

大豆生态研究*

X. 光温综合作用与野生大豆(G. Soja)种群生态研究

路琴华 王玉民

(吉林省农科院大豆所,公主岭 136100)

提 要 ①野生大豆(G. Soja)长期在原产地自然条件下,自生自长,达到自然开花临界光周期而开花,达到临界温度而停止复叶发生,反应了野生大豆的种性。②分枝按各自出现后的光温动态完成各自的生育过程。分枝的出现期可看作分枝的出苗期,每一个分枝是独立个体,分枝的综合体可看作是群体。③叶片感光效应与生长期间的的光温动态及自然开花临界光周期三者之间的综合作用,是野生大豆种群生态的理论依据。

关键词 大豆;光温综合作用;种群生态;感光效应

光温综合作用指大豆生长过程中自然光照,自然温度,逐日累加日平均光照,逐日累加日平均温度四者之间的相互作用。我们曾将 35°N 高海拔野生大豆在公主岭进行 8~18 小时的变光试验⁽¹⁾。结果是:①出苗后先作 2,5,7 天三个短光处理,然后移至长光下,结果与始终长光处理的同天开花。②短光处理的出苗后 18 天开花。将出苗后 21,24 天开花的植株移至长光下,由于长光抑制发育,蕾、花全部脱落,荚继续生长直到成熟,同时在下部节位发生分枝,新分枝与始终在长光处理下的同天开花。结果在同一植株出现两种不同光周期生育效应,说明分枝是单独个体。③上述由短光移至长光和长光下新分枝发生后,因和始终长光处理的光温条件是一样的,其营养生长和生殖生长是同步的,出现同期开花反应了野生大豆的特点。上述现象启示我们通过复叶生长动态,分枝发生规律,花荚形成过程三方面与叶片感光效应的关系,研究光温综合作用与野生大豆种群生态的理论。

1 试验方法

采用公主岭(43°31'N,124°48'E,海拔 203m)野生大豆(自然开花临界光周期 15.09 小时⁽²⁾,自然临界温度 20.33°C⁽³⁾)。在自然条件下盆栽,5月4日播种,5月14日出苗,每盆一株,分蔓搭架,9月30日结束。

1.1 调查方法

出苗后隔两天调查一次主茎复叶发生始及展开叶的叶长和叶宽,分枝的发生始。现蕾后隔日调查一次逐花的发育期。为了减少工作量,只调查主茎,单叶节和单数复叶节以上各级分枝的发生始和发育期。

1.2 调查标准

①叶片生长阶段的划分:明显看清了小叶长约1厘米为复叶发生始期,称展开叶;复叶发生始以前称未展开叶;复叶不再扩大生长称定形叶。②分枝发生始标准同复叶发生始。③发育期标准:看清是蕾为现蕾期;花瓣露出花萼1/3为开花期;看清是荚长约0.5厘米为结荚期;荚呈黑或褐色为成熟期。均以第一个蕾、花、幼荚、成熟荚的出现期为该项发育期。④开花节位指第一朵花的复叶节位。

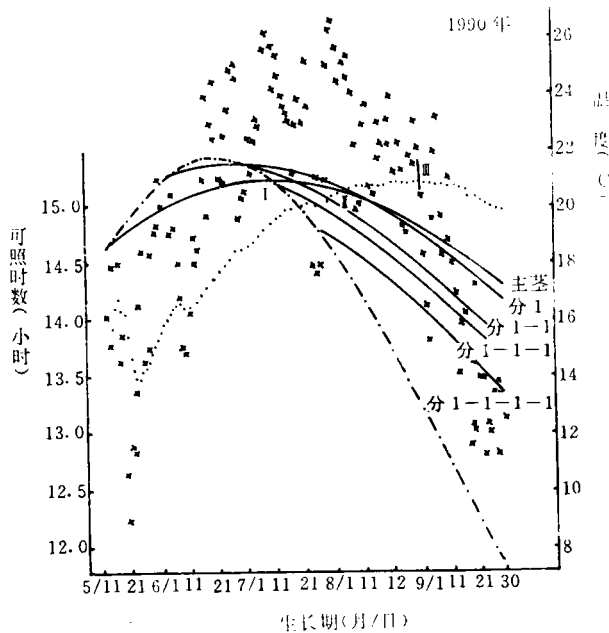
1.3 绘制光温综合作用图

①主茎以出苗当天,分枝以发生始(以下称分枝出苗)当天的自然光照和气温为起点,分别计算生长期间的逐日累加日平均光照和逐日累加日平均温度。例如:主茎5月14日出苗,5月15日的逐日累加日平均光照(温度),为5月14日和5月15日之和除以2。5月16日的逐日累加日平均光照(温度),为5月14日;5月15日;5月16日之和除以3,以此类推。②制图时主茎的逐日累加日平均光照和逐日累加日平均温度的最高值放在同一水平。③光温比4:1,适合各地应用。

1.4 分枝的分级和编号

主茎发生的分枝称一级分枝,按主茎叶位编号。例主茎1复叶节位发生的分枝,编号为分₁。在一级分枝上发生的分枝称二级分枝,按节位编号。例分₁第一节发生的分枝,编号为分₁₋₁,以此类推。本试验共发生四级分枝。本文以分₁,分₁₋₁,分₁₋₁₋₁,分₁₋₁₋₁₋₁代表各级分枝。

2 结果和分析



图例: ····自然光照 p 逐日累加日平均光照
 × × × 自然温度 ·····逐日累加日平均温度
 I 临界光照 I 生育交点 I 临界温度

光温动态与光温综合作用图

2.1 光温动态与营养生长和生殖生长的关系

图中 I 是主茎出苗后自然光照和逐日累加日平均光照的交叉点, I 以后的自然光照为短光, 野生大豆开始短日性反应。因此 I 所示光照称临界光照。图中 II 是主茎出苗后气温与逐日累加日平均温度的交叉点, II 以后气温 < 逐日累加日平均温度, 反应抑制营养生长。故 II 所示温度称临界温度。出苗到 I 逐日累加日平均温度上升, 反应高温促进营养生长; 逐日累加日平均光照上升, 反应长光抑制发育, 为营养生长阶段。I 至 II 逐日累加日平均温度上升, 继续反应高温促进营养生长; 逐日累加日平均光照下降, 反应短光促进发育, 为营养和生殖生长阶段。II 以后, 逐日累加日平均温度下降, 反应停止营养生长, 促进生殖生长, 为生殖生长阶段。

主茎和各级分枝的临界光照和临界温度值见表 1。从表 1 和图看出: ①主茎和分₁ 出苗期在夏至长光以前, 以逐日累加日平均最长光照为临界光照。分₁₋₁, 分₁₋₁₋₁, 分₁₋₁₋₁₋₁ 出苗期在夏至长光之后, 以出苗当天的自然光照为临界光照。②均以逐日累加日平均最高温度为临界温度。③临界光照和临界温度值随出苗期早晚而浮动, 反应了指定生长期的光温条件。野生大豆的自然开花临界光周期和自然临界温度, 是根据原产地常年气温 > 10℃, 自然出苗期为起点计算的, 代表不同产地野生大豆的光温指标,^(2~3) 因此两者是有区别的。

表 1 主茎和各级分枝的临界光照和临界温度

级 别	出苗期 (月/日)	临界光照 (小时)	临界温度 (℃)
主茎	5/14	15.22	20.92
分 ₁	6/8	15.40	22.31
分 ₁₋₁	7/2	15.36	23.44
分 ₁₋₁₋₁	7/11	15.15	23.24
分 ₁₋₁₋₁₋₁	7/25	14.82	23.03

2.2 光温综合作用与分枝发生的关系

叶片是感光部位。叶片的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。展开叶每天以感光效应中 10% 的时间(同化物)用于扩大叶片生长; 以感光效应中 90% 的时间用于茎节生长⁽⁴⁾。说明茎节生长速度比叶片快, 出现顶端裸露以及叶片感光效应中同化物的分配规律, 促进营养生长而发生分枝。

表 2 未展开叶生长速度与温度范围

温度范围(℃)	日生长未展 开叶数	生长速度 (天)
7 以下	0	0
8—12(7.6—12.5)	0.1	10
13—16(12.6—16.5)	0.2	5
17—20(16.6—20.5)	0.25	4
21—23(20.6—23.5)	0.33	3
24—25(23.6—25.5)	0.40	2.5
26—26(25.6—27.9)	0.43	2.3
28 以上	0.43	2.3

2.2.1 未展开叶生长速度与温度的关系: 表 2 是根据主茎复叶发生始前的气温统计的。从表 2 看, 未展开叶生长速度只与当天的气温有关。

2.2.2 展开叶感光效应与初生分枝发生的关系: 定形叶位以顶端展开叶为起点, 在起点叶位倒数第 4 叶^(4~5)。主茎和分枝上部每天各有三个复叶展开。

2.2.2.1 分枝发生过程: 表 3 为主茎分枝发生始过程: 从表 3 看, 5 月 28 日以后气温 > 逐日累加日平均温度。其中 5 月 29~31 日, 6 月 1~3 日, 气温上升幅度大於未展开叶生长速度一个温度范围。期间已有 2~3 个展开叶。在气温上升过程中, 展开叶以 90% 的感光效应

促进单叶节和 1 复叶节分枝分化。之后,分别於 6 月 5 日和 6 月 8 日,顶端再生长一个展开叶时,在单叶和 1 复叶节位出现分枝。

表 3

主茎分枝发生始过程

日 期 (月/日)	气 温 (°C)	逐日累加日 平均温度(°C)	日生长未展 开叶数	累加未展 开叶数	展 开 叶 数	分枝发 生部位
5/14(出苗)						
:						
27	14.5	14.54	0.2	2.6	1	
28	15.1	14.57	0.2	2.8	1	
29	18.4	14.81	0.25	3.05	2	
30	19.2	15.07	0.25	3.30	2	
31	19.0	15.31	0.25	3.55	2	
6/1	21.1	15.62	0.33	3.88	2	
2	20.6	15.87	0.33	4.21	3	
3	21.2	16.12	0.33	4.54	3	
4	19.1	16.26	0.25	4.79	3	
5	20.5	16.44	0.25	5.04	4	单叶节
6	19.9	16.58	0.25	5.29	4	
7	18.1	16.64	0.25	5.54	4	
8	16.9	16.65	0.25	5.79	4	1 复叶节
:						

2.2.2.2 分枝的发生规律:①出苗或分枝出现初期,展开叶小,感光效应弱,当气温升高幅度 $>$ 未展开叶生长速度一个温度范围达 3 天以上,在倒数第 3 展开叶位开始发生分枝。②随复叶数增多和叶片增大,展开叶感光效应逐日增强,每出现气温上升过程达 3 天以上,下部继续发生分枝。③在同一气温下,主茎和分枝营养生长速度是同步的,主茎继续发生分枝的同时,分枝上亦发生分枝。④分枝发生是随气温升高幅度和展开叶感光效应强度,在 1~3 个节位同时发生分枝。⑤本试验分枝发生终期 8 月 4 日,即图中 I 於 8 月 2 日出现后,停止分枝发生。

2.2.3 定形叶感光效应发生次生分枝:定形叶感光效应与展开叶是一致的,不同点是感光效应不向上递送。出苗到图中 I 主茎由下至上复叶面积逐节增大。期间出现气温升高幅度 $>$ 未展开叶生长速度一个温度范围达 3 天以上,在同节位发生次生分枝。本试验主茎由下至上次生分枝比初生分枝晚发生 10~30 天。在当时倒数第 6~2 个定形叶上发生次生分枝。看出次生分枝发生速度与叶片大小有关,各级分枝数见表 6。

2.3 光温综合作用与主茎及各级分枝发育期的关系

2.3.1 根据开花节位测定短光促进发育始期:短光促进发育始期,是通过展开叶感光效应与光温动态,与材料的自然开花临界光周期之间,产生光温综合作用,反应在开花节位上。公主岭野生大豆的自然开花临界光周期 15.09 小时,出现于 7 月 15 日。由於自然光照变化规律稳定,自然开花临界光周期的出现期是固定的。出苗到 7 月 15 日为长光。据叶片感光效应研究,叶片在扩大生长中产生的感光效应向上递送 3 节^[4],子叶和未展开叶感光效应确定开花节位^[4]。表 4 为主茎和各级分枝短光促进发育始期测定过程。①主茎出苗后子叶的感光效应上递 3 节,到 2 复叶节。之后随自然光照由短到长,反应长光抑制发育而提高开花节位。直到 7 月 15 日自然开花临界光周期出现当天,顶端未展开叶开始短光反应,即出苗到 7 月

15日累加未展开叶减单叶节后,小数点以后的值,为未展开叶确定的开花节位。②分₁,分₁₋₁,分₁₋₁₋₁出现后,第一节未展开叶的长光效应上递3节,到4复叶节。其中分₁和分₁₋₁继续提高开花节位,均以7月15日累加未展开叶中小数点以后的值为开花节位。分₁₋₁₋₁以4复叶节为开花节位。③分₁₋₁₋₁₋₁的临界光照比自然开花临界光周期短,出现后第一节未展开叶的短光效应上递3节。由於7月28日气温上升,反应高温促进发育,提前至7月28日累加未展开叶中小数点以后值为开花节位。④开花节位的未展开叶展开后,在短光下气温下降,反应促进发育而现蕾、开花。从表4看,根据未展开叶确定的开花节位,和调查的开花节位一样,提出开花节位复叶发生始期为短光促进发育始期。

表4 短光促进发育始测定过程及发育期

级	别	临界光照 (月/日) 小时	至7月15日累 加未展开叶	未展开叶确定 的开花节位	调查的开 花节位	开花节位复 叶发生始 (月/日)	现蕾 (月/日)	开花 (月/日)	结荚 (月/日)
主茎		7/9 15.22	17.19	18	18	7/18	7/25	7/31	8/10
分 ₁		6/30 15.40	13.23	14	14	7/16	7/23	7/28	8/9
分 ₁₋₁		7/2 15.36	5.41	6	6	7/18	7/24	8/3	8/8
分 ₁₋₁₋₁		7/11 15.15	2.00	4	4	7/22	7/26	8/3	8/9
分 ₁₋₁₋₁₋₁		7/25 14.82	1.20	2	2	7/31	7/28	8/3	8/10

2.3.2 光温综合作用与生长发育交点的关系:图中 I—III,由於自然光照由长到短,反应短光促进发育作用逐日增强,主茎各节复叶发生始和现蕾始出现交叉点,交点即图中 I。I 的出现把 I—III 阶段又分为两个阶段。①开花阶段:图中 I—II 逐日累加日平均光照 > 逐日累加日平均温度,气温升高,反应促进营养生长 > 促进生殖生长,主茎各节现蕾始在该节复叶发生始之后。该阶段发育特点:现蕾前必须气温连下降达两天;现蕾后气温升高,反应促进营养生长同时促进蕾生长而开花;结荚过程必须逐日累加日平均温度连下降达两天;花荚形成速度慢,脱落率高。②结荚阶段:图中 II—III 逐日累加日平均温度 > 逐日累加日平均光照,气温升高,反应促进生殖生长 > 促进营养生长,主茎各节现蕾始在该节复叶发生始之前。该阶段发育特点:现蕾前气温不用下降;结荚过程只须气温连下降达两天;花荚形成速度快,脱落率低。

生育交点出现期与结荚始的关系:图中 I 出现当天,主茎累加未展开叶 25.09,减单叶节为 24 复叶节。24 复叶节以下展开叶感光效应上递 3 节,即 26 复叶节为生育交点节位。26 复叶的发生始期在 8 月 10 日。从表 4 看与主茎结荚始同一天,与分枝结荚始只差 1 天。据三次复叶生长动态和花荚形成调查,临界温度高的年份,复叶生长速度快,生育交点节位高;临界温度低的年份,复叶生长速度慢,生育交点节位低,但不同年份生育交点节位出现期与结荚始日差很小。提出结荚始可作为生育交点出现期。以上看出,展开叶感光效应发生初生花序。图中 I 以后,出现气温升高并大于逐日累加日平均温度达 2~3 天,定形叶感光效应反应促进发育,在本节位发生次生花序。

2.3.3 光温综合作用与停止营养生长的关系:主茎和各级分枝临界温度出现后,逐日累加日平均温度下降,展开叶感光效应反应抑制营养生长而停止复叶发生,因此临界温度出现期为停止顶节复叶发生期,顶节复叶定形期为停止营养生长期。表 5 中,主茎 9 月 12 日以后气温 < 逐日累加日平均温度,9 月 12 日为停止营养生长期。各级分枝的临界温度高,出现期在图中 III 以前,以各自临界温度出现期为起点,延长展开叶感光效应持续期 13~14 天^[4~5],为停止营养生长期。

光温综合作用与成熟期节数及自然无效节的关系:叶片生长速度只与气温有关。顶节复叶自发生始到定形期间,未展开叶和展开叶均继续生长。其中①展开叶在扩大叶片生长过程中,制造的营养物质停止上输,用于本节荚粒生长,最终获成熟荚而成为成熟期节数。从表5看,主茎和各级分枝出现临界温度当天,累加未展开叶数中的整数与成熟期节数完全一样。②未展开叶在生长过程中,因得不到上输营养扩大叶片生长,始终停止在未展开叶状态。而未展开叶的短光效应随短光促进发育作用增强而继续现蕾、开花、结荚。最终因营养不足而枯死。从表5看,主茎和各级分枝停止营养生长当天的累加未展开叶数,与实际调查的节数也一样。③实际调查节数减成熟期节数,即表中的B-A值称自然无效节,反应了野生大豆无限结荚习性的特点。

表5 停止营养生长测定过程

级 别	临 界 温 度		成 熟 期 节 数(A)	停 止 营 养 生 长 期		实 际 节 数(B)	自 然 无 效 节(B-A)	成 熟 期 (月/日)	
	(月/日)	(°C)		累 加 未 展 开 叶	(月/日)				累 加 未 展 开 叶
主茎	8/30	20.92	32.17	32	9/12	37.08	37	5	9/9
分 ₁	8/21	22.31	26.12	26	9/4	30.21	31	5	9/7
分 ₁₋₁	8/7	23.44	13.61	14	8/21	18.09	18	4	9/9
分 ₁₋₁₋₁	8/7	23.24	9.80	10	8/21	14.64	15	5	9/11
分 ₁₋₁₋₁₋₁	8/7	23.03	5.10	6	8/21	9.54	10	4	9/11

2.3.4 主茎及各级分枝的蕾、花、幼荚、成熟荚、分枝数(见表6)。

表6 各级分枝、蕾、花、幼荚、成熟荚、粒数

级 别	初 生 分 枝						次 生 分 枝					
	分枝	蕾	花	幼荚	成荚	粒	分枝	蕾	花	幼荚	成荚	粒
主茎	1	125	87	40	27	58	-	-	-	-	-	-
分 ₁	13	973	787	364	244	568	10	192	162	72	36	54
分 ₁₋₁	54	1984	1984	772	456	1033	36	335	255	133	58	118
分 ₁₋₁₋₁	48	1034	797	384	250	558	4	64	49	22	15	36
分 ₁₋₁₋₁₋₁	7	109	84	49	29	62	0	0	0	0	0	0
合计	122	4225	3394	1609	1006	2270	50	591	466	227	109	208
总计	172	4816	3860	1836	1115	2474						

3 讨 论

3.1 关于野生大豆种群生态与野生大豆群落形成的关系

本试验共172个单独个体(见表6),盆栽面积 $(0.6\text{m})^2 \times 3.1416 = 1.13\text{m}^2$ 。株高2.1m,如不考虑利用空间,显然是极繁茂的群体。

3.1.1 通过短光促进发育始期,生育交点和停止营养生长测定过程看出,主茎和各级分枝均按各自出苗后的光温动态,完成各自的生育过程,显示出分枝是独立个体。①由于各个体短光促进发育始期在当地自然开花临界光周期出现之后,各级分枝的营养生长阶段随分枝出苗期的推迟而缩短。②各级分枝停止营养生长期随临界温度值的提高而提前。成熟期9月

7~11日(见表5),均在当地自然临界温度于8月27日出现之后^[3],生殖生长阶段随分枝级别提高而延长。③主茎和各级分枝的营养和生殖生长阶段,以生育交点为中心,随分枝级别提高而缩短呈塔形。上述说明主茎和各级分枝生长期光温变化规律是一致的。看出原产地的光温条件反应了野生大豆的遗传特性。主茎和分枝的遗传特性是一样的。

3.1.2 野生大豆种群生态与野生大豆群落形成关系密切。野生大豆短日性反应特点,增强了对温度的适应性,反应出有很强的生命力。任何群落,在一定面积上,单株的繁茂度和株数间是有一定比例的,每年即便只保留极小数单株,均可繁衍后代。表6中本试验收2474粒种子,据观察调查,随分枝级别提高,叶片面积,单株粒数和百粒重逐级变小。认为来年只有部分成熟度好,子粒饱满的种子,自然优先出苗,反应出优生优育的特点。从大豆感光效应特点讲,这些优生优育的单株,因为叶片面积大,感光效应强而促进子粒增大,所以群落的形成过程,是野生大豆不断演变进化的过程。

3.2 温度条件与本试验结果的关系

表2中气温25.5℃以下,25.6~27.9℃和28℃以上三个温度梯度,是影响野生大豆生长发育的极限温度。据25°N野生大豆在泉州(25°N,当地无野生大豆)自然条件下逐月分期播种试验结果^[6]:在长光条件下,连续出现气温>25.5℃以上天数,超过展开叶感光效应持续期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25.6℃以上高温抑制营养生长,出现主茎提前停止营养生长;在短光条件下,气温25.6~27.9℃,反应促进营养生长>促进生殖生长;气温28℃以上,反应抑制发育。结果在3月上旬(25°N材料自然出苗期)^[2]到5月下旬四个正常期出苗的播期,主茎的生育规律不符合生长期光温变化规律。公主岭不同年份气温>25.6℃连续期不超过展开叶感光效应持续期,野生大豆在当地正常期出苗后,达到自然开花临界光周期开花;达到生育交点结荚;达到临界温度停止复叶发生。主茎的生育规律符合生长期光温变化规律。又气温降至自然临界温度(20.33℃)以下成熟,降至15℃左右全株成熟。认为气温25.5℃以下是大豆生长的最佳温度。据气象资料,东北地区常年气温在25.6℃以下,高温季节正是雨季,因高温期气温不高,适合大豆生长,成为我国野生资源分布最多的地区和大豆生产的主产区。

参 考 文 献

- 1 徐 豹,路琴华,野生大豆与栽培大豆光周期效应的比较研究.大豆科学.1988,7(4):269-274
- 2 徐 豹,路琴华.野生大豆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):85-93
- 3 路琴华.野生大豆自然临界温度的研究.吉林农业科学.1993,1:77-83
- 4 路琴华.大豆叶片感光效应的研究.吉林农业科学.1994,3:1-7
- 5 路琴华.光温综合作用与野生大豆营养生长关系的研究.吉林农业科学.1994,1:1-8
- 6 路琴华.光温动态与野生大豆生长发育关系的研究.吉林农业科学.1994,3:1-7

STUDY ON SOYBEAN ECOLOGY X. COMPREHENSIVE EFFECT
OF LIGHT AND TEMPERATURE AND POPULATION
ECOLOGY OF WILD SOYBEAN (*G. Soja*)*

LU Qinhua and WANG Yumin

(Soybean Institute, Jilin Academy of Agri. Sci. 136100)

ABSTRACT

1. wild soybeans grow naturally under the trend of light and temperature at their origination, and form natural flowering critical photoperiod, natural critical temperature and the regular pattern of growth and development. This reflects the species character of wild soybean. 2. Each branch can be regarded as an independent individual, the time of appearance can be regarded as the emergence time of branch, and the course of its growth and development is completed according to the trend of light and temperature after its appearance. 3. The comprehensive effect of light and temperature between the responsibility to photoperiod of leaves and trend of light and temperature, natural flowering critical photoperiod, natural critical temperature is the theoretical basis of population ecology of wild soybean.

Key words: Soybean, Comprehensive effect of light and temperature, Responsibility to photoperiod

* This project was supported by NNSF of China