

大豆品种产量源流库指标相互关系分析

王柯^{1,2}, 宫浩然², 王玉斌¹, 张彦威¹, 王彩洁¹, 刘鑫²✉, 徐冉¹✉

¹ 山东省农业科学院作物研究所, 济南 250100; ² 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018

摘要: 【目的】评估大豆品种产量源、流、库指标对产量的贡献程度, 明确产量形成过程中源、流、库各指标之间的相互关系, 揭示影响大豆产量形成的关键生理机制, 为大豆育种提供理论依据。【方法】以大豆结荚期和鼓粒期为关键时期, 采用¹³C 同位素标记技术, 系统分析齐黄 34、临豆 9 号、潍豆 9 号、菏豆 12 在多生育时期的光合特性、器官物质积累及干物重变化, 从源、流、库三方面对品种间生理特征进行综合评价。通过雷达图对各类指标进行整合分析, 旨在阐明不同大豆品种产量形成过程中源、流、库关系的差异及其协同特征。【结果】(1) 源、流、库各指标与产量的相关性不同, 与大豆产量的相关性强弱依次为: 叶面积指数 > 百粒重 > 净光合速率 > 栅栏组织厚度 > 实际光化学效率 > 谷氨酰胺合成酶活性 > 谷氨酸合成酶活性 > 筛管平均直径 > 气孔导度 > 主叶脉直径。(2) 源、流、库各指标存在互作。源库互作表现为: 净光合速率、气孔导度、蒸腾速率与百粒重呈正相关关系; 源流互作表现为: 栅栏组织厚度与净光合速率、叶片厚度与净光合速率呈正相关关系; 库流互作表现为: 百粒重与筛管平均直径呈正相关关系。(3) 不同大豆品种间源、流、库的表现有差异, 齐黄 34 的叶面积指数、栅栏组织厚度、叶片厚度、净光合速率、实际光化学效率、主茎荚的持续积累能力、产量、百粒重、谷氨酰胺合成酶活性、谷氨酸合成酶活性、3 d 主茎荚的转运能力、主茎荚的持续转运能力均高于其他 3 个品种。菏豆 12 的主叶脉直径、潍豆 9 号的株粒数、临豆 9 号的分枝荚碳吸收能力则高于其他 3 个品种, 表明大豆高产的形成不依赖于单一的指标, 而是源、流、库 3 个系统性指标的协同作用。【结论】在 4 个供试品种中, 齐黄 34 产量显著高于其他品种, 主要优势在于较高的叶面积指数、较强的光合效率、较强的物质转运能力、较大的百粒重和较强的氮素同化酶活性。在大豆育种中, 为选育源、流、库协调的大豆高产品种, 应基于实际光化学效率、净光合速率和叶面积指数等指标筛选高光效种质资源, 再结合叶片与维管束解剖结构评价同化物运输效率, 最后综合氮代谢酶活性及库容性状判断产量潜力, 实现高产大豆品种的高效选育。
关键词: 大豆; 品种; 产量; 源流库; 相关性

Analysis of Interrelationships Among Yield Source, Flow, and Sink Traits in Soybean Cultivars

WANG Ke^{1,2}, GONG HaoRan², WANG YuBin¹, ZHANG YanWei¹, WANG CaiJie¹, LIU Xin²✉, XU Ran¹✉

¹Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100; ²College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong

Abstract: 【Objective】To evaluate the contributions of source, flow and sink traits to soybean yield, clarify the relationships among these traits during yield formation, reveal the key physiological mechanisms underlying soybean yield formation, and provide a theoretical basis for soybean breeding. 【Method】Qihuang 34, Lindou 9, Weidou 9, and Hedou 12 were investigated during the pod-setting and seed-filling stages. The photosynthetic performance, assimilate partitioning, and dry matter accumulation were analyzed throughout plant development by using ¹³C isotope labeling. Source–flow–sink traits were comprehensively evaluated, and radar chart analysis was applied to characterize the coordination of these traits among cultivars during yield formation. 【Result】(1) The correlations between source, flow and sink traits and yield varied considerably. The contributions of these traits to yield ranked as follows: leaf area index > 100-seed weight > net photosynthetic rate > palisade tissue thickness > effective quantum yield of PSII

收稿日期: 2026-01-06; 接受日期: 2026-06-03

基金项目: 国家大豆产业技术体系 (CARS-04-CES16)、山东省泰山产业领军人才 (tsxc202211138)、济南市“新高校 20 条” (202228094)

联系方式: 王柯, E-mail: 15934542457@163.com。宫浩然, E-mail: 1664956537@qq.com。王柯和宫浩然为同等贡献作者。通信作者徐冉, E-mail: soybeanxu@126.com。通信作者刘鑫, E-mail: liux@sdaa.edu.cn

(Φ PSII) > glutamine synthetase activity > glutamate synthase activity > mean sieve tube diameter > stomatal conductance > midrib diameter. (2) Significant interactions were observed among source, flow and sink traits. Source-sink interactions were reflected by positive correlations of net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate with 100-seed weight. Source-flow interactions were indicated by positive correlations of palisade tissue thickness and leaf thickness with net photosynthetic rate, whereas flow-sink interactions were represented by a positive correlation between mean sieve tube diameter and 100-seed weight. (3) Source, flow and sink traits differed markedly among cultivars. Qihuang 34 exhibited higher leaf area index, palisade tissue thickness, leaf thickness, net photosynthetic rate, Φ PSII, sustained dry matter accumulation in main stem pods, yield, 100-seed weight, glutamine synthetase activity, glutamate synthase activity, 3-day assimilate translocation to main stem pods and sustained assimilate translocation than the other three cultivars. Hedou 12 showed the largest midrib diameter, Weidou 9 had the highest seed number per plant, and Lindou 9 exhibited the greatest carbon assimilation capacity of branch pods. These results indicate that high soybean yield depends on the coordinated regulation of source, flow and sink traits rather than on any single trait. **【Conclusion】** Among the four soybean varieties tested, Qihuang 34 exhibited a significantly higher yield than the other varieties, which was mainly attributed to its higher leaf area index, greater photosynthetic efficiency, stronger assimilate translocation capacity, higher 100-seed weight, and greater activities of nitrogen-assimilation enzymes. Breeding high-yield soybean cultivars with coordinated source, flow and sink characteristics should prioritize germplasm with high photosynthetic efficiency based on Φ PSII, net photosynthetic rate and leaf area index, followed by evaluation of assimilate transport efficiency using leaf and vascular bundle anatomical traits and assessment of yield potential through nitrogen metabolism enzyme activities and sink capacity.

Key words: soybean; cultivar; yield; source-flow-sink; correlation

0 引言

【研究意义】大豆作为重要的粮食和油料作物,兼具植物蛋白和植物油双重价值,在保障国家粮油安全和推动健康膳食结构方面发挥着不可替代的作用^[1]。然而我国大豆单产水平低,供需矛盾突出,提高单产是保障大豆安全供给的重要途径^[2-3]。不同大豆品种在源(光合能力)、流(物质转运能力)、库(籽粒储存能力)存在显著差异,通过比较不同品种源、流、库特征,有助于明确产量限制因素,为构建大豆高产理论体系提供依据^[4]。**【前人研究进展】**近年来,源、流、库协调调控已成为提高大豆产量的重要研究方向。前人研究表明,大豆群体叶面积指数与籽粒产量和粒重密切相关^[5]。叶片解剖结构如栅栏组织厚度、叶片厚度及叶脉结构能够影响光能截获、光合能力及同化物生产,从而影响产量形成^[6-10]。维管束及韧皮部发育程度决定同化物运输效率,是影响籽粒灌浆和产量形成的重要结构基础^[11-14]。此外,提高光能利用效率、优化同化物运输和增强籽粒库容已成为大豆高产育种的重要途径,主要表现为提高叶面积指数和光能转换效率、改善碳同化物运输及利用效率、提高固氮能力和增加粒重等^[15-18]。已有研究表明,源、流、库各因素共同影响大豆产量形成,但多数研究侧重于单一因素的调控,对源、流、库多指标协同作用及其相互关系缺乏系统分析。**【本研究切入点】**自作物产量源、

流、库理论提出以来,该体系已广泛应用于作物产量形成机制研究,尤其在水稻、小麦、玉米等禾谷类作物中取得了较多进展。大豆的花序分散着生在各个叶腋的茎节上,其源、流、库关系较于禾谷类作物的关系明确性相对不足,各要素的时序变化特征及其协同机制仍有待系统阐明^[19-21]。当前关于大豆源、流、库关系的研究多集中于单一因子的作用机制,缺乏多指标、多器官和动态的综合分析。此外,不同品种源、流、库结构与效率的差异,直接影响其高产潜力的实现路径。因此,亟须在群体水平上系统评估源、流、库关键指标在不同发育阶段的动态表现,并明确其与产量之间的相关性与贡献度^[22-23]。**【拟解决的关键问题】**围绕大豆产量形成的生理基础,系统解析不同品种源、流、库特征,揭示源供给能力、同化物运输效率及籽粒库之间的协同关系及其对产量形成的调控机制,以期明确高产形成的关键生理限制环节,为大豆品种改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

在前人研究^[24-25]基础上,为进一步从作物生理学中“源、流、库理论”的角度探明齐黄 34 的高产原理,本研究于 2023—2024 年在山东农业大学试验田开展大田试验。供试大豆品种为齐黄 34、临豆 9 号、潍豆 9 号、菏豆 12,生育期差异小,品种特性突出,均为有限结荚习性(品种信息详见表 1)。

表 1 供试大豆品种信息

Table 1 Information of tested soybean varieties

品种 Variety	审定区域 Approval status	有效分枝 Effective branches	特性 Characteristic
齐黄 34 Qihuang 34	国家审定 Approved by the state	1.3	高产、优质 High yield, high quality
菏豆 12 Hedou 12	国家审定 Approved by the state	1.0—3.0	高产、优质 High yield, high quality
临豆 9 号 Lindou 9	国家审定 Approved by the state	3.7	高蛋白型 High-protein
潍豆 9 号 Weidou 9	山东省审定 Approved by Shandong province	1.9	高油型 High-oil

1.2 试验设计

试验于山东省泰安市肥城市汶阳试验田（35°58'N, 116°57'E）进行。试验地为中壤土，前茬作物为小麦，地势平坦，肥力均匀。底肥施磷酸二铵 300 kg·hm⁻²，氯化钾 225 kg·hm⁻²。变量为 4 个不同大豆品种，随机区组排列，3 次重复，共 12 小区。每小区长 10.00 m，宽 4.00 m，行距 0.50 m，株距 0.14 m。2023 年 6 月 23 日播种，10 月 13 日收获，2024 年 6 月 20 日播种，10 月 14 日收获。采取灌溉、喷施农药等田间管理措施，保证大豆不受干旱、病虫害草害的影响。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 “源”指标的测定

（1）叶面积指数（LAI）：按主茎和分枝将叶片摘下置于黑布上拍照，使用 Image J 软件分析得出主茎和分枝的叶面积。LAI=单株叶面积/单株所占土地面积。式中，单株所占土地面积=株距×行距。

（2）叶片的剖面结构：于大豆鼓粒期对叶片、叶柄、茎秆进行取样。于电镜固定液内固定 30 min 左右，待组织变硬，通过扫描电镜对其进行观察。

（3）光合指标：每小区选取长势一致的 3 个大豆单株进行挂牌标记，在干物质积累和产量形成的关键时期开花期（R2）、结荚期（R4）、鼓粒期（R6）和成熟期（R8）对功能叶（倒 3 叶）进行测定。为减少日变化的影响，先测定 4 个品种的第 1 株重复，再依次测定第 2、3 株重复，最后每个品种取 3 次测定数据的平均值。采用 Ciras-3 便携式光合作用测量系统测定净光合速率（P_n）、气孔导度（G_s）、蒸腾速率（T_r）和胞间 CO₂ 浓度（C_i）。测量条件设置为：内置 LED 红蓝光源，叶室内光强为 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹。供应 CO₂ 气体浓度设定为 400 μmol·mol⁻¹。

（4）叶绿素荧光参数指标：选择无云晴天，采用 FMS-2 叶绿素荧光仪，测定 R2、R4、R6、R8 期叶绿素荧光参数，包括初始荧光（F₀）、最大荧光（F_m），

光下最小荧光（F）和光下最大荧光（F'_m）。每个品种测 3 次重复。测量 PS II 最大光化学量子产量（F_v/F_m）前，将待测叶片暗适应处理 20 min 以上。计算相关参数：F_v/F_m = (F_m - F₀) / F_m；实际光化学效率（ΦPS II）= (F'_m - F) / F_m；光化学荧光淬灭系数（qP）= (F'_m - F) / (F'_m - F₀)；非光化学荧光淬灭系数（NPQ）= (F_m - F'_m) / F'_m。

（5）¹³C 脉冲标记后即时同化物分配：分别于大豆结荚期和鼓粒期，在晴朗无云条件下（9: 00—11: 00），选取长势一致的大豆群体进行 ¹³CO₂ 脉冲标记（丰度 99%，上海化工研究院）。同化箱体积为 60 cm×90 cm×120 cm，每次同化时间为 30 min。

标记结束后立即取样，按品种分别采集主茎和分枝的叶片、茎和荚；同时取未标记植株作为对照，用于测定自然 ¹³C 丰度。样品在 80 °C 下烘干至恒重并称重，采用 MM400 型高效生物样品制备仪（Retsch，德国）粉碎后过 150 目筛。

采用 MM400 型高效生物样品制备仪（Retsch 公司，德国）粉碎后过 150 目筛，Elementar vario MICRO cube 元素分析仪（Elementar 公司，德国）测定各器官 C 含量，用 Isoprime 100 质谱仪（Isoprime，英国）测定各器官的 δ¹³C 值。

各器官 ¹³C 分配率按下式计算：

¹³C 丰度：F_i(%) = (δ¹³C + 1000) × R_{PBD} / [(δ¹³C + 1000) × R_{PBD} + 1000] × 100；

R_{PBD}（碳同位素的标准比值）= 0.0112372；

各器官含碳量：C_i = 器官总质量（g）× 全碳含量（%）；

进入各器官的 ¹³C 量（mg）：¹³C_i = C_i × (F_i - F_{nl}) / 100 × 1000，式中 C_i 为各器官所含的碳量（g），nl 表示未标记；

整株 ¹³C 固定量为进入各器官的 ¹³C 量之和；

¹³C 在各器官的分配率：¹³C_i (%) = ¹³C_i / ¹³C_{净吸收} × 100。式中，¹³C_i 为该器官的 ¹³C 量占植株净吸收 ¹³C

量的百分比。

1.3.2 “流”指标的测定

(1) ^{13}C 脉冲标记后同化物向荚转运物质的测定:

^{13}C 脉冲标记后 3 d 及收获期再次取样, 分析 ^{13}C 在植株不同器官中的动态分配特征, 取样部位与测定方法同上。

^{13}C 标记后 0—3 d 向荚转运物质的百分比, 为标记后 3 d 取样 ^{13}C 荚的分配率与立即取样 ^{13}C 荚的分配率之差, 即短期转运能力。

^{13}C 标记后收获期向荚转运物质的百分比, 为收获期取样 ^{13}C 荚的分配率-标记后 3 d 取样 ^{13}C 荚的分配率之差, 即持续转运能力。

(2) 叶柄、茎秆的剖面结构:

于大豆鼓粒期对叶柄、茎秆进行取样。于电镜固定液内固定 30 min 左右待组织变硬, 对其通过扫描电镜或透射电镜进行观察, 重点观察叶脉、叶柄和茎秆维管束的形态。

1.3.3 “库”指标的测定

(1) 大豆产量、产量构成因素及经济系数: 籽粒成熟时, 在各小区未曾取样的完整地块中, 调查单行株数, 根据小区行数和长度计算出每公顷有效株数。取 20 株大豆植株于室内风干, 考查株粒数与粒重, 称百粒重。收获每个小区未取过样品的地块所有大豆植株, 去除边行测产, 挂晒晾干, 全部脱粒, 待籽粒风干至水分含量低于标准水分含量 13% 时, 称重。根据每小区一带实际占地面积计算实际公顷产量。同时, 测定该小区的整株干物重, 计算

经济系数。

(2) 籽粒谷氨酰胺合成酶活性、谷氨酸合成酶活性: 于大豆鼓粒期进行取样测定。称取约 0.1 g 样品, 加入 1 mL 提取液, 进行冰浴匀浆。12 000 r/min, 4 ℃ 离心 10 min, 取上清, 置冰上待测^[26], GS 活性参照 O' Neal^[27] 的方法进行测定, NADH-GOGAT 活性参照 Groat^[28] 的方法进行测定。

(3) 收获期荚中 ^{13}C 积累特征: ^{13}C 脉冲标记后收获期取样, 取样部位与测定方法同上, 测定其 ^{13}C 在荚中的同化物分配率, 即库器官的积累能力。

(4) 各器官干物质的积累动态: 在大豆 R2、R4、R6、R8 期测定大豆植株地上部分各器官的干物质积累量。各处理连续取 10 株大豆植株, 将其按主茎、分枝、主茎叶片、分枝叶片、主茎荚和分枝荚进行分类, 在烘箱 105 ℃ 的温度下杀青 30 min, 再用 80 ℃ 将样品烘干, 测定其干物重。

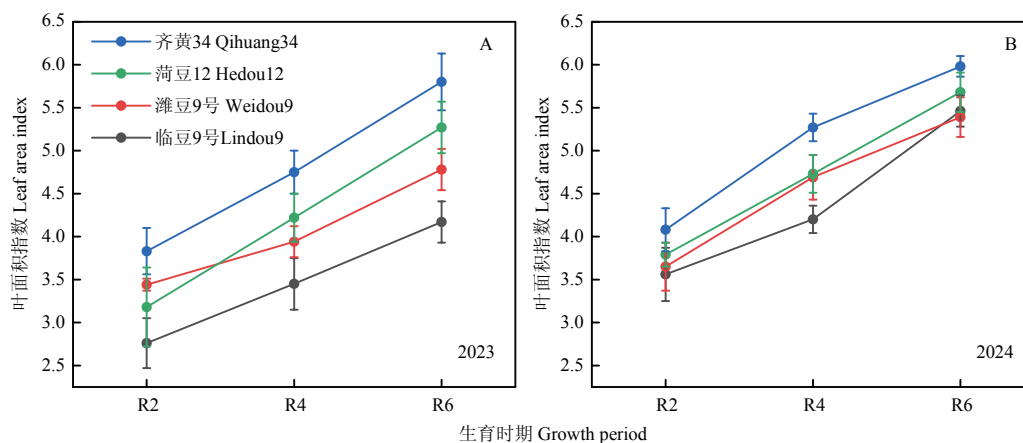
1.4 数据统计与分析

运用 Excel 2016 软件处理和计算试验数据, 用 IBM SPSS Statistics 26.0 软件进行统计和分析数据, 用 Origin 2024 软件进行相关性分析。

2 结果

2.1 大豆品种产量源指标结果分析

2.1.1 叶面积指数 不同大豆品种在 R2 至 R6 期的叶面积指数变化趋势如图 1 所示, 整体表现为: 齐黄 34 > 菏豆 12 > 潍豆 9 号 > 临豆 9 号。其中 2023 年 R2 期齐黄 34 分别比菏豆 12、潍豆 9 号、临豆 9



R2: 盛花期; R4: 盛荚期; R6: 鼓粒期。下同 R2: Full flowering stage; R4: Full pod stage; R6: Seed filling stage. The same as below

图 1 不同大豆品种叶面积指数的变化趋势

Fig. 1 Variation trend of leaf area index in different soybean varieties

号高 38.77%、11.34%、20.44%；R4 期齐黄 34 分别比 菏豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 37.68%、20.56%、12.56%；R6 期齐黄 34 分别比 菏豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 39.09%、21.34%、10.06%（图 1-A）。

2024 年 R2 期齐黄 34 分别比 菏豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 14.61%、11.78%、7.65%；R4 期齐黄 34 分别比 菏豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 25.48%、12.37%、11.42%；R6 期齐黄 34 分别比 菏豆 12、潍豆 9 号、临

豆 9 号高 9.52%、10.95%、5.28%（图 1-B）。

2.1.2 叶片结构 大豆品种叶片的剖面结构图（图 2，表 2）中，4 个品种叶片栅栏组织厚度 2 年均表现为：齐黄 34>临豆 9 号>菏豆 12>潍豆 9 号。叶片厚度两年表现不一致，但均表现为齐黄 34 和临豆 9 号最高，2023 年为：齐黄 34>临豆 9 号>潍豆 9 号>菏豆 12；2024 年为：齐黄 34>临豆 9 号>菏豆 12>潍豆 9 号。

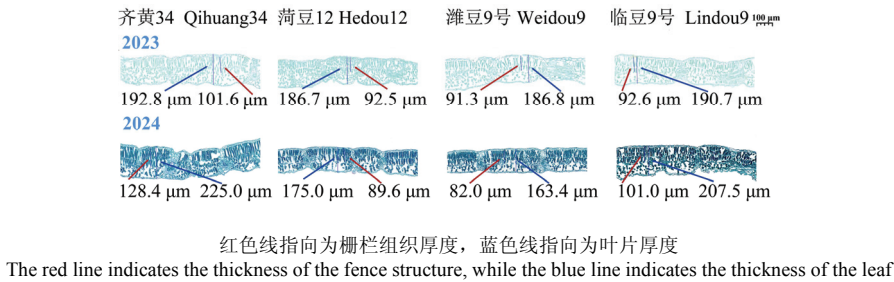


图 2 鼓粒期不同大豆品种叶片剖面结构

Fig. 2 Cross-sectional structure of leaves in different soybean varieties at the seed filling stage

表 2 鼓粒期不同大豆品种叶片栅栏组织厚度、叶片厚度

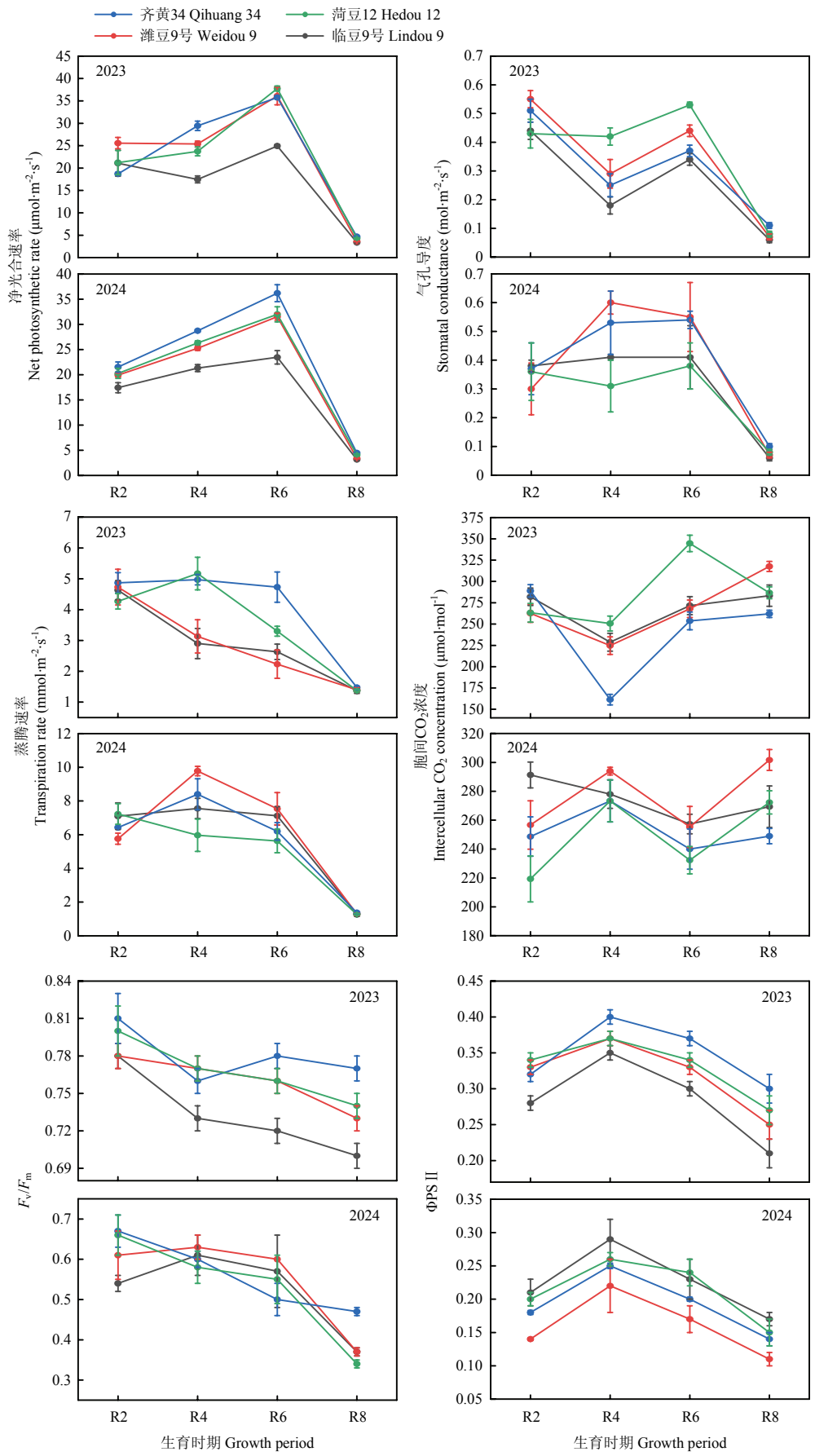
Table 2 Leaf palisade tissue thickness and thickness of different soybean cultivars

年份 Year	品种 Cultivar	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness (μm)	叶片厚度 Leaf thickness (μm)
2023	齐黄 34 Qihuang 34	102.67±6.76a	195.50±4.85a
	菏豆 12 Hedou 12	93.57±1.93b	184.27±2.18a
	潍豆 9 号 Weidou 9	91.53±1.56b	187.13±0.85a
	临豆 9 号 Lindou 9	95.23±2.31b	191.73±10.89a
2024	齐黄 34 Qihuang 34	119.00±13.13b	218.90±11.80a
	菏豆 12 Hedou 12	79.30±9.72c	172.20±3.34b
	潍豆 9 号 Weidou 9	80.50±1.37c	165.10±2.44b
	临豆 9 号 Lindou 9	98.60±2.12a	212.40±4.52a

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。下同
Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same as below

2.1.3 光合特性 4 个大豆品种的净光合速率(P_n) 在 R2 至 R8 期两年间的变化趋势平均表现为 R2 至 R6 期增加，R6 至 R8 期逐渐减小，品种间表现为：齐黄 34>菏豆 12>潍豆 9 号>临豆 9 号，与实收产量表现一致，说明较高的光合强度是高产品种的重要生理基础。气孔导度 (G_s) 在 R2 至 R8 期两年间的变化趋势平均表现为 R2 至 R6 期增加，R6 至 R8 期逐渐减小，品种间表现为：潍豆 9 号>齐黄 34>菏豆 12>临豆 9 号。蒸腾速率 (T_r) 在 R2 至 R8 期

两年间的变化趋势平均表现为 R2 至 R4 期增加，R4 至 R8 期逐渐减小，品种间表现为：齐黄 34>潍豆 9 号>菏豆 12>临豆 9 号，齐黄 34 在保证较高 P_n 的同时，维持较强的水分运输能力，有利于同化产物向籽粒转运。胞间 CO_2 浓度 (C_i) 在 R2 至 R8 期两年间的变化趋势平均表现为 R2 至 R4 期减小，R4 至 R8 逐渐增加，品种间表现为：菏豆 12>临豆 9 号>潍豆 9 号>齐黄 34，表明齐黄 34 的 CO_2 利用效率更高，光合能力更强（图 3）。



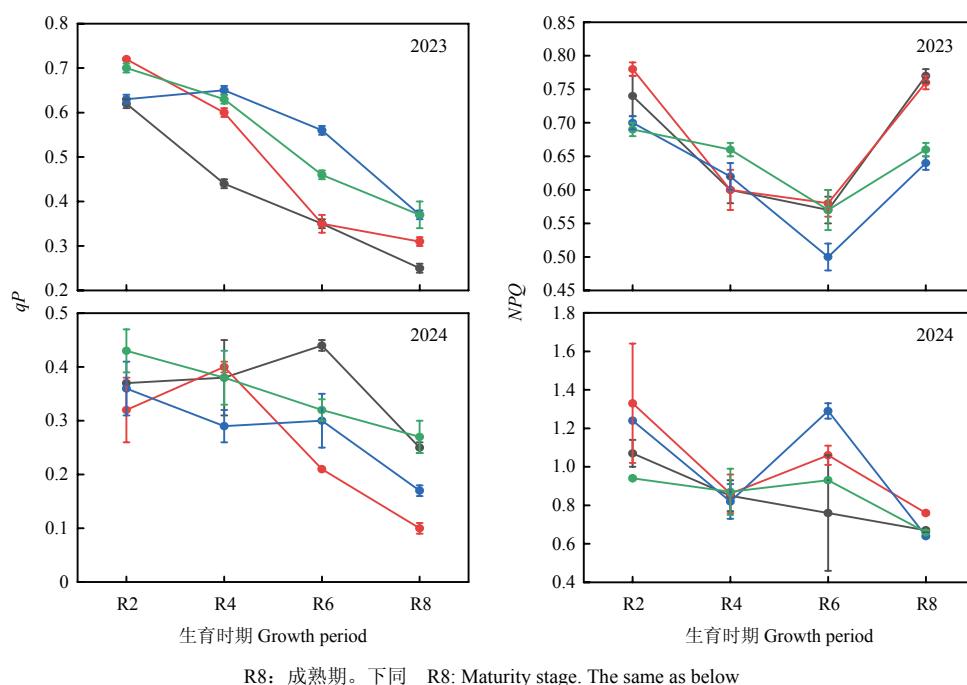


图 3 不同大豆品种光合指标、叶绿素荧光参数指标的变化趋势

Fig. 3 Variation trends of photosynthetic indices and chlorophyll fluorescence parameters in different soybean varieties

两年 4 个大豆品种叶绿素荧光参数的最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 在 R2 至 R8 期两年间的变化趋势平均表现为逐渐减小, 品种间表现为: 潍豆 9 号 > 菏豆 12 > 临豆 9 号 > 齐黄 34, 说明潍豆 9 号光合潜能水平高。实际光化学效率 ($\Phi PS II$) 在 R2 至 R8 期两年间的变化趋势平均表现为先增加后减小, 且在 R4 时期达到最大值, 品种间表现为: 齐黄 34 > 菏豆 12 > 临豆 9 号 > 潍豆 9 号, 齐黄 34 具有较高的实际光合转化效率优势。光化学淬灭系数 (qP) 在 R2 至 R8 期两年间的变化趋势平均表现为逐渐减小, 品种间表现为: 菏豆 12 > 齐黄 34 > 潍豆 9 号 > 临豆 9 号。非光化学淬灭系数 (NPQ) 在 R2 至 R8 期两年间的变化趋势平均表现为 R2 至 R4 期先减小, R4 至 R6 期略有回升, R6 至 R8 期再减小, 品种间表现为: 齐黄 34 > 潍豆 9 号 > 菏豆 12 > 临豆 9 号。说明齐黄 34 光保护能力较强, 以热耗散消耗的光能较多。

综上所述, 齐黄 34 在结荚至鼓粒期表现出高 P_n 、 $\Phi PS II$ 、 NPQ 和较低的 C_i , 表明其具有更高的碳同化能力、光能转化效率, 是高产的重要生理基础。

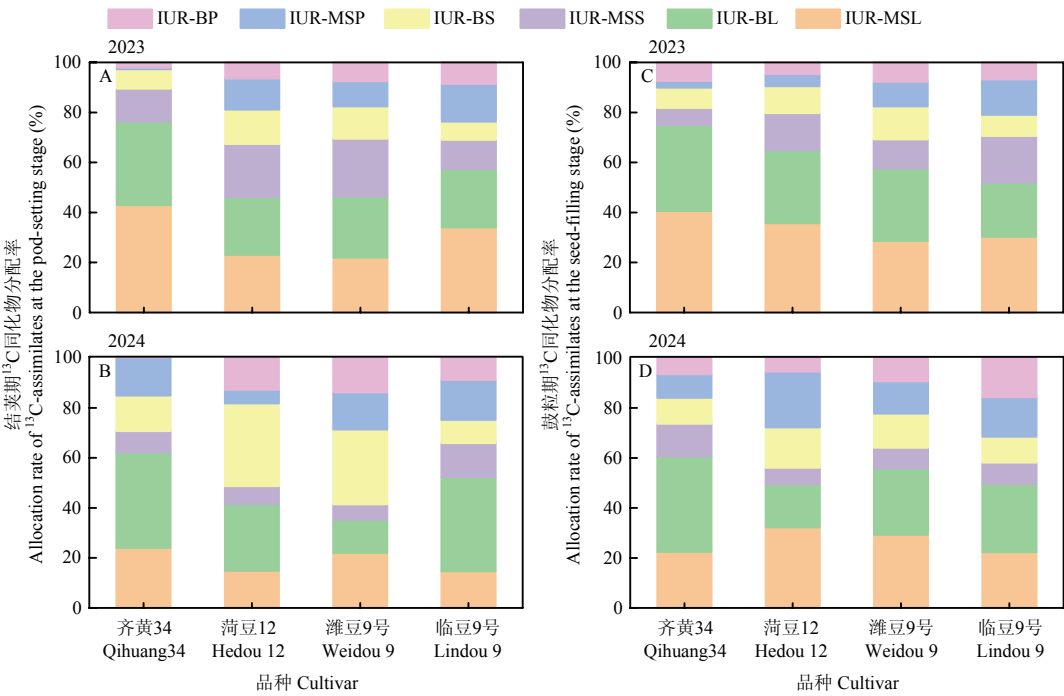
2.1.4 光合产物同化能力 $^{13}CO_2$ 标记后各器官的 ^{13}C 瞬时分配率代表源的光合物质生产能力。结果表明, 结荚期标记后立即取样 ^{13}C 两年平均表现

为齐黄 34 叶片的分配率最高, 为 69.27%, 分别比临豆 9 号、潍豆 9 号、菏豆 12 高 26.34%、69.87%、57.89%; 鼓粒期标记后立即取样 ^{13}C 两年平均表现为齐黄 34 叶片的分配率最高, 为 67.85%, 分别比临豆 9 号、潍豆 9 号、菏豆 12 高 33.65%、19.58%、18.64% (图 4)。

综上所述, 在结荚期和鼓粒期大豆主要依靠叶片生产光合物质。其中, 齐黄 34 叶片同化能力最强, 光合物质生产能力最高。

2.1.5 源指标相关性分析 大豆品种各器官 ^{13}C 瞬时吸收率与源各项指标的相关性分析表明, 主茎叶片 ^{13}C 瞬时吸收率与 LAI 、 P_n 、 F_v/F_m 呈正相关关系。相关性大小依次表现为: $F_v/F_m > P_n > LAI$ 。主茎茎秆 ^{13}C 瞬时吸收率与 NPQ 呈正相关关系。 LAI 与栅栏组织厚度、 P_n 、 G_s 、 $\Phi PS II$ 呈正相关关系。相关性大小依次表现为: $P_n > \Phi PS II > \text{栅栏组织厚度} > G_s$ (图 5)。

综上, 大豆鼓粒期源强主要由叶片光系统效率 (F_v/F_m 、 $\Phi PS II$) 和叶片结构 (栅栏组织厚度、叶片厚度) 共同调控, LAI 通过改善光截获, 显著增强 ^{13}C 的瞬时吸收能力。上述结果表明, 提高冠层结构与实际光化学效率是提升大豆源强的关键途径。



IUR-BP: 分枝荚¹³C 瞬时吸收率; IUR-MSP: 主茎荚¹³C 瞬时吸收率; IUR-BS: 分枝茎秆¹³C 瞬时吸收率; IUR-MSS: 主茎茎秆¹³C 瞬时吸收率; IUR-BL: 分枝叶片¹³C 瞬时吸收率; IUR-MSL: 主茎叶片¹³C 瞬时吸收率。下同
IUR-BP: Instantaneous ¹³C uptake rate of pods on branches; IUR-MSP: Instantaneous ¹³C uptake rate of pods on the main stem; IUR-BS: Instantaneous ¹³C uptake rate of branch stems; IUR-MSS: Instantaneous ¹³C uptake rate of main-stem stems; IUR-BL: Instantaneous ¹³C uptake rate of branch leaves; IUR-MSL: Instantaneous ¹³C uptake rate of main-stem leaves. The same as below

图 4 不同品种在结荚期和鼓粒期 ¹³C 标记后立即取样时不同器官 ¹³C 分配率

Fig. 4 Distribution rate of ¹³C among different organs in different soybean varieties immediately after labeling at the pod-setting and seed-filling stages

2.2 大豆品种产量流指标结果分析

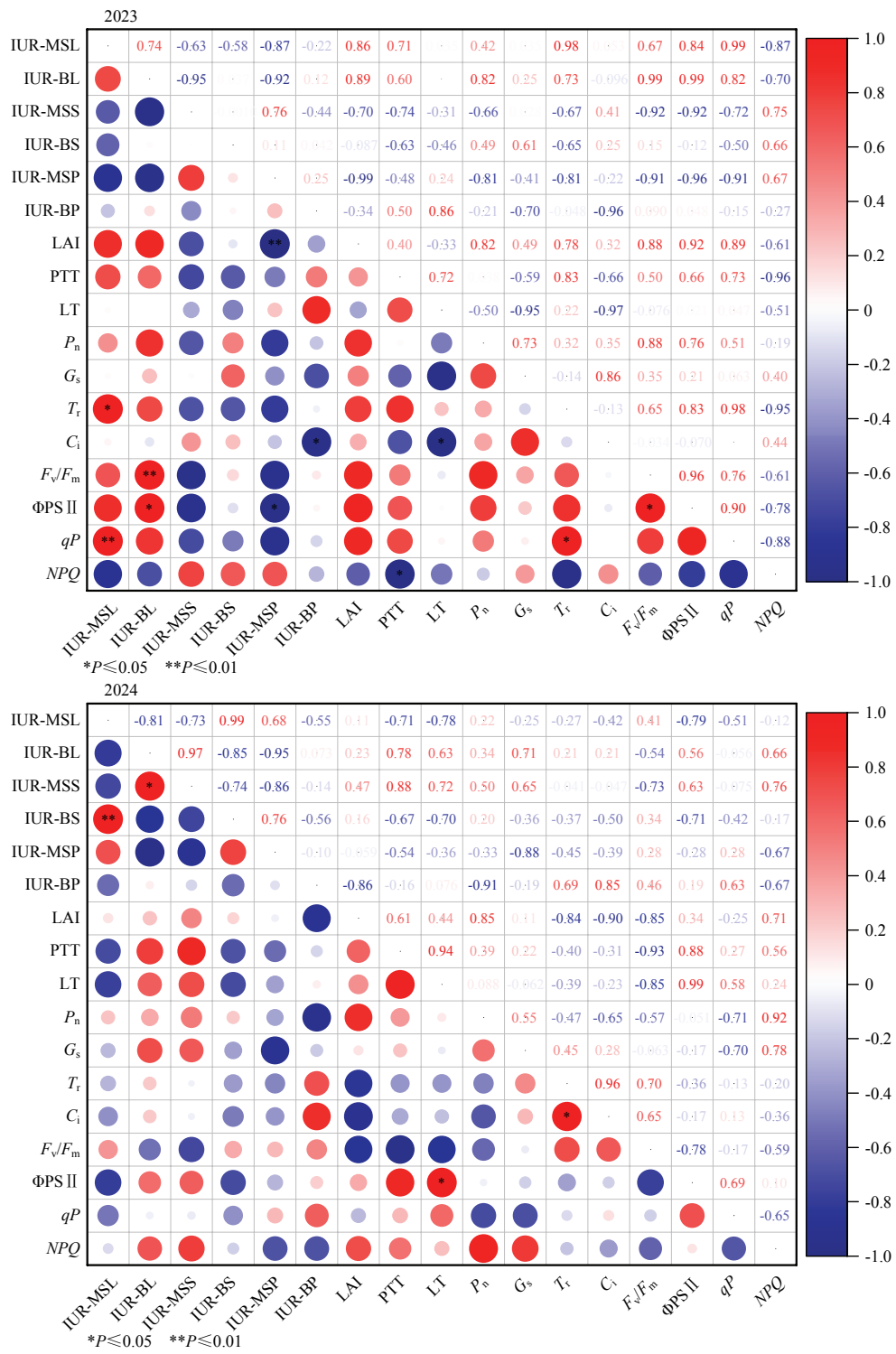
2.2.1 转运器官结构 图 6、表 3 分别是 4 个大豆品种叶片、叶柄、茎秆横切面的剖面结构及相关指标。叶脉切片中，主叶脉直径两年结果一致：菏豆 12>潍

豆 9 号>齐黄 34>临豆 9 号。次叶脉直径两年间表现有差异，但临豆 9 号次叶脉直径最大，2023 年为：临豆 9 号>潍豆 9 号>齐黄 34>菏豆 12；2024 年为：临豆 9 号>齐黄 34>菏豆 12>潍豆 9 号。

表 3 鼓粒期不同大豆品种叶脉直径、叶柄直径、筛管平均直径

Table 3 Leaf vein diameter, petiole diameter and of different soybean cultivars

年份 Year	品种 Cultivar	主叶脉直径 Midrib diameter (μm)	次叶脉直径 Secondary vein diameter (μm)	叶柄直径 Petiole diameter (μm)	筛管平均直径 Mean sieve tube diameter (μm)
2023	齐黄 34 Qihuang 34	458.33±4.71c	185.90±13.36b	3180.83±15.09a	72.75±2.79a
	菏豆 12 Hedou 12	716.33±12.30a	148.40±1.10c	2913.60±16.80b	67.78±3.90a
	潍豆 9 号 Weidou 9	547.73±5.86b	195.00±4.52ab	2883.33±8.46b	67.67±1.81a
	临豆 9 号 Lindou 9	368.20±2.85d	204.67±6.35a	2717.50±25.67c	70.05±0.74a
2024	齐黄 34 Qihuang 34	584.63±5.12b	179.70±9.92b	2899.50±30.74b	126.80±7.94b
	菏豆 12 Hedou 12	686.67±2.87a	143.97±6.93c	2688.53±33.33d	92.92±4.17c
	潍豆 9 号 Weidou 9	587.47±1.30b	138.87±7.26c	2783.20±31.32c	83.80±5.85c
	临豆 9 号 Lindou 9	420.33±2.06c	204.53±1.40a	3131.17±17.80a	121.97±4.57a



*表示在 $P \leq 0.05$ 水平上显著，**表示在 $P \leq 0.01$ 水平上显著。LAI: 叶面积指数; PTT: 栅栏组织厚度; LT: 叶片厚度; P_n : 净光合速率; G_s : 气孔导度; T_r : 蒸腾速率; C_i : 胞间二氧化碳浓度; F_v/F_m : PS II 最大光化学量子产量; $\Phi PS II$: 实际光化学效率; qP : 光化学荧光淬灭系数; NPQ : 非光化学荧光淬灭系数。下同

* means significance at $P \leq 0.05$, ** means significance at $P \leq 0.01$. LAI: Leaf area index; PTT: Palisade tissue thickness; LT: Leaf thickness; P_n : Net photosynthetic rate; G_s : Stomatal conductance; T_r : Transpiration rate; C_i : Intercellular CO_2 concentration; F_v/F_m : Maximum photochemical quantum yield of Photosystem II; $\Phi PS II$: Optimal/maximal quantum yield of PS II; qP : Photochemical Quenching; NPQ : Non-photochemical quenching. The same as below

图 5 鼓粒期各器官 ^{13}C 瞬时吸收率与源各项指标的相关性

Fig. 5 Correlation between instantaneous ^{13}C absorption rate of different organs and source-related indices at the seed filling stage

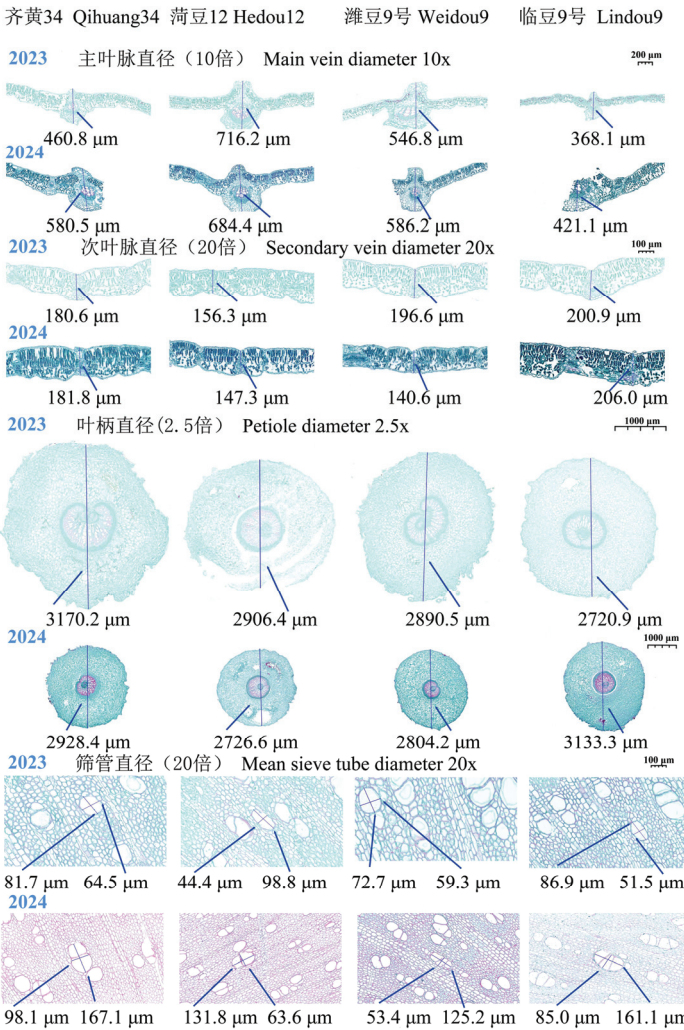


图 6 不同大豆品种叶片、叶柄、茎秆剖面结构

Fig. 6 Cross-sectional structures of leaves, petioles, and stems in different soybean varieties

叶柄切片中，叶柄直径两年间表现不一致，2023 年为：齐黄 34>菏豆 12>潍豆 9 号>临豆 9 号。2024 年为：临豆 9 号>齐黄 34>潍豆 9 号>菏豆 12。尽管两年间变化不一致，但齐黄 34 在两年中均处于较高水平，有助于光合产物及时输出，维持源库通畅。

筛管平均直径反映同化物长距离运输能力，两年间表现不一致。2023 年为：菏豆 12>齐黄 34>临豆 9 号>潍豆 9 号，2024 年为：齐黄 34>临豆 9 号>潍豆 9 号>菏豆 12。

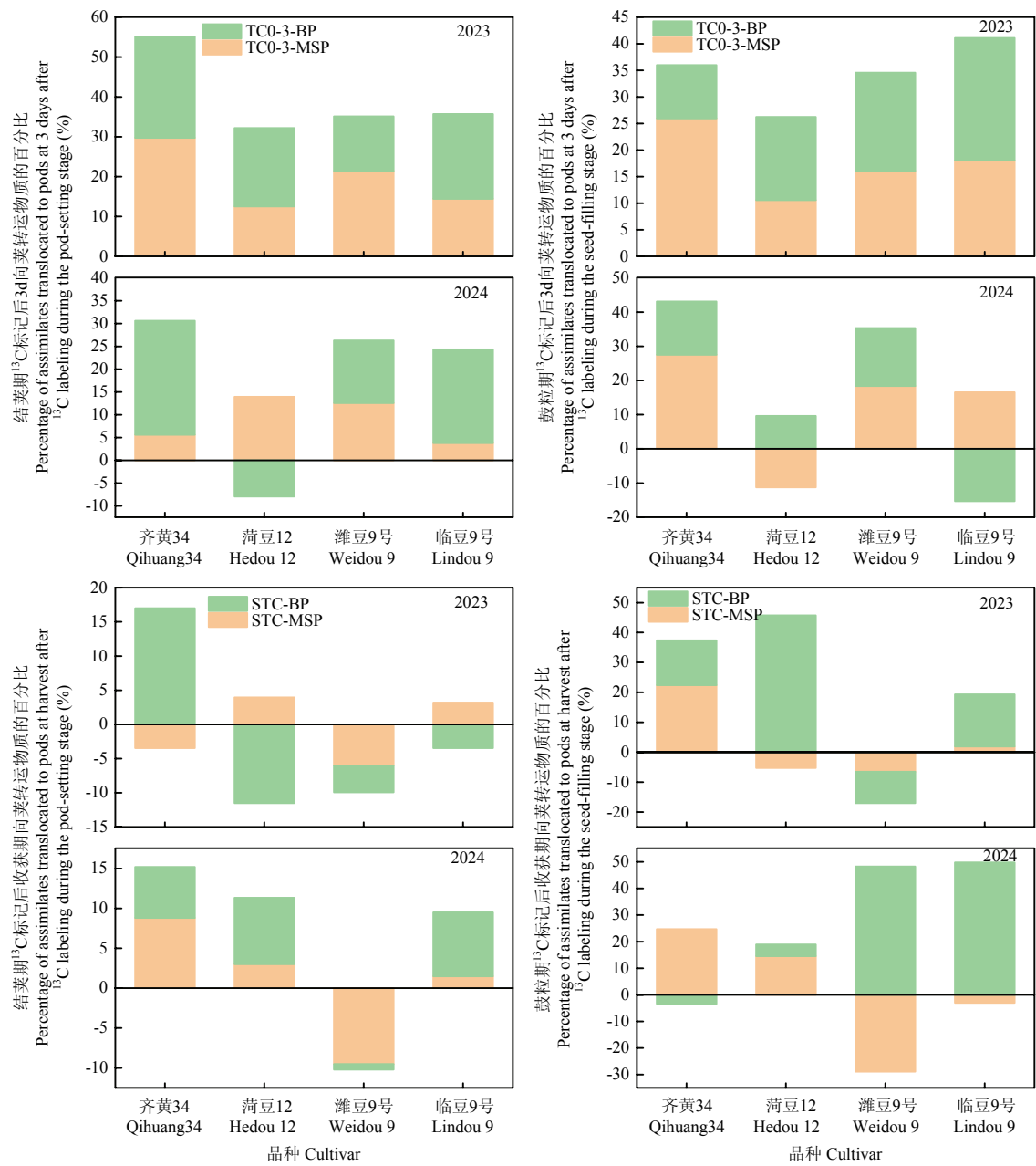
综上所述，齐黄 34 在次叶脉直径、叶柄直径、筛管直径等方面结构优于其他品种，是其光合产物转运效率高的结构基础。

2.2.2 光合产物转运能力 ^{13}C 标记后 3 d 和收获期向荚转运物质的百分比，反映了品种的物质转运能力。

齐黄 34 在主茎荚和分枝荚中均表现出较强的短期运输能力，菏豆 12 和潍豆 9 号处于中等水平，临豆 9 号在分枝荚中的短期运输能力最强。鼓粒期齐黄 34 在主茎荚和分枝荚中均保持较高水平，菏豆 12 次之，潍豆 9 号较低，临豆 9 号在分枝荚中的短期运输能力显著强于主茎荚（图 7）。

收获期向荚转运物质的百分比，反映了品种的物质持续转运能力。结荚期齐黄 34 保持较稳定的 ^{13}C 同化物输入，菏豆 12 和潍豆 9 号同化物向荚持续运输能力中等，临豆 9 号在分枝荚中的持续运输能力强。

鼓粒期齐黄 34 表现出稳定的 ^{13}C 同化物输入；菏豆 12 处于中等水平；潍豆 9 号在同化物向主茎荚持续转运出现负值，可能是呼吸消耗造成的；临豆 9 号在分枝荚中的持续运输能力最强（图 7）。



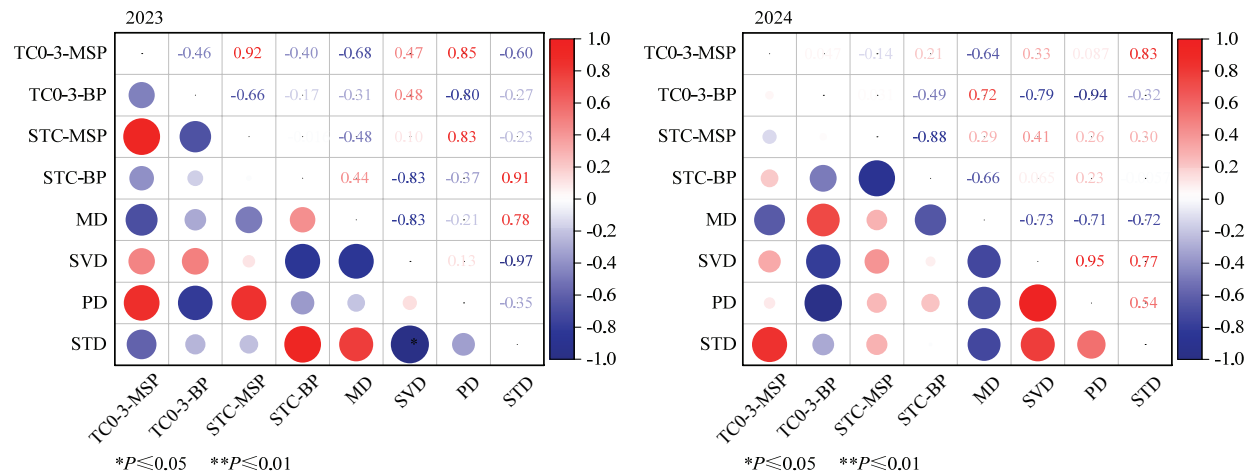
TC0-3-BP: 0—3 d 向分枝荚转运能力; TC0-3-MSP: 0—3 d 向主茎荚转运能力; STC-BP: 分枝荚的持续转运能力; STC-MSP: 主茎荚的持续转运能力。下同
TC0-3-BP: Transport capacity to branch pods during 0-3 days; TC0-3-MSP: Transport capacity to main-stem pods during 0-3 days; STC-BP: Sustained transport capacity of branch pods; STC-MSP: Sustained transport capacity of main-stem pods. The same as below

图 7 不同品种结荚期和鼓粒期 ¹³C 标记后品种的物质转运能力

Fig. 7 Transport capacity of assimilates in different soybean varieties after ¹³C labeling at the pod-setting and seed-filling stages

2.2.3 流指标相关性分析 图8主茎荚、分枝荚的积累能力与流各项指标的相关性分析结果表明：鼓粒期0—3 d 向主茎荚转运物质的能力和向主茎荚持续转运物质的能力均与次叶脉直径、叶柄直径呈正相关关系，相关性大小均为：叶柄直径>次叶脉直径。

综上，0—3 d 向主茎荚转运物质的能力、向主茎荚持续转运物质的能力与叶柄直径、次叶脉直径呈正相关关系，说明主茎的同化物运输主要与维管束大小相关。叶柄直径越大、维管组织越发达，同化物向籽粒运输越多。



MD: 主叶脉直径; SVD: 次叶脉直径; PD: 叶柄直径; STD: 筛管平均直径。下同
MD: Midrib diameter; SVD: Secondary vein diameter; PD: Petiole diameter; STD: Mean sieve tube diameter. The same as below

图 8 鼓粒期同化物向荚的转运能力与流各项指标的相关性 (2023—2024)

Fig. 8 Correlation between assimilate transport capacity to pods and flow-related indices at the seed filling stages (2023-2024)

2.3 大豆品种产量库指标结果分析

2.3.1 同化物积累与分配 ¹³C₂ 标记后不同品种在标记后主茎荚和分枝荚 ¹³C 分配率, 代表库的积累能力。结果表明主茎荚在收获期 ¹³C 的积累能力普遍大于 3 天, 荚的 ¹³C 分配率逐渐增加。结荚期标记的 ¹³C 在收获期时表现为, 齐黄 34 荚中的分配率最高, 为 66.15%, 分别比临豆 9 号、潍豆 9 号、荷豆 12 高 12.37%、51.18%、67.32%。鼓粒期标记后收获期齐黄 34 荚中的 ¹³C 分配率最高, 为 81.92%, 分别比临豆 9 号、潍豆 9 号、荷豆 12 高 1.85%、46.02%、35.11% (图 9)。

2.3.2 氮代谢关键酶活性 谷氨酸合成酶和谷氨酰胺合成酶是大豆氮代谢和氨基酸合成的关键酶, 在大豆氮同化和产量形成中发挥重要作用。鼓粒期 4 个大豆品种籽粒的谷氨酸合成酶活性和谷氨酰胺合成酶活性的结果表明, 两年测定值显示出稳定的品种间差异。谷氨酰胺合成酶活性表现为齐黄 34 活性最高, 4 个品种依次为: 齐黄 34>临豆 9 号>荷豆 12>潍豆 9 号, 齐黄 34 与荷豆 12、潍豆 9 号有显著性差异。谷氨酸合成酶活性同样表现为: 齐黄 34>临豆 9 号>荷豆 12>潍豆 9 号, 齐黄 34 与其他 3 个品种均有显著差异 (图 10)。

综上所述, 齐黄 34 在鼓粒期保持较高的谷氨酸合成酶活性与谷氨酰胺合成酶活性, 有助于增强籽粒对

氮素的利用与积累效率, 有利于产量的形成。

2.3.3 产量结构 大豆品种的产量结构分析结果表明 2023 年齐黄 34 的百粒重、理论产量、实收产量均高于其他 3 个品种, 其中百粒重分别比荷豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 6.09%、35.11%、13.94%; 理论产量分别比荷豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 11.17%、13.23%、29.60%; 实收产量分别比荷豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 3.17%、8.24%、10.67%。4 个品种的经济系数分别为: 荷豆 12>齐黄 34>潍豆 9 号≈临豆 9 号 (表 4)。

2024 年齐黄 34 的百粒重、理论产量、实收产量均高于其他 3 个品种, 其中株粒数分别比荷豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 9.04%、12.22%、27.26%; 百粒重分别比荷豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 18.30%、32.38%、30.49%; 理论产量分别比荷豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 8.93%、7.55%、14.01%; 实收产量分别比荷豆 12、潍豆 9 号、临豆 9 号高 9.52%、10.30%、13.10%。4 个品种的经济系数分别为: 齐黄 34>荷豆 12>潍豆 9 号≈临豆 9 号 (表 4)。

综上, 齐黄 34 产量优势在不同年份均具有一致性; 其中百粒重高于其他品种, 荷豆 12 经济系数较高, 而潍豆 9 号与临豆 9 号均表现为百粒重较低、产量与经济系数小。

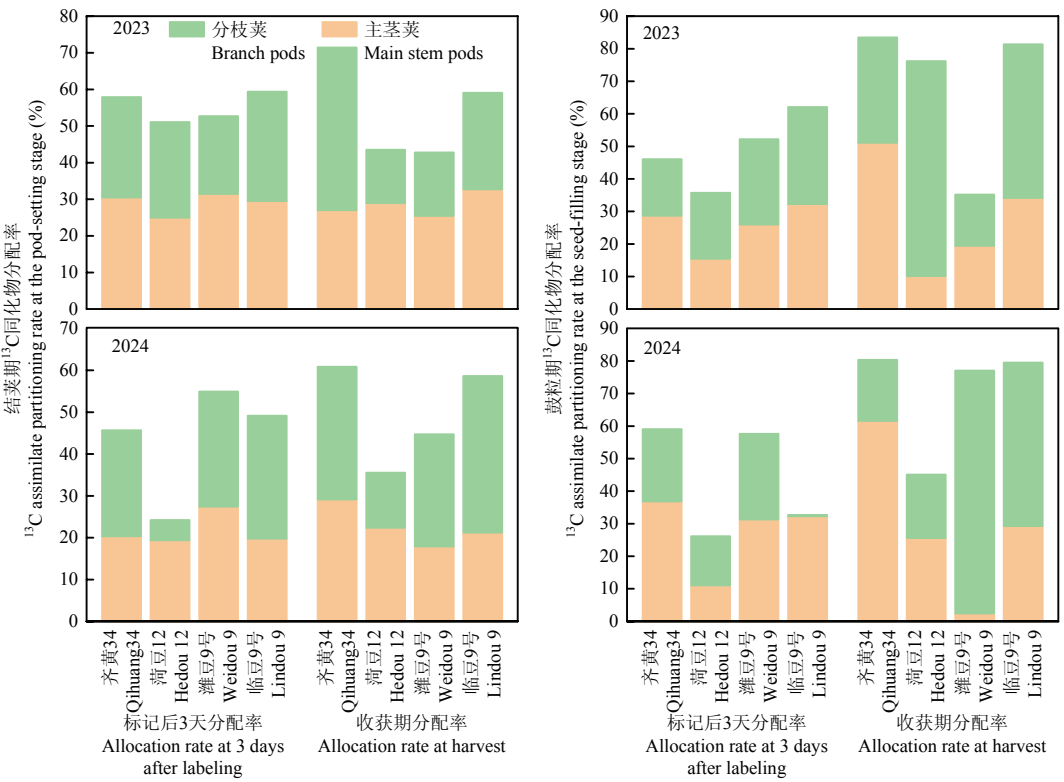


图9 不同品种结荚期和鼓粒期 ^{13}C 标记后荚的同化物分配率

Fig. 9 Assimilate allocation rate to pods in different soybean varieties after ^{13}C labeling at the pod-setting and seed-filling stages

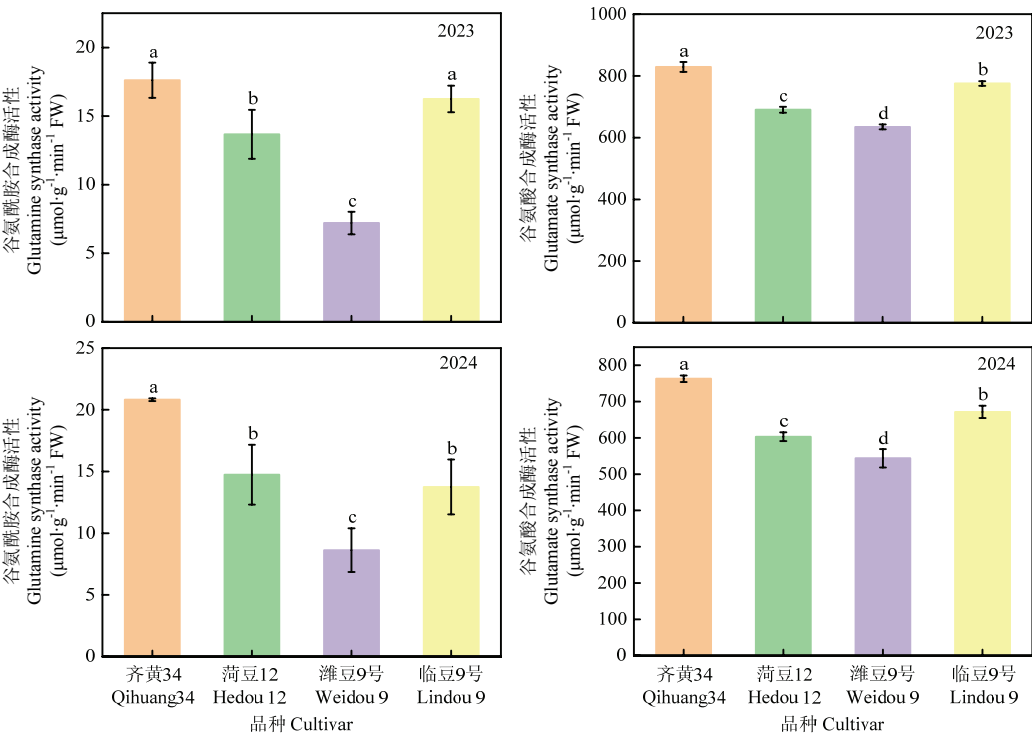


图10 不同大豆品种籽粒中谷氨酸合成酶活性、谷氨酰胺合成酶活性

Fig. 10 Glutamate synthase activity and glutamine synthetase activity in seeds of different soybean varieties

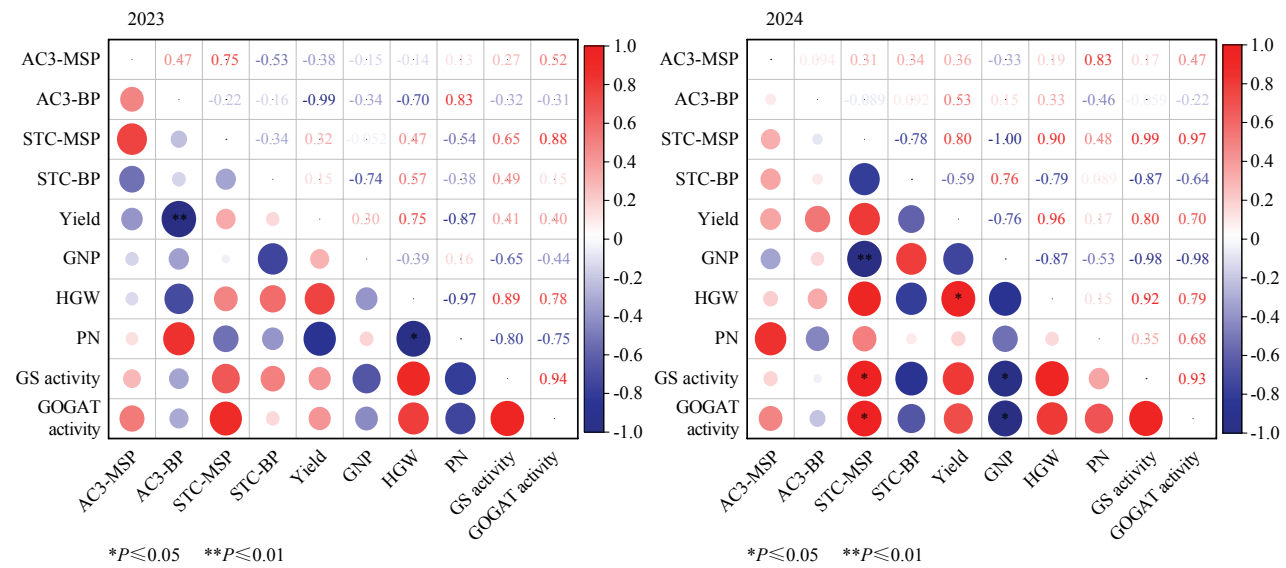
表 4 不同大豆品种的产量、产量构成因素及经济系数
Table 4 Yield, yield components, and harvest index of different soybean cultivars

年份 Year	品种 Cultivar	株粒数 Grains per plant	百粒重 100-grain weight (g)	株数 Plants per hectare (plants/hm ²)	产量 Yield (kg·hm ⁻²)	经济系数 Harvest index
2023	齐黄 34 Qihuang 34	113.28±9.26ab	26.32±0.47a	143850.16±617.61a	3556.16±93.61a	0.52±0.02ab
	菏豆 12 Hedou 12	104.45±5.51bc	24.81±0.53ab	149307.18±1217.73a	3446.93±94.9ab	0.53±0.01a
	潍豆 9 号 Weidou 9	122.96±5.51a	19.48±1.85c	158772.30±5986.74a	3285.60±120.07bc	0.50±0.01b
	临豆 9 号 Lindou 9	93.24±8.57c	23.10±0.83b	154006.30±1805.22a	3213.44±106.71b	0.50±0.02ab
2024	齐黄 34 Qihuang 34	127.90±10.00a	26.49±1.23a	160269.12±2038.59a	3680.84±137.69a	0.52±0.02a
	菏豆 12 Hedou 12	117.30±11.53ab	22.39±1.35b	150406.47±1210.47a	3360.94±75.51b	0.51±0.03a
	潍豆 9 号 Weidou 9	113.97±6.69ab	20.01±0.64b	154585.85±959.76a	3337.15±46.85b	0.50±0.03a
	临豆 9 号 Lindou 9	100.50±9.49b	20.30±1.10ab	162570.85±1302.93a	3254.55±75.12b	0.50±0.04a

2.3.4 库指标相关性分析 图 11 库指标相关性分析表明鼓粒期 0—3 d 主茎荚的积累能力与每公顷株数、谷氨酰胺合成酶活性、谷氨酸合成酶活性呈正相关关系，相关性大小依次表现为：谷氨酸合成酶活性>每公顷株数>谷氨酰胺合成酶活性。主茎荚持续积累能力与产量、百粒重、谷氨酰胺合成酶活性、谷氨酸合成酶活性呈正相关关系，相关性大小

依次表现为：谷氨酸合成酶活性>谷氨酰胺合成酶活性>百粒重>产量。

综上，主茎荚产量的形成依赖于高水平谷氨酸合成酶活性（GOGAT activity）、谷氨酰胺合成酶活性（GS activity）的氮同化能力，是决定产量形成的关键生理基础。同时，适宜的每公顷株数构建良好的冠层结构与源库协调关系，促进高百粒重和产量的形成。



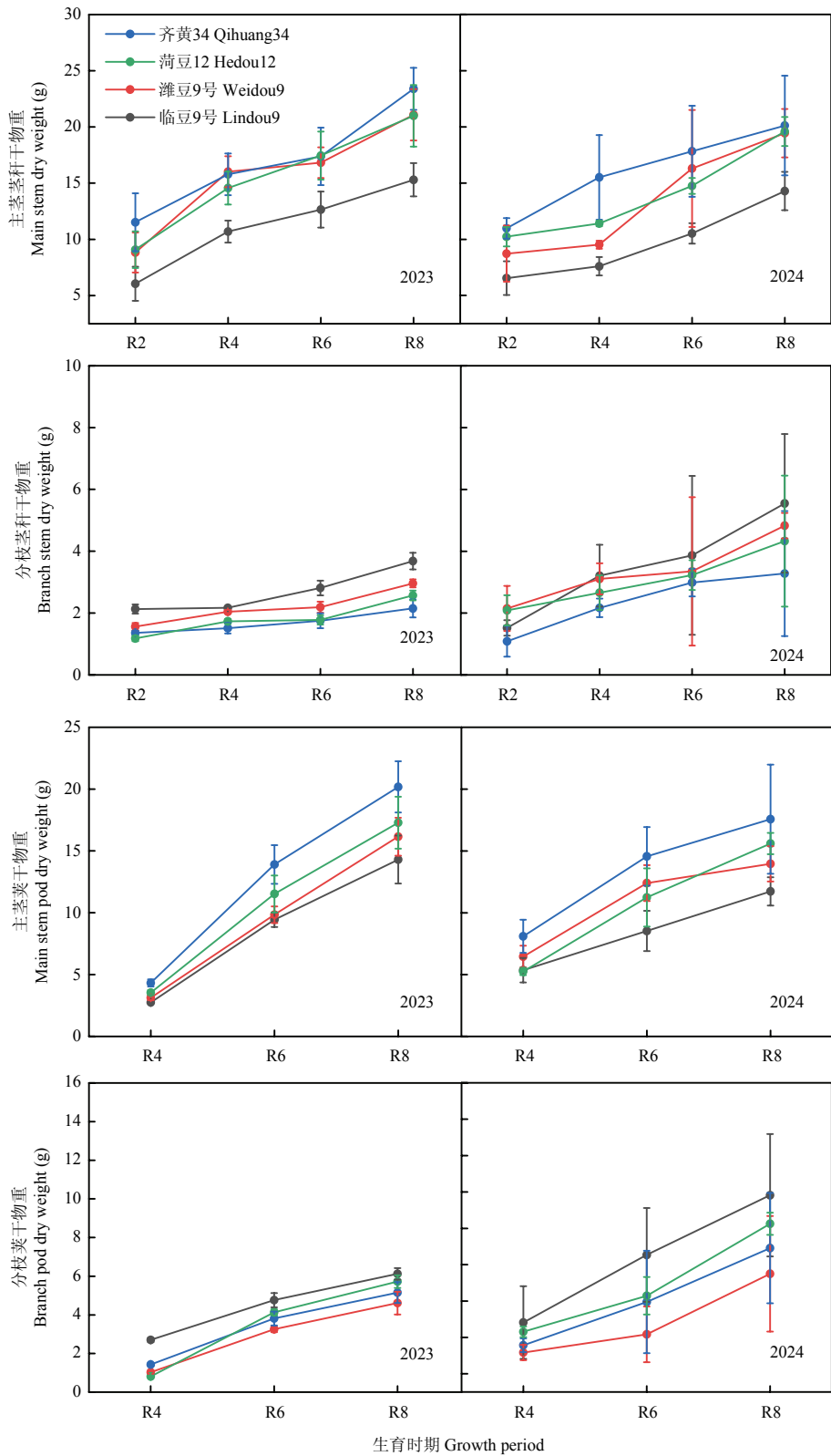
Yield: 产量; GNP: 株粒数; HGW: 百粒重; PN: 株数; GS activity: 谷氨酰胺合成酶活性; GOGAT activity: 谷氨酸合成酶活性。下同
Yield: Yield; GNP: Grain number per plant; HGW: Hundred-grain weight; PN: Plant number; GS activity: Glutamine synthetase activity; GOGAT activity: Glutamate synthase activity. The same as below

图 11 鼓粒期主茎荚、分枝荚的积累能力与库各项指标的相关性 (2023—2024)
Fig. 11 Correlation between assimilate accumulation capacity of main-stem pods and branch pods and sink-related indices at the seed filling stage (2023-2024)

2.4 大豆品种干物质积累与分配动态

图 12 显示，主茎茎秆和分枝茎秆的干物重随着大豆的生长发育而逐渐增加。其中，主茎茎秆干物

重在生殖生长期的表现趋势为：齐黄 34>潍豆 9 号 > 菏豆 12>临豆 9 号，表明齐黄 34 主茎具有较强的营养积累能力；分枝茎秆在生育时期的表现趋势为：



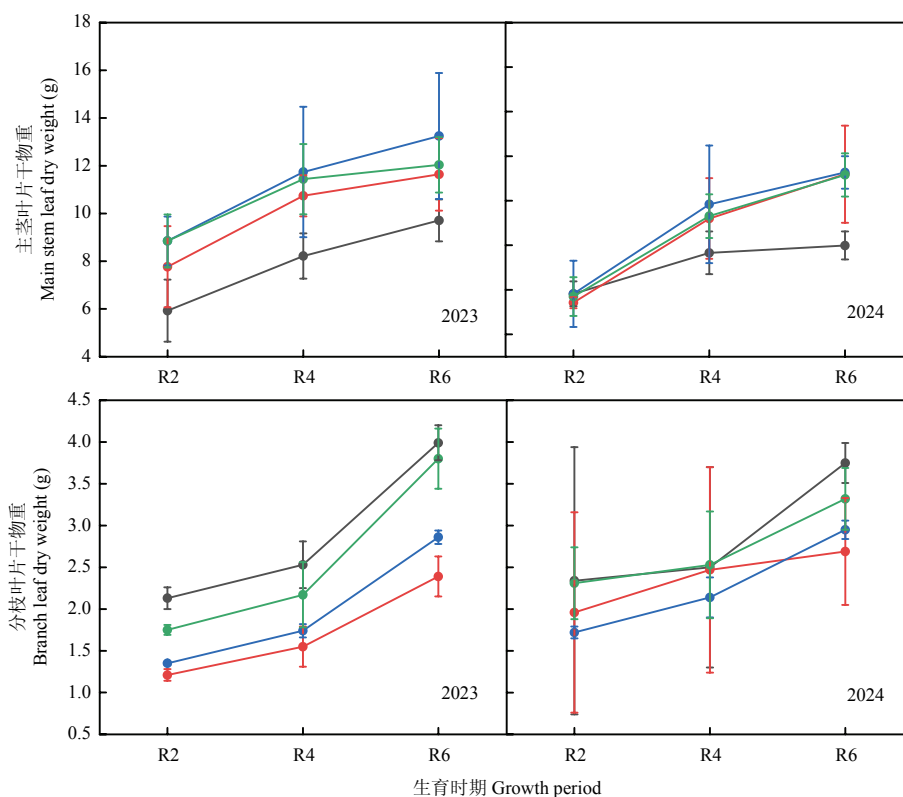


图 12 不同大豆品种干物重的变化趋势（2023—2024）

Fig. 12 Dynamic changes in dry matter accumulation of different soybean varieties during reproductive stages (2023–2024)

临豆 9 号>潍豆 9 号>菏豆 12>齐黄 34, 临豆 9 号分枝具有较强的营养积累能力。4 个大豆品种主茎荚和分枝荚的干物重随植株的生长干物重增加。其中主茎荚干物重在生育时期的表现趋势均为: 齐黄 34>菏豆 12>潍豆 9 号>临豆 9 号, 表明齐黄 34 在主茎荚发育与鼓粒期具有更强的库积累能力; 分枝荚在生育时期的表现趋势均为: 临豆 9 号>菏豆 12>齐黄 34>潍豆 9 号, 临豆 9 号的分枝具有更强的库积累能力。

主茎叶片和分枝叶片的干物重均呈逐渐增加的趋势。其中主茎叶片干物重在生殖生长期的表现趋势为: 齐黄 34>菏豆 12>潍豆 9 号>临豆 9 号, 表明齐黄 34 主茎叶片在生育期提供较高的光合同化物; 分枝叶片干物重在生殖生长期的表现趋势为: 临豆 9 号>菏豆 12>齐黄 34>潍豆 9 号。

2.5 大豆品种源、流、库指标与产量的相关性

2.5.1 产量与源、流、库指标之间的相关性

大豆品种的产量与百粒重、LAI、ΦPS II、谷氨酰胺合成酶活性 (GS activity)、谷氨酸合成酶活性 (GOGAT

activity)、栅栏组织厚度、 P_n 、 G_s 、主叶脉直径、筛管平均直径呈正相关关系。相关性大小依次表现为: $LAI > \text{百粒重} > P_n > \text{栅栏组织厚度} > \Phi PS II > GS \text{ activity} > GOGAT \text{ activity} > \text{筛管平均直径} > G_s > \text{主叶脉直径}$ 。整体上, 源、流、库三类指标与产量的相关性为: 源指标>库指标>流指标 (图 13)。

2.5.2 源流库指标之间的相关性

大豆产量源、流、库各指标在两两之间也具有相关性。株粒数与 F_v/F_m 、主叶脉直径呈正相关关系; 百粒重与 GS activity、GOGAT activity、LAI、栅栏组织厚度、ΦPS II、筛管平均直径呈正相关关系; 每公顷株数与次叶脉直径呈正相关关系; GS activity 与 GOGAT activity、LAI、栅栏组织厚度、叶片厚度、ΦPS II、 qP 、叶柄直径、筛管平均直径呈正相关关系; GOGAT activity 与 LAI、栅栏组织厚度、叶片厚度、ΦPS II、 qP 、叶柄直径呈正相关关系; LAI 与栅栏组织厚度、 P_n 、 G_s 、ΦPS II 呈正相关关系; 栅栏组织厚度与叶片厚度、ΦPS II、 qP 、次叶脉直径、叶柄直径呈正相关关系; 叶片厚度与次叶脉直径、筛管平均直径呈正相关关系; P_n 与 G_s 、

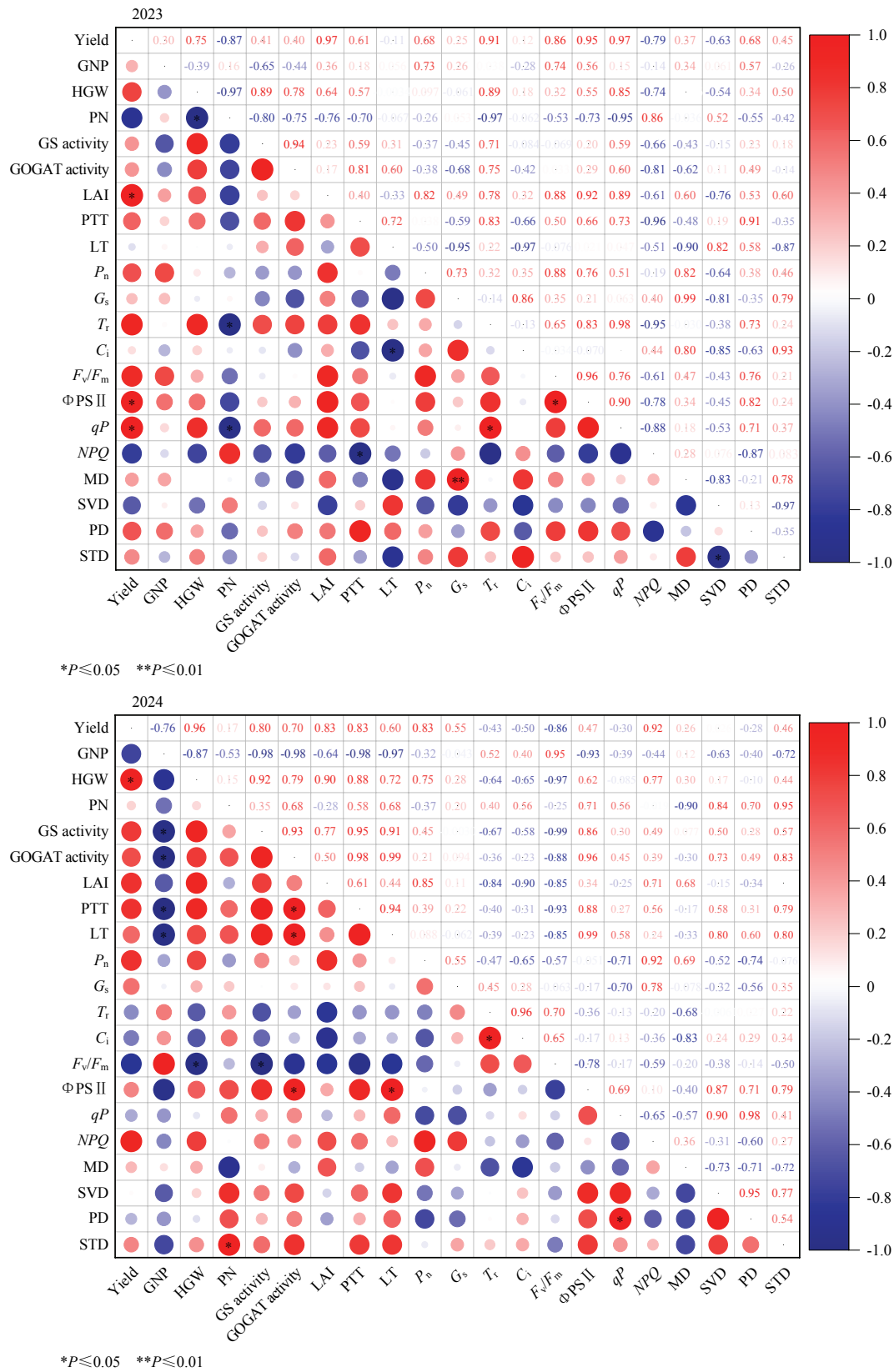


图 13 不同大豆品种源、流、库指标及其与产量的相关性（2023—2024）

Fig. 13 Correlation between source–flow–sink indices and yield in different soybean varieties (2023-2024)

主叶脉直径呈正相关关系; G_s 与 C_i 、 NPQ 、筛管平均直径呈正相关关系; T_r 与 F_v/F_m 、筛管平均直径呈正相关关系; C_i 与筛管平均直径呈正相关关系; $\Phi PS II$ 与 qP 、叶柄直径、筛管平均直径呈正相关关系; qP 与叶柄直径、筛管平均直径呈正相关关系; NPQ 与主叶脉直径、筛管平均直径呈正相关关系; 次叶脉直径与叶柄直径呈正相关关系 (图 13)。

2.5.3 不同大豆品种源、流、库指标的特征 齐黄 34 产量、百粒重、谷氨酰胺合成酶活性、谷氨酸合成酶活性、叶面积指数、栅栏组织厚度、叶片厚度、 P_n 、 $\Phi PS II$ 、3 天主茎莢的转运能力、主茎莢的持续转运能力均高于其他 3 个品种。菏豆 12 的主叶脉直径高于其他 3 个品种。潍豆 9 号的株粒数高于其他 3 个品种。临豆 9 号分枝莢碳吸收能力高于其他 3 个品种 (图 14)。

综上,从“源”的角度分析,齐黄 34 较其他品种的主要优势是叶面积指数、栅栏组织厚度、叶片厚度、 P_n 、 $\Phi PS II$ 高于其他 3 个品种;从“流”的角度分析,齐黄 34 的主要优势在于同化物向主茎莢的转运能力高于其他 3 个品种;从“库”的角度分析,齐黄 34 的主要优势在于主茎莢的持续积累能力、产量、百粒重、谷氨酰胺合成酶活性、谷氨酸合成酶活性。

3 讨论

3.1 ^{13}C 分配特征与源、流、库能力的耦合关系

在大豆产量形成过程中,源、流、库各指标对产量的影响存在显著差异,且以源指标的作用最为关键^[20,29-30]。前人研究发现,叶面积指数 (LAI) 和净光合速率 (P_n) 被普遍认为是影响作物光合作用效率的重要因素,较高的 LAI 能够显著提升光合作用和干物质积累^[31]。本研究结果表明,齐黄 34 冠层、叶片结构与光合优势表现出较强的 ^{13}C 瞬时吸收能力 (图 4),且在整個生育期内保持较强的光合潜力以及较高的主茎叶片、茎秆和主茎莢干物重 (图 12),与源指标相互印证。同时,各器官 ^{13}C 瞬时吸收率与源各项指标的相关性分析,和各品种在 LAI 、叶片结构、光合和荧光特征上的差异高度一致 (图 1、2、3、5)。产量也与 LAI 、 $\Phi PS II$ 、栅栏组织厚度、 P_n 、 G_s 呈正相关关系 (图 13),表明强源能力直接驱动同化物积

累与籽粒充实过程。

流指标方面,产量构成要素与作物维管束的发达程度呈显著正相关关系^[32]。本研究表明,主叶脉、次叶脉、叶柄、筛管为同化物运输提供了高效的“流”通道。 ^{13}C 脉冲标记动态验证了主叶脉直径、次叶脉直径、叶柄直径大和发育良好的筛管可以提高物质转运效率 (图 7)。

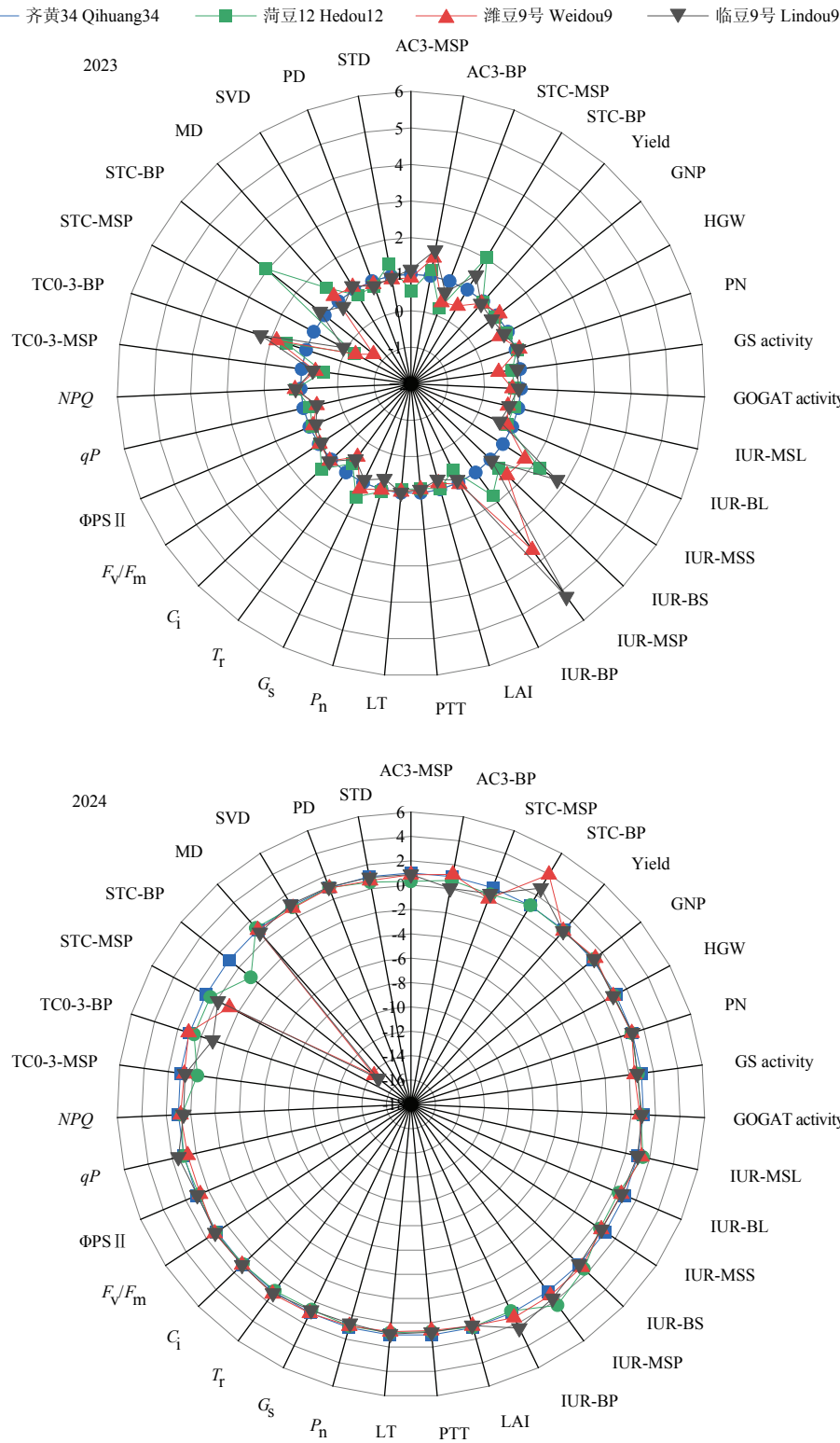
良好的库特性是维持粒重和最终产量的物质基础^[33-34]。有研究表明,谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合成酶活性直接影响同化物的转化与储存^[35-36]。本研究表明,产量与百粒重、 LAI 、 $\Phi PS II$ 、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶、栅栏组织厚度、 P_n 、 G_s 、主叶脉直径、筛管平均直径呈正相关关系 (图 13)。齐黄 34 叶面积指数、栅栏组织厚度、叶片厚度、 P_n 、 $\Phi PS II$ 、3 天主茎莢的转运能力、主茎莢的持续转运能力、产量、百粒重、 GS activity、 $GOGAT$ activity 均高于其他 3 个品种 (图 14)。

在大豆育种中,可将 LAI 和 P_n 作为重要筛选指标;主叶脉直径、叶柄直径、筛管平均直径可作为筛选高运输效率品种的关键性状;籽粒氮代谢酶活性可反映库对光合产物的吸收与储存能力,育种中可将其作为库活性评价的功能指标。

3.2 源、流、库各指标的相互关系

源、流、库 3 个系统之间并非独立运作,而是构建了一个协调互动、动态调控的复合系统^[37]。源与流之间的关联主要表现为栅栏组织厚度与次叶脉直径、叶柄直径呈正相关关系。叶片厚度与次叶脉直径、筛管平均直径呈正相关关系。齐黄 34 较大的叶柄直径和筛管直径,促进光合产物高效运输,保持较高的 P_n 和 $\Phi PS II$ 。这种关系揭示出源组织的光合强度提升可以提高运输通道的瞬时输出效率,使得源端产物更快输送至库端。

库与流之间的耦合关系也非常明显,良好的运输结构和流通效率有助于库的高效积累^[13,20]。本研究表明,株粒数与主叶脉直径呈正相关关系。百粒重与筛管平均直径呈正相关关系。谷氨酰胺合成酶活性与叶柄直径、筛管平均直径呈正相关关系。谷氨酸合成酶活性与叶柄直径呈正相关关系。齐黄 34 酶活性和 ^{13}C 分配率高,叶柄直径和筛管直径大,使得光合产物能够高效地从源运输到库,体现了库对流的促进作用。



将齐黄 34 的数据标准化为 1，其他品种数据均参照齐黄 34 标准化 The values for Qihuang 34 were normalized to 1, and the data of all other cultivars were normalized relative to Qihuang 34

图 14 不同大豆品种源、流、库指标雷达图（2023—2024）
Fig. 14 Radar chart of source–flow–sink indicators for different soybean cultivars (2023-2024)

源与库之间的互作主要体现在光合产物供给能力与鼓粒潜力之间的配合^[20,38]。本研究发现株粒数与 F_v/F_m 呈正相关关系。百粒重与 LAI、栅栏组织厚度、 $\Phi PS II$ 呈正相关关系。谷氨酰胺合成酶与 LAI、栅栏组织厚度、叶片厚度、 $\Phi PS II$ 、 qP 呈正相关关系。谷氨酸合成酶与 LAI、栅栏组织厚度、叶片厚度、 $\Phi PS II$ 、 qP 呈正相关关系。齐黄 34 在整个生育期内 LAI 和 P_n 最高, 同时其主茎莢和分枝莢的 ^{13}C 分配率也显著高于其他品种, 表明源的光合潜力促进了库的高效积累。

4 结论

本研究表明大豆产量形成受源、流、库协同调控。其中, 源指标(叶面积指数和净光合速率)与产量的相关性最强; 库指标(百粒重、谷氨酰胺合成酶活性、谷氨酸合成酶活性)和流指标(筛管平均直径和主叶脉直径)也是影响产量形成的重要指标。4 个供试品种中, 齐黄 34 源、流、库协调性最好、百粒重及实收产量最高。在大豆育种中, 首先以 $\Phi PS II$ 、 P_n 和 LAI 为核心筛选高光效的种质资源; 其次通过叶片和维管束解剖结构筛选运输效率高的材料; 最后结合氮代谢酶活性与库容性状确定高产潜力的大豆品种。

参考文献 References

- [1] 殷瑞锋. 未来我国大豆进口量仍将保持高位[J]. 中国农民合作社, 2023(10): 28-31.
Yin R F. China's soybean imports will remain at a high level in the future [J]. China Farmers' Cooperatives, 2023(10): 28-31. (in Chinese)
- [2] 郭勇, 姜思琦, 于莉莉, 徐江源, 洪慧龙, 邱丽娟. 基于国内外大豆品种比较的中国大豆品种改良路径探索[J]. 大豆科学, 2024, 43(4): 395-401.
Guo Y, Jiang S Q, Yu L L, Xu J Y, Hong H L, Qiu L J. Exploration of pathway on the improvement of Chinese soybean varieties based on comparison between China and foreign countries [J]. Soybean Science, 2024, 43(4): 395-401. (in Chinese)
- [3] 丁艳明. 中美两国大豆生产成本对比及 2024 年生产展望[J]. 黑龙江粮食, 2024(6): 18-19, 23.
Ding Y M. Comparison of soybean production cost between China and the United States and production prospect in 2024 [J]. Heilongjiang Grain, 2024(6): 18-19, 23. (in Chinese)
- [4] 周宇, 孙童, 张艳红, 汝艳, 苏坦, 王帅, 朱金燕, 胡金龙, 熊强强, 张洪程, 周年兵. 施氮量对不同源库类型粳稻物质积累与氮素吸收的影响[J]. 中国农业科学, 2025, 58(11): 2096-2117. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2025.11.004.
Zhou Y, Sun T, Zhang Y H, Ru Y, Su T, Wang S, Zhu J Y, Hu J L, Xiong Q Q, Zhang H C, Zhou N B. Effects of nitrogen fertilization levels on matter accumulation and nitrogen uptake in different source and library types of Japonica rice [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2025, 58(11): 2096-2117. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2025.11.004. (in Chinese)
- [5] Bonfanti L, Sazon L A, Specht J E, Howard R, Carciocchi W D, Grassini P, Linquist J L, Andrade J F, Cafaro La Menza N. Soybean seed yield distribution within the canopy as affected by nitrogen supply [J]. Crop Science, 2025, 65(2): e70033.
- [6] 于治广. 不同水分条件下燕麦产量形成的源库流关系研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.
Yu Z G. Study on the source-sink-flow relationship of oat yield formation under different water conditions [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2021. (in Chinese)
- [7] Théroux-Rancourt G, Herrera J C, Voggeneder K, de Berardinis F, Luijken N, Nocker L, Savi T, Scheffknecht S, Schneck M, Tholen D. Analyzing anatomy over three dimensions unpacks the differences in mesophyll diffusive area between Sun and shade *Vitis vinifera* leaves [J]. AoB Plants, 2023, 15(2): plad001.
- [8] Aneja P, Sanyal R, Ranjan A. Leaf growth in third dimension: A perspective of leaf thickness from genetic regulation to ecophysiology [J]. New Phytologist, 2025, 245(3): 989-999.
- [9] Li Z D, Yu X X, Jia G D. The anatomical structure of woody plants in arid habitats is closely related to nonstructural carbohydrates storage [J]. Forest Ecosystems, 2022, 9: 100073.
- [10] Li X L, Wang S, Zhu L X, Zhang P, Qi H, Zhang K, Sun H C, Zhang Y J, Lei X P, Li A C, Wang Z B, Li C D, Liu L T. Leaf hydraulic decline coordinates stomatal and photosynthetic limitations through anatomical adjustments under drought stress in cotton [J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1622308.
- [11] Chang W, Chen H Q, Jiao G X, Dou Y, Liu L, Qu C M, Li J N, Lu K. Biomolecular strategies for vascular bundle development to improve crop yield [J]. Biomolecules, 2022, 12(12): 1772.
- [12] Stanfield R C, Bartlett M K. Coordination between phloem loading and structure maintains carbon transport under drought [J]. Frontiers

- in Plant Science, 2022, 13: 787837.
- [13] Pegler J L, Grof C P, Patrick J W. Sugar loading of crop seeds - a partnership of phloem, plasmodesmal and membrane transport [J]. The New Phytologist, 2023, 239(5): 1584-1602.
- [14] Li J, He C C, Liu S H, Guo Y T, Zhang Y X, Zhang L J, Zhou X, Xu D Y, Luo X, Liu H Y, Yang X R, Wang Y, Shi J, Yang B, Wang J, Wang P R, Deng X J, Sun C H. Research progress and application strategies of sugar transport mechanisms in rice [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1454615.
- [15] Hammad H M, Chawla M S, Jawad R, Alhuqail A, Bakhat H F, Farhad W, Khan F, Mubeen M, Shah A N, Liu K, Harrison M T, Saud S, Fahad S. Evaluating the impact of nitrogen application on growth and productivity of maize under control conditions [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 885479.
- [16] Specht J E, Cannon S B, Cregan P B, Diers B W, Grant D, Graham M A, Hudson M E, Hyten D L, Jiang G L, Nguyen H T. Soybean genomics research community strategic plan: A vision for 2024: 2028 [J]. The Plant Genome, 2024, 17(2): e20472.
- [17] Paul M J, Watson A, Griffiths C A. Linking fundamental science to crop improvement through understanding source and sink traits and their integration for yield enhancement [J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(7): 2270-2280.
- [18] Slafer G A, Foulkes M J, Reynolds M P, Murchie E H, Carmo-Silva E, Flavell R, Gwyn J, Sawkins M, Griffiths S. A 'wiring diagram' for sink strength traits impacting wheat yield potential [J]. Journal of Experimental Botany, 2023, 74(1): 40-71.
- [19] Fang L, Struik P C, Girousse C, Yin X Y, Martre P. Source - sink relationships during grain filling in wheat in response to various temperature, water deficit, and nitrogen deficit regimes [J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75(20): 6563-6578.
- [20] Du X B, Zhang X Y, Chen X F, Jin W J, Huang Z P, Kong L C. Drought stress reduces the photosynthetic source of subtending leaves and the transit sink function of podshells, leading to reduced seed weight in soybean plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1337544.
- [21] Hou Z H, Huang H, Wang Y N, Chen L Y, Yue L, Liu B H, Kong F J, Yang H. Molecular regulation of shoot architecture in soybean [J]. Plant, Cell & Environment, 2026, 49(7): 3518-3531.
- [22] Rosado-Souza L, Yokoyama R, Sonnewald U, Fernie A R. Understanding source - sink interactions: Progress in model plants and translational research to crops [J]. Molecular Plant, 2023, 16(1): 96-121.
- [23] Umburanas R C, Kawakami J, Ainsworth E A, Favarin J L, Anderle L Z, Dourado-Neto D, Reichardt K. Changes in soybean cultivars released over the past 50 years in southern Brazil [J]. Scientific Reports, 2022, 12: 508.
- [24] 李照君, 田汝美, 蒲艳艳, 宫永超, 刘艳, 刘玉芹, 李娜娜, 丁汉凤. 大豆光合指标日变化规律及其与产量关系研究[J]. 大豆科学, 2020, 39(4): 577-586.
- Li Z J, Tian R M, Pu Y Y, Gong Y C, Liu Y, Liu Y Q, Li N N, Ding H F. Study on diurnal variation of photosynthetic index and its relationship with yield in soybean [J]. Soybean Science, 2020, 39(4): 577-586. (in Chinese)
- [25] 刘薇, 王玉斌, 李伟, 张礼凤, 王彩洁, 徐冉, 戴海英, 张彦威. 大豆品种齐黄 34 广适性的遗传分析[J]. 山东农业科学, 2023, 55(5): 22-27.
- Liu W, Wang Y B, Li W, Zhang L F, Wang C J, Xu R, Dai H Y, Zhang Y W. Genetic analysis of wide adaptability of soybean cultivar qihuang 34 [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2023, 55(5): 22-27. (in Chinese)
- [26] Gonnet S, Díaz P. Glutamine synthetase and glutamate synthase activities in relation to nitrogen fixation in *Lotus* spp. [J]. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 2000, 12(3): 195-202.
- [27] O'Neal D, Joy K W. Glutamine synthetase of pea leaves. I. Purification, stabilization, and pH optima [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1973, 159(1): 113-122.
- [28] Groat R G, Vance C P. Root Nodule Enzymes of Ammonia Assimilation in Alfalfa (*Medicago sativa* L.): Developmental patterns and response to applied nitrogen [J]. Plant Physiology, 1981, 67(6): 1198-1203.
- [29] Yamazaki R, Katsube-Tanaka T, Ogiso-Tanaka E, Kawasaki Y, Shiraiwa T. High source - sink ratio at and after sink capacity formation promotes green stem disorder in soybean [J]. Scientific Reports, 2022, 12: 10440.
- [30] Du X B, Zhang X Y, Wei Z, Lei W X, Hu G Y, Huang Z P, Kong L C. Photosynthetic characteristics of subtending leaves and their relationships with soybean pod development under heat, drought and combined stresses [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2023, 209(1): 204-215.
- [31] Nowak R, Szczepanek M, Błaszczak K, Hassanpouraghdam M B. Response of photosynthetic efficiency parameters and leaf area index of alternative barley genotypes to increasing sowing density [J].

- Scientific Reports, 2024, 14: 29779.
- [32] 宋杰, 任昊, 赵斌, 张吉旺, 任佰朝, 李亮, 王少祥, 黄金苓, 刘鹏. 施钾量对夏玉米维管组织结构与物质运输性能的影响[J]. 作物学报, 2022, 48(11): 2908-2919.
- Song J, Ren H, Zhao B, Zhang J W, Ren B Z, Li L, Wang S X, Huang J L, Liu P. Effect of potassium application on vascular tissue structure and material transport properties in summer maize (*Zea mays* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(11): 2908-2919. (in Chinese)
- [33] Li H, Sun J, Zhang Y, Wang N, Li T S, Dong H Y, Yang M L, Xu C, Hu L M, Liu C Y, Chen Q S, Foyer C H, Qi Z M. Soybean oil and protein: Biosynthesis, regulation and strategies for genetic improvement [J]. Plant, Cell & Environment, 2026, 49(7): 3730-3746.
- [34] Kambhampati S, Aznar-Moreno J A, Bailey S R, Arp J J, Chu K L, Bilyeu K D, Durrett T P, Allen D K. Temporal changes in metabolism late in seed development affect biomass composition [J]. Plant Physiology, 2021, 186(2): 874-890.
- [35] Fortunato S, Nigro D, Lasorella C, Marcotuli I, Gadaleta A, de Pinto M C. The role of glutamine synthetase (GS) and glutamate synthase (GOGAT) in the improvement of nitrogen use efficiency in cereals [J]. Biomolecules, 2023, 13(12): 1771.
- [36] Peinado-Torribia P, Álvarez R, Lucas M, Franco-Navarro J D, Durón-Gutiérrez F J, Colmenero-Flores J M, Rosales M A. Nitrogen assimilation and photorespiration become more efficient under chloride nutrition as a beneficial macronutrient [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1058774.
- [37] Gessler A, Zweifel R. Beyond source and sink control – toward an integrated approach to understand the carbon balance in plants [J]. New Phytologist, 2024, 242(3): 858-869.
- [38] Teng Z N, Chen Y K, Meng S, Duan M J, Zhang J H, Ye N H. Environmental stimuli: A major challenge during grain filling in cereals [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(3): 2255.

(责任编辑 李秋雨)