



摘花处理对大豆花荚发育和产量的影响

梁家铭¹, 莫先树¹, 曹 倩¹, 陈红梅¹, 商炳哲¹, 张明君², 梁福琴², 李得孝¹

(1. 西北农林科技大学 农学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 延安市农业科学研究所, 陕西 延安 716000)

摘 要:为了探究大豆的开花潜力及损失补偿能力, 本研究以生育期相近但结荚习性不同的中黄 13、邯豆 5 号和 Williams 82 为材料, 设置短期连续摘花处理(3, 5 和 7 d)和长期连续摘花处理, 研究摘花处理对大豆开花动态、结荚和产量的影响。结果表明: (1) 同期播种条件下, 大豆材料的自然开花动态与结荚习性有关, 但其总花数差异不大。其中, 有限结荚习性的中黄 13 日开花数先升后降, 开花持续日数较短; 而亚有限结荚习性的邯豆 5 号和 Williams 82 日开花数相对平稳, 开花持续日数较长; (2) 长期摘花处理能刺激植株不断催生花芽, 以补偿摘花损失, 导致开花期明显延长。在长期摘花处理下中黄 13 和邯豆 5 号植株总花数分别是对照植株的 2.46 和 3.07 倍, 新生花朵具备正常的生殖能力。自然条件下长期摘花处理可导致茎秆及叶片持绿、底部节位叶腋出现次生茎叶等类似症青的症状; (3) 亚有限结荚习性品种进行短期摘花处理, 仅刺激摘花节位不断生成新花朵, 但对植株相邻节位的开花数没有影响。邯豆 5 号和 Williams 82 表现出短期摘花减产或增产的现象, 与新生花数、花荚转化率和粒重的变化幅度差异有关。总之, 大豆整株花序发育的潜力巨大, 一旦花朵无法完成授粉受精而脱落(摘花处理), 植株可以催生新花加以补偿, 但植株的生育期将延迟。在北方大豆生产中, 植株生育期延迟与秋季低温是难以调和的矛盾。研究结果可为大豆开花期非生物逆境的相关研究提供参考。

关键词: 大豆; 人工摘花; 花荚发育; 逆境胁迫; 产量

Effect of Defloration on Flowering, Podding and Yielding in Soybean

LIANG Jia-ming¹, MO Xian-shu¹, CAO Qian¹, CHEN Hong-mei¹, SHANG Bing-zhe¹, ZHANG Min-jun², LIANG Fu-qin², LI De-xiao¹

(1. College of Agronomy, Northwest A & F University, Yangling 712100, China; 2. Institute of Yan'an Agriculture Sciences, Yan'an 716000, China)

Abstract: In order to explore the potential and compensation ability of soybean flowering, three soybean cultivars with different termination habit and similar growth period, Zhonghuang 13 (with determinate habit), Handou 5 and Williams 82 (with sub-indeterminate habit), were used as experimental materials. The continuous defloration treatments of short-term (3, 5 and 7 d) and long-term were set to evaluate the effect of artificial defloration on flowering dynamics, podding, and yielding in soybean. The results showed that: (1) The total flower number was similar among the materials sown at the same time, but various natural flowering dynamics was closely related to stem termination habits i. e., Zhonghuang 13 had a flowering tendency of sharp-rise-then-drop with short duration. However, Handou 5 and Williams 82 had relatively stable flowering with longer duration; (2) In the long-term defloration treatments, new flowers were grown continuously to compensate defloration loss, and the flowering period was prolonged as well. The total number of flowers of Zhonghuang 13 and Handou 5 were 2.46 and 3.07 times in the long-term defloration treatments compared to the corresponding controls, respectively. Moreover, the paligenetic flowers had normal reproductive ability. Under the natural condition, long-term defloration treatment resulted in stay-green syndrome, and the secondary stems grew from leaf axils at the lower nodes; (3) The short-term defloration treatments stimulated new flower genesis in the treated nodes, and without effect on adjacent nodes in sub-terminate soybean varieties. The opposite effect of short-term defloration on yield in Handou 5 (yield loss) and Williams 82 (yield gain) was resulted from difference of paligenetic flowers, the flower-pod transformation rate, and seed weight. Therefore, soybean defloration, because of pollination and fertilization (simulated with artificial defloration), can be compensated by paligenetic flowers with enormous potential, which accompanied by prolonged growth period. However, the prolonged growth period of soybean is contradicted with autumn chilly weather in the northern China. These results can be referred to the related research on environmental stress in soybean flower stage.

Keywords: soybean; artificial defloration; flower and pod development; environmental stress; yield

大豆籽粒形成要经过花器官发育、授粉受精(开花), 种胚形成(结荚)、子叶发育(鼓粒)等一系列连续的发育过程^[1]。大豆授粉和受精过程对外界环境变化非常敏感, 花粉萌发、花粉管伸长等指

标可作为大豆在授粉阶段耐受逆境胁迫能力的评价指标^[2-5], 而没有完成受精过程的花朵一般会在开花后 7 d 内枯萎脱落。早期的形态观察显示, 大豆开花首先从植株主茎中部节位开始, 然后向上依

收稿日期: 2021-07-24

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0101400); 陕西省重点研发计划重点产业创新链项目(2021ZDLNY01-10)。

第一作者: 梁家铭(1996—), 男, 硕士研究生, 主要从事大豆逆境生物学研究。E-mail: 1372059729@qq.com。

通讯作者: 李得孝(1973—), 男, 博士, 副教授, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: lidexiao@nwfu.edu.cn。

次开花;分枝开花略晚于主茎,顺序由下向上^[6-8]。大豆花期较长,整个植株的花期一般持续7~14 d,并因结荚习性而异。

大豆花荚期是大豆籽粒形成的重要时期,也是植株节位和分枝快速增加的关键阶段。对于某个特定处理时段,植株不同节位的花荚可能分别处于授粉受精、种胚发育等不同的发育阶段。这种发育时期重叠的现象增加了大豆逆境研究的难度。在分别解析逆境对授粉受精和种胚发育的影响时,需要借助特殊的试验操作。摘花处理实际上是人工干扰大豆授粉受精过程,可用于评价逆境对授粉受精过程的影响。本研究采用逐日摘花方式,探讨短期和长期花败育对后续花荚发育的影响,为相关逆境研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

研究选用3个代表性大豆品种。其中,中黄13为中国多个生态区种植的广适有限结荚习性品种,其基因组测序已完成,现为黄淮南组对照品种;邯豆5号为亚有限结荚习性品种,曾作为黄淮中片对照品种;Williams 82为美国主栽的亚有限结荚习性品种,现为国际大豆基因组测序对照材料。供试材料均由西北农林科技大学大豆育种课题组保存并提供。

1.2 试验设计

试验于2019—2020年在西北农林科技大学农科大楼实验平台进行。材料采用盆栽种植,每盆定植3株。在露天环境生长,采用常规管理措施,按时补水施肥,定期喷药防虫。大豆植株进入开花期(R1期),即进行相应的摘花处理。

1.2.1 长期摘花处理 2019年6月28日,同期播种邯豆5号和中黄13,分别于8月2日和8日进入开花期(R1期)。每个品种设对照和摘花2组处理,每组2盆共6株。对照不摘花,仅每日记录开花数,直至花期结束。摘花处理则逐日摘除开放的花朵并记录,直至相应对照植株进入鼓粒晚期(9月15日)、荚果变色、叶片开始黄化。此时夜晚气温已低于17℃,不再适宜植株继续开花,遂将对应盆栽植株移入温室继续发育,记录后续开花和结荚情况,记录单株籽粒产量并拍照。

1.2.2 短期摘花处理 2020年7月12日,同期播种邯豆5号和Williams 82,分别于8月12日和17日开花(R1期)。两品种分别设对照、摘花3,5和7 d共4个处理,每个处理3盆共9株。摘花处理都从单株始花期(R1期)开始,在处理期内连续摘除当日开放花朵并按节位记录开花数,处理结束后继续记录植株各节位每日开花数直至花期结束。对照组不摘花,仅逐日按单株记录不同节位开花数。

1.3 测定项目及方法

2019年长期摘花试验中,从始花期开始,逐日只记录单株日开花数(即摘花数),并在特定阶段对试验材料进行拍照,比较不同处理植株各节位结荚和落叶情况。2020年按节位记录花数,收获期统计单株各节位有效荚数,最终按单株计算花荚转化率(flower-pod conversion rate, FPCR), $FPCR = \text{有效荚数} / \text{后期开花数}$ 。收获后考种,统计单株荚数、单株粒数和单株产量。

1.4 数据分析

鉴于不同品种间、年际间始花期都难以统一。参照前人惯常做法,单株记载的相关数据都以始花后日数(Days After Flowering, DAF)进行汇总。所有数据用Excel 2020进行整理,并制作相关统计图表。利用SAS 8.1统计分析软件进行多重比较(LSD法)。

2 结果与分析

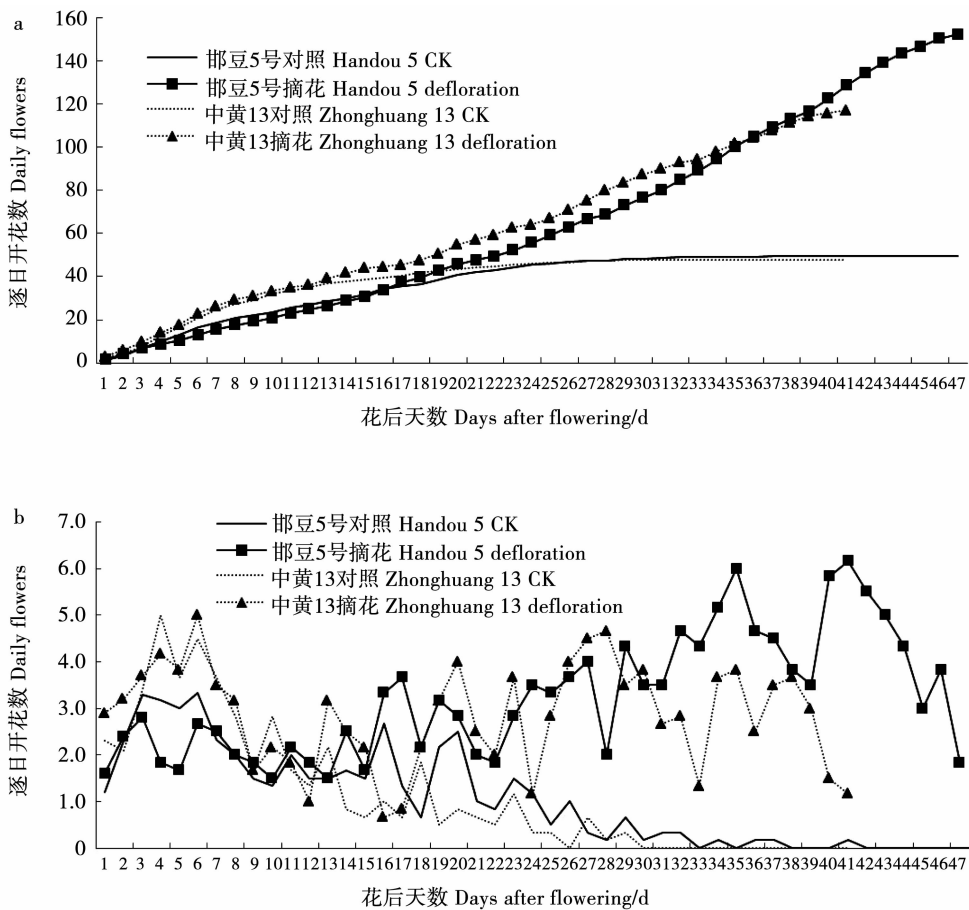
2.1 长期摘花对大豆植株生殖生长的影响

2.1.1 有限结荚与亚有限结荚习性品种自然开花动态比较 2019年邯豆5号和中黄13同期播种,但前者早6 d开花。在自然状态下,不同结荚习性品种的开花动态存在差异,但开花总数相差不大。其中,亚有限结荚习性品种邯豆5号总花数49.7朵,持续开花41 d,而有限结荚习性的中黄13总花数47.7朵,花期持续30 d(图1a、b)。在开花25 d之前,两品种每日开花数量都增加。其中,邯豆5号的日开花数相对稳定,在花后3~6 d日开花数保持3朵以上,最高日开花数3.4朵(花后3 d),随后逐步下降;而中黄13前期开花多而集中,在花后3~8 d的日开花数都在3朵以上,最高日开花数可达5朵(花后4 d)。

2.1.2 长期摘花对大豆植株开花动态的影响 对亚有限大豆品种邯豆5号进行连续摘花处理的结果

显示(图 1b):前 3 d 连续摘花,随后连续 3 d 的日开花数明显低于对照(3~6 d),之后日开花数又恢复到对照水平;从开花 16 d 起,摘花处理的日开花数都高于对照。对照在花后 20 d 日开花数持续下降,花后 27 d 进入终花期,但摘花处理继续保持较高的开花数(平均 3 朵以上),并有增加开花的趋势。当对照进入成熟期时(花后 47 d),摘花处理植株仍处于开花期,最终邯豆 5 号摘花处理的总花数(152.3 朵)是对照的 3.07 倍(图 1a)。

有限结荚习性大豆品种中黄 13 连续摘花(图 1b),在花后 12 d 前摘花处理的日开花数和对照相比差异不大;之后,对照的日开花数开始下降、花后 30 d 花期结束,但摘花处理仍然保持着较高的日开花数。从累计开花数曲线也可以看出(图 1a),对照和摘花处理的总花数在花后 12 d 前曲线重叠,之后对照逐渐进入平台期,但摘花处理持续增长。在对照荚果成熟时(花后 41 d),摘花处理植株依然在开花。



注:a. 累计开花曲线;b. 逐日开花曲线。
Note:a. Curve of accumulative flowers;b. Curve of daily flowers.

图 1 长期摘花处理条件下邯豆 5 号和中黄 13 的开花动态

Fig. 1 The flowering dynamics of Handou 5 and Zhonghuang 13 under condition of long-term defloration

2.1.3 长期摘花处理对大豆植株形态及籽粒结实的影响 长期摘花处理导致大豆植株出现症青症状,表现为茎秆青绿、叶片持绿不落,底部节位出现次生生长,叶腋部位出现新叶和新花芽。将长期摘花处理的大豆植株转移至温室,停止摘花处理,任其结荚。最终大豆植株部分节位出现少量一粒荚、且籽粒正常发育,说明后期形成的花朵仍然具备一

定结荚能力。植株结荚部位明显下移(比如子叶节等),结荚多集中于底部,顶节也有零星一粒荚,但中部节位几乎无荚,籽粒发育无异常。但后期开花结荚难以改变植株源库严重失调的状况。总之,长期摘花会导致大豆植株症青,诱发植株底部节位出现次生生长,并分化出具备结荚能力的新花芽,但多粒荚极少(图 2)。



图2 邯豆5号长期摘花处理与对照的植株、荚果和籽粒比较

Fig.2 The comparison of plant,pods and seeds of Handou 5 soybean between long-term defloration and CK

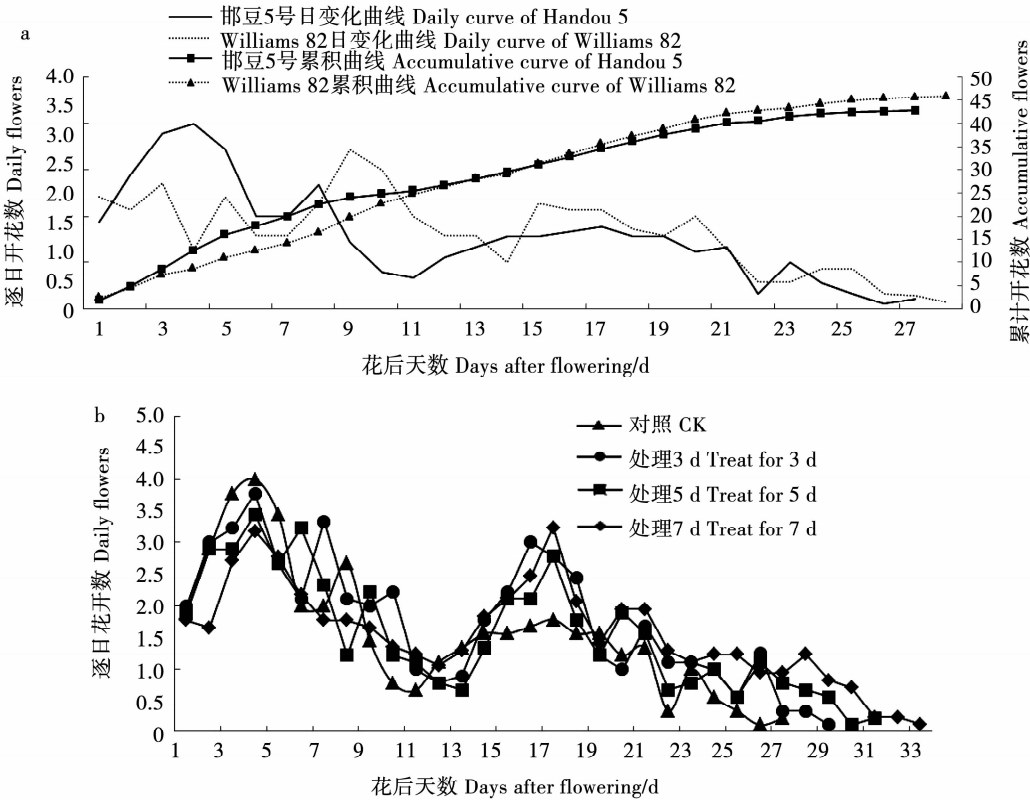
2.2 短期摘花处理对大豆植株形态的影响

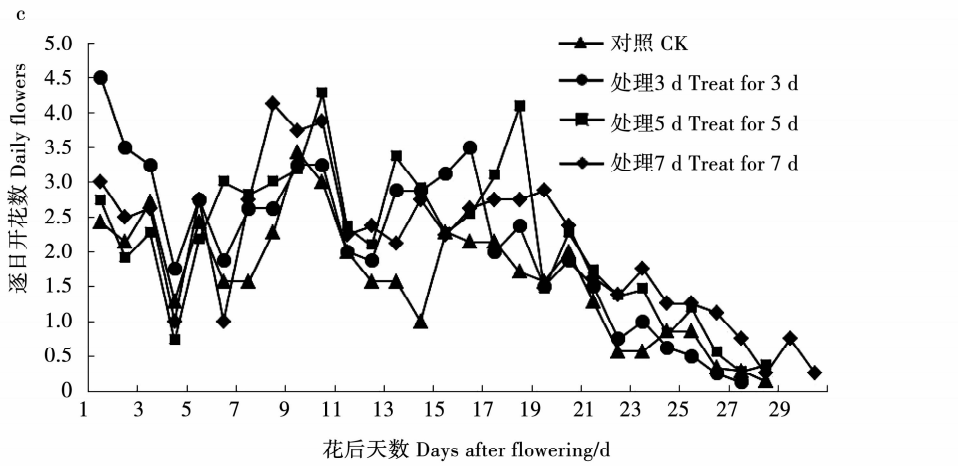
2.2.1 对开花动态的影响 在同期播种情况下,在对照处理中,邯豆5号比 Williams 82 早开花 7 d,但二者的花期基本相同(邯豆5号为 27 d,Williams 82 为 28 d),自然开花动态差异不大(图 3a)。从对照的逐日开花动态看,邯豆5号开花高峰出现较早

(花后4 d),而 Williams 82 的开花高峰期略晚(花后 9 d)。表现在累计开花曲线上,邯豆5号在花后 12 d前的累计开花数较多,但 Williams 82 一直在均匀增加,最终两品种总花数相差不大(邯豆5号为 42.7 朵,Williams 82 为 45.8 朵)。

对邯豆5号和 Williams 82 进行 3, 5 和 7 d 的短期摘花处理。与对照相比,摘花处理并没有改变邯豆5号和 Williams 82 的开花动态模式(图 3b、c),但短期摘花处理不同程度地延长了大豆花期。譬如,邯豆5号连续摘花 3, 5 和 7 d,花期分别延长了 2, 5 和 6 d,但花期后延日数均未超过摘花处理日数。而短期摘花处理对 Williams 82 花期影响较小,仅摘花 3 和 7 d 的处理花期延长 1~2 d。

短期摘花有刺激大豆植株增加开花的作用,但品种间的补偿效应略有差异。例如,邯豆5号进行短期摘花处理期间,日开花数略低于对照,但在花后 16 d 前后出现 1 个峰值,以补偿前期摘花的亏损(图 3b),从而导致邯豆5号摘花处理的总花数都略微增加(表 1)。Williams 82 进行摘花处理期间,日开花数则略高于对照,处理后日开花数均多于对照,并在花后 16 d 前后日开花数明显增加(图 3c),摘花处理结束后的新开花数都高于对照,植株总花数明显高于对照(表 2)。说明在短期摘花处理后,Williams 82 的补偿效应高于邯豆5号。





注:a. 邯豆 5 号和 Williams 82 自然开花动态; b. 邯豆 5 号短期摘花处理; c. Williams 82 短期摘花处理。
Note;a. Natural flowering dynamics of Handou 5 and Williams 82; b. Handou 5 in the treatment of short-term defoliation; c. Williams 82 in the treatment of short-term defoliation.

图 3 短期开花处理下邯豆 5 号和 Williams 82 的开花动态

Fig. 3 The flowering dynamics of Handou 5 and Williams 82 under short-term defoliation treatment

2.2.2 对不同节位开花数的影响 由表 1 可知,邯豆 5 号(对照)开花的空间分布趋势为中下部节位(第 2~7 节)开花较多,上部开花较少。从摘花处理涉及的节位和摘花数来看,邯豆 5 号同一时段孕育的花苞数量不多(一般为 2~3 朵),开花节奏清晰,逐日依次向上顺序开花。处理结束时,还有部分节位从没有摘过花,说明邯豆 5 号的花期比较长。

对其进行 3, 5 和 7 d 的摘花处理,分别摘除了 8.2, 13.7 和 16.2 朵花(平均每日摘除 2.7~3.2 朵),其中第 5 节摘花最多(3.4 朵)。第 3、6 节出现明显的补偿效应,第 8 节只有摘花 5 日处理中显著增加,无摘花的节位未检测到补偿效应。所有摘花处理的单株总花数(51.1, 47.8 和 51.5 朵)都高于对照(42.7 朵)。

表 1 短期摘花处理下邯豆 5 号植株开花数的节位分布

Table 1 The flower distribution in various node of Handou 5 soybean plants treated by short-term defoliation							
节位 Node order	对照 CK	摘花处理 3 d Defoliation for 3 d		摘花处理 5 d Defoliation for 5 d		摘花处理 7 d Defoliation for 7 d	
	总花数	摘花数	总花数	摘花数	总花数	摘花数	总花数
	Sum of flowers	Removed flowers	Sum of flowers	Removed flowers	Sum of flowers	Removed flowers	Sum of flowers
1	0 a	0.1	0.6 a	0	0.3 a	0	1.1 a
2	7.4 a	1.2	9.1 a	2.0	7.8 a	2.4	8.1 a
3	4.4 a	1.0	8.4 b	2.4	8.0 b	2.2	8.1 b
4	7.7 a	1.4	7.6 a	2.2	7.1 a	3.1	8.4 a
5	6.4 a	2.8	6.4 a	3.4	6.7 a	3.4	7.1 a
6	4.9 a	1.7	5.7 ab	2.8	6.8 b	3.1	6.7 b
7	4.4 a	0	4.1 a	0.9	4.4 a	1.7	4.8 a
8	2.9 a	0	4.1 b	0	3.3 a	0.3	3.6 a
9	2.9 a	0	3.6 a	0	2.3 a	0	2.4 a
10	1.7 a	0	1.3 a	0	1.0 a	0	0.8 a
11	0 a	0	0.2 a	0	0.1 a	0	0.4 a
合计 Total	42.7	8.2	51.1	13.7	47.8	16.2	51.5

注:不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平差异显著。节位从子叶节开始,依次向上编号;同节位不同处理间的总花数比较。下同。
Note; Different lowercase indicates there is significant difference at $P \leq 0.05$ level between treatments. The node order was coded upward from the cotyledon node in main stem of plants. The sum of flowers was conducted multiple comparison with LSD method between different treatments at each node. The same below.

Williams 82 不同节位的开花数分布显示(表2),对照处理植株各节位的总开花数较多且均匀(两端除外)。各摘花处理在不同节位的摘花数(1~2朵),说明同期孕育的花较少,但第5~7节位略多(3~4朵)。另外,不同摘花处理涉及的节数都是第2~8节,说明该品种各节位花期比较集中,开花3 d

即进入盛花期。摘花处理植株的总花数明显高于对照,说明摘花处理存在明显的补偿效应。摘花处理各节位的总花数都高于对照,尤以第2、3、5、6节增加较多,未摘花节位与对照无显著差异。说明摘花处理的影响仅限于处理节位,且不同节位的反应存在明显差异。

表2 短期摘花处理下 Williams 82 植株开花数的节位分布

Table 2 The flower distribution in various node of Williams 82 soybean plants treated by short-term defloration							
节位 Node order	对照 CK	摘花处理 3 d Defloration for 3 d		摘花处理 5 d Defloration for 5 d		摘花处理 7 d Defloration for 7 d	
	总花数	摘花数	总花数	摘花数	总花数	摘花数	总花数
	Sum of flowers	Removed flowers	Sum of flowers	Removed flowers	Sum of flowers	Removed flowers	Sum of flowers
1	0.3 a	0	1.3 a	0	2.2 b	0	1.5 a
2	4.3 a	1.5	7.6 b	0.5	7.5 b	2.1	8.4 b
3	4.6 a	1.4	6.9 b	1.2	8.4 b	1.9	5.6 a
4	4.9 a	0.4	6.5 a	0.7	6.6 a	0.8	5.6 a
5	5.1 a	1.9	5.5 a	1.7	6.3 ab	3.5	8.3 b
6	6.6 a	3.6	6.6 a	3.1	7.8 a	3.8	10.3 b
7	6.9 a	2.3	7.3 a	1.8	6.6 a	2.9	6.9 a
8	4.4 a	0.3	5.8 a	0.4	5.2 a	0.8	5.5 a
9	5.1 ab	0	3.9 a	0	4.3 a	0	5.4 b
10	3.0 a	0	3.3 a	0	3.3 a	0	4.5 a
11	0.6 a	0	1.8 a	0	2.1 a	0	1.0 a
合计 Total	45.8	11.4	56.5	9.4	60.3	15.8	63.0

2.2.3 对大豆产量构成因素的影响 邯豆5号和Williams 82 经过3~7 d的短期摘花处理,大豆植株依然能够正常结荚、荚果正常鼓粒和成熟,叶片正常发黄脱落,说明短期摘花处理(≤7 d)不会导致大豆植株出现症青现象。

如表3所示,邯豆5号进行摘花处理后单株产量均低于对照,但摘花3 d的下降幅度不显著,主要

是百粒重、单株粒数、单株荚数下降所致;Williams 82 摘花3 d和5 d的产量显著高于对照,只是在摘花7 d处理出现下降但不显著,主要是单株荚数导致单株粒数增加所致。可见,不同品种的产量及其构成因素对于短期摘花的反应不同。粒重与品种特性有关,邯豆5号属于中大粒品种,Williams 82 属于中小粒品种,延迟结荚对籽粒较大的品种影响较大。

表3 邯豆5号和 Williams 82 短期摘花处理的产量相关性状比较

Table 3 The comparison of yield components between Handou 5 and Williams 82 soybeans under short-term defloration						
材料 Material	处理 Treatment	单株荚数 Pods per plant	单株粒数 Seeds per plant	荚粒数 Seeds per pod	百粒重 100-seed weight/g	单株产量 Yield per plant/g
邯豆5号 Handou 5	对照 CK	13.89 a	37.00 b	2.66 a	23.45 b	8.68 b
	摘花3天 Defloration for 3 d	14.33 a	37.89 b	2.64 a	19.08 a	7.46 b
	摘花5天 Defloration for 5 d	12.33 a	28.78 a	2.33 a	21.01 b	6.05 a
	摘花7天 Defloration for 7 d	13.39 a	32.44 a	2.42 a	20.77 a	6.74 a
Williams 82	对照 CK	16.57 a	34.86 a	2.10 a	16.46 a	5.74 a
	摘花3天 Defloration for 3 d	19.78 ab	43.67 b	2.21 a	15.12 a	6.60 b
	摘花5天 Defloration for 5 d	18.36 a	40.18 b	2.19 a	16.44 a	6.61 b
	摘花7天 Defloration for 7 d	15.75 a	36.00 a	2.29 a	15.64 a	5.63 a

2.2.4 对大豆植株花荚转化率的影响 从表 4 可以看出,短期摘花处理下,不同处理时间邯豆 5 号的花荚转化率都高于对照,且随着摘花日数增加而增大。故虽然邯豆 5 号新花数随着摘花日数延长而下降,但较高的花荚转化率使荚数与对照差异不大。

而 Williams 82 的花荚转化率则随着摘花日数增加而降低,摘花 3 和 5 d 处理的花荚转化率高于对照,而摘花 7 日处理的花荚转化率低于对照。所以,摘花 3 和 5 d 处理的结荚数增加主要归因于较多的新花数和较高的花荚转化率。

表 4 邯豆 5 号和 Williams 82 短期摘花处理的花荚转化率

处理 Treatment	邯豆 5 号 Handou 5			Williams 82		
	新花数	荚数	花荚转化率	新花数	荚数	花荚转化率
	Regenerative	Pods number	FPCR/%	Regenerative	Pods number	FPCR/%
	flowers			flowers		
对照 CK	42.8	13.9	0.32	45.7	16.6	0.36
摘花 3 天 Defloration for 3 d	42.7	14.3	0.34	46.8	19.8	0.42
摘花 5 天 Defloration for 5 d	34.0	12.3	0.36	50.5	18.4	0.36
摘花 7 天 Defloration for 7 d	35.5	13.4	0.38	47.3	15.8	0.33

3 讨论

3.1 大豆结荚习性决定大豆自然开花特点

研究观察到大豆开花动态与其结荚习性密切相关,其中有限结荚习性品种(中黄 13)在初花后 10 d 内集中开花,随后日开花数快速下降,花期较短。而亚有限结荚习性品种(邯豆 5 号和 Williams 82)植株日开花数相对平稳且持续时间较长(始花后 25 d 内)、花期更长。这种趋势与前人研究结果相仿^[8-10]。另外,试验所用的 3 个品种结荚习性虽异,但同期播种后开花数差异不大。而据盖钧镒^[6]观察,12 个源于江淮下游的有限和无限结荚习性大豆地方品种,大豆不同结荚习性间、同种开花习性的不同品种间开花数均有较大差异。两者结论互异,可能与实验材料的生育期差异大小有关。本研究所用的材料(中黄 13、邯豆 5 号和 Williams 82)都属于熟期组 III^[11]。

3.2 摘花处理能够刺激大豆花芽的再生

在长期摘花和短期摘花试验中,摘花操作均能刺激植株增加新花芽数量,以补偿摘花损失,这可能是大豆对落花损失的一种自动补偿机制。而且随着摘花时间的延长,这种补偿效应会越来越明显。亚有限结荚习性品种进行短期摘花处理,一般只刺激摘花节位不断分化出新花芽,对相邻节位开花基本无影响。花芽增生数量、花荚转化率和粒重变化可用于解释不同大豆品种“短期摘花增产/减产”的悖论。例如,邯豆 5 号短期摘花新花数略有

增加,但花荚转化率下降,粒重下降最终会导致减产;Williams 82 短期内新花数大幅增加、花荚转化率不降反升、粒重基本稳定,从而出现短期摘花增产的现象。说明大豆对异常落花的补偿效应存在品种差异,并有时间约束(可能是 7 d 以内)。因此,短期极端胁迫即使可以毁坏现有的花芽,但后续再生的花芽会部分补偿这种损失,不至于出现大豆症青绝收的情况。农谚有云:“干花湿荚,亩收石八。”这是对大豆花期遭遇干旱胁迫,但后续条件适宜依然取得高产的实践经验总结。许多逆境研究也确定开花期之后的结荚期才是影响大豆籽粒产量的最敏感期^[4,12]。当然,花荚期遭遇长期逆境胁迫,必然导致减产。因此,可能要选择花芽补偿生长能力强、花荚转化率高的中粒品种应对大豆开花期极端胁迫。

研究结果还显示,如果将植株的全部花朵逐日摘除(长期摘花),每个节位潜在的花芽分化能力都可能被激发出来:最先激活的是正常开花节位的全部花芽,其次激活底部节位的休眠花芽,最后激发部分节位长出新的分枝,再次分化出新花芽。可以说,大豆补偿花芽生长的潜力是巨大的。另外,后续生成的花朵具备正常的生殖能力,能够结荚、鼓粒并成熟,但是,补偿生长将大幅延长大豆的开花期。而且,任何不利于花芽分化的外界环境条件(比如连续阴雨、低温、昼夜温差过大、早霜等)都将终止大豆生殖生长的进程。因此,室外长期摘花处理通常会遭遇晚秋低温天气,最终会表现出茎秆及

叶片持绿,叶片不脱落,叶腋及底部节位出现次生生长等类似症青症状,其生理原因是叶片光合产物无法正常转运导致植株出现持绿不熟。或许还可以大胆猜想:当大豆处于理想生长环境中,长期摘花处理会导致大豆分枝不断增多、生长繁茂和花期延迟;一旦停止摘花,着生花芽的节位就会进入结荚→鼓粒→成熟的生殖发育轨道。

4 结论

通过短期和长期摘花处理,本研究探究了大豆花芽分化的潜力,以及不同结荚习性大豆对摘花处理的反应。有限和亚有限结荚习性的大豆植株都具有巨大的花芽再生潜力,短期异常落花会刺激大豆植株同节位、顶部节位产生花芽补偿生长,但长期摘花主要通过新分枝产生的花芽进行补偿,导致花期大幅延后。因此,大豆开花期遭遇短时的逆境胁迫可能会延后花期,但不会严重减产。所得结论可为合理解析花期逆境胁迫对大豆产量的影响及耐逆育种目标选择提供参考。

参考文献

[1] BOERMA H R, SPECHT J E. Soybeans: Improvement, production, and Uses (3rd edition) [M]. MADISON, WISCONSIN, USA: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, 2004.

[2] LI J, NADEEM M, CHEN L, et al. Differential proteomic analysis of soybean anthers by iTRAQ under high temperature stress[J]. Journal of Proteomics, 2020,229: 103968.

[3] DJANAGUIRAMAN M, PRASAD P V V, BOYLE D L, et al. Soybean pollen anatomy, viability and pod set under high temperature stress[J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2012,199(3): 171-177.

[4] ALLEN L H J R, ZHANG L, BOOTE K J, et al. Elevated temperature intensity, timing, and duration of exposure affect soybean internode elongation, mainstem node number, and pod number per plant[J]. The Crop Journal,2018,6: 148-161.

[5] DEVASIRVATHAM V, TAN DKY, TRETHOWAN RM. Breeding strategies for enhanced plant tolerance to heat stress [M] // ALKHAYRI J M, JAIN S M, JOHNSON D V. Advances in plant breeding strategies: Agronomic, abiotic and biotic stress traits. Switzerland:Springer International Publishing, 2016.

[6] 盖钧镒. 有限与无限型夏大豆开花结荚特性的研究[J]. 南京农学院学报,1984,4: 6-18. (GAI J Y. Study on flowering and pod-setting characteristics of deteminate and infinite terminal type summer soybean [J]. Journal of Nanjing Agricultural College, 1984,4: 6-18.)

[7] 苏黎,张仁双,宋书宏,等. 不同结荚习性大豆开花结荚鼓粒进程的比较研究[J]. 大豆科学,1997,16(3): 237-244. (SU L, ZHANG R S, SONG S H, et al. A comparative study on the process of flowering, pod-setting and seeding in different pod-setting habit[J]. Soybean Science,1997,16(3): 237-244.)

[8] 苏黎,董钻,宋书宏. 大豆不同类型品种开花次序观察再报[J]. 杂粮作物,2004,24(2): 84-85. (SU L, DONG Z, SONG S H. Observation and re-report of flowering sequence of different types of soybean[J]. Multigrain Crops,2004,24(2): 84-85.)

[9] 谢甫绋,王晓光,董钻. 不同结荚习性大豆生殖生长的比较研究[J]. 常德师范学院学报(自然科学版),2001,13(3): 78-83. (XIE P T, WANG X G, DONG Z. Comparative study on reproductive growth of soybeans with different pod-setting habits [J]. Journal of Changde Normal University (Natural Science Edition),2001,13(3): 78-83.)

[10] 宋书宏,董钻. 不同大豆品种开花结荚习性比较[J]. 中国农业科学,2002,35(11): 1420-1423. (SONG S H, DONG Z. Comparison of flowering and podding habits of different soybean varieties [J]. Chinese Agricultural Sciences, 2002, 35 (11): 1420-1423.)

[11] SONG W, SUN S, IBRAHIM S E, et al. Standard cultivar selection and digital quanlification for precise classification of maturity groups in soybean [J]. Crop Science, 2019,59(5): 1997-2006.

[12] 李文敬,高宇,胡英露,等. 点蜂缘蝽(*Riptortus pedestris*)为害对大豆植株“症青”发生及产量损失的影响[J]. 大豆科学,2020,39(1): 116-122. (LI W J, GAO Y, HU Y L, et al. Effects of the *Riptortus pedestris* on staygreen syndrome and yield of soybean[J]. Soybean Science,2020,39(1): 116-122.)