数高)决定。大豆表观收获指数(单株粒重/成熟时植株地上部不含叶片单株重)在大豆育种中可作为衡量产量的指标<sup>[3]</sup>。

许多研究表明,大豆叶片的光合速率尤其鼓粒期冠层的净光合速率与产量相关<sup>[13 15 27 28 32]</sup>,已选育的高产品种具有高的光合速率<sup>[31 33]</sup>。C<sub>3</sub>植物中,RuBPC(1,5-二磷酸核酮糖羧化酶)是光合环中的关键性酶,在饱和光强下,它的活性与光合速率、产量呈正

相关<sup>[14]</sup>。高光效高产品种诱处 4号不仅有较高的光合速率和 RuBPC活性,而且 C<sub>4</sub>-途径有关的 NAD(P)苹果酸酶和丙酮酸双激酶活性也较高,说明在 C<sub>3</sub>-大豆植物中存在着活跃的 CO<sub>2</sub>-羧化作用,从而有利于提高光合效率<sup>[1]</sup>。光合势是单位面积上的某生育阶段的叶面积(m<sup>2</sup>)和其光合时间(d)的乘积,是一个双向的综合指标,光合势越大,光合产物积累越多,产量越高。诱处 4号每公顷产 4554.23kg,总光合势为 2757174.20m<sup>2</sup>·d;结荚至鼓粒期,同化产物主要供应豆荚,17d的光合势达 963890.40m<sup>2</sup>·d,占总光合势的 34.96%;结荚鼓粒期净光合生产率也达最大值为 9.53g·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>最终平均净光合生产率为 5.65g·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup><sup>[11 12]</sup>。这说明,结荚鼓粒期较大的光合速率和净光合生产率是取得高产的关键。

干物质生产的绝对量高和经济系数或收获指数大是超高产品种的必要条件。诱处 4号和荷 9206每公顷最终生物总产量分别为 15579.44kg和 15499.5kg,经济系数分别为 29.2%和 31%,粒茎比分别为 0.5和 0.53<sup>[12 10]</sup>。日本高产品种奥白目和铃丰成熟期生物产量为每公顷 9000-10995kg,籽粒产量达到 4995-6000kg,收获指数高达 56-60%,籽粒生产效率<sup>[19]</sup>。

#### 四、氮素和碳水化合物在各器官中的积累

大豆结荚效率则因幼荚期每一节的碳水化合物量越多而越高。大豆高产的另一因素是必须向着生荚提供大量的氮素和光合产物<sup>[26]</sup>。

籽粒产量 5280kg/ha的奥白目成熟期氮素和碳水化合物积累量,分别为 350kg/ha和 820kg/ha的高水平,特别是幼荚期以后积累量,氮素高达 200kg/ha,碳水化合物高达 600kg/ha<sup>[19 25]</sup>。藤井弘志等(1987)分析,高产大豆鼓粒的前半期,籽粒只能积累总氮的 50%,总碳水化合物的 64%,而相当量的氮素和碳水化合物是在鼓粒期的后半期积累的<sup>[26]</sup>。伴随着大豆生长发育,氮和碳水化合物在茎叶、荚、籽粒中积累情况是:

1 从生长发育的各器官氮素浓度(全 N含量%)来看,叶片到荚伸长中期一直维持在 5%以上的高值,鼓粒中期以后明显下降;茎、叶柄到生育中期为止维持一定水平,以后缓慢下降,在开始向荚、籽粒积累之后,在茎叶的积累速度由正变负;荚在幼荚期是 5%,但以后急剧下降。籽粒维持在 6-7%的水平<sup>[25]</sup>。据测诱处 4号氮的积累情况与之相似,结荚期前各期 60%的氮集中在叶片中,至鼓粒期下降明显,成熟时叶中的氮仅占 9.58%,籽粒中氮占总量的 76.33%,说明叶片是氮的暂时贮藏库,鼓粒后运至籽粒<sup>[12]</sup>。各营养器官向籽粒转运的氮素,其中 50%左右来自叶片,表明叶氮对籽粒形成具有很大作用<sup>[2]</sup>。

2 开花以后在叶片的碳水化合物的浓度,积累速度暂时降低,相反茎和叶柄则增加,从荚伸长中期到鼓粒中期茎叶中碳水化合物浓度达最高值,以后急剧减低,在荚、籽粒的碳水化合物积累速度,从荚伸长中期到鼓粒中期为最高。鼓粒中期以后光合速率迅速降低,所残留在茎叶中的碳水化合物向籽粒转运,叶中碳水化合物 36%转运到荚和籽粒中,要可以认为对鼓粒来说,这是极为重要的<sup>[24 25]</sup>。

3 伴随着各部位器官生育的进程,碳水化合物浓度变化中,特别是叶柄的碳水化合物浓度从开花期以后到鼓粒中期上升,含有量也以高水平发展,在叶中合成的碳水化合物顺利地转运到叶柄,这对提高结荚率是非常有利的<sup>[25]</sup>。

4 叶片的 C/N比,到荚伸长中期以 1-2的低值推移,以后上升。叶柄中的 C/N比,

任何时期均比其他部位高,特别是鼓粒中期呈 10– 11 的高值,是碳水化合物优势部位,起着向最终的库 – 豆荚、籽粒供给光合产物的中间库的作用<sup>[23–26]</sup>。

## 五、氮和磷营养

大豆高产另一条件是必须对已结荚能够提供大量的无机尤其氮磷营养元素,每公顷产量 4995kg 的大豆要求氮素每公顷大约 345– 400.5kg,其供给源有施肥氮素、地力氮素和根瘤固定氮素;吸收量是:根瘤氮素每公顷 124.05– 186kg 占 47– 58%;地力氮素每公顷 120– 130.5kg 占 37– 48%;施肥氮素每公顷施氮肥 25.05kg,而吸收量每公顷则为 12– 15kg<sup>[23]</sup>。这样,地力氮素作为大豆氮素供给源与根瘤一样占居重要地位,越高产土壤肥力的作用贡献越大。

每公顷产 4554.23kg 籽粒大豆,积累氮素 422.658kg,积累磷素 53.751kg,每生产 100kg 籽粒和相应的秸秆需吸收氮素 9.281kg,磷素 1.180kg;结荚至鼓粒期分别积累氮素 224.759kg 和磷素 28.695kg,日均吸收分别为 13221.118g 和 1687.940g,二者均占总积累量的 53% 以上<sup>[12]</sup>。这说明,大豆生育中后期氮和磷营养对产量形成是非常重要的。

## 六、叶中光合产物的运输和积累、动用

大豆叶片光合产物的运输时间与小麦、水稻和玉米不同。小麦、水稻植物光合碳同化初级产物代谢的主要趋向是合成蔗糖,一边合成,一边有相当数量的蔗糖从叶中输出;玉米光合作用速率大,白天淀粉与蔗糖都有相当数量的积累,同时也有相当数量的蔗糖从叶中输出;但大豆叶片在光合作用的同时,光合产物输出较少,光合碳同化初级产物代谢的主要趋向是合成淀粉,并以淀粉的形式暂时贮藏在叶片中,夜间降解输出<sup>[16–17]</sup>。这一过程要比小麦、水稻消耗能量大,据观察叶肉组织不同细胞在整个生育期都呈“昼积夜出”的变化;第 2 层栅栏细胞及海绵细胞在鼓粒期以前基本处于长期积累而很少动用的状态,只是到了鼓粒期以后才被动用<sup>[4–5]</sup>。此时正值鼓粒中期叶片光合能力减少 50% 以上<sup>[34]</sup>。在具有 3 层以上栅栏细胞的叶片中,其多出的一或两层细胞的淀粉积累动用情况与其原母细胞的相同<sup>[4–5]</sup>。

大多数高产品种大豆植株中上部叶肉组织中存在 3 层栅栏细胞以及细胞具有较多的叶绿体数目和复杂的片层结构,增大了光合同化  $\text{CO}_2$  的能力<sup>[7–8]</sup>。第 2 层栅栏细胞和由它分裂来的第 3 层栅栏细胞除同化作用外,还有暂时贮藏淀粉,鼓粒末期全部卸出,满足蛋白质和脂肪合成需要的功能。大豆叶形态结构和生理的多样性,将为超高产品种选育程序提供选择性状之一。

# 小 结

超高产大豆品种株型结构和生理生化特征概括如下:

- 1 株高 100cm 左右或半矮秆株高 75cm 以下,秆强不倒伏,中下部受光态势好,叶片不早衰。每平方米结荚数 1000 个以上,总粒数 2500 个以上,百粒重 20g 以上。
- 2 营养生长和生殖生长重叠期短的有限结荚习性和亚有限结荚习性。
- 3 前期营养生长快而强,开花期较早,结实日数长,开花后 30 天左右达最大繁茂期,生育中后期保持较大的叶面积系数,结荚期的最大叶面积系数为 6– 6.5。

4 生殖生长期叶片具有较大的光合速率和净同化率,干物质生产绝对量高,籽粒占干物质生产中的比率高

5 结荚期至鼓粒中期茎叶积累较高的碳水化合物和氮素含量,鼓粒中期叶柄的总碳水化合物高,并有效地向着生荚提供大量的碳水化合物和氮素。

6 根系吸收养分、水分活力高,固氮能力强,因此,耕作栽培技术上必须提供高产需要的土壤条件。

## 参 考 文 献

- [1] 戈巧英等, 1994, 大豆科学, 13(2): 139– 144
- [2] 李奇真等, 1989, 中国农业科学, 22(4): 41– 48
- [3] 杜维广等, 1989, 中国油料, (1): 25– 28
- [4] 许守民, 苗以农, 1988, 大豆科学, 7(1): 35– 40
- [5] 许守民, 苗以农, 1988, 大豆科学, 7(3): 211– 214
- [6] 沈允钢等, 1980, 植物生理学通讯, (2): 37– 41
- [7] 苗以农, 徐克章, 1986, 大豆科学, 5(3): 219– 222
- [8] 苗以农等, 1995, 大豆科学, 14(3): 251– 254
- [9] 苗以农等, 1996, 作物学报, 22(3): 368– 371
- [10] 苗保河, 1996, 大豆通报, (6): 23
- [11] 张性坦等, 1995, 大豆通报, (1): 21– 22
- [12] 张性坦等, 1996, 中国农业科学, 29(6): 46– 54
- [13] 张贤泽等, 1986, 作物学报, 12(1): 44– 48
- [14] 郝乃斌等, 1986, 大豆科学, 8(3): 283– 286
- [15] 游明安等, 1990, 大豆育种应用基础和技术研究进展, 江苏科学技术出版社, 36– 42
- [16] 盖钧镒等, 1990, 大豆育种应用基础和技术研究进展, 江苏科学技术出版社, 3– 12
- [17] 夏淑芳等, 1981, 植物生理学报, 7(2): 135– 141
- [18] 小岛睦男, 1972, 农技研报, D23 37– 154
- [19] 今野 周等, 1988, 日本现代农业, (1): 254– 259
- [20] 今野 周等, 1988, 日本现代农业 (2): 156– 160
- [21] 村田吉男, 1976, 几种主要作物的光合作用和产量形成 (郑丕尧译) 农业出版社, 25– 36
- [22] 国分牧卫, 1988, 农业技术, (5): 193– 197
- [23] 藤井弘志等, 1987, 农业及园艺, 62(4): 67– 74
- [24] 藤井弘志等, 1987, 农业及园艺, 62(5): 47– 51
- [25] 藤井弘志等, 1987, 日本土壤肥料杂志, 58(3): 316– 322
- [26] 藤井弘志, 1988, 日本现代农业, (12): 188– 189
- [27] Ashley D. A. et al., 1989, Crop Sci., 29 1042– 1045
- [28] Boerma H. R. et al., 1988, Crop Sci., 28 139– 140
- [29] Cooper R. L., 1985, In J. Janick (ed.) Plant Breeding Reviews, Vol. 3 289– 309
- [30] Cooper R. L. et al., 1991, Agron. J. 83 884– 887
- [31] Harrison S. A., et al., 1981, Crop Sci., 21 222– 226
- [32] Thompson J. A., et al., 1995, Crop Sci., 35: 1575– 1581
- [33] Wells R., et al., 1982, Crop Sci., 22 886– 896
- [34] Wittenbach V. A., 1982, Plant Physiol., 70: 1544– 1548