

大豆生态研究

VI. 大豆叶片感光效应与生长发育关系的研究*

路琴华

(吉林省农科院大豆所,公主岭 136100)

摘要 叶片是感光部位。子叶和未展开叶的感光效应确定开花节位,叶片的感光效应确定生长速度。不论短光或长光叶片,均以延长开花天数中90%的时间用于提高开花节位,以延长开花天数中10%的时间用于增长叶龄。短光叶片生长速度全用于由子叶和未展开叶确定的开花节位,反应短光促进发育。长光叶片生长速度增长叶龄同时,提高开花节位,反应长光促进生长。叶片在扩大生长中产生的感光效应上递3节,在上递过程中发生感光效应综合平衡作用。复叶发生始到定形为展开感光效应持续期。本文还提出研究大豆光温生态的适宜光温条件。

关键词 大豆;生长发育;感光部位;感光效应

叶片不同生长阶段以及不同节位产生的感光效应,对生长发育的关系,尚未见报道。从光温生态研究中发现:大豆各节现蕾始均在该节复叶定形之前,在18~24小时光周期下,部分分枝因夜间得不到长光照射,比主茎早开花,甚至早成熟;同一产地不同进化型大豆,在短光条件下栽培大豆比野生大豆晚开花,在长光条件下栽培大豆比野生大豆早开花。认为这些现象与叶片感光效应有关。本试验采用8和15小时两种时差较大的光周期以及叶片不同生长阶段和不同节位的光照处理,初步明确了叶片感光效应与生长发育的关系。这对深入研究大豆光温生态理论,提供依据。

1 试验方法

采用原产45°N栽培大豆(*G. max*)地方品种榆树四粒黄,用单株收获种子。设8小时(短光),15小时(长光)两种光周期,盆栽,32个处理,每处理3株。2月13日播种,2月24日出苗,出苗当天进行光照处理。4月30日试验结束。试验周期65天。试验期间当地自然光照10.9~14.1小时。为防风雨吹打短光处理用的亮光纸,试验在温室进行。

1.1 遮光方法

采用黑色亮光纸,黑色面向里,白色背向外,做成长约2~3厘米的尖顶锥形,圆口直径约1.5厘米,圆顶封死,盖在植株顶端,为未展开叶短光处理。另做成叶片大小的纸袋,将复叶重叠后装进纸袋内,再用曲别针夹住袋口,为叶片短光处理。全株短光用黑色亮光纸做成圆筒扣光。短光处理时间每天上午8点到下午4点。长光处理每天下午4点半到9点,每平方米用1个200瓦白炽灯加光,实测为2300lx左右。

1.2 处理方法

分四组,第I组处理1~6,未展开叶和其他叶片短光,指定叶片长光。第II组处理7

~12,未展开叶和指定叶片长光,其他叶片短光。第Ⅲ组处理 13~21,未展开叶和指定叶片短光,其他叶片长光。第Ⅳ组处理 22~30,未展开叶和其他叶片长光,指定叶片短光。处理 31 全株短光,处理 32 全株长光(详见表 1 中示意图)。出苗后子叶,未展开叶的处理过程,见子叶和未展开叶感光效应的分析。

1.3 调查方法和标准

1.3.1 叶片生长阶段的划分:(1)明显看清了小叶长约 1 厘米为复叶发生始期,称叶片。也是叶片短光处理的标准。(2)复叶发生始以前称未展开叶,是顶端遮光部位。(3)复叶定形期指复叶不再扩大生长的日期。

1.3.2 叶龄计算方法:叶龄指复叶数。从复叶发生始到展平分 0.2,0.4,0.6,0.8 和 1.0,达 1.0 称 1 复叶。

1.3.3 开花期:指第一朵花出现的日期。

1.3.4 开花节位:指第一朵花的复叶节位。

2 结果及分析

2.1 各处理出苗到开花天数,开花节位,开花期叶龄和叶片处理的关系(见表 1)。

表 1 各处理开花期生育指标和叶片处理示意图

叶位	处理 I						处理 II						31			
	1	2	3	4	5	6	13	14	15	16	17	18		19	20	21
7 复叶																
6 复叶																
5 复叶																
4 复叶																
3 复叶																
2 复叶																
1 复叶																
单叶																
子叶																
出苗~开花天数①	47	38	37	36	35	35	40	41	42	47	51	53	53	54	55	35
开花期叶龄②	4.5	4.3	4.2	4.1	3.9	3.9	4.8	4.9	5.2	5.1	5.8	6.4	6.3	6.6	7.1	3.9

叶位	处理 III						处理 IV						32			
	7	8	9	10	11	12	22	23	24	25	26	27		28	29	30
8 复叶																
7 复叶																
6 复叶																
5 复叶																
4 复叶																
3 复叶																
2 复叶																
1 复叶																
单叶																
子叶																
出苗~开花天数①	50	41	41	40	40	40	46	49	50	55	56	60	62	62	63	64
开花期叶龄②	5.1	4.3	4.3	4.1	4.1	4.1	5.4	6.4	6.6	6.8	7.2	7.4	8.0	8.2	8.5	8.8

注 * 为开花节位 △ 为短光处理 ① 出苗~开花天数 ② 开花期叶龄

2.2 叶片感光效应的特点

感光效应指光温综合作用过程中,叶片制造的营养物质对营养生长和生殖生长的作用。

2.2.1 子叶和未展开叶的感光效应:子叶和未展开叶生长过程的特点,是叶形不发生变化。子叶和未展开叶都是单独的感光部位。

2.2.1.1 子叶和未展开叶短光:见表1中处理2~6,13和全株短光。出苗后子叶为感光部位,感光效应上递3节,开花节位在2复叶节。2复叶未展开叶的感光效应不上递,恰好反应短光促进发育。8小时光周期是典型短光照,控制光照大于或小于8小时均延迟发育。提出全株短光出苗到开花35天,开花节位2复叶节,开花期叶龄3.9复叶,开花节位到开花期叶龄差1.9复叶,为短光的起点生育指标。其他处理延迟开花,均在全株短光生育指标基础上继续生长。

2.2.1.2 子叶和未展开叶长光:见表1中处理7,23~30。出苗后子叶为感光部位,感光效应上递3节,到2复叶节。接着2复叶的未展开叶为感光部位,感光效应再上递3节,开花节位在5复叶节。反应长光抑制发育提高开花节位。其中处理24,因其他叶片长光,出苗到开花50天,开花节位5复叶节,开花期叶龄6.6复叶。开花节位到开花期叶龄差1.6复叶,为15小时长光的起点生育指标。处理25~30均在处理24生育指标基础上继续生长。开花节位均提高到6复叶节。反应长光促进生长继续提高开花节位。

2.2.1.3 子叶短光未展开叶长光:见表1中处理8~12和22。出苗当天遮挡,待子叶展开45°角,子叶继续遮光,以上各节未展开叶长光。出苗后子叶短光的感光效应上递3节,恰好与未展开叶长光发生感光效应综合平衡作用。各处理均以单叶的未展开叶为感光部位,感光效应上递3节,开花节位在3复叶节。

2.2.1.4 子叶长光未展开叶短光:见表1中处理1,14~21。出苗后长光,待子叶展开45°角,子叶继续长光,以上各节未展开叶短光。(1)处理1,子叶长光的感光效应上递3节,因其他叶片短光,与未展开叶短光不发生感光效应综合平衡作用。其中子叶继续长光与未展开叶短光发生感光效应综合平衡作用。结果感光效应只上递2节,到1复叶节。接着1复叶的未展开叶为感光部位。感光效应再上递3节,开花节位在4复叶节。(2)处理14~21,指定短光叶位以下,子叶的长光效应与未展开叶短光效应发生感光效应综合平衡作用。由于其他叶片长光,反应长光促进生长而逐节提高开花节位。其中处理14~17,未展开叶长光的感光部位,在指定短光叶位下1节,该节长光效应上递3节,接着指定短光未展开叶的短光效应上递3节,其中有两节发生感光效应综合平衡作用。两次感光效应只提高3节。从示意图看,随指定短光叶位的提高,开花节位均以两节之间相应提高,分别在2~5复叶节。处理18~21是在处理17基础上继续生长,因未展开叶短光,开花节位均在复叶节。

上述分析看:子叶和未展开叶感光效应确定开花节位。其中2~3复叶节是8小时短光的开花节位,5~6复叶节是15小时长光的开花节位。

2.2.2 叶片的感光效应:叶片的感光效应是通过生长速度反应出来的。

表 2 叶片感光效应与生长速度

处 理	感光部位及光照处理			出苗到 开花 天数	开花 节位	开花期 叶龄	延迟开 花天数	增长 叶龄数	提高 开花 节位数	日平均 增长叶龄	提高1节 开花节 位天数
	子叶	未展开叶	其他叶片								
1	全株短光*	短光	短光	35	2复叶	3.9					
	12	短光	长光	40	3复叶	4.1	5	0.2	1	0.04	4.5
	13	短光	短光	40	2复叶	4.8					
2	22	短光	长光	46	3复叶	5.4	6	0.6	1	0.1	5.4
	全株短光*	短光	短光	35	2复叶	3.9					
3	13	短光	短光	40	2复叶	4.8	5	0.9	0	0.18	
	12	短光	长光	40	3复叶	4.1					
4	22	短光	长光	46	3复叶	5.4	6	1.3	0	0.22	

注：* 全株短光

2.2.2.1 表 2 中 1,2 两组处理分别比较看出：不论其他叶片是短光或长光，均以延长开花天数中 90% 的时间用于提高开花节位，以延长开花天数中 10% 的时间用于增长叶龄。结果，其他叶片短光，每延长开花 1 天增长 0.04 复叶，提高 1 节开花节位需 4.5 天。其他叶片长光，每延长开花 1 天增长 0.1 复叶，提高 1 节开花节位需 4.5 天。

2.2.2.2 表 2 中 3 组两处理比较。处理 13 比全株短光延长开花 5 天，增长 0.9 复叶，平均日增长 0.18 复叶，因未展开叶短光，开花节位在短光的起点开花节位，日增长 0.18 复叶为短光提高开花节位的生长速度。表中 4 组两处理比较，处理 22 比处理 12 延长开花 6 天，增长 1.3 复叶，平均日增长 0.22 复叶。因未展开叶长光，开花节位均提到 3 复叶节，反应长光促进生长，日增长 0.22 复叶为长光提高开花节位的生长速度。

综合 1,2 和 3,4 组看出：短光叶片生长速度，每迟 1 天开花增长 0.18+0.04 复叶；长光叶片生长速度，每延长 1 天开花增长 0.22+0.1 复叶。提出叶片感光效应确定生长速度。

2.2.3 展开叶感光效应及感光效应持续期。据叶片生长动态调查，定形叶位以顶端展开叶为起点，在倒数第 4 叶。即不论主茎和分枝上部每天各有 3 个展开叶。表 2 中处理 17 和 18，处理 27 和 28 两组，其他叶片长光，开花节位一样。其中处理 18 比 17，处理 28 比 27，均延长开花两天，增长 0.6 复叶。从这一增长值看出：(1) 日平均增长 0.3 复叶，与长光生长速度，每延长 1 天增长 0.22+0.1 复叶基本一致。(2) 按长光每延长 1 天增长 0.1 复叶计算，说明处理 18 和 28 每天各有 3 个展开叶的感光效应，同时分别增长 0.1 复叶。(3) 3 个展开叶均增长 0.1 复叶，说明定形叶上 1 节展开叶的感光效应亦上递 3 节，与未展开叶感光效应上递 3 节是一致的。因此，提出叶片在扩大生长中产生的感光效应上递 3 节。

据调查，复叶自发生始到定形为 13~14 天。按每提高 1 节开花节位需 4.5 天，展开叶感光效应上递 3 节计算， $3 \times 4.5 = 13.5$ 天，两值比较一致。此为展开叶感光效应持续期。

2.2.4 叶片感光效应的综合平衡作用。叶片在扩大生长中产生的长光效应与短光效应之间相互抵消作用，称叶片感光效应综合平衡作用。

处理 8~12,22 和处理 1,14~21 确定开花节位过程中，反应了子叶和未展开叶感光效应综合平衡作用。叶片发生感光效应综合平衡作用在展开叶之间进行，与开花节位有关。1,2~3 复叶节是短光的开花节位，指定长光叶片在 3 复叶节以下，该长光叶片与其他短光叶片发生感光效应综合平衡作用，例处理 8 和 9 在单叶和 1 复叶间发生感光效应综合平衡作用。处理 10 和 11 在 2 和 3 复叶间发生感光效应综合平衡作用。2,5~6 复叶节是长光的开

花节位,指定短光叶片在6复叶节以下,该短光叶片与其他1个长光叶片发生感光效应综合平衡作用,例处理18和19在4和5复叶间发生感光效应综合平衡作用。处理28和29在5和6复叶间发生感光效应综合平衡作用。上述四组各处理,除去发生感光效应综合平衡作用两个叶片外,各组其余的复叶数相等,叶片处理相同。结果各组开花期生育指标相同(见表2)。

2.3 叶片不同感光效应与各处理开花期生育指标的关系

从表3看出:1.开花节位由2复叶节提到5复叶节,与全株短光比较:(1)处理12,1和7,其他叶片短光,延长开花天数按短光 $0.18+0.04$ 生长速度增长叶龄。(2)处理14~17,其他叶片长光,延长开花按短光 0.18 生长速度增长叶龄。上述各处理增长的叶龄数全用于提高开花节位,结果随提高开花节位,开花节位到开花期叶龄差逐渐缩小。反应由子叶和未展开叶确定开花节位的处理,在生长过程中提高开花节位在先,增长叶龄在后的规律。这一规律恰好是短光抑制营养生长的重要依据。2.开花节位由5复叶节提到6复叶节,与处理24比较,延长开花天数按长光 $0.22+0.1$ 速度增长叶龄。例处理25~30。结果提高开花节位后,开花节位到开花期叶龄差逐渐增大。反应在生长过程中增长叶龄在先,提高开花节位在后的规律,这一规律恰好是长光促进生长的重要依据。3.各处理增长的叶龄数减去提高的开花节位数,余数为开花节位到开花期叶龄差,该值接近实际调查值。

表3 叶片不同感光效应与各处理开花期生育指标的关系*

处理号	其他叶片处理	出苗到开花天数	开花节位	开花期叶龄	开花节位到开花期叶龄差	延长开花天数	叶片生长速度	增长叶龄数	提高开花节位数	开花节位到开花期叶龄差	
										计算过程	理论值
全株短光①	短光	35	2复叶	3.9	1.9						
处理12	短光	40	3复叶	4.1	1.1	5	$5(0.18+0.04)$	1.10	1	$0.9+0.1$	1.00
处理14	短光	42	4复叶	4.5	0.5	12	$12(0.18+0.04)$	1.64	2	$2.6-2.1$	0.54
处理17	短光	50	5复叶	5.1	0.1	15	$15(0.18+0.04)$	3.30	3	$3.3-3.1$	0.20
处理14	长光	41	2复叶	4.9	2.9	6	6×0.18	1.08	0	$1.9+1.08$	2.98
处理15	长光	42	3复叶	5.2	2.2	7	7×0.18	1.26	1	$0.9+1.26$	2.16
处理16	长光	47	4复叶	5.1	1.1	12	12×0.18	2.16	2	$0.9+2.16-2$	1.06
处理17	长光	51	5复叶	5.8	0.8	16	16×0.18	2.88	3	$0.9+2.88-3$	0.78
处理24	长光	50	5复叶	6.6	1.6	15	15×0.18	2.70	3	$1.9+2.7-3$	1.60
处理25	长光	55	6复叶	6.8	0.8	20	$2.7+5(0.22+0.1)$	4.30	4	$0.6+4.3-4$	0.90
处理26	长光	56	6复叶	7.2	1.2	21	$2.7+6(0.22+0.1)$	4.62	4	$0.6+4.62-4$	1.22
处理27	长光	60	6复叶	7.4	1.4	25	$2.7+10(0.22+0.1)$	5.90	4	$5.9-4.4$	1.50
处理28	长光	62	6复叶	8.0	2.0	27	$2.7+12(0.22+0.1)$	6.54	4	$6.54-4.4$	2.14
处理29	长光	62	6复叶	8.1	2.1	27	$2.7+12(0.22+0.1)$	6.54	4	$6.54-4.4$	2.14
处理30	长光	63	6复叶	8.5	2.5	28	$2.7+13(0.22+0.1)$	6.86	4	$6.86-4.4$	2.46
全株长光②	长光	64	6复叶	8.8	2.8	29	$2.7+14(0.22+0.1)$ $29(0.22+0.1)$	7.18 9.28	4	$7.18-4.4$ $9.28-2.1-4.4$	2.78 2.78

注:①全株短光 ②全株长光

* 因表太大,其余16个处理略。

从全株长光和全株短光开花期生育指标比较看出:1.处理2(见表2)指定长光叶片是单

叶,比全株短光延长开花3天,按长光 $0.22+0.1$ 速度增长叶龄,恰好增加1复叶。全株长光加单叶有9.8个叶片, $3 \times 9.8=29.4$ (天)。该值与全株长光比全株短光延长开花的天数一样。提出全株长光每增长1复叶比全株短光延迟开花3天。2.全株长光开花节位到开花期叶龄差2.8复叶,因全株长光延长开花29天,恰好日增长0.1复叶,与长光每延长一天开花增长0.1叶是一致的。3.根据延长开花增长的叶龄与提高开花节位的关系,计算全株长光开花节位到开花期叶龄差, $29(0.22+0.1)-2.1-4.4=2.78$,该值与调查值一样。算式中减2.1指在全株短光开花期叶龄3.9的基础上,开花节位由2复叶提到4复叶。减4.4指在处理24开花期叶龄6.6基础上,开花节位由2复叶提到6复叶,其中0.1和0.4是开花期叶龄中不足整数的差。4.计算全株长光开花期叶龄。公式:延长开花天数 \times (长光日提高开花节位速度+长光日增长叶龄)-(全株长光开花节位到开花期叶龄差-全株短光开花节位到开花期叶龄差)=全株长光开花期叶龄,即 $29(0.22+0.1)-(2.8-1.9)=8.38$ 。此数比调查值少0.4复叶。

3 讨 论

关于光温条件与本试验结果的关系

3.1 光照条件

代表性纬度野生大豆的自然开花临界光周期:50°N 16.16小时,45°N 15.27小时,40°N 14.55小时,35°N 13.96小时,30°N 13.53小时,25°N 13.01小时。根据代表性纬度野生大豆在8~16.5七种光周期下开花期生育指标的分析:控制光照<自然开花临界光周期5.1%以上为短光,开花节位在2~4复叶,5%为适宜光照,开花节位在4~6复叶节。>5.1%以上为长光,开花节位在7复叶节以上。本试验采用的45°N材料,自然开花临界光周期15.27小时,15小时长光对试验材料讲是适宜光照。因试验是在典型短光和适宜光照下进行的,长光的开花节位在5~6复叶节以及处理间开花节位规律性变化,反应了适宜光照下的发育规律。

3.2 温度条件

据叶片生长动态调查资料分析,未展开叶生长速度只与当天的气温有关。从表4看,气温>25.6℃,日生长0.43复叶。据8个生态试验点资料分析,40°N以南(北京、杭州、雅安、长沙和泉州)生长期间连续出现气温>25.6℃达13天,因未展开叶生长速度快,与展开叶感光效应上递3节之间失调,反应高温抑制营养生长,与各点同纬度野生大豆,出现主茎提前停止营养生长现象。主茎的生长发育规律,不符合生长期间光温变化规律。公主岭(43°32'N)常年(1961

表4 未展叶生长速度与温度范围

温度范围(℃)	日生长未展开叶数
7.5以下	0
8-12(7.6-12.5)	0.10
13-16(12.6-16.5)	0.20
17-20(16.6-20.5)	0.25
21-23(20.6-23.5)	0.33
24-26(23.6-25.5)	0.40
27-28(27.6-27.9)	0.43
28以上	0.43

~1970)平均最高气温24.4℃。不同年份气温>25.6℃的连续期小于6天。当地野生大豆在5月中正常期出苗,主茎生长发育规律,符合生长期间光温变化规律。本试验在温室进行,因冬季气温低,全株短光出苗到开花35天,比正常出苗期晚12~16天。从各处理延长开花增

长的叶龄数,与开花节位间所反应的规律性变化,说明本试验是在气温 $<25.6^{\circ}\text{C}$ 条件下进行的(没有调查室内温度)。认为气温 25.5°C 是营养生长过程中适宜温度范围的上限温度。

由于本试验是在适宜光温条件下进行的,试验结果具有一定的典型性。由此认为研究光温生态理论,在适宜光温条件下进行,试验结果会更好些。

参 考 文 献

- 1 孙醒东.大豆.北京科学出版社.1956,111-113
- 2 王金陵.大豆性状之演化.农报.1947,12(5),6-7
- 3 徐豹,路琴华.不同进化型大豆花荚形成和脱落的比较研究.大豆科学.1988,7(2),103-162
- 4 徐豹,路琴华.野生大豆(*G. soja*)控光和自然条件下开花临界光周期的研究.大豆科学.1991,10(2),85-96
- 5 路琴华,徐豹.大豆光周期感光部位的研究.吉林农业科学.1990,1,95-96
- 6 路琴华.光温综合作用与野生大豆(*G. soja*)营养生长关系的研究.吉林农业科学.1994,1,1-8

A STUDY ON THE RELATIONSHIP BETWEEN THE RESPONSIBILITY TO PHOTOPERIOD OF SOYBEAN (*G. MAX*) LEAVES AND SOYBEAN DEVELOPMENT

LU Qinhu

(*Soybean Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences*)

ABSTRACT

Soybean (*G. max*) leaves are sensitive part to photoperiod. The responsibility to photoperiod of cotyledon and rolled leaf defines the flowering node, and the responsibility to photoperiod of leaves defines the growth speed. Either short daylength or long daylength heightens the flowering node taking a time of 90% of delayed flowering days, and increases leaf age taking a time of 10% of delayed flowering days. Short daylength promotes the development of soybean, and long daylength promotes the growth of soybean. The responsibility to photoperiod of leaves during enlarging goes up 3 nodes, and in the course of going up there is the comprehensive balanced effect of responsibility to photoperiod. The duration of the responsibility to photoperiod of leaves is from the occurrence of trifoliate to the time when the leaf falls into a pattern. We also point out the optimum condition of light and temperature to study soybean ecology of light and temperature.

Key words: Soybean (*G. max*), Growth and development, Sensitive part to photoperiod, Responsibility to photoperiod.

Note: Two stages of leaf growth are: 1. the trifoliate can obviously be seen (about 1 cm), it is called unrolled leaf. 2. from the occurrence of trifoliate to unrolled leaf, it is called rolled leaf.