

东北师范大学生物系

《大豆生理》编写组 编著

③

大豆生理

科学出版社

大豆生理

东北师范大学生物系
《大豆生理》编写组 编著

内 容 简 介

此书是以我国多年来大豆生理研究成果为基础，并选用了一些外国资料，针对和大豆栽培关系密切的生理问题以及对这些生理活动的主要影响因素进行了探讨。其主要内容是：(1)大豆的生长发育过程和环境条件的关系，各生育时期的生理特点，并结合各生育时期着重讨论了根和根瘤、花荚脱落特性及其影响因素、成熟过程中籽粒内的生理生化变化等。(2)大豆叶片的光合作用和影响这一过程的各种因素，大豆各生育时期呼吸作用的变化、光合产物的运输、分配和积累，大豆群体的光能利用等。(3)大豆的矿质营养，包括常量元素和微量元素的生理作用、吸收和同化、营养诊断等，并着重对氮、磷营养进行了讨论。(4)水分生理包括水分的生理作用、吸收和蒸腾有关水分平衡及一生中需水规律等。

本书可作为农业科学工作者、植物生理学工作者和大专院校生物系师生的参考读物。

大 豆 生 理

东北师范大学生物系 编著
《大豆生理》编写组

责任编辑 黄宗甄

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981年10月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1981年10月第一次印刷 印张：9 3/8

印数：0001—4,160 字数：213,000

统一书号：13031·1727

本社书号：2354·13—12

定价：1.45 元

前 言

大豆起源于我国。在《诗经》等古代书籍中，就记载了我国人民在几千年以前种植大豆的情况。我国最早的农书，《汜胜之书》和公元六世纪撰写的《齐民要术》都介绍了大豆的栽培技术，勤劳智慧的中国人民，培育了能适应不同地理条件、抵抗各种病虫害的数千种大豆品种。数十年以前，中国曾经执世界大豆之牛耳，产量约占世界总产额的四分之三，出口额约占世界的85%。可是近数十年来，美国的大豆种植和产量大大地超过了我国，这是值得我们重视的。

中国大豆引到美国，是十九世纪的事情，一直到二十世纪初，美国才开始专门研究大豆，成立了美国大豆协会，选派专家到我国、朝鲜和日本考察大豆栽培技术和搜集资料和品种。在我国东北地区以及南方，采集了大批大豆品种。现在美国北部地区的大豆品种，其亲本材料主要引自我国东北地区；美国南部地区的大豆品种，主要引自我国长江流域。

近年来，几乎美国每个州都设立大豆栽培科学研究机构和试验站。大部分的农业科学刊物中都有大批有关大豆方面研究论文，美国的大豆种植发展迅速，收获面积从1928年的579,000英亩扩大到1973年的55,796,000英亩，45年间增长了96倍。总产量相应地从214,000多吨猛增到42,100,000多吨，增长达200倍。据统计，1977年至1978年度的世界大豆产量，接近73,000,000吨，其中美国大豆占64%，为46,700,000吨。

美国除了大大地鼓励农民积极种植大豆以外，美国科学

家在这数十年来的辛勤劳动和努力研究也是美国大豆种植事业迅速发展的一个因素。

我国栽培大豆有着悠久的历史和丰富的经验。多年来我国有关大豆的专业人员和各级科研网对大豆进行了大量试验研究工作，取得了不少成果。为了进一步推动我国大豆栽培和有关科研教育事业，我们编写了《大豆生理》一书。

本书是按作物生理的要求编写的，是从大豆栽培的需要出发选定的内容。第一章是大豆的生长发育，即大豆一生中各个阶段的形态和生理生态变化，并从它生长发育过程中选出几个在大豆生产上较为突出的问题，如光周期反应特性、根和根瘤、花荚脱落、在成熟过程中籽粒的生理变化等问题稍为深入的进行了探讨。第二章是大豆的光合作用、呼吸作用和光合产物的运输。着重介绍了各生育期光合作用和呼吸作用的动态及影响这些作用的因素，以及群体的光能利用等问题。第三章是大豆的营养生理，在前章碳素营养的基础上，探讨氮素营养和矿质营养，矿质营养以磷为重点，随着生产的发展，其他常量元素和微量元素营养的问题必将提到日程上来，所以对这些元素也适当的加以介绍。氮素营养部分分析了各种氮源间的关系和各生育期的氮素营养问题。第四章是水分生理。除介绍了水分在大豆生理活动中的意义外，特别着重就吸水与蒸腾以及大豆需水规律等进行了探讨。

在取材上为了体现大豆的生理特点，主要是使用大豆的材料，也选用了少部分其他豆科作物的材料。选用了一些外国材料。为贯彻理论联系实际的原则，在阐述理论之后极为简要地提到了有关技术方面的材料，力图为大豆栽培和选种工作提供一些参考。

在编写过程中对编写提纲、初稿、第二稿、第三稿先后经东北农学院王金陵教授及该院植物生理室同志、吉林省农业

科学院土壤耕作栽培所、黑龙江省农业科学院大豆研究所、吉林市农业科学研究所、哈尔滨师范学院生物系、吉林市科技局、舒兰县农业局及科技局等单位的有关同志,大豆丰产劳动模范王玉贤同志、黑龙江省绥化县新华公社五一大队、辽宁省开原县古城堡公社李家大队以及吉林省永吉、舒兰、桦甸等县的部分大豆生产社队的有关同志、东北师范大学生物系苗以农等同志提出修改意见。并曾向山西农业大学、中国农业科学院油料研究所、安徽农学院、江苏农业科学院、山东农学院、中国科学院植物研究所、黑龙江省合江农业科学研究所等单位有关同志征求意见,对这些单位和有关同志提出的宝贵意见表示感谢。东北师大生物系部分教师和学员参加了蒐集资料及编写初稿的工作,于振洲、李贵春同志帮助绘附图,顺致谢意。

执笔者限于水平,不当之处甚至错误在所难免,恳请批评指正。

东北师范大学生物系《大豆生理》编写组

1978年12月于长春

目 录

前言	i
第一章 大豆的生长发育	1
第一节 大豆的一生	1
第二节 大豆光周期特性	17
第三节 根与根瘤	27
第四节 大豆花、荚脱落的生理作用	42
第五节 种子成熟过程中蛋白质、脂肪的形成与积累	53
参考文献	70
第二章 大豆的光合作用	75
第一节 大豆叶片的光合作用	75
第二节 大豆的呼吸作用	100
第三节 光合产物的运输、分配和积累	109
第四节 大豆群体光能利用	130
参考文献	155
第三章 大豆的矿质营养	162
第一节 大豆的营养特点	162
第二节 大豆的土壤营养	165
第三节 氮素营养	168
第四节 磷素营养	204
第五节 钾及其他常量元素	217
第六节 微量元素营养	224
参考文献	236
第四章 大豆的水分生理	248
第一节 水分在大豆生理活动中的意义	248

第二节 吸水与蒸腾	254
第三节 大豆的需水规律	275
第四节 灌溉对大豆的影响	282
参考文献	288

第一章 大豆的生长发育*

大豆从种子萌发,经过出苗,发根,分枝,现蕾,开花,结荚,鼓粒以至成熟,即从种子到种子全部过程称为个体发育。

大豆的个体发育,包括生长和发育两种不同的生活现象;生长是指营养生长(即根,茎和叶的生长)和生殖生长(即花,荚和种子的生长);发育则是在形态建成中由生长向分化方面转化,也有指由营养生长向生殖生长的转化即所谓质上的变化。生长和发育需要的环境条件既有相同的地方又有不同的地方。在生产实践中,我们只有掌握大豆的生长发育规律,恰当地控制和促进,使营养生长和生殖生长协调的进行,才能达到丰产的目的。

大豆生长发育所涉及的内容很多,这里只是对大豆生产有关的几个问题,如大豆的一生,光周期反应特性,根与根瘤,花荚脱落的生理原因以及种子成熟过程中蛋白质,脂肪的形成和积累等加以探讨。试图为提高大豆产量和品质提供部分理论依据。

第一节 大豆的一生

一. 种子萌发和幼苗生长

(一)种子的形态结构

大豆的种子是由受精的胚珠发育成的,由种皮和胚两部

* 本章第一节至第三节由姜兆俊执笔;第四节由张恒普执笔;第五节由马丽玲执笔。

分组成。种子形状可分为球形、卵圆形、扁圆形等。种子大小通常以百粒重表示,百粒重 14 克以下为小粒种, 14~20 克为中粒种, 20 克以上为大粒种。种子的颜色可分为黄色、青色、褐色、黑色及双色 5 种,以黄色居多。种脐是种子脱离珠柄后在种皮上留下的痕迹,种脐在靠近下胚轴的一端有珠孔,发芽时胚根由此出生,另一端是合点,是珠柄维管束与种脉连接处的痕迹。

种皮是由多层细胞组织构成,由于表皮栅栏细胞的角质化,所以种皮是不透空气的,种脐区(脐间裂缝和珠孔)成为胚和外界之间空气交换的主要通道。干燥的种皮坚而硬对胚有保护作用。

胚是种子最重要的部分,苗即由胚发育而来。胚在外形上,可区分为胚芽、胚根、胚轴(胚茎)和子叶等部分。胚轴的上端连着胚芽,下端连着胚根,子叶着生在胚轴上。子叶着生点以上的胚轴叫上胚轴,以下的叫下胚轴(图 1-1)。

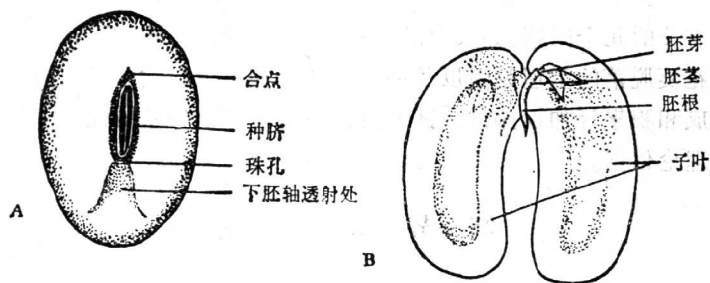


图 1-1 种子的形态结构

A.外形; B.内部。

大豆是无胚乳的种子,这是因为胚乳的养料在种子成熟过程中被胚所吸收,转移到子叶中,所以大豆种子看不到发达的胚乳,只有肥厚肉质的子叶。子叶占种子重量的 90% 左

右。种子大小和形状由子叶大小和形状来决定。

子叶含有大量的蛋白质和脂肪等营养物质，除此之外还含有丰富的维生素和矿物质，这些养料都是种子萌发和幼苗初期生长的物质基础。

子叶的内部结构与叶片基本相似，它的上下表皮层都是由一种小型立方体细胞组成的，在内表皮下为栅栏细胞层和海绵薄壁细胞层（图 1-2）。子叶在光下也能进行光合作用。

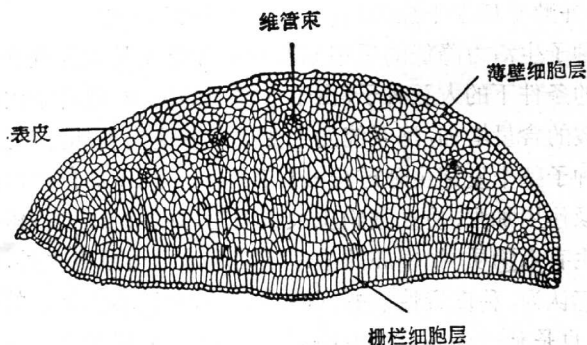


图 1-2 大豆子叶的横切面(引自今井清右卫门, 1951)

大豆种子的大小对种子萌发出苗和幼苗的生长都有一定的影响。一般来说小粒种大豆比大粒种具有抗旱性、抗寒性、耐盐性和耐瘠性强的特点，并且顶土能力也大，出苗率多。而大粒品种在适宜的条件下，有田间出苗率高、单叶面积大和植株较高的特点。

(二) 种子的生活力

种子的生活力是种子萌发的内在因素，只有具有生活力的种子，才能在适宜的环境条件下萌发出苗。种子由于贮存条件不当，或时间过长，生命力会逐渐降低，最后会完全丧失萌发的能力。通常把维持 50~60% 以上发芽率的最长贮藏

时间,称为种子适用年限。大豆种子的适用年限一般为2年。

大豆种子生活力降低的主要环境条件是温度和湿度。试验证明,大豆种子含水量为13.5~14%,温度为2°C,或是含水量为8~9%;温度为10°C时,经10年贮存发芽力仍保持在90%左右。而含水量为18%,温度为20°C时,经5~9个月,即全部失去发芽力。因此,生产上规定豆类种子安全贮藏的含水量为9~12%。一般情况下,大豆种子含水量不超过13%,并贮于低温干燥的场所,可以贮存2~3年。

种子生活力降低的生理原因很多,首先是因为处在高温多湿的条件下的大豆种子,由于水解酶的活动,使种子内游离脂肪酸的含量增加,酶系统发生变化或者受到破坏,因此在萌发时种子整个发芽生理过程被扰乱。其次由于高温多湿,种子呼吸作用加强,使贮藏物质大量消耗,并在贮藏物分解过程中产生有毒物质,损害胚的生理活动。除上述原因之外,还有的研究认为,种皮透性改变,胚中蛋白质变性和细胞核的逐渐退化,也是种子失去生活力的原因。因此,要保持大豆种子具有较高的发芽力,必须注意改善种子贮藏条件。

(三)种子萌发的条件和生理变化

1. 种子萌发的外界条件

(1) 水分 大豆种子萌发需要吸收本身重量1.2~1.4倍的水分,这是由于大豆种子中含蛋白质较多亲水性大的缘故。一般来说,土壤含水量为10~20%时,种子萌发良好;低于18%时,种子虽能萌发,但常常难于出土,影响出苗率,即使出苗,苗也不壮;低于10%以下时,则会引起严重缺苗。但是,土壤水分过多,由于土壤通透性不良和温度下降,也不利于种子萌发,容易造成烂种。

水分的主要作用是:使种皮软化,氧气容易透入,促进呼

吸；种子吸水膨胀可使种皮破裂，胚根可突破种皮伸出来；水可使原生质中凝胶转变为溶胶，代谢加强，促进胚根和胚芽的生长。

(2) 温度 温度是种子萌发的重要条件，一定的热量，是大豆种子萌发不可缺少的能量来源，如果土壤温度不适宜，尽管其他条件再好，种子也不能萌发。

温度主要作用是影响酶的活动，种子萌发的最适温度也就是酶活动的最适温度。因此种子吸水快慢与呼吸强弱，都与温度有密切关系。在一定温度内，温度越高，种子吸水越快，呼吸也越强，发芽也越快。大豆种子一般在日平均温度为 $6\sim 8^{\circ}\text{C}$ 时即能萌发，但很缓慢；日平均温度在 $18\sim 20^{\circ}\text{C}$ 时，发芽快而整齐；当温度高达 $33\sim 36^{\circ}\text{C}$ 时，发芽虽较迅速，但幼苗瘦弱。在大田播种层内，土壤温度为 $10\sim 12^{\circ}\text{C}$ 时，大豆种子可顺利萌发；在 $17\sim 18^{\circ}\text{C}$ 时，出苗迅速整齐；低于 9°C 时，种子即使发芽，也只能扎根不易出苗，这是因为低温情况下，胚轴伸长受到抑制，子叶不能出土。

(3) 氧气 大豆种子萌发需要充足氧气。氧的作用是促进种子呼吸作用，进而提供萌发时的物质和能量需要。此外，氧气还能促进淀粉酶的活动，蛋白质的合成和细胞的分裂分化等。因此，氧是种子萌发时物质和能量转化以及形态建成不可缺少的条件。因为大豆种子含脂肪较多，所以种子萌发时需氧量也大，呼吸系数小于1。

2. 种子萌发生理变化

大豆种子在适宜的水分、温度和氧气的条件下就开始萌发，萌发过程包括三个连续阶段，即吸水、萌动和发芽阶段。种子萌发所需要的时间，因品种和条件的不同而不同，一般来说，在适宜的条件下 $4\sim 5$ 天左右。

种子萌发时，子叶中贮藏的碳水化合物、脂肪和蛋白质

等,在酶的作用下发生很大的生理生化变化,同时这些物质的变化也随萌发时间的进程而改变着。

Hsu 等(1973)研究,大豆不同品种的种子萌发时,干物质的变化和总可溶性碳水化合物利用的情况有相同趋势。例如,含油量高的(22%)品种“霍克艾”(Hawkeye)和含油量低的 16% 品种“PI86002”,种子发芽后,子叶的干重都减少,而胚轴的干物重则相应增加(图 1-3)。

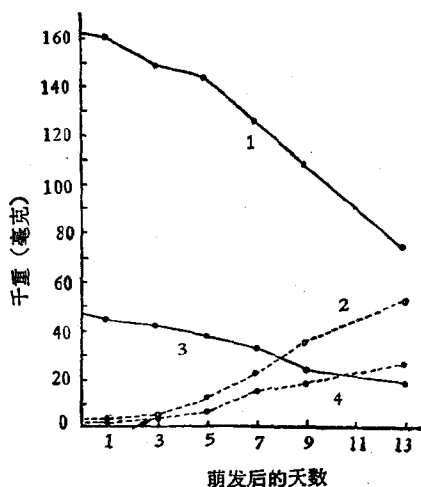


图 1-3 霍克艾和 PI86002 的子叶和胚轴干物重总量的变化

1. 霍克艾的子叶; 2. 霍克艾的胚轴; 3. PI86002 的子叶;
4. PI86002 的胚轴。

可溶性碳水化合物的含量,在种子萌发前为子叶干重的 15%,种子萌发后其总量急剧下降,比子叶干重下降的要快。胚轴中的总可溶性碳水化合物在发芽的头 5 天稳定增加,以后则下降。两个品种中还原糖变化情况也有相同的趋势(图 1-4)。

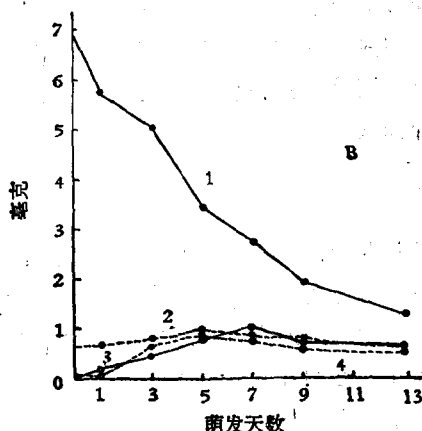
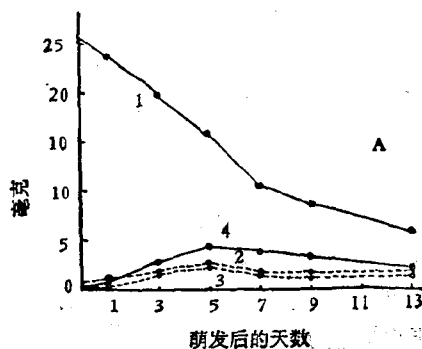


图 1-4 霍克艾和 PI86002 子叶和胚轴中可溶性糖和还原糖变化

A. 霍克艾; B. PI86002;

1. 子叶中可溶性糖; 2. 胚轴中可溶性糖;

3. 子叶中还原糖; 4. 胚轴中还原糖。

Hsu 的研究进一步指出: 子叶中的棉籽糖和水苏糖, 在萌发的第 3 天急剧下降, 前者是在第 7 天消失, 而后者是在第 9 天消失; 蔗糖在萌发的第 3 天以前是不断的增加, 而后一直下降; 果糖和葡萄糖在发芽第 1 天也就出现, 前者在第 5 天,

后者在第9天达最大值,而后则下降。

种子萌发时,子叶中脂肪的转化也有些研究资料,有的研究指出,大豆种子发芽第5天脂肪酶的活动达到最高峰,油分迅速分解。脂肪氧化酶在发芽的第4天最多,到第9天迅速下降到最大量的10%,过氧化氢酶的活动在发芽的第5天出现高峰,它们都是利用不饱和脂肪酸破坏时形成的过氧化物作为催化的底物。据研究,子叶中的含油量到发芽的第15天已下降到2%,油分碘值从140下降到120。

子叶中蛋白质在萌发时变化,有的研究指出,在发芽的头两周减少的速度和脂肪相同,以后下降很慢。也有的研究,大豆出苗后第一周内蛋白质的利用率较大,蛋白质的利用直到子叶衰老为止。因此,蛋白质的利用相对来说没有碳水化合物和脂肪那样彻底。

(四)幼苗生长

大豆种子萌发后,胚根先伸入土中,随着下胚轴的伸长,子叶带着幼芽顶出地面。子叶出土即为出苗。出苗后一天子叶很快展开。两片对生的真叶(单叶)随着幼茎继续伸长,约经4~5天展开。这两片真叶的形态和大小完全一样,都是胚芽内的原始体。当两片真叶展开后,幼苗生长高度一般在3.5~6.5厘米。

随着幼茎继续生长,第1片复叶出现,从原始真叶展开到第1片复叶展平大约10天左右,这时称为三叶期。此时幼苗植株已有三个节(子叶节、真叶节和复叶节),株高可达6~10厘米。

三叶期后,生长量逐渐增加,接着长出第2和第3片复叶,并随着气温的增高叶子的生长速度也加快。由于叶面积的增加,植株的光合作用也随着增强,对水分和矿质的需要也

增多。

大豆苗期约为 20~25 天，几乎占整个生育期的 $\frac{1}{5}$ 。这时茎粗约为总茎粗的 $\frac{1}{4}$ 。根系生长可达 30~40 厘米占总根长 $\frac{1}{3}$ ~ $\frac{1}{2}$ ，但因品种，温度以及土壤肥力的不同而有很大差异。

影响幼苗生长的主要环境条件是光照、温度、水分和营养，其中温度的影响最显著。幼苗对低温的抵抗力较强，在 $0.5\sim5^{\circ}\text{C}$ 的情况下，短时间内大多数幼苗不呈现受害症状，但生长受到严重的抑制。幼苗生长的适宜温度是日平均 20°C 以上。因此，在纬度较高的北方地区，适时早播和提高土壤温度是培养壮苗的重要条件。

二. 分枝与花芽分化

(一) 分枝特性

大豆从第 1 片复叶展开后，每一片叶的叶腋都有腋芽的分化。腋芽分化的能力与品种和气候条件的不同而不同。大豆叶腋的腋芽有两种，一是枝芽，二是花芽。一般在植株基部的几个节可由潜伏的枝芽长出 3~5 个分枝，中上部节常常由潜伏的花芽形成花序。

大豆不同品种分枝能力不同，根据土壤肥力决定播种密度时，应考虑和利用这种特性。有的为了充分利用分枝增产，就要选择分枝较强的品种进行稀植，俗语说：“大豆转开身，一株打半斤。”在靠主茎结荚增产的情况下，就应选择主茎粗壮而分枝力弱的品种进行密植。

大豆的分枝对产量的调节作用很大。试验证明，单位面积内植株的总茎数（包括主茎和分枝）每平方米在 45 个以下时，大豆产量随茎数的增加而提高，这说明在主茎和分枝不能充分利用空间地力时，就需要加大密度才能增产。当每平方