

从大豆产量形成生理特点探索 特异高产株型的创新^{*}

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)

EXPLORING THE IDEAL PLANT TYPE FOR HIGH YIELDING VIA
PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS IN YIELD FORMATION IN SOYBEAN

Miao Yinong Zhu Changfu Shi Lianxuan Xu Yue

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

从大豆与禾谷类作物产量形成生理的比较研究中,找出限制大豆产量形成的株型结构和生理特点,探索特异株型创新的必要性和可能性。

1 产量构成因素

禾谷类作物花序和结实器官着生在植株茎顶端或腰部,产量是由单位穗数、一穗受精粒数、每粒重构成的,功能叶片着生在植株上部或中部,靠近结实器官,受光好,光合产物运输及时集中,有利于结实器官的发育。大豆的籽粒产量是用单位面积上株数、每株荚数、每荚粒数和粒重计算的。从理论上推测,株数、荚数、荚粒数愈多,籽粒愈重,产量也愈高,但实际生产中,以上几个因素是互相影响、互相制约的。单位面积上植株增多,可能引起单株荚数、荚粒数的减少和粒重的降低。实质上大豆籽粒产量是由单位面积所生产的总粒数乘以平均一粒重构成的。总粒数是结实胚珠数,也就是总胚珠数减去在胚发育过程中停止发育成籽粒的胚珠数。胚珠数是由荚数乘以平均一荚的胚珠数。荚数是指开花到成熟之间没有脱落的全部的荚。然而,大豆花序与禾谷类作物不同,生于茎的节上,因此,花数与节数和每节的花数有关。每个节的花数决定于每节的花簇数和留在花簇上没有落蕾、发育正常的花数。节数是主茎节和分枝节的合计数。

这样看来,节上结实的大豆与禾谷类作物茎顶端结实的株型相比,在大田生产上限制产量形成的因素更为复杂。

2 田间产量空间分布

大豆与禾谷类作物在源库关系上有明显的不同,叶与粒在空间上存在对应关系,产量分布于整个群体空间^[1]。

孙卓韬等(1986)对 76 个株型不同、结荚习性不同的大豆品种的粒重垂直分布,可将

^{*} 收稿日期 1999-03-29 Received on March 29, 1999

大豆品种分为上层型(有限)、中层型(无限)和均匀型(亚有限),以上层型为例,上、中、下层粒重的比例分别为上层 60.52%、中层 35.21%、下层 4.27%^[2]。贺观钦等(1989)观察到,亚有限和有限品种植株中上部籽粒重占全株的 80%左右^[3]。游明安等(1993)对 133 个地方品种、改良品种及品系的分析表明,单位面积产量、荚数/ m^2 和粒数/ m^2 在垂直方向上主要分布于上、中层,上、中、下各层产量分布比例平均为 56.9%、41.3%和 1.8%。荚数和粒数分布与产量分布类似,多数品种下层无荚。并建议选育具有亚有限结荚习性、多荚、密荚型品种,或利用顶生和腋生花序等特异型性状来扩大产量形成空间,可能是高产育种的重要途径^[4]。

3 产量形成和光合作用

3.1 产量形成过程 大豆花芽开始分化后,约经 20多天开花。全部开花约需 10–25天,从开花到成熟所需天数在 70–80天,因品种而异^[1]。据大庭等(1961)研究,每平方米的花数与开花前 30–35天内的日照时数呈高度相关^[5]。由此可知,着花的节数和每节的花数取决于花芽分化前的同化蓄积量。另外,结荚率是在开花开始后的 40天内决定的,它与开花开始后 30天的日照时数呈相关关系。再者,结荚率与开花期前后 8节以上的平均节间长度具有较高的负相关,也就是说,茎的伸长旺盛和日照量少时结荚率均低^[6]。表明了节间短、节多、荚多对产量形成的重要作用。

3.2 大豆光合作用特性 大豆与水稻同属于典型的 C_3 作物,具有明显的光呼吸作用,所固定碳素的 1/4左右被光呼吸所消耗,因此,大豆的光能利用效率比 C_4 作物玉米低。又由于大豆叶片属平展型,田间叶层遮蔽严密,透光率差,截取光能少,光能利用率低,产量在 2.76–2.87吨/公顷水平下,只有 0.76–0.81%;而水稻基本上是直立叶,透光率好,截取光能多,光能利用效率高,产量在 6.08–6.33吨/公顷情况下,则为 1.17–1.26%^[7]。据杜维广等(1982)测定大豆 24个栽培品种(系)间的光合速率为 $11.0\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ – $40.0\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$,平均为 $24.4\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ ^[8]。大豆光合作用的光饱和点在适宜温度 25°C – 30°C 条件下,约为 3万 lx –6万 lx ^[9]。大豆的产量与冠层的光合作用特别是鼓粒期间的 CO_2 同化作用有着密切关系。Christy等(1982)报导大豆籽粒产量很大程度上取决于季节光合作用。Wells等(1982)认为大豆结荚期和生理成熟期间的表现冠层光合作用曲线与种子产量呈正相关。

3.3 不同层叶片对产量形成的贡献 小麦自抽穗开花便进入籽粒形成时期,这时籽粒生长的物质来源主要依靠当时的光合产物,旗叶光合最强,其对籽粒产量的效应约占总叶片的 50%,叶位愈下影响愈小^[10–12]。另外,小麦旗叶具有特殊叶肉细胞形态构造和叶绿体亚显微结构,这些结构与其高光合强度密切相关^[13–14]。赵可夫(1981)指出玉米抽穗后不同层次叶片对籽粒产量的效应大小顺序是中部叶片>上部叶片>下部叶片,也就是说,果穗叶对籽粒产量效应最大^[15]。光合功能大与叶肉细胞形态具有多样性,果穗叶最复杂,四环以上细胞的比例最高有关^[16–17]。武占田友四郎、丸田宏(1956)用 CO_2 交换的直接测量和 ^{14}C 运输研究表明,对于水稻谷粒灌浆,顶部三片叶子是重要的。

邹冬生(1991)研究发现:吉林 20号大豆群体中单株各节位间叶片平均光合速率、平均光合面积、总光合势和总光合量与荚数、粒数及总粒重的高低分布趋势基本一致,均以中上部节位最大,基部和顶部节位最小^[18]。大豆同一品种植株中上部节位叶片的光合速

率、希尔反应活性、栅栏细胞层数、单位叶面积栅栏细胞数目以及栅栏细胞中叶绿体数目和叶绿体基粒的复杂程度均高于中部节位和下部节位叶片^[19]。大多数新品种或高产品中上部节位叶片具有较高的光合速率、较多的栅栏细胞和叶绿体数目及较大的叶片厚度^[20-21]。有限结荚习性的早丰1号中部叶片,较无限及亚有限的大白眉和小金黄1号的光合速率高,其活性持续也较长^[22],表明有限结荚习性大豆中上部及顶部节位叶片的光合总量对整株的光合总量贡献较大。鼓粒期中上部叶片光合速率及叶片功能期长短是影响产量的两个重要因素^[23]。

3.4 光合产物的运转和分配 禾谷类作物抽穗开花后,如小麦旗叶、玉米果穗叶均具有较高的向穗运输有机物质(有机¹⁴C和³²P)的功能,使叶片中的光合产物大部分(60-75%)运往穗^[11-12-15]。

大豆是节上结实“全身结荚”的作物。各个节位的叶片和豆荚都构成一个“源—库”系统。每个节位叶片光合产物主要是供给本节位的豆荚,较少相互“对流”。陈铨荣(1963)认为大豆开花期上中部位叶片的光合产物亦有39%集中分布于生长点、新生叶和伸长的幼茎,而少部分(15%)分布于自身叶腋中的花芽;结荚期上中下部叶片光合产物主要集中分布于自身(本叶腋)的豆荚,有局部利用的现象^[24]。这一对应的分配关系,在大田密植生产条件下,易导致植株下部花荚的脱落。

4 花荚脱落率与营养生长和生殖生长的竞争

在大田生产大豆产量形成过程中遇到不利的条件产生花荚脱落现象,脱落率占总花数的40-70%。严重者高达84%^[25-26]。实质上是一种能源和物质极大的浪费。大豆植株同一个节位上脱落的花蕾通常是最后分化的芽,而脱落的荚则是最早形成的荚。同一花簇,上部的花荚比中部脱落得多。同一植株下部花荚脱落率高,中部次之,上部少。花荚脱落的高峰多出现在开花末期至结荚期^[27]。

为什么大豆花荚脱落率比禾谷类作物籽粒败育率(一般为20-40%)高出一倍多呢?大豆花荚脱落除机械损伤、病虫害及气候骤变(如暴风雨等)外,与光照、温度、水分、种植密度有关。植株养分不足,尤其光合产物的不足,养分分配失调,是导致花荚脱落的主要生理原因。大豆与禾谷类作物不同:第一,营养生长和生殖生长同时并进的时期长;第二,开花前大豆植株的干物质生成量只占总干物质质量的30%。而禾谷类则为80%左右;第三,禾谷类作物开花后生产的光合产物大部分直接供给籽粒,而大豆不但要供应花荚和生长中的茎叶,还要有一部分运向根瘤,作为固氮的能量消耗。因此,在开花至结荚的一段较长时期,根和根瘤、茎叶、花荚三者之间争夺光合产物非常激烈,致使花荚得不到足够的养料而脱落^[28]。据分析,即将脱落的枯荚全糖浓度极低^[25-28]。这说明荚停止发育主要是由于糖类供应不足的结果,如前所述,在大豆开花和结荚时期,叶片的光合产物主要输送到本叶腋花荚“局部利用”,如果一个节上着生的叶片被遮阴而较早的脱落,这个叶腋的花荚就极易脱落。

Egli(1973)研究有限型和无限型大豆中干物质积累的方式表明:在始花期有限型已达其最大高度的84%,无限型达64%,有限型茎干重已达其最大的67%,而无限型则达30%;有限型产生其总营养物质的78%,无限型仅为58%。并指出在开花和结荚期间无限型产生了较多的营养物质,而营养生长和生殖生长之间对光合产物的竞争势是较大

的^[29]。换言之,短的营养生长和生殖生长重叠期能减轻对同化产物的竞争,有利于荚和籽粒的发育。这也说明了有限结荚习性品种比亚有限和无限结荚习性品种花荚脱落率低的生理原因。田佩占(1986)研究结果也表明,大豆植株进入结荚始期时,无限型品种的株高达到最大值的64.7–67.1%,亚有限型为90.0–98.0%,有限型已达98.3–99.4%;在同一时期,无限型品种的主茎节数达到最大值的78.0–84.0%,亚有限型为94.0–96.7%,而有限型已接近最大值(97.2–98.1%),因年份而异^[30]。Hicks(1969)得出结论:“在北部中心大豆生产区,有限型的茎可以作为高产品种的一个想望的特征”。

5 高产特异株型的创新

大豆在产量形成过程中,与禾谷类作物相比,存在节上结实、光合产物的“局部利用”性、植株总干物质生产量 $2/3$ 左右是在开花后形成的、营养生长和生殖生长重叠期长对光合产物竞争的剧烈性、花荚脱落率高等结构和生理特点,它们是限制产量形成的重要因素,启迪我们创造高产特异株型,开辟生理育种新途径的必要性。

5.1 育种目标 适应东北春大豆产区生态和现有耕作栽培技术条件,要求每平方米种植20株左右,每株结荚50–65个,每荚粒2–2.5个,百粒重20g左右,实现产量4500kg/公顷以上的育种目标。

5.2 特异株型 邱家训等(1993)在“对大豆高产株型认识”一文中,阐述了六七十年代以后由于生产条件的改善,适宜不同种植制度的要求和高肥力环境,出现主茎发达、中矮秆、秆强、节短、每节荚多、长叶多粒荚、中大粒或大粒、粒茎比较高的适应密植的亚有限结荚习性和有限结荚习性的主茎型品种。并指出八十年代以来已发现和研究特异株型性状主要有曲茎短节间类型、扁茎类型、长花序类型及短叶柄性状等。盖钧镒等(1990)认为,大豆高产理想型应当是:高生物产量和收获指数,有限或亚有限结荚习性,均匀–并重型(豆荚上中下分布均匀–主茎和分枝并重型)的产量空间分布,营养生长与生殖生长重叠期短,叶面积前期扩展快,达峰值所需时间短,后期叶面积下降缓慢,鼓粒期中上部叶片功能期长,叶片光合速率高^[31]。还有人提倡发挥植株中上位结荚优势,保证中上部的籽粒产量,选择主茎型、顶部花簇密集的有限结荚习性以及有关亚有限结荚习性等高产理想型的论述^[32–33]。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^[34]。花荚脱落率只有20–30%的新品种已被选出并应用于生产实际^[35]。

我们(1994)曾提出选育株型结构和生理性状相结合的有限结荚习性、长顶端总状花序或顶端穗状花序高产大豆类型的设想^[36]。同年用美国扁茎与中国普通有限结荚习性大豆进行远源(植株结构形态差异大)杂交,发现 F_4 变异多样化,已筛选几种新类型分别述之如下:

5.2.1 株高75–85cm,扁茎顶端扁冠状弯曲或不弯曲的花序,形成大量荚簇,10多个复叶集中(对生、互生或轮生)生长于花序下部,白花或紫花,荚灰毛或棕毛,花荚败育率约为20–30%,结荚45–75个,百粒重20–23g,生育期130–135天。

5.2.2 株高85–105cm,无分枝或有分枝2–3个,主茎节数为17–19个,有限结荚习性,植株中上部节间短(节间长为5cm左右),荚密集,上数10个节结荚为60–80个,11节以下花荚大部分败育,百粒重20–22g,生育期为140–145天。

5.2.3 株高70cm左右,有限结荚习性,植株中部有4–5个短分枝,荚密集于中上

部,结荚 110个,百粒重 17g左右,生育期 140天左右。

这些新颖株型、结构特异的材料,可能成为优良亲本加以利用。但由于使用由主茎与分枝合并长在一起突变而形成的美国扁茎^[37]作亲本,杂交产生的后代易分离和倒伏,需要继续用有限结荚习性秆强不倒伏短叶柄的品种进行再杂交,加以改良,并结合栽培措施测产,育成超高产新品系是可能的,对其生理和遗传基础进行深入的研究也是有意义的。

参 考 文 献

- [1] 董钻, 1997,大豆栽培生理,农业出版社, 16- 32, 127- 147
- [2] 孙卓韬、董钻, 1986,大豆科学, 5(2): 91- 102
- [3] 贺观钦等, 1989,大豆科学, 8(2): 129- 136
- [4] 游明安等, 1993,大豆科学, 12(1): 66- 71
- [5] 大庭寅雄等, 1961,日本作物学会纪事, 30 68- 71
- [6] 村田吉男等, 1976,作物の光合成と生态, 215- 224
- [7] 小田桂三郎等,姜恕译, 1976,农田生态学,科学出版社, 15- 24
- [8] 杜维广等, 1982,作物学报, (2): 131- 135
- [9] 杨文杰、苗以农, 1983,大豆科学, 2(2): 83- 90
- [10] 张邦恕, 1959,植物生理学通讯, 5 37- 39
- [11] 沈巩懋等, 1959,科学纪录, 3(9): 355- 357
- [12] 郑广华等, 1964,植物生理学通讯, 3 7- 16
- [13] 段续川等, 1965,植物学报, 13(2): 101- 104
- [14] 段续川等, 1974,植物学报, 16(3): 254- 262
- [15] 赵可夫, 1981,作物学报, 7(4): 259- 266
- [16] 王群英、胡昌浩, 1986,作物学报, 12(4): 273- 278
- [17] 王群英、胡昌浩, 1988,植物学报, 30(2): 146- 150
- [18] 邹冬生、郑丕尧, 1991,大豆科学, 10(3): 217- 225
- [19] 许守民、苗以农等, 1992,作物学报, 18(3): 191- 195
- [20] 苗以农、徐克章, 1986,大豆科学, 5(3): 219- 222
- [21] Boema H. R. et al., 1998, Crop Sci., 28 137- 140
- [22] 许守民、苗以农等, 1990,大豆育种应用基础和技术研究进展,江苏科技出版社, 43- 47
- [23] 游明安、盖钧镒等, 1990,大豆育种应用基础和技术研究进展,江苏科技出版社, 36- 42
- [24] 陈铨荣, 1963,植物学报, 11(2): 167- 177
- [25] 吉林省农业科学院主编, 1987,中国大豆育种与栽培,农业出版社, 127- 138
- [26] 王秋玲、谷传彦, 1998,大豆通报, 5 18- 19
- [27] 金善宝主编,中国农业百科全书农作物卷,农业出版社, 66
- [28] 田中明, 1982,作物比较营养生理, 159- 175
- [29] Egli D. B. and J. E. Leggett, 1973, Crop Sci., 13 220- 222
- [30] 田佩占, 1986,中国油料, (1): 37- 41
- [31] 盖钧镒、游明安等, 1990,大豆育种应用基础和技术研究进展,江苏科技出版社, 3- 12
- [32] 杨青春等, 1998,大豆通报, (2): 26- 27
- [33] 国分牧卫, 1988,农业技术, (5): 193- 197
- [34] 苗以农等, 1997,大豆科学, 16(4): 334- 338
- [35] 林建兴等, 1997,农业生物科学研究与农业持续发展,科学出版社, 83- 88
- [36] 苗以农等, 1994,大豆通报, (1): 23- 24
- [37] 田佩占等, 1997,大豆科学, 16(2): 113- 117