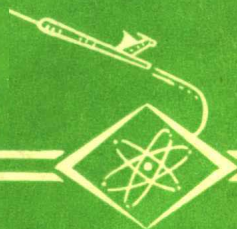


国外农业科技编译 (26)

大豆生理



沈阳农学院



国外农业科技编译(26)

大豆生理

目 录

- 一、大豆生理..... (1)
- 二、大豆的光合作用与产量..... (43)
- 三、大豆开花和成熟期的预测..... (54)
- 四、籽粒灌浆期放射性同位素磷和
 碳由大豆叶片运输的比较研究..... (59)
- 五、大豆籽粒干物质的积累速率
 及其与产量的关系..... (70)
- 六、大豆叶子在光合效率上品种差异的机理
 —— I 光合效率和叶绿体某些性状的相关性 (77)
- 七、大豆叶子在光合效率上品种差异的机理
 —— II 光化学反应效率与暗反应效率之间的平衡,
 因品种不同而有差异 (92)
- 八、大豆叶子在光合效率上品种差异的机理
 —— III 光合效率和叶子的某些性状, 如鲜重、干重
 或单位叶面积上的叶肉体积之间的关系..... (109)
- 九、光合作用的测定方法..... (116)

大豆生理

Richard Shibles, I. C. Anderson, A.H.Gibson

大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.] 最初大约于公元前十一世纪前后，作为栽培种出现在中国华北平原上，后来被引进中国东北(Hymowitz, 1970)。最后传遍整个东方，但是，在许多年内中国东北地区曾占世界生产的优势(Piper和Morse, 1923)。虽然这个重要的作物在美国大约在1880年以后才有，最初它还是以饲用为主，直到1930年以前。现在，美国大豆生产差不多占世界大豆的75%。中国是第二个大生产国，估计占17%。美国收成的50%以上是出口的，首先是给欧洲、日本和加拿大。

在东方，大豆作为重要的食物成分，主要作粮食（直接用豆子制作液体的、固体的、新鲜的、干的和发酵过的食品），有着悠久的历史。然而，在西方，实际上全部收成加工压碎并提取。虽然大豆产品得到了多方面的利用，所提取的油的绝大部分（占美国的90%）是食用，几乎全部蛋白质（占美国的98%）供家畜饲用。近几年来，同样的利用方法在东方工业较发达的地区也有所发展。

除了光周期和共生固氮而外，大豆还是基础研究的实验材料，大豆的植物生理学研究，比起育种和遗传学来是落后的。然而，随着世界大豆消费的增长，对研究的各方面的关心和财政支持比过去十年大为增强。

幼苗的形态建成

大豆是子叶出土的，在适宜的条件下(25~30℃，播种深度2.5~3.5厘米)，大豆在3~4天内子叶开始出现。一天后完全展开，露出正在不断扩张的初生单叶，单叶在第五至第七天展开。第一片三出复叶在九至十一天内展开，到第十五至第十七天叶面积最大。这些及其他营养生长变化，因低温而大大延迟。次生根在三至七天出现且增生很快(Mitchell 和 Russell, 1971; Sun, 1955)。

子叶和胚轴中的糖，主要是蔗糖和水苏糖 (Abrahamsen 和 Sudia, 1966)，是发芽和生长初期主要的碳素来源。此后，对脂肪的利用不断增长并在出苗后持续一周左右。蛋白质的利用几乎立即开始，在出苗后第一周内加速，直到子叶衰老(Mc Alister 和 Krober, 1951)。

在26℃时，幼苗出土后一周左右实际上仍然行异养。在此期间，子叶的光合成只相当于子叶放出CO₂的4~9%。但是，在自生长的第一周，子叶的光合成却占初生叶所贡献的45% (Abrahamsen和Mayer, 1967)。所以，子叶在出苗后的10至14天内对幼苗的活力是重要的，而在不利条件下可能更长。实际上，根据摘除子叶的处理，Weber 和 Caldwell (1966)断定，“为了获得最高产量，在出苗后10天左右，至少一片子叶是不可缺少的”。

在热天(>33℃)发育的种子，发芽和出苗不良(Green, 等, 1965)，但其生理基础尚未阐明。一般都知道，大粒种子(>220毫克)出苗不良 (Edwards 和 Hartwig, 1972)，首先因为在重质土壤中，较大的子叶要承受过分的出土阻

力，而且，由于它们对栽培管理上的损伤比较敏感，生活力较低。

在贮藏温度高时($>30^{\circ}\text{C}$)，种子的生活力迅速降低。尽管已变质的种子的幼胚干重以及碳水化合物和含氮物都低，生活力的丧失似乎并不是营养储备物分解的结果。但是，种子淋出液的糖分总量随着种子的变质而显著地增加，这表明表皮腐败以及直接代谢基质的损失(Edge和Burris, 1970a, b)。这可能是Burris和其他人(1969)所提出的腐败的重要后果。他们发现，吸了水的种子，其葡萄糖水平及呼吸速率与幼苗活力有很大的相关性。

有些栽培品种，在温度为 25°C 左右时，下胚轴的延长受抑制(Grabe和Metzer, 1969; Gilman等, 1973)。这一效应显然是乙烯产物有差别的后果，然而抑制作用可能因土壤的阻力而加大(Saminy, 1970)。Fehr(1973)指出，有一种近于不敏感的主效、显性基因，敏感的程度则由一些修饰基因决定。

七天幼苗的干重与最初的胚(或种子)重成正比，还有子叶和初生叶面积也是这样。然而，在正常大小的种子(130~220毫克)中，以出苗率来表示的幼苗状况，在第七天时的芽长和根长以及初生叶的光合成并无本质的差别，由种子重量决定的植株状况也无差别。由太小的种子(大约80毫克)发育成的幼苗，显示出活力很小，且植株产量也相当低(Burris等, 1971, 1973)。

根的生长和机能

根 系

根系主要由支根、侧根、次生根组成。这些根是在初生

根上部10~15厘米处向茎的四周发育扩展。在播种行上，侧根在陡然向下之前，向行间伸展34~45厘米；支根发达且生长深，它们形成一个根系，在通透排水良好的土壤中，其实际深度最深可达180厘米。在大侧根发生处的下边，初生根与大侧根的直径相似，但支根较小。根系干重的大部分（80~90%）分布在表层15厘米土壤中，主要因为初生根扩展和根瘤组织集中在这里。大概至少40%根表面出现在表层15厘米以上（Mitchell和Russell, 1971; Raper 和 Barber, 1970a; Sun, 1955）。

Mitchell和Rusrell描述了根系发育的模型。由种子萌发的初生根直接向下生长。侧根最初在发芽后三至七天出现，在一个月时，初生根向下伸展45~60厘米，而多数侧根水平伸展20~25厘米。播种后60天左右，或者由于在干旱条件下，水平伸展停止，或者由于邻行根系之间的拮抗作用的缘故，五、六条大侧根在接近行间中部处急转直下（Raper和Barber, 1970a）。在60~80天期间的显著特点是在0~23厘米土层内，大侧根增生且急剧向下伸展。根系生长的最后时期是在播种后80~100天，此时期的特点是种子灌浆加快，同时大侧根继续迅速延伸直至120~180厘米深。根不仅在较深处增生，而且在0~7厘米土层内也进一步增加，虽然后者的反应毫无疑问是依赖于水分条件。实际上根的生长一直延续到地上部生长停止之时（Mitchell 和 Russell, 1971; 末次等, 1962）。

在水分的利用方面，好象根系向纵深方向的发展比水平方向的发展更重要。大量的下层土壤水分是可以被利用的，但是行间水分的吸收大约只等于行内吸收效率的一半（Peters

和Johnson, 1960)。这一点可以由 Russell等(1971)的发现来说明。他们发现, 迟至始荚期, 对侧根进行严格修剪, 如同在正常的中耕措施中所见到的那样, 只减产11%。处理轻微, 影响不大。

不同品系和品种在根系生长, 特别是发育后期的增生方面有很大的区别。然而, 生产力和养分同化却不象已知的根系生长习性的差别那样有关系 (Mitchell 和 Russell, 1971; Raper和Barber, 1970b)。

地温在22~27℃时, 看来对根系生长是最有利的, 地上部与根系的比率受光照的影响比受温度的影响大 (Earley和Cartter, 1945)。根的生长对土壤容重是指数关系和反比关系 (Davies和Runge, 1969)。

根瘤形成和固氮

大豆及其共生固氮菌——根瘤菌 (*Rhizobium japonicum*) 之间的固氮共生的重要性, 是近年来由于对共生关系的各个方面进行更大量的研究工作而认识到的。对于固氮数量的估计相差很大, 但是从同无根瘤大豆的比较中, Weber (1966) 推断, 每公顷产2,800公斤籽粒 (373.3斤/亩) 的植株可能固定氮素160公斤/公顷 (21.3斤/亩)。

根瘤是根毛被根瘤菌感染后在根的外皮层上初发的 (Bieberdorf, 1938)。单独培养细菌可能产生吲哚乙酸 (Hubbell和Elkan, 1967a) 和细胞分裂素 (Phillips和Torrey, 1972); 但是, 在根瘤初发和发育过程中是否也含有这些刺激素还不清楚。在发育成的根瘤中, 类菌体含有固氮酶系统——固氮酶, 被红色色素豆血红蛋白溶液包围着 (Bergersen 和 Goodchild, 1973), 它的有利作用在于促使氧向类菌体扩散

(Bergersen等, 1973)。

各种物理因素, 诸如温度 (Jones 和 Tisdale, 1921; Maeda, 1960)、氧的浓度 (Bond, 1950)、光辐射密度 (Sampaio 和 Dobereiner, 1968) 和日照 (Eaton, 1931; Sironval, 1958), 全都影响根瘤的发育, 虽然影响的临界期尚未确定。几种矿质营养也影响根瘤的形成, 但是钙 (Mc Calla, 1937)、氮肥 (见 Herper 和 Cooper, 1971; Beard 和 Hoover, 1971)、盐分条件 (Bernstein 和 尾形 1966) 除外, 那些矿质营养对根瘤形成以及它们对其他生理过程作用的区别尚未查明。除草剂 3-氨基 2,5 氯苯甲酸 (Chloramben)

(Olumbe 和 Veatch, 1969) 和氟乐灵 (trifluralin) (Kust 和 Struckmeyer, 1971) 二者在温室里阻碍根瘤形成; 在田间, 这些最初的影响可能消失且种子产量不受影响 (D. W. Staniforth 和 A. H. Gibson, 未发表资料)。

Weber 等人记述了四个影响根瘤形成的寄主基因 (Weber等, 1971)。一个基因阻碍大部分菌系形成根瘤, 它已被引入各种不同的品系, 以便对氮素营养进行比较研究 (Liu 和 Hadley, 1971) 或对那些与根瘤形成可能有关的因素进行调查, 这种调查迄今未能成功 (例如, Hubbell 和 Elkan, 1967a; 1967b)。

在混合的根瘤菌群体中, 形成根瘤的菌系间的竞争能力是受寄主基因型、播种期、温度及其相对数量效果影响的 (Weber等, 1971)。

根瘤机能

豆科植物固氮的生物化学方面的大多数研究是用大豆进行的 (见 Evans 和 Russell 的评论, 1970; Bergersen, 1971a)。虽

然在生物化学和植物生理研究方面，开始是用 N^{15} ，但近年来在这类研究和农业研究方面广泛应用固氮酶将乙炔还原成乙烯的能力 (Hardy 等, 1973)。尽管乙炔还原技术应用广泛，操作容易，但由于氧气浓度效应、温度、水分、日变化和化验方式的影响，对它的使用及其结果的解释必须慎重 (例如，Hardy 等 1968; Bergersen, 1970; Sprent, 1969; Mague 和 Burris, 1972)。

在生理水平上所进行的，有关光合产物供应根瘤，而由它们输出氨基酸的大多数研究工作，都是用紫花豌豆作试材的。这些发现对大豆的适用性仍有待于证实，但很可能其差异与其说是量的，不如说是质的。天门冬酰胺是从根瘤输出的主要的含氮化合物 (Wong 和 Evans, 1971)。

许多生物的和物理的因子影响大豆的固氮。供应结瘤植株的营养溶液中的硝酸盐和铵盐 (7mM) 迅速阻止根瘤的进一步发育并使已有根瘤的固氮酶的活性迅速减弱，然而在这些盐类从营养溶液中排除之后，根瘤的发育和固氮酶的活性都迅速恢复 (桥本和 A. H. Gibson, 未发表资料)。固氮酶活性的降低是同 C^{14} 向根瘤运输的降低相平行的，但是活性迟缓的基本原因还不清楚。

另一个重要的物理因子是氧的浓度，用单独的根瘤表明，随着 PO_2 增加到 0.5 大气压左右，固氮也增加 (Burris 等, 1955; Bergersen, 1962)。然而，Bond (1950) 断定， PO_2 低将阻碍根瘤发育和固氮，至于在田间条件下当 PO_2 可能低于 0.2 大气压时将发生什么情况，还不甚清楚。水分应力 (Moisture stress) 问题并未引起什么注意，虽然 Sprent (1971a, 1971b, 1972a, 1972b, 1972c) 新近的研究表明，

其作用是重要的。根瘤稍微干燥就会导致固氮酶活力和呼吸作用迅速降低，这是与外皮层的液泡细胞质的猛烈离散相联系的。渗透应用应力 (Osmotically applied stress) 对活力有同样的作用。轻度缺水的植株上的根瘤对重新供水表现出活力迅速恢复，即使供给根部的水分低于根瘤也如此。Weber (1966) 指出，在田间条件下，在干旱季节，固氮大大下降。

在生物因子中，共生固氮的效率被认为是十分重要的。根瘤菌系间的差异，在温室无菌条件下和在田间不存在自然发生的菌系时，是容易验证的（例如，Abel 和 Erdman, 1964; Weber 等, 1971）。然而，这种差异的原因还不怎么清楚。Doberener 等 (1970) 认为，大多数有效菌系按根瘤组织所形成的总量的不同，其效率有程度上的差别。此外，他们还描述了三种有特殊效率的菌系，其每单位根瘤重具有很高的固氮率。仍然成问题的是，这三种菌系怎样“侵入” (penetration) 已有大量根瘤菌正在发育的根瘤群体中（见 Ham 等, 1971）。

紫花豌豆在一开始开花之后固氮作用就显著下降 (Pate' 1958)，而大豆的资料指出，大量固氮是发生在这一生理阶段之后。Bond (1936) 最先证明了这一点，近年来的田间研究，用乙炔还原技术证实了这一观测。各个栽培品种在“固氮图”上是有区别的 (Hardy 等, 1971; Hardy 等, 1973; Mague 和 Burris, 1972)，它们在固氮起止时间、固氮曲线和固氮总量上也是有区别的。阐明这些差异〔根瘤和豆荚对光合产物的竞争、共生系统寿命的不同、对各种环境作用的反应或在氮素积累库 (sink) 的大小方面〕的原因，或者通过采用适当的管理实践或者选择具有较大共生潜力的生物学材

料，可能为大豆共生固氮的较大增长开辟道路。

地上部分的生长和发育

营养体的构造

地上营养体的构造是由直立而分枝的茎组成的。其正常高度可达 75~125 厘米，具有 14~26 节。最下一节着生子叶，上面一节是两片对生的初生单叶，主茎上的所有其他叶片和侧枝上的所有叶片均为互生三出复叶并具有长叶柄。也有多小叶品系，但并不普遍。小叶的形状随基因型的不同而异，但大多数现有的栽培品种具有卵形小叶。每株因种植密度的不同通常有 0~6 个侧枝；可是，所有的节都具有供侧枝和花序发育的潜力。随着成熟，主茎下部节间木质化。

通常有两类生长习性，一类为有限型，其主茎和侧枝具有末端总状花序，结有一簇簇荚，一类为无限型。另外，有限型的有两个基因型，一个是隐性的， dt_1 ，另一个是显性的， Dt_2 (Bernard, 1972)。根据 Bernard 的意见。“ dt_1 和 Dt_2 的主要作用是促使茎枝顶端生长的终止，从而使株高降低，节数减少，但 dt_1 的作用更大”。无限型的品种多在美国北部和加拿大，而 dt_1 有限型品种通常在美国南部、日本和朝鲜。

无限型和有限型的冠层明显不同。无限型的具有明显的自下而上由粗变细顶端形成尖梢的茎。最大的小叶和最长的叶柄出现在植株的中部，茎的两端逐渐递减；在植株中部至顶端之间小叶减小的程度因品系不同而异。 Dt_2 型顶端形成尖梢轻， dt_1 型的茎一直到顶端还是相当粗的 (Bernard, 1972)。

就有限型来说，植株顶端的小叶大小和叶柄长短并不小。因为有限型的上部叶片大，与无限型相比，有限型的冠层具有光线分布较差的特点。有限型，特别是 dt_1 型，茎节少而侧枝较多。另一差别是，无限型植株在开花后的长时期内，茎继续生长。相反， dt_1 型的茎生长，或于开花之前或于此后不久即终止； Dt_2 居中。

叶片出现率、分枝、株高和营养时期的长短都受温度的强烈影响（表1）。光周期强烈地影响株高和所产生的茎节数目，二者均随日照长度而增长，但是它几乎不影响茎节分化和叶片出现的速率（Johnson等，1960）。据末次等（1962）说，主茎上的节数和第一级分枝是在开花后四至六天确定下来的；但是，栽培品种出苗到开花之间为30~67天，Johnson等（1960）发现，主轴上的多数茎节有时是全部在播种后35天内分化的。

表1 “Wayne”大豆在16小时光周期七种温度条件下的生育性状*

性 状	昼/夜 温度 (°C①)						
	18/13	21/16	24/19	27/22	30/25	33/28	36/31
出叶速度(天数)②	6.2	4.2	3.7	3.3	2.8	2.8	2.8
平均每株分枝	5.4	2.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0
开花时株高, cm	75	94	76	61	85	147	—③
至开花天数	83	69	53	40	43	47	—③

① 昼/夜温度是分别指8和16小时内的温度。

② 第一至第二复叶平均。

③ 55天内未开花。

* R. M. Shibles 的未发表资料。

侧枝通常不在子叶节和初生真叶节上出现（大泉，1962）。侧枝可能在某个节上出现的时期只局限于一个短时间内，即

从同一节上的叶片面积达到最大 (expansion) 之后立即开始, 直到下边的节间第一周次生增厚停止。主茎和侧枝上同时发育的节 (‘同位节’, co-growing nodes) 有同样的生育趋势。它们在同一时间开花且花数、荚数和不稔率均相似。

叶片寿命, 在一定程度上, 与冠层光照呈函数关系。子叶、真叶和前几片复叶通常脱落, 而在高密度下, 在豆荚灌浆中期, 复叶可能脱落到半数。

冠层生长和干物质积累

经过初期缓慢生长阶段之后, 叶面积迅速增长, 几乎是直线增长, 直到开花结束, 达到最大叶面积指数 (LAI), 数值为 5~8。此后, 由于下部叶片脱落, 叶面积指数逐渐下降, 在种子灌浆期间接近生理成熟时, 降低到 4~6, 以后剩余叶片迅速变黄, 不久即脱落。种植密度相同, 窄行比宽行的叶面积指数大一些, 而在种子灌浆期间有较多的叶片脱落 (例如, Weber等, 1966; 小岛和福井, 1966; Buttery, 1969)。

在窄行 (30~50厘米)、密植的生产条件下, 与宽行 (75~100厘米)、稀植对比, 叶片在植株上的分布有显著的区别。前者平均叶龄是较年轻的, 因为冠层较早封闭, 结果下层叶片脱落较多。这对生产率是否有影响, 还有待讨论。因为 Johnson 等 (1969) 的试验结果表明, 下层叶片在光合作用上是有效的, 如果给予适当光照的话。

作物生长速率 (CGR) 与所截获的光照呈线性函数关系 (Shibles 和 Weber, 1965, 1966), 而要截获 95% 的光所需要的叶面积指数随种植密度和空间配置的不同, 变动在 3.1 至

4.5 之间。虽然小岛和福井 (1966) 发现了对作物生长速率最适宜的叶面积指数, 其他人却没有发现 [Shibles和Weber, 1965 (图 1); Buttery, 1969, 1970]。

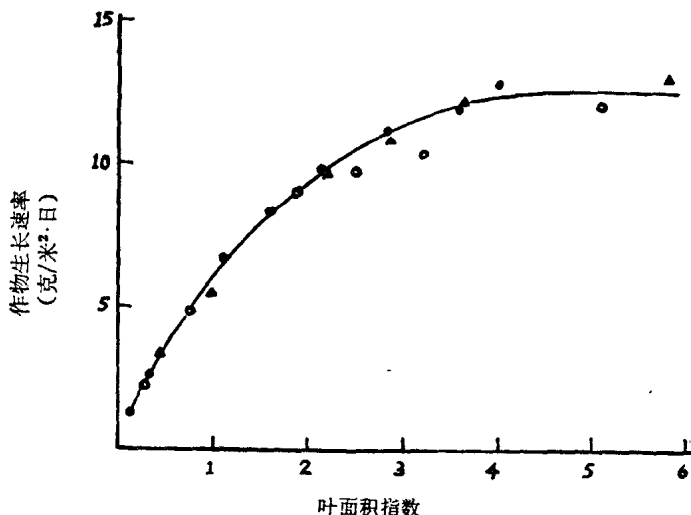
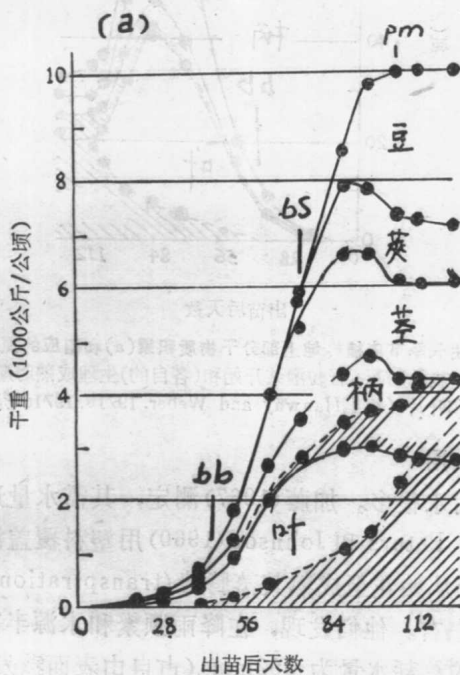


图 1 作物生长速率与三个等行距的叶面积指数的关系
 ● 4.3; ○ 7.7; △ 12.9株/米² (据Shibles和Weber, 1965年资料改绘)

栽培品种的作物生长速率不同, 据 Hanway 和 Weber (1971a) 测定, 在直线阶段, 品种间变动在 8.8 至 14.9 克/米²·日。尽管这样, 所有栽培品种豆粒干重增加速率是相近的, 在 9.9/米²·日左右。种子产量的较大差异, 与其归因于生长速率, 不如说是由于豆粒发育时期的长短。据报道, 大豆的最高作物生长速率是 17.2 克/米²·日 (Buttery, 1970)。

开花中期和种子灌浆后期之间, 季节干物质积累基本上显示出直线趋势 (图 2 a)。营养体最大干重出现在鼓粒中期前后。在鼓粒后期, 营养体和豆荚干重降低, 是由于组织

因呼吸消耗和转移到了豆粒而丧失干物质。 $C^{14}O_2$ 研究(D. J. Hume和J. G. Criswell, 私人通信)和在发育的不同阶段对碳水化合物的分析(Dunphy, 1972)证实,在种子发育之前,大量的标记碳水化合物累积在叶片、叶柄和茎中,而后,利用于种子生长。在Hume和Criswell的研究中,早在开花前两周就被植株同化了的 $C^{14}O_2$ 有8%最终在种子中重新发现。



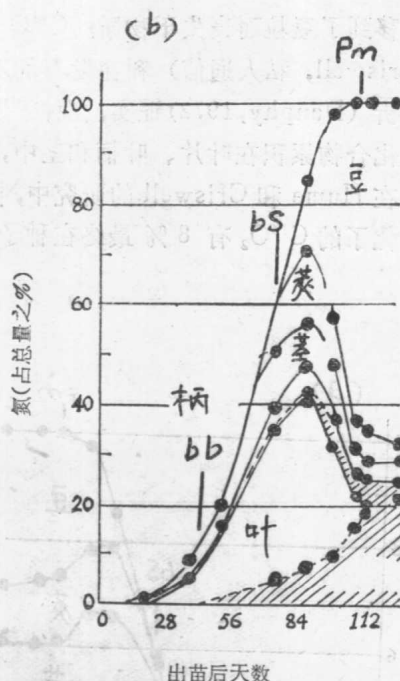


图2 在生长季节内植株地上部分干物质积累(a)和相应的氮的数量(b)
bb、bs和pm表示始花、籽粒灌浆开始和(各自的)生理成熟时期。阴影部分表示脱落的叶柄和叶片(根据Hanway and Weber, 1971b, 1971d 资料改绘)

蒸腾作用

大豆用水很多。加藤(1967)测定, 其需水量达580克/1克干物质。Peters 和 Johnson(1960)用塑料覆盖灌溉的田间小区, 估计从始花至成熟其蒸腾势(transpiration potential)为129mm左右。他们发现, 在降雨频繁和水源丰富条件下, 同一时期的总耗水量为392mm(占自由表面蒸发的95%)。

水分消耗量主要取决于叶面积及其分布、水分供应状况