

大豆节位和粒位对荚果厚度的影响

李得孝,刘修杰,胡超,陈见生,周和吾

(西北农林科技大学 农学院,陕西 杨凌 712100)

摘要:荚果厚度是伴随大豆鼓粒进程的重要外观指标,以生育期接近而荚粒数和结荚习性不同的冀豆 12、邯豆 5 号、鲁 96150 和青鲜 819-4 为材料,定位连续测定标记荚果厚度,并通过二次函数模拟荚果厚度与花后天数的关系,研究了同龄荚果鼓粒始期、鼓粒终期,鼓粒持续期、最大荚果厚度和荚果增厚平均速率的节位效应和粒位效应。结果表明:同一品种最大荚果厚度的变异来源按效应大小排序为植株间 > 株内异节间,同节异荚间 > 同荚异粒间。2 粒荚的粒位差异不显著,而多粒荚(3 粒荚和 4 粒荚)存在明显的粒位效应,粒位优势顺序为荚果中部 > 远端 > 近荚柄端(基部)。强优势籽粒表现为鼓粒启动早、荚果增厚速率高、最大荚果厚度大、不容易发生败育等发育特征。亚有限型品种的荚果两端籽粒更容易出现败育。研究结果为大豆灌浆特性研究中合理使用荚果厚度指标提供了参考依据,同时也拓展了大豆鼓粒性状的空间位置效应的认识。

关键词:大豆;荚果厚度;函数拟合;节位效应;粒位效应;鼓粒期

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

DOI:10.11861/j.issn.1000-9841.2014.06.0841

Effect of Node and Seed Position on Pod Thickness Related Indexes in Soybean

LI De-xiao, LIU Xiu-jie, HU Chao, CHEN Jian-sheng, ZHOU He-wu

(College of Agronomy, Northwest A & F University, Yangling 712100, China)

Abstract: Pod thickness is a shape indicator in accordance with seed-filling process of soybean [*Glycine max* (L.) Merri.]. Four soybean lines with sub-indeterminate or determinate habit, different seed number of pods and similar growth period, including Jidou 12, Handou 5, Ludou 96150 and Qingxian 819-4, were served as materials. Thickness of tagged pods was measured continuously, and relationship between pod thickness and days after flowering was simulated with quadratic function to explore node effect and seed effect of seed-bulging related traits, including starting point, final point and duration of seed-bulging, maximum pod thickness and average rate of pod thickening. The results showed that, based on the effect sequence, sources of variation of tagged pod thickness were showed as inter-plant > inter-node within plant, inter-pod within node > inter-seed within pod. No difference of seed position effect was detected in 2-seeded pods, but significant difference of seed position effect in 3-seeded pods and 4-seeded pods, with seed position advantage sequencing by middle seed(s) > distal seed > seed near to pod stalk within a pod. The advantage seed was characterized as early seed bulging, higher seed-bulging rate and maximal pod thickness, as well as less potential of early termination of seed development. The seeds at both ends of the pod were apt to early terminate in the sub-indeterminate soybean lines. Those results will help to measure the pod thickness appropriately in the research of soybean seed-filling characteristics and extend the knowledge of position effect in soybean seed-filling traits.

Key words: Soybean [*Glycine max* (L.) Merri.]; Pod thickness; Functional simulation; Node effect; Seed position effect; Seed-filling stage

大豆 [*Glycine max* (L.) Merri.] 是重要的粮食和油料作物,在世界各地广泛种植。大豆籽粒发育是大豆产量生理研究的重要内容。一般大豆开花受精后 6~8 d 主要是合子发育过程,花后 8~10 d 子叶开始发育,10~14 d 子叶停止转动开始胀大进入籽粒灌浆期^[1]。大豆籽粒灌浆过程有两个明显的阶段:鼓粒期(干物质快速积累期)和籽粒归圆期(主要为脱水过程),其中鼓粒期是大豆产量形成的重要时期。

传统研究中常用籽粒鲜重(干重)作为表征大豆籽粒灌浆特性的指标^[2],但粒重测定具有破坏性,难以进行定位连续测定,取样量大,而且误差控

制效果不佳。因此,探究基于荚果外形的无损指标对大豆灌浆特性研究具有现实意义。与大豆籽粒灌浆进程密切关联的荚果外形指标主要是荚果长度、宽度和厚度。荚果长度与荚粒数有关,而荚果宽度不受荚粒数影响且能早期测定,在分离世代中的变异可以满足育种选择的要求^[3-5]。但荚果长度和宽度与籽粒灌浆进程并不完全一致,在籽粒发育至最大干重的 4% 时其发育基本停止^[5]。而荚果厚度的变化是由于大豆籽粒灌浆而不断胀大的结果,与大豆灌浆进程有较好的一致性,且不受荚粒数影响^[3]。虽然荚果厚度在育种分离群体中的变异不够大难以进行有效选择^[3-4],但能对大豆植株

收稿日期:2014-03-13

基金项目:西北农林科技大学唐仲英育种专项(A212020921)。

第一作者简介:李得孝(1973-),男,博士,副教授,主要从事大豆遗传育种研究工作。E-mail:lidexiao@nwsuaf.tdu.cn。

遭受的非生物胁迫做出有效反应。研究表明,干旱胁迫会降低大豆荚果厚度而增大茎秆厚度,对荚果厚度的影响在夜晚尤其明显^[6]。因此,荚果厚度有望成为研究大豆籽粒灌浆进程的非破坏性测定指标。其中大豆荚果厚度(y)与花后天数(x)的关系可以用二次函数($\hat{y} = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 x^2$)进行模拟,荚果厚度变化模式与品种和标记开花期(荚龄)有关^[7]。利用该模拟函数可以对鼓粒始期、终期、持续期、最大荚果厚度,荚果增厚平均速率(即鼓粒速度)等指标进行估计,有利于对大豆籽粒灌浆特性进行细致的研究。

关于大豆空间位置效应的研究多集中于成熟期大豆冠层粒重(产量)的分析。依照垂直方向的粒重(产量)差异,可将大豆品种的粒重分布分为上层型、中层型和均匀型3种;在水平方向可分为主茎型和分枝型^[8-9]。植株上部的籽粒比下部的籽粒重,且上部发芽率高于下部发芽率^[10]。新品种的产量主要集中在冠层的中上部,而老品种的产量则以冠层中部最大^[11]。大豆籽粒品质也存在空间位置效应。植株上部籽粒的蛋白质含量最高、中部次之、下部最低,而脂肪含量与之相反^[12-14]。但垂直分层更多的研究显示,亚有限结荚习性的大豆中下

部籽粒脂肪含量最高,与前人略有差异^[16]。荚果黄熟期(R8)下层籽粒的异黄酮含量最高^[14]。更细致的研究表明,大豆籽粒的单粒重呈现明显的粒位效应,在多粒荚内,基粒的粒重最小,不同粒位的籽粒大小与灌浆顺序并无直接关系,粒位数的增加减小了单个籽粒的增重程度。大豆的不同粒位粒重在主茎上呈明显的“纺锤形”分布,下部节位上的籽粒单粒重略小,而中部节位上的籽粒单粒重较大^[15]。上述研究结果多数都是基于大豆成熟期的静态调查。

本研究将利用荚粒数和结荚习性不同的品种开展荚果厚度的定位动态模拟研究,探究同龄荚果鼓粒过程中荚果厚度及其他相关籽粒灌浆动态指标的节位效应和粒位效应,为大豆灌浆特性研究中合理使用荚果厚度提供借鉴,同时拓展对大豆鼓粒性状空间位置效应的认识。

1 材料与方法

1.1 材料

选择生育期接近而荚粒数和结荚习性不同的冀豆12、邯豆5号、鲁96150和青鲜819-4作为试验材料(表1)。

表1 参试大豆材料基本信息

Table 1 Basic information of the tested soybean materials

材料名称 Material	选育单位 Developed by	生育天数 Growth period/d	荚果籽粒特征 Characteristics of pod and seed
冀豆12 Jidou 12	河北省农科院粮作所	100	百粒重23 g, 2粒荚为主, 有限结荚习性
邯豆5号 Handou 5	河北省邯郸市农科院	110	百粒重27 g, 3粒荚为主, 亚有限结荚习性
鲁96150 Lu 96150	山东省农科院作物所	120	百粒重24.4 g, 3粒荚为主, 有限结荚习性
青鲜819-4 Qingxian 819-4	陕西省杂交油菜研究中心	115	百粒重20 g, 3~4粒荚为主, 亚有限结荚习性

1.2 试验设计

2013年6月2日播种,随机区组设计,重复3次。每个材料种4行,行长6 m,行距0.40 m,株距0.13 m,小区面积9.6 m²,管理措施同普通大田。每个材料在盛花期选择长势一致的植株20~30株,选留同日开花的花朵,剔除其余花蕾后挂牌标记。进入鼓粒期后,隔日用电子游标卡尺测定各荚不同粒位荚果厚度(单位:mm,保留小数点后两位有效数字)。数据记录按节位和粒位加以区分,节位顺序由下往上依次标记1,2,3,...,而粒位标记顺序从靠近荚果柄的基部开始^[6]。测定工作在荚果厚度明显收缩时结束。

1.3 数据分析

首先采用Excel 2007对每个标记籽粒的荚果厚度(y)与花后天数(x)的关系进行拟合(二次函数

$\hat{y} = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 x^2$),依据模拟函数分别估计鼓粒始期、鼓粒终期,鼓粒持续期、最大荚果厚度和荚果增厚平均速率。所得数据按节位、荚粒数和粒位分类统计,在SAS 8.01统计软件上进行方差分析,并做多重比较。

2 结果与分析

2.1 大豆荚果不同荚粒位籽粒提前终止发育的趋势分析

由于2013年天气异常(高温持续时间延长),试验标记荚果的籽粒出现不同程度的提前终止发育状况(表2),据此可以对不同位置的籽粒败育情况进行初步分析。对2粒荚而言,虽然不同品种统计的荚数多少不等,但两个粒位正常发育籽粒的差异很小,即2粒荚的籽粒发育潜势没有检测到明显

的粒位效应。3 粒荚的正常鼓粒情况存在品种差异,其中有限结荚习性的冀豆 12 和鲁 96150 的 3 个粒位之间差异不明显,但亚有限结荚习性的邯豆 5 号和青鲜 819-4 的中部粒位(3 号位)籽粒正常发育的可能性较大。4 粒荚具有和 3 粒荚同样的趋势,即:有限结荚习性的鲁 96150 不同粒位间差异很小,但亚有限结荚习性的邯豆 5 号和青鲜 819-4 居中粒位(2 号和 3 号位)的籽粒正常发育的可能性较大。因此,粒位对大豆籽粒正常发育的影响与荚粒数、品种结荚习性有关。2 粒荚两个粒位差异不明显,但 3 粒荚和 4 粒荚表现相似的趋势,有限结荚习性品种的粒位效应不明显,亚有限习性品种居中粒位的籽粒正常发育的几率较大。

表 2 不同荚果类型不同粒位的籽粒鼓粒情况
Table 2 Seed-bulging statistics in different pod position of 4 soybean lines

荚果类型 Pod type	粒位 Seed position	鼓粒统计(正常发育粒数/同类型荚数) Seed-bulging statistics(Normal seeds/total counted pods)			
		冀豆 12 Jidou 12	邯豆 5 号 Handou 5	鲁 96150 Lu 96150	青鲜 819-4 Qingxian 819-4
2 粒荚 2-seeded pod	1	40/46	4/5	8/11	—
	2	37/46	3/5	10/11	—
3 粒荚 3-seeded pod	1	10/11	12/28	24/27	5/13
	2	10/11	22/28	23/27	9/13
	3	11/11	18/28	23/27	5/13
4 粒荚 4-seeded pod	1	—	14/23	4/6	11/25
	2	—	17/23	5/6	15/25
	3	—	14/23	4/6	16/25
	4	—	10/23	5/6	13/25

标记荚果只要有一个籽粒正常发育就纳入统计范围,提前脱落的荚果不计;粒位标记从荚柄基部向荚果顶端进行。下同。

The pod was counted even a seed was developed normally in the pod cells. Seed position was listed in the direction from the pod stalk to the pod termination. The same below.

2.2 部分籽粒提前终止发育对同荚其他粒位的荚果厚度影响

不同品种和不同荚果类型的平均荚果厚度比较结果表明(表 3),在每个品种内,所有正常发育籽粒的平均荚果厚度都没有检测出显著差异。由于

本试验没有对同一品种内不同植株、节位和荚粒位的效应进行有效区分,所以误差相对较大。也就是说,与植株、节位和荚粒位的综合效应相比,荚粒数和籽粒发育提前终止对荚果平均厚度的影响并不显著。

表 3 籽粒提前终止发育对荚果平均厚度的影响
Table 3 Effect of early termination of soybean seed development on pod thickness mean(mm)

荚果类型 Pod type	正常发育粒数 Normal seeds	冀豆 12 Jidou 12	鲁 96150 Lu 96150	邯豆 5 号 Handou 5	青鲜 819-4 Qingxian 819-4
2 粒荚 2-seeded pod	2(CK)	7.962 ±0.499	8.572 ±0.271	—	—
	1	8.117 ±0.600	8.333 ±0.445	—	—
3 粒荚 3-seeded pod	3(CK)	8.197 ±0.408	8.349 ±0.511	7.906 ±0.335	7.749 ±0.447
	2	7.168 ±0.513	8.104 ±0.284	7.723 ±0.615	7.654 ±0.403
	1	—	—	7.997 ±0.337	7.922 ±0.528
4 粒荚 4-seeded pod	4(CK)	—	8.375 ±0.288	7.721 ±0.573	7.902 ±0.486
	3	—	7.814 ±0.262	7.806 ±0.493	7.506 ±0.467
	2	—	8.717 ±0.236	7.673 ±0.525	7.910 ±0.501
	1	—	—	—	7.598 ±0.578

2.3 大豆荚果不同粒位鼓粒特性的差异

在舍弃籽粒发育异常的数据之后,对荚果内全部籽粒都正常发育的数据按品种分别整理(植株和荚粒位双向分组),进行方差分析(未显示结果)和多重比较(表4)。冀豆12和鲁96150的2粒荚都表现相似的趋势,除冀豆12的鼓粒始期检测到差异

外,其他指标都没有显著差异。其中冀豆12多数荚果为2粒荚,可作为这类荚果的代表。其他3个品种多具3粒荚或4粒荚,最大荚果厚度也表现相似的特点,即荚果居中位置(3粒荚的3号位和4粒荚的3号位和2号位)的最大荚果厚度均值最大。其他指标在不同品种间也存在一定差异。

表4 不同类型荚果鼓粒特性比较

Table 4 Comparison of seed-bulging characteristics in different pod position of 4 soybean lines

材料 Material	标记花期 Flower marking date (mm-dd)	荚类型 Pod type	均值 Mean				
			鼓粒始期 SPB	鼓粒终期 FPB	鼓粒持续期 DB/d	最大荚果厚度 MPD/mm	荚果增厚平均 速率 RPT/mm·d ⁻¹
冀豆 12 Jidou 12	07-14	2 粒荚-1	14.5 a	50.5 a	36.2 a	7.95 a	0.222 a
		2 粒荚-2	13.3 b	50.8 a	37.2 a	7.97 a	0.215 a
		3 粒荚-1	17.3 a	50.9 b	33.6 b	7.97 b	0.240 a
		3 粒荚-2	14.5 b	53.1 a	38.6 a	8.42 a	2.220 b
		3 粒荚-3	14.4 b	53.7 a	39.3 a	8.20 ab	0.211 b
鲁 96150 Lu 96150	07-14	2 粒荚-1	15.8 a	48.7 a	32.9 a	8.48 a	0.261 a
		2 粒荚-2	15.8 a	49.7 a	33.8 a	8.67 a	0.257 a
		3 粒荚-1	16.0 a	49.7 a	33.7 a	8.23 b	0.247 b
		3 粒荚-2	15.9 ab	49.1 ab	33.3 a	8.57 a	0.259 a
		3 粒荚-3	15.4 b	48.4 b	33.0 a	8.25 b	0.253 ab
		4 粒荚-1	16.3 a	47.4 a	31.1 a	8.15 b	0.265 a
		4 粒荚-2	16.0 a	46.7 a	30.7 a	8.39 ab	0.275 a
		4 粒荚-3	16.0 a	48.7 a	32.4 a	8.61 a	0.265 a
邯豆 5 号 Handou 5	07-09	4 粒荚-4	15.9 a	47.0 a	31.1 a	8.36 ab	0.270 a
		3 粒荚-1	17.2 a	54.7 a	37.5 a	7.76 b	0.210 a
		3 粒荚-2	16.5 b	54.7 a	38.2 a	8.06 a	0.213 a
		3 粒荚-3	16.3 b	55.0 a	38.7 a	7.90 ab	0.206 a
		4 粒荚-1	19.4 a	51.5 b	32.0 b	7.10 b	0.223 a
		4 粒荚-2	16.7 b	54.1 a	37.4 a	7.94 a	0.213 a
		4 粒荚-3	17.0 b	54.8 a	37.8 a	8.08 a	0.218 a
		4 粒荚-4	16.9 b	54.6 a	37.7 a	7.77 a	0.208 a
青鲜 819-4 Qingxian 819-4	07-08	3 粒荚-1	14.9 a	56.1 a	41.2 a	7.76 ab	0.187 a
		3 粒荚-2	16.5 a	57.3 a	40.9 a	8.12 a	0.199 a
		3 粒荚-3	14.8 a	53.4 a	38.7 a	7.37 b	0.193 a
		4 粒荚-1	15.6 a	61.3 a	45.7 a	7.24 b	0.160 b
		4 粒荚-2	15.1 a	60.0 ab	44.9 a	8.27 a	0.185 a
		4 粒荚-3	16.8 a	57.3 b	40.4 b	8.27 a	0.205 a
		4 粒荚-4	16.5 a	59.4 ab	42.8 ab	7.83 a	0.185 a

SPB:鼓粒始期(花后日数);FPB:鼓粒终期(花后日数);DB:鼓粒持续期;MPD:最大荚果厚度;RPT:荚果增厚平均速率。下同。

SPB:Starting point of seed-bulging(Days after flowering, DAF);FPB Final point of seed-bulging stage(DAF);DB:Duration of seed-bulging;MPD:Maximum pod thickness;RPT:Average rate of pod thickening. The same below.

鉴于不同品种的荚果类型一般有2~3种,其中优势荚果类型样本容量较大,而其他荚果类型的样本容量较小,因而样本容量的差异可能对显著性测

验有影响。为了得到不同粒位的一般性结论,将不同品种同一类荚果的数据进行合并(按植株和荚粒位双向分组,品种效应归并入植株效应),重新对数

据进行方差分析(结果未显示),比较不同荚果类型内粒位间的鼓粒性状差异(表5)。

由表5可知,2粒荚的最大荚果厚度粒位间差异不显著,3粒荚和4粒荚居中位置(3号和2号位)的荚果厚度均值显著高于荚果两端的荚果厚度。荚果基部位置(1号位)籽粒的鼓粒始期显著较大,说明近果柄端籽粒鼓粒启动较慢。荚果增厚平均速率在3粒荚中检测到居中位置显著较大,4粒

荚由于样本容量较小没有检测到显著性,但居中位置的两个籽粒有较大的趋势。鼓粒终期和鼓粒持续期在粒位间没有检测到显著差异,说明同一个荚果的籽粒基本上是同时成熟的,这与实际的观察结果相符。总体来看,荚果鼓粒性状的粒位优势顺序为荚果中部>远端>近荚柄端。强优势籽粒具备如下特征:鼓粒启动早、荚果增厚速率高、最大荚果厚度(或籽粒厚度)大,不容易发生败育。

表5 大豆不同类型荚果鼓粒特性比较
Table 5 Comparison of seed-bulging characteristics in different pod position of 4 soybean lines

荚果类型 Pod type	粒位 Seed position	鼓粒始期 SPB	鼓粒终期 FPB	鼓粒持续期 DB	最大荚果厚度 MPD	荚果增厚平均 速率 RPT
2粒荚 2-seeded pod	1	14.6 a	50.2 a	35.6 a	8.041 a	0.228 a
	2	13.9 b	50.6 a	36.7 a	8.086 a	0.223 a
3粒荚 3-seeded pod	1	16.5 a	51.5 a	35.0 a	8.033 b	0.232 ab
	2	15.7 b	51.9 a	36.2 a	8.397 a	0.236 a
	3	15.3 b	51.4 a	36.1 a	8.096 b	0.228 b
4粒荚 4-seeded pod	1	17.7 a	52.9 a	35.2 a	7.393 c	0.216 a
	2	16.1 b	53.7 a	37.6 a	8.133 ab	0.222 a
	3	16.7 ab	53.8 a	37.1 a	8.261 a	0.226 a
	4	16.6 ab	53.9 a	37.3 a	7.932 b	0.217 a

2.4 大豆鼓粒性状的节位效应分析

试验中获得了两个品种不同节位和荚位的完整数据,分别对其进行方差分析(表6)。需要说明的是,由于样本容量的限制,未能检出显著差异的变异来源并不能说明其影响可以忽略不计,但可以检出显著差异的变异来源说明其影响较大。表6显示,植株间效应和株内异节效应在2粒荚品种冀豆12和3粒荚品种鲁96150的多个指标中都检出显著差异,而荚果粒位效应在多数指标中都未能有效检出(2粒荚的鼓粒期除外)。说明荚粒位效应比植

株效应和株内异节效应要小。以最大荚果厚度来看,植株间效应>株内异节效应>荚粒位效应。

比较同一植株内不同节位效应对不同鼓粒性状的影响,2粒荚中鼓粒终期的株内异节效应在0.05水平上显著,最大荚果厚度和荚果增厚速率在0.10水平显著;3粒荚的最大荚果厚度和荚果增厚速率指标检出显著的株内异节效应($P=0.022$, 0.003),鼓粒终期的株内异节效应较大($P=0.093$)。所以,同一品种内的不同节间,最大荚果厚度、荚果增厚速率和鼓粒终期均存在明显差异。

表6 不同节位不同荚果类型鼓粒性状方差分析
Table 6 ANOVA of seed-bulging traits in two pod types at different nodes of Jidou12 and Lu96150

荚果类型(品种/系) Pod type (Cultivar/line)	变异来源 Source	鼓粒始期		鼓粒终期		鼓粒持续期		最大荚果厚度		荚果增厚速率	
		SPB		FPB		DB		MPD		RPT	
		F	P>F	F	P>F	F	P>F	F	P>F	F	P>F
2粒荚(冀豆12) 2-seeded pod(Jidou 12)	荚粒位间	7.63	0.025	0.10	0.754	0.14	0.720	0.14	0.714	0.62	0.455
	植株间	17.19	0.0003	1.46	0.301	0.56	0.783	6.17	0.009	4.72	0.021
	株内异节	0.65	0.736	3.39	0.042	1.67	0.229	2.61	0.084	2.68	0.079
	粒位与植株互作	0.79	0.622	3.45	0.042	2.57	0.091	2.57	0.091	1.09	0.446
3粒荚(鲁96150) 3-seeded pod(Lu 96150)	荚粒位间	0.61	0.572	0.04	0.959	0.33	0.733	3.16	0.116	0.50	0.629
	植株间	0.39	0.764	0.11	0.954	0.46	0.719	9.36	0.011	1.98	0.219
	株内异节	2.48	0.128	2.90	0.093	2.63	0.114	5.28	0.022	10.01	0.003
	粒位与植株互作	1.67	0.246	0.51	0.789	0.47	0.811	0.32	0.912	0.86	0.560

为了探究同节异荚的差异,将两个品种中同节位不同荚的数据进行整理分析(表7)。需要说明的是,此处植株间的效应是同品种不同植株和同株不同节的综合效应。同节异荚效应只在2粒荚的鼓粒始期、鼓粒持续期、最大荚果厚度和荚果增厚速率

中检出,3粒荚中5个指标都没有检出任何的同节异荚效应。荚果粒位间在多数指标间没有检出显著差异(3粒荚鼓粒终期除外),说明在2粒荚中,同节异荚效应可能要比荚粒位间的效应大些。

表7 同节位不同荚果类型鼓粒性状方差分析

Table 7 ANOVA of seed-bulging traits in different pod types at the same node of Jidou 12 and Lu 96150

荚果类型(品种/系) Pod type (Cultivar/line)	变异来源 Source	鼓粒始期		鼓粒终期		鼓粒持续期		最大荚果厚度		荚果增厚速率	
		SPB		FPB		DB		MPD		RPT	
		F	P>F	F	P>F	F	P>F	F	P>F	F	P>F
2粒荚(冀豆12)	荚果粒位间	1.91	0.30	2.68	0.24	2.46	0.26	2.94	0.23	3.53	0.20
2-seeded pod (Jidou 12)	植株间	6.31	0.14	9.57	0.09	4.44	0.18	9.46	0.10	16.63	0.06
	同节异荚	289.27	<0.001	4.91	0.11	8.49	0.06	7.28	0.07	22.61	0.01
	粒位与植株互作	28.78	0.01	0.71	0.56	1.41	0.37	2.39	0.24	1.41	0.37
3粒荚(鲁96150)	荚果粒位间	1.66	0.30	6.77	0.05	4.10	0.11	2.04	0.25	2.70	0.18
3-seeded pod (Lu 96150)	植株间	0.20	0.83	248.78	<0.001	255.75	<0.001	3.25	0.15	23.08	0.006
	同节异荚	0.33	0.81	0.96	0.47	0.52	0.68	1.25	0.37	0.51	0.69
	粒位与植株互作	0.09	0.98	0.41	0.80	0.17	0.95	1.28	0.38	0.97	0.49

综合来看,在同一品种内对鼓粒性状的影响因素进行排序,分别是植株间>株内节间,同节荚间>同荚粒位间。由于没有获得能够检验同节荚间与株内节间的效应差异的系统数据,难以评判其大小。

3 结论与讨论

3.1 不同粒位荚果正常发育的趋势及籽粒败育对同荚正常荚果发育的影响

研究发现,粒位对大豆籽粒正常发育的影响与荚粒数、品种结荚习性有关。2粒荚两个粒位正常发育的趋势基本没有差异,但3粒荚和4粒荚不同粒位籽粒发育与品种结荚习性有关,有限结荚习性品种的粒位效应不明显,而在亚有限结荚习性品种中,粒位居中的籽粒正常发育的几率较大,两端的籽粒容易出现败育。原因可能是光合同化物在粒位间的分配可能略有差异。

与植株、节位和荚粒位的综合效应相比,荚粒数和籽粒发育提前终止对荚果平均厚度的影响并不显著。说明在大豆灌浆过程研究中,同龄荚果的平均厚度是比较稳定的种性特征,不会随着荚粒数、种子败育和发育提前终止等而显著改变。Frank等^[3]也认为荚粒数主要影响荚长,而对荚宽和荚厚度的影响不大。而李彦生等^[15]认为粒位数的增加减小了单个籽粒的增重程度。其中的原因除去指标差异外,可能还与取样荚果的荚龄差异和没有排除同荚中发育异常籽粒等因素有关。因为大豆开花期较长,植株所结荚果的荚龄差异较大。我们在

以前的研究中发现,不同时间标记荚果(荚龄不同)的最大荚果厚度存在显著差异^[7]。在遇到外界各种胁迫时,同荚中的籽粒会出现不同程度的发育提前终止的情况,如果不借助于动态研究是很难将这部分异常资料剔除的。本研究中采用同期标记花期、记录不同粒位荚果厚度动态变化剔除异常荚果数据等,有效地排除了这些干扰,其结果是比较可信的。

3.2 大豆荚果鼓粒性状的粒位效应

更细致的比较显示,在所有籽粒都能正常发育的荚果中,2粒荚的最大荚果厚度粒位间差异不显著,而在多粒荚(3粒荚和4粒荚)中存在明显的粒位效应,居中位置的荚果厚度显著高于荚果两端的荚果厚度。我们还利用47个大豆材料进一步证实:荚果居中或偏远位置的籽粒厚度较大,而基部位置的荚果厚度或籽粒厚度最小(结果另文发表)。李彦生等^[15]也认为大豆的不同粒位粒重在主茎上呈明显的“纺锤形”分布,在多粒荚内,基粒的粒重最小。研究数据模拟还显示,荚果中部籽粒荚果增厚平均速率较大,基粒(近果柄端)鼓粒启动较慢,荚果增厚速度较慢。但同一个荚果的籽粒基本上是同时成熟的,这也与大豆成熟时间的观察结果相符。

总体来看,大豆荚果鼓粒性状的粒位优势顺序为荚果中部>远端>近荚柄端(基部)。强优势籽粒具备如下特征:鼓粒启动早、荚果增厚速率高、最大荚果厚度(或籽粒厚度)大,不容易发生败育。

3.3 大豆鼓粒性状的空间效应差异

在同一品种内,对最大荚果厚度等鼓粒性状的影响因素排序为植株间 > 株内异节间,同节异荚间 > 同荚粒位间。同节异荚效应只在 2 粒荚中检出,同节异荚效应可能要比荚粒位间的效应要大些。这与李彦生等的结果“下部节位上的籽粒单粒重略小,而中部节位上的籽粒单粒重较大^[6]”没有可比性,因为本研究中涉及的是同期花荚,荚位一般不超过 5 节,多数为 3 节。而文献涉及的上中下部位通常包含多个连续的节位,即便是同一节的花荚,开花期差异也较大。

综上所述,对同期标记的荚果鼓粒性状的影响因素排序为植株间 > 株内异节间,同节异荚间 > 同荚粒位间。大豆灌浆进程研究中标记花荚是一项必要措施,同期标记的荚果株间效应常作为误差看待,此时节位效应和粒位效应可以忽略不计。2 粒荚的粒位优势不显著,而在多粒荚(3 粒荚和 4 粒荚)中存在明显的粒位效应,粒位优势顺序为荚果中部(3 号位和 2 号位) > 远端(4 号位) > 近荚柄端(1 号位)。因此,在更精细的研究中,如籽粒亚显微结构的观测等,取样时应该考虑节位、荚粒数和粒位的差异,以提高试验的精度。

参考文献

- [1] Boerma H R, Specht J E. Soybeans: Improvement, production, and uses[M]. 3rd ed. Wisconsin, USA: American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Soil Science Society of America, Inc. Publisher, Madison, 2004: 92.
- [2] Westgate M E, Schussler J R, Reicosky D C, et al. Effect of water deficits on seed development in soybean: II Conservation of seed growth rate[J]. Plant Physiology, 1989, 91(3): 980-985.
- [3] Frank S J, Fehr W R. Associations among pod dimensions and seed weight in soybeans[J]. Crop Science, 1981, 21(4): 547-550.
- [4] Fraser J, Egli D B, Leggett J E. Pod and seed development in soybean cultivars with differences in seed size[J]. Agronomy Journal, 1982, 74(1): 81-85.
- [5] Bravo J A, Fehr W R, Rodriguez de Ciano S. Use of pod width for indirect selection of seed weight in soybean[J]. Crop Science, 1980, 20: 507-510.
- [6] Ohashi Y, Nakayama N, Saneoka H, et al. Difference in the responses of stem diameter and pod thickness to drought stress during the grain filling stage in soybean plants[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2009, 31: 271-277.
- [7] 李得孝, 王晶, 刘修杰, 等. 利用荚果厚度模拟大豆鼓粒进程的研究[J]. 中国农业大学学报, 2014, 19(1): 29-36. (Li D X, Wang J, Liu X J, et al. Seed-bulging simulation with pod thickness in soybean(*Glycine max* L. Merri.) [J]. Journal of China Agricultural University, 2014, 19(1): 29-36.)
- [8] 孙卓韬, 董钻. 大豆株型、群体结构与产量关系的研究(第二报)大豆群体冠层的荚粒分布[J]. 大豆科学, 1986, 5(2): 91-102. (Sun Z T, Dong Z. Studies on the relationships between plant type population structure and yield in soybean II. Seed distribution in soybean canopies[J]. Soybean Science, 1986, 5(2): 91-102.)
- [9] 游明安, 盖钧镒, 吴晓春, 等. 大豆产量空间分布特性的初步研究[J]. 大豆科学, 1993, 12(1): 64-69. (You M A, Gai J Y, Wu X C, et al. Preliminary study on soybean yield distribution in space [J]. Soybean Science, 1993, 12(1): 64-69.)
- [10] Adam N M, McDonald Jr M B, Henderlong P R. The influence of seed position, planting and harvesting dates on soybean seed quality[J]. Seed Science and Technology, 1989, 17: 143-152.
- [11] 庄波, 徐克章, 杜双洋, 等. 新、老大豆品种冠层产量和光合作用的比较[J]. 华南农业大学学报, 2010, 31(1): 5-9. (Zhuang B, Xu K Z, Du S Y, et al. Comparison on yield and photosynthesis in canopy in modern and old soybean cultivars [J]. Journal of South China Agricultural University, 2010, 31(1): 5-9.)
- [12] 王曙明, 孟祥勋, 胡明祥, 等. 大豆不同结荚部位籽粒蛋白质和脂肪含量差异的初步分析[J]. 大豆科学, 1991, 10(4): 339-341. (Wang S M, Meng X X, Hu M X, et al. The difference of protein and oil content of soybean seeds on different stem parts [J]. Soybean Science, 1991, 10(4): 339-341.)
- [13] 谷传彦, 黄兴蛟, 马效洪, 等. 黄淮夏大豆籽粒的着生部位对其品质的影响[J]. 安徽农业科学, 2002, 30(5): 697, 699. (Gu C Y, Huang X J, Ma X H, et al. Difference content of protein and oil in soybean in the different pod parts [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2002, 30(5): 697, 699.)
- [14] Al-Tawaha A R M. Effect of growth stage and pod position on soybean seed isoflavone concentration [J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2010, 38(1): 92-99.
- [15] 李彦生, 刘兵, 张秋英, 等. 大豆粒重的粒位效应及其空间分布特征[J]. 大豆科学, 2010, 29(2): 218-222. (Li Y S, Liu B, Zhang Q Y, et al. Effect of seed position within pod on seed size and its spatial distribution across main stem in soybean [J]. Soybean Science, 2010, 29(2): 218-222.)
- [16] 胡喜平. 大豆不同结荚部位籽粒蛋白质和脂肪含量分析[J]. 中国农学通报, 2005, 21(1): 165-166. (Hu X P. The difference of protein and oil content of soybean seeds on different stem parts [J]. Chinese Agriculture Science Bulletin, 2005, 21(1): 165-166.)