

大豆種子與莢果壁非構造型碳水化合物 與氮素含量之變化¹

王強生 曹紹徽 劉大江

摘要：以大豆品種十石為材料，於1982及1983年夏作進行試驗，在生殖生長期間密集取樣，調查分析第6—8節位莢果壁與種子內乾物質、非構造型碳水化合物（TNC）及全氮（N）含量之變化，以明瞭大豆種子充實與TNC及N之利用情形。莢果壁內TNC濃度於R3—R4期最高，其後有下降趨向，但均維持於5—8%之間；N濃度則於R4期以後持續降低，顯示可充份轉移至種子。種子內TNC濃度於快速充實期間（R6）最高，而N濃度之變化甚微，亦即種子乾物質與N素之累積有平行關係存在。莢果壁內TNC含量在R6期以前與種子TNC含量並行增加，在成熟期時僅小幅減少，對種子充實之重要性可能極為有限；莢果壁內所含N素在種子充實期間可大量轉移，亦即具有較高的利用效率，唯種子含N量由莢果壁轉移者，估計最高不超過9%。種子對莢果壁TNC與N素之利用程度有異，兩種營養要素亦可能經由不同途徑轉移。

Sinclair and de Wit⁽¹⁵⁾指出大豆之氮素需求量为所調查24種作物中之最高者，其種子每累積1g光合產物，即需獲得29mg之氮素供應；由於大豆種子合成大量蛋白質與油分時所消耗之能量，遠較澱粉作物之需求為高，植株光合作用生產種子之效率因而降低，僅為50%左右⁽¹⁵⁾。大豆全株60%以上之氮素係於豆莢形成（R4）期後所累積，若不考慮葉片脫落之影響，成熟期種子所含氮素可佔全株之90%以上⁽²⁾，顯示大豆種子發育與充實期間，全株氮素營養及種子所需氮素之供源對產量的影響極大。

大豆植株除葉片、葉柄及莖稈等營養器官外，莢果壁亦具有暫時貯藏碳水化合物^(1,3,17)及氮素^(1,3,6,18,19)的功能，可於種子充實期間再轉移至發育中之種子^(3,6,14,18,22)。Fader and Koller⁽⁷⁾發現當種子維持高生長速率時，莢果壁內之澱粉亦繼續累積，當種子生長速率下降，同化產物之供給量成爲限制因子時，莢果壁內澱粉濃度降低，亦即具有緩衝（buffering）功能。曹等⁽³⁾認爲莢果壁於種子形成（R5）期以前，主要扮演積儲角色，累積多量氮素及非構造型碳水化合物（TNC），種子開始充實以後，莢果壁成爲供源器官，可將所累積之氮素及TNC轉移至種子。此外，莢果壁亦被認爲具有固定二氧化碳，且直接將光合產物轉移到種子的能力^(5,12,13)。這些結果顯示，莢果壁對於大豆種子之充實頗爲重要。

依據王等⁽¹⁾與曹等⁽³⁾之試驗結果，大豆生殖生長期間之莢果壁與種子內氮素及TNC濃度，於年度、期作及節位間有不同的變化趨勢，推測部份原因爲全株種子成熟度不一致，或取樣時間間隔太長；本試驗選取發育一致之大豆植株，自開花期後行密集取樣，測定莢果壁及種子內氮素及TNC濃度變化情形，以及其含量之消長，探討種子發育期間之供源能力，及種子累積與利用養分的情形，以對

1. 臺灣省農業試驗所研究報告第1334號。

2. 本所農藝系助理研究員、助理與研究員。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

大豆產量生理有進一步的瞭解。

材料與方法

以本省現行大豆推廣品種十石 (Shih-Shih, SS) 為材料, 分別於1982年7月16日與1983年7月2日播種, 在臺中縣霧峰鄉臺灣省農業試驗所農場進行試驗。田間植株分為三個植區, 每區面積18.9 m², 為14行區, 行株距45×10cm。播種時每穴播3—4種子, 出土後依 Fehr and Caviness⁽⁸⁾ 之分期法, 於營養生長初期 (V2-V3期) 間拔, 每穴留2株。肥料用量為 N:P₂O₅:K₂O=24:50:70kg/ha, 均以基肥一次施用。大豆生育期間予以中耕除草並培土一次, 定期防治病蟲害及適時灌溉, 所有田間管理工作均按一般慣行栽培法進行。

俟大豆植株生長至開花 (R1) 期後, 每隔3—5日取樣一次, 至成熟期為止, 1982年共取樣16次, 1983年取樣10次。每次取樣係自植株基部算起第6、7與8節摘取花或豆莢, 經由預備試驗得知此三節位之開花時間較早, 且節位間開花時間差距均較短, 為可獲得較為均一之樣品。每次取樣均自每植區隨機選取15—40株植株行之, 並以每一植區之材料為一個樣品, 但R1與R2期因樣品不足, 係將三個植區之材料合併為一個樣品。所採取之豆莢於種子形成 (R5) 期開始並區分為莢果壁與種子兩部份。

樣品於送風乾燥箱中以100°C烘乾2hr及80°C烘乾48hr後, 稱量乾物重; 莢果壁以Wiley mill經40目篩磨粉, 種子則以Philips HR-2170磨粉機磨粉。粉狀樣品置於PE瓶中, 再以80°C乾燥24hr後, 以內、外蓋封口, 保存於密閉塑膠袋中留供分析之用。非構造型碳水化合物 (TNC) 濃度係仿Smith⁽¹⁶⁾ 法分析, 全氮濃度以Semi-micro Kjeldahl方法測定。每一樣品均分析二次, 以各植區 (重複) 之平均值表示試驗結果。

結 果

生殖生長期間大豆莢果壁與種子非構造型碳水化合物 (TNC) 之濃度變化示於圖1, 種子形成 (R5) 期以前, 不同年度莢果壁 TNC 濃度變化之差異頗大, 1982年R1期大豆的花含6.8%之TNC, 豆莢開始形成後濃度降低, 至R3期為5.4%, 而後隨豆莢發育, TNC 濃度亦行升高, 於全莢 (R4) 期達到高峰 (18.7%); 種子形成前莢果壁TNC濃度迅速下降, 種子形成 (R5) 期僅為5.6%, 其後濃度略有上升, 在種子發育與成熟期間又稍呈下降趨勢。1983年盛花 (R2) 期大豆植株花中僅含4.2%之TNC, 至豆莢形成 (R3) 期時達最高濃度 (9.5%), 遠較1982年之結果為低; 而後隨豆莢發育及種子形成, 莢果壁 TNC 濃度略有下降現象, 與1982年結果相近。成熟 (R8) 期之濃度為5.2—6.0%, 表示仍有部份 TNC 殘留於莢果壁中。

種子 TNC 濃度變化趨勢並無明顯之年度性差異 (圖1), 均在種子形成 (R5) 期最低, 其後隨種子之充實而濃度逐漸上升, 至R6期前後最高, 1982與1983年依序為61.6及15.0%, 而後隨種子成熟, TNC濃度下降, 成熟時介於10.8與11.6%之間。

莢果壁N素濃度變化趨勢於年度間之變化趨勢頗為一致 (圖2), R1—R2期大豆的花約含2.6% N素, 豆莢形成後, 莢果壁 N 素濃度迅速升高, 1982年於R3.5期, 1983年於R4期達最高濃度, 分別為3.8及4.0%; 但在種子發育與充實期間, 濃度迅速及持續下降, 成熟期僅為0.6%左右。

種子於最初形成時 (R5期) 之N素濃度, 1982年為7.0%, 1983年為6.1%, 以前者較高 (圖2), 但其後之差異並不顯著。1982年種子發育與充實期間之N素濃度介於6.2與6.5%之間; 1983年試驗自R5.5期以後, 濃度似有升高趨勢, 但最高亦不超過6.8%, 均顯示N素之累積甚為穩定, 與乾物質之增加應有平行關係存在。

1983年試驗期間調查大豆植株豆莢、莢果壁與種子乾物重之變化, 結果示於圖3。豆莢乾重在形成初期 (R3) 至全莢期 (R4) 之間增加甚微, 其後乾物質累積轉趨迅速, 在種子形成 (R5) 至充實

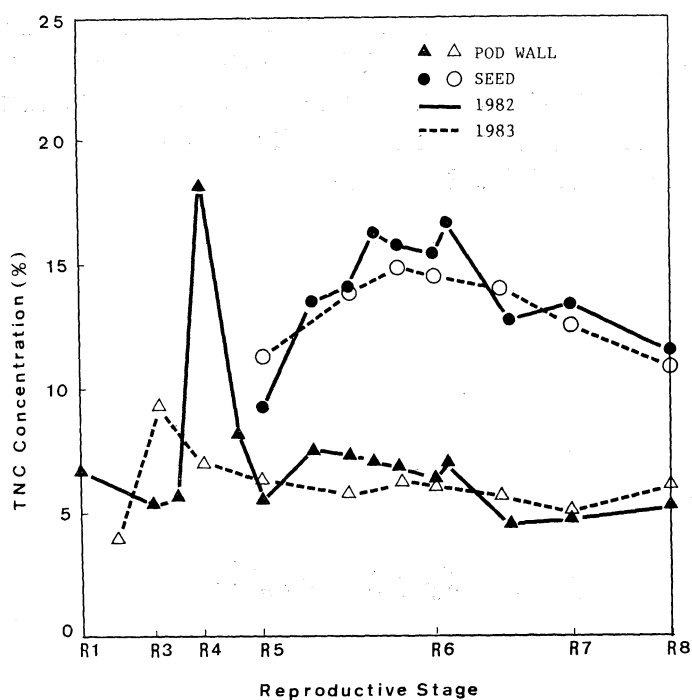


Fig. 1. Changes of TNC concentration (% , dry basis) in pod wall and seed of soybean plants during the reproductive growth period (summer crops, 1982 and 1983)

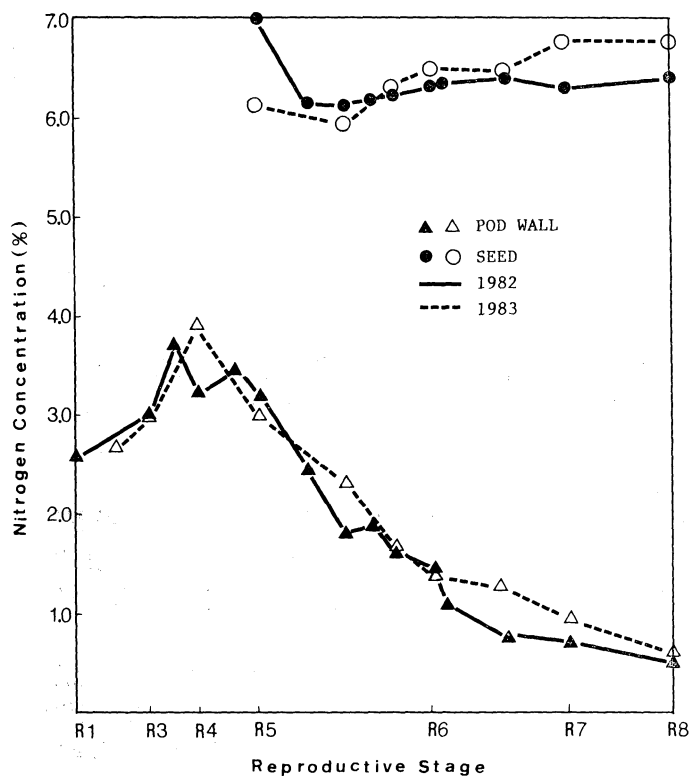


Fig. 2. Changes of N concentration (% , dry basis) in pod wall and seed of soybean plants during the reproductive growth period (summer crops, 1982 and 1983)

盛期 (R6.5) 間直線增加, 並已達成成熟期乾重之92%; R6.5 期以後乾重增加緩慢, 成熟期平均每莢乾物量為 396mg。如將豆莢區分為莢果壁與種子兩部份, 其中莢果壁在形成初期之乾重增加極少, R4至R6期之間累積較為快速, 至 R6.5期之乾重最高, 平均每莢為 146mg; 成熟前又形降低, R8期為126mg (圖3)。種子於R5期形成後即大量累積乾物質, R5.5至R6期間最為迅速, 至 R7期之乾重已達成成熟期之96%, 成熟時每莢種子重為270mg。

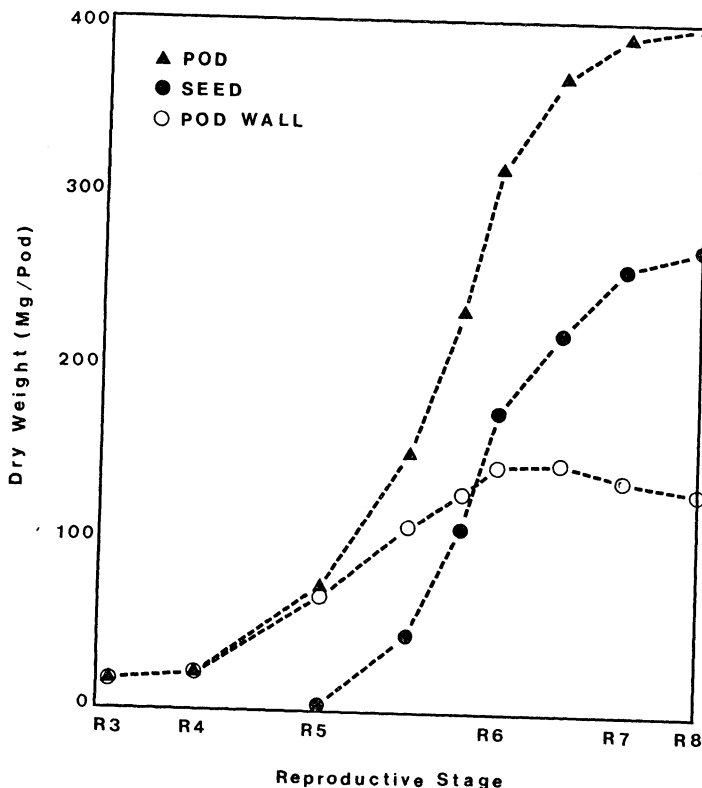


Fig. 3. Changes of dry weight (mg/pod) of pod, pod wall and seed of soybean plants during the reproductive growth period (summer crops, 1983)

大豆生殖生長期間, 每一莢果壁平均 TNC 含量自全莢 (R4) 期之 1.56mg 開始大幅增加, 種子飽滿 (R6) 期之含量最高, 達 8.66mg, 增幅為 7.10mg; 其後之含量雖逐漸降低, 成熟 (R8) 期莢果壁內仍殘留多量 TNC (7.69mg/pod), 與 R6 期比較, 僅減少 0.97mg; 但如與含量最低之 R7 期 (6.85mg/pod) 相較, 則每一莢果壁之減幅為 1.81mg (表 1)。

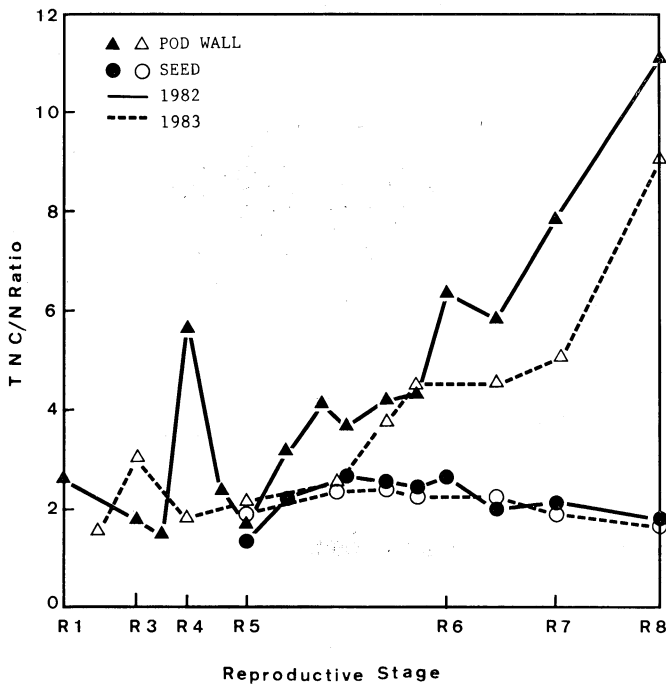
大豆種子自形成 (R5) 後即迅速累積 TNC, 至生理成熟 (R7) 時之累積量最高, 每一豆莢為 32mg, 種子成熟前略有減少, 為 29.03mg (表 1)。莢果壁及種子 TNC 含量之總合即為莢果 TNC 累積量, R4 期以前因種子尚未形成, 故與莢果壁含量相同, 其後快速增加, R6.6—R7 期時約為每莢 39mg, 成熟前亦略為降低, R8 期為 36.72mg。

莢果壁內 N 素含量自豆莢形成後逐漸增加, R5.5 期含量最高, 為 2.52mg/pod, 而後連續降低, 至 R8 期僅餘 0.85mg/pod, 為 R5 期含量之 33.7%。種子內 N 素含量增加最迅速之時期為 R5.5 至 R6 期, 平均每一莢果種子計累積 8.68mg, 約為總量之 47.9%, R6 至 R7 期之增加量亦極為明顯 (6.04mg), 成熟期含量最高, 為 18.14mg/pod (表 1)。莢果 N 素總含量之變化與種子相近, 皆自形成初期持續累積升高, 在 R7—R8 期之含量最高, 為 18.67—18.99mg/pod。

Table 1. Amount (mg/pod) of TNC and N accumulated in the pod, pod wall and seed of developing soybean plants.

Plant Organ	Reproductive Stage								
	R3	R4	R5	R5.5	R5.8	R6	R6.5	R7	R8
—TNC—									
Pod Wall	1.69	1.56	4.26	6.24	7.75	8.66	8.20	6.85	7.69
Seed			0.54	6.06	15.89	25.42	31.28	32.00	29.03
Pod	1.69	1.56	4.80	12.30	23.64	34.08	39.48	38.85	36.72
—Nitrogen—									
Pod Wall	0.55	0.86	2.00	2.52	2.09	1.96	1.84	1.36	0.85
Seed			0.30	2.59	6.75	11.27	14.31	17.31	18.14
Pod	0.55	0.86	2.30	5.11	8.84	13.23	16.15	18.67	18.99

圖 4 為大豆生殖生長期間莢果壁及種子內 TNC/N 比值變化情形；綜合兩年試驗結果，莢果壁 TNC/N 比值於莢果形成 (R3 期) 後至全莢 (R4) 期間呈現一次高峰，1982 年之比值為 5.7，1983 年為 3.0；種子形成 (R5) 期以前之比值最低，約為 2 左右，但隨後持續上升，自 R6.5 至 R8 期間幾呈直線升高，於成熟期達最大值，二年度依序為 11.0 及 9.1，以 1982 年之比值較高。種子形成初期之

**Fig. 4.** Changes of TNC/N ratio of pod wall and seed of soybean plants during the reproductive growth period (summer crops, 1982 and 1983)

TNC/N比值較低(1.3—1.8)，而後雖有上升趨向，但在R5.5至R6期間之變化不大，約為2.5，自R6期以後略有下降，1982及1983年成熟種子內之比值分別為1.8及1.6，以前者較高，與莢果壁之表現相同。

討 論

大豆植株進入生殖生長期後，莢果壁即首先具有積儲功能，自R5期以後，種子方取代而成爲主要積儲器官^(3,17,20)。莢果壁並被認爲具有光合作用能力^(4,5,12,13)，可暫時貯存光合產物與氮素^(3,6,19)及調節種子生長速率^(7,14)，具有重要性；經由對生殖生長全期莢果壁與種子中氮素與TNC濃度及累積量變化的瞭解，應有助於究明兩種器官間的關係，建立謀求提高產量的生理基礎。

大豆莢果開始形成後，莢果壁可累積養分，TNC濃度上升，約於R3—R4期到達高峰(圖1)，但此一時期TNC含量頗低，平均每一莢果壁僅爲1.56mg左右，又因種子尚未形成，故莢果壁TNC濃度較高，與曹等⁽³⁾及王等⁽¹⁾之試驗結果相符。種子形成前莢果壁TNC濃度大幅降低(圖1)，可能與供應種子形成及發育之需有關^(1,3,6,11,17,19,20)，但在R5期，種子內TNC含量極低(0.54mg/pod)，而莢果壁內TNC含量由R4期之1.56mg上升至4.26mg，呈繼續增加之趨勢，除顯示種子發育初期所需之TNC並不受限於莢果壁內之養份含量外，莢果壁之乾物累積速率亦超過TNC累積速率，導致濃度降低。

王等⁽¹⁾、Egli *et al.*⁽⁶⁾與Thorne⁽¹⁹⁾報告種子迅速充實(R5—R7)期間，莢果壁內TNC濃度下降，本試驗結果雖有類似趨向，但濃度仍維持於5~7%之間，變化幅度不大，且平均每一莢果壁TNC累積量自R5期之4.26mg增至R6期之8.66mg，同一時期種子乾重與TNC含量亦迅速上升，表示就供試大豆植株之供源與積儲關係而言，碳素供應並非種子充實的限制因子。R6期以後莢果壁之乾重已達極限，TNC濃度與含量亦略有下降，唯程度有限，可能受到葉片光合成能力及種子生長的影響；Fader and Roller⁽⁷⁾即曾指出，當大豆植株同化產物之供給成爲限制因子，使種子生長速率下降時，莢果壁所含澱粉即行分解，並轉移至種子。種子成熟前莢果壁TNC濃度(圖1)與含量(表1)略有回升現象，與王等⁽²⁾及曹等⁽⁴⁾的結果相同，推測此一時期種子之發育已屆完成，葉片光合產物再度於莢果壁內累積；唯Yazdi-Samadi *et al.*⁽²¹⁾則發現，種子成熟期間莢果壁碳水化合物濃度持續下降。

種子於形成初期的TNC濃度較低(9.2~11.3%)，R5—R6期間快速上升至15.0~16.6%(圖1)，升幅雖然不高，但每一莢果種子之累積量則自0.54mg增加至25.42mg(表2)，極爲明顯；R6期以後，種子內TNC濃度顯著下降，應爲蛋白質與脂肪合成所需碳架(carbon skeleton)，及呼吸作用消耗的結果，但鑑於同一時期種子乾重與TNC含量仍繼續增加，以及種子內主要成份轉化之複雜性，在本試驗中仍不能據此推測碳水化合物之供應能力爲限制產量的因子。

與TNC之表現相同，莢果壁N素濃度於R3.5—R4期最高(3.5~4.0%)，而含量甚低(0.86mg/pod)，其重要性並不明確。R4期以後N素濃度迅即下降，但N素含量於R5.5期到達高峰(2.52mg/pod)後方始降低，有異於TNC之結果；又由於R5.5期以前種子內N素濃度不斷上升(圖2)，累積量僅爲2.59mg/pod(表1)，表示N素供應尚無不足之慮。

R5.5期以後莢果壁N素含量持續下降，成熟時濃度僅爲0.5~0.7%，含量爲0.85mg/pod；同一時期每莢種子含量自2.59mg增至18.14mg，需求量頗高，顯示莢果壁內所含N素多能轉移而被利用。Seddigh and Jolliff⁽¹⁴⁾認爲大豆植株積儲對供源比值高者，即積儲強度大者，營養器官與莢果壁中之N素方能充份轉移，使含量降至極低；依據此一理論，如能改良大豆積儲強度，將可提高N素利用效率，有助於增加產量。大豆種子之積儲強度並不易予以判定，在其充實全程中，N素濃度相當穩定(圖2)，亦即乾物重增加與N素累積速率間有一定關係存在；大豆種子富含蛋白質，N素供應是否適當應與種子發育密切相關，本試驗中莢果壁所含N素雖可充份轉移，並爲種子利用，但其量甚微

，重要性可能有限；王等⁽¹⁾與曹等⁽³⁾在臺中地區試驗，報告老化即將脫落的葉片內仍含有多量 N 素 (2.2~2.5%)，與 Zeiher *et al*⁽²²⁾ 之結果 (0.9~1.1%) 相差頗大，認為葉片內 N 素無法充份轉移至種子，可能影響產量；分析本試驗結果，亦建議應究明 N 素累積與種子生長間的關係，以明瞭本省栽培大豆之 N 素利用效率是否為限制種子乾物質生產的因子。

種子形成後至成熟期間，莢果壁 TNC/N 濃度比值持續增加，二年度於 R8 期之數值為 11.0 與 9.1，較王與劉⁽²⁾ 以同一品種所獲得之結果 (15.6) 為低。與 N 素比較，莢果壁內 TNC 向外轉移之發生時間較遲，R8 期之含量又遠高於 N 素含量，顯示兩者之利用效率有異，也可能經由不同途徑轉移，與 Jones and Simmons⁽¹⁰⁾ 在玉米試驗之結果相似，對田間種子生產的意義與重要性如何，值得更進一步探討。

引用文獻

1. 王強生、魏夢麗、劉大江。1984。大豆植株管養要素之累積與分佈。I. 全生育期非構造性碳水化合物與氮素濃度之變化。中華農業研究 33 : 247—255。
2. 王強生、劉大江。1987。大豆營養要素之累積與分佈。III. 全生育期非構造性碳水化合物及營養要素之累積。中華農業研究 36 : 29—40。
3. 曹紹徽、王強生、劉大江。1985。大豆不同節位之供源與積儲關係研究。中華農業研究 34 : 437—445。
4. Andrews, A. K. and L. V. Svec. 1975. Photosynthetic activity of soybean pod at different growth stages compared to leaves. Can J. Plant Sci. 55 : 501—505.
5. Crookston, R. K., J. O'Toole and J. L. Ozbun. 1974. Characterization of the bean pod as a photosynthetic organ. Crop Sci. 14 : 703—712.
6. Egli, D. B., J. E. Leggett and W. G. Duncan. 1973. Influence of N stresses on leaf senescence and N redistribution in soybeans. Agron. J. 70 : 43—47.
7. Fader, G. M. and H. R. Koller. 1985. Seed growth rate and carbohydrate pool sizes of the soybean fruit. Plant Physiol. 79 : 663—666.
8. Fehr, W. R. and C. E. Caviness. 1977. Stages of soybean development. Special Rep. No. 80, Coop. Extension Serv., Iowa State Univ.
9. Hymowity, T., F. I. Collins, J. Panczner and W. M. Walker. 1972. Relationship between the content of oil, protein and sugar in soybean seed. Agron. J. 64 : 613—616.
10. Jones, R. J. and S. R. Simmons. 1983. Effect of altered source-sink ratio on growth of maize kernels. Crop Sci. 23 : 129—314.
11. Pate, J. S., P. J. Sharkey and C. A. Atkins. 1977. Nutrition of a developing legume fruit—functional economy in terms of carbon, nitrogen and water. Plant Physiol. 59 : 506—510.
12. Quebedeaux, B. and R. Chollet. 1975. Growth and development of soybean (*Glycine max* L. Merr.) pods. Plant Physiol. 55 : 745—748.
13. Sambo, E. Y., J. Moorby and F. L. Milthorpe. 1977. Photosynthesis and respiration of developing soybean pods. Aust. J. Plant Physiol. 4 : 713—721.
14. Seddigh, M. and G. D. Jolliff. 1936. Remobilization patterns of C and N in soybeans with different sink-source ratios induced by various night temperatures. Plant Physiol. 81 : 136—141.
15. Sinclair, T. R. and C. T. de Wit. 1976. Analysis of the carbon and nitrogen limitation to soybean yield. Agron. J. 68 : 319—324.
16. Smith, D. 1969. Removing and analyzing total nonstructural carbohydrates from plant tissues. Wis. Agri. Exp. Sta. Res. Rep. 41.
17. Stephenson, R. A. and G. L. Wilson. 1977. Patterns of assimilate distribution in soybeans at maturity. II. The time course of changes in 14-C distribution in pods and stem sections.

- Aust. J. Agri. Res. 28 : 395-400.
18. Thorne, J. H. 1979. Assimilate redistribution from soybean pod walls during seed development. *Agron. J.* 71 : 812-816.
 19. Thorne, J. H. 1980. Kinetics of ¹⁴C photosynthate uptake by developing soybean fruit. *Plant Physiol.* 65 : 975-979.
 20. Thorne, J. H. 1985. Phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36 : 317-343.
 21. Yazdi-Samadi, B., R. W. Rinne and R. D. Seif. 1977. Components of developing soybean seeds: oil, protein, sugars, starch, organic acids and amino acids. *Agron. J.* 69 : 481-486.
 22. Zeiher, C. D., D. B. Egli, J. E. Leggett and D. A. Reicosky. 1982. Cultivar differences in N redistribution in soybean. *Agron. J.* 74 : 375-390.

Changes of TNC and N Concentrations in the Developing Seeds and Pod Wall of Soybeans

C. S. Wang, S. H. Tsao and D. J. Liu

Summary

Soybeans (cultivar Shih-Shih) were grown in the summer crops of 1982 and 1983. Extensive samplings were made on the 6th to 8th nodes during pod-filling for the determination of dry weight and concentrations of TNC (total nonstructural carbohydrates) and N in the pod wall and seeds. TNC concentrations in the pod wall peaked at R3-R4 stage and showed a very slight decreasing tendency afterwards. On the contrary, N concentrations decreased continuously and markedly after R4 stage, indicating efficient translocation of N from pod wall to the seeds. Maximum TNC concentration in the seeds was observed at R6, or rapid grain-filling stage. However, N concentrations remained rather constantly during the whole grain-filling period. It is suggested that soybean seeds accumulated dry matter and N at a similar rate. Amount of TNC in the pod wall increased up to R6 stage and the decrease thereafter was minor. In other words, carbohydrates stored in pod wall was not quantitatively important to the developing seeds. N could be translocated efficiently from pod wall to seeds after R5 stage. However, only 9% of total seed N was estimated to be provided by the pod wall. Extent of utilization of pod wall TNC and N by the soybean seeds varied, presumably paths of translocation for the two nutrients were also different.

1. Contribution No. 1334 from Taiwan Agricultural Research Institute.

2. Respectively, assistant agronomist, research assistant and senior agronomist, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC.