



增密对少分枝大豆品种光合特性和产量形成的影响

李瑞东¹, 徐彩龙², 尹阳阳¹, 宋雯雯², 孙 石², 韩天富², 吴存祥², 胡水秀¹

(1. 江西农业大学 农学院/作物生理生态与遗传育种教育部重点实验室/江西省作物生理生态与遗传育种重点实验室/南方粮油作物协同创新中心, 江西 南昌 330045; 2. 中国农业科学院 作物科学研究所/国家大豆产业技术研发中心, 北京 100081)

摘 要:为深入分析在农业机械水平提高、精量播种技术提升背景下应运而生的少分枝大豆品种对密度增加的响应情况,探讨其最适播种密度,优化大豆栽培模式,以 2 个不同分枝类型的品种(少分枝中作 XA12938 和多分枝中黄 13)为供试材料,于 2018—2019 年,设置 6 个种植密度(13.5 万,18.0 万,22.5 万,27.0 万,31.5 万和 36.0 万株·hm⁻²),研究增密种植条件下不同分枝类型品种光合特性变化和产量差异。结果表明:(1)冠层光截获率随种植密度的增加而增加,增至 27 万株·hm⁻²时趋于稳定,与中黄 13 相比,中作 XA12938 关键时期冠层光截获率提高 4.90%。(2)SPAD 随密度的增加而增大,且高密度处理(31.5 万和 36.0 万株·hm⁻²)下 SPAD 最大值可提前至 R3 期出现,此外,与中黄 13 相比,中作 XA12938 SPAD 高值持续期较长。(3)Fv/Fm 随种植密度的增加而降低,中黄 13 高密度处理降低幅度(5.10%)大于中作 XA12938(3.51%)。被动耗散占比 Y(NO)中作 XA12938 与中黄 13 相比,处理间随密度增大而增加幅度较小,极值出现晚。(4)中作 XA12938 和中黄 13 最大净光合速率分别为 30.46 和 24.34 μmol·m⁻²·s⁻¹,且随种植密度增加,中作 XA12938 净光合速率降幅(17.73%)小于中黄 13(22.51%),各密度条件下中作 XA12938 净光合速率表现均存在优势。(5)随种植密度增加大豆产量总体先增加后趋平,当种植密度大于 18.0 万株·hm⁻²时即可达到增产效果。中作 XA12938 产量潜力更高,且耐密植能力更强。综合分析说明,增加种植密度有利于提高大豆光能利用效率,尽管大豆单株光合能力下降,但少分枝品种单株净光合速率和 Fv/Fm 在增密条件下降幅更小且稳定性较强。少分枝品种中作 XA12938 产量潜力较高,且密植条件下叶片持绿性强,冠层光能截获率和叶片净光合能力增强,被动耗散占比增幅较小,有利于光能资源利用,可在高密度种植条件下稳定增产。因此,生产中可选用密植时光合特性较稳定的少分枝品种,通过适当增加种植密度提高产量、增加效益。

关键词:大豆;密植;少分枝;光合特性;产量

Effects of Close Planting on Photosynthetic Characteristics and Yield of Less Branched Soybean Varieties

LI Rui-dong¹, XU Cai-long², YIN Yang-yang¹, SONG Wen-wen², SUN Shi², HAN Tian-fu², WU Cun-xiang², HU Shui-xiu¹

(1. College of Agriculture, Jiangxi Agricultural University/Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Ministry of Education/Jiangxi Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding/Southern Regional Collaborative Innovation Center for Grain and Oil Crops in China, Nanchang 330045, China; 2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Soybean Industrial Technology R & D Center, Beijing 100081, China)

Abstract: In order to investigate the response of less branched soybean varieties to increased density in the context of improved agricultural machinery and precision sowing technology, to explore their optimum sowing density and to optimize soybean cultivation patterns, this study used two varieties with different branching types (less branched variety Zhongzuo XA12938 and more branched variety Zhonghuang 13) as test materials and planted at six densities (1.35 × 10⁵, 1.80 × 10⁵, 2.25 × 10⁵, 2.70 × 10⁵, 3.15 × 10⁵ and 3.60 × 10⁵ plants · ha⁻¹) from 2018 to 2019. The planting densities (1.80 × 10⁵, 2.25 × 10⁵, 2.70 × 10⁵, 3.15 × 10⁵ and 3.60 × 10⁵ plants · ha⁻¹) were used to study the photosynthetic characteristics and yield differences between varieties with different branching types under close planting conditions. (1) Canopy light interception rate increased with increasing planting density and stabilized at 2.70 × 10⁵ plants · ha⁻¹, with 4.90% higher light interception in the canopy during the critical period in Zhongzuo XA12938 compared to Zhonghuang 13. (2) The SPAD increased with increasing density and the highest SPAD values could occur earlier up to the R3 stage at high density treatments (3.15 × 10⁵ and 3.60 × 10⁵ plants · ha⁻¹). In addition, the high SPAD values lasted longer in Zhongzuo XA12938 compared to Zhonghuang 13. (3) Fv/Fm decreased with increasing planting density, and the decrease was greater for Zhonghuang 13 (5.10%) high density treatments than for Zhongzuo XA12938 (3.51%). The photodamage percentage Y(NO) of Zhongzuo XA12938 increases less with increasing density between treatments and the maximum value occurred later compared to the photodamage

收稿日期: 2021-05-08

基金项目: 国家重点研发计划(2020YFD1000903)。

第一作者: 李瑞东(1995—), 男, 在读硕士, 主要从事大豆高产栽培研究。E-mail: 18511755808@163.com。

通讯作者: 胡水秀(1964—), 女, 学士, 研究员, 主要从事作物高产栽培理论研究与实践工作。E-mail: hushuixiu@163.com;

吴存祥(1969—), 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆高产栽培技术与理论研究。E-mail: wucunxiang@caas.cn。

percentage Y(NO) of Zhonghuang 13. (4) The maximum net photosynthetic rates of Zhongzuo XA12938 and Zhonghuang 13 were 30.46 and 24.34 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively, and the decrease in net photosynthetic rate with increasing planting density was smaller in Zhongzuo XA12938 (17.73%) than in Zhonghuang 13 (22.51%), with Zhongzuo XA12938 showing an advantage in net photosynthetic rate at all densities. (5) With increasing planting density, soybean yield generally tends to increase before leveling off. Yield increases were achieved when planting density was greater than $1.80 \times 10^5 \text{ plants} \cdot \text{ha}^{-1}$. In addition, comparing the two varieties, we found that Zhongzuo XA12938 had a higher yield potential and was more tolerant to dense planting. It was found that increasing planting density was beneficial to the improvement of soybean light energy use efficiency, and although the photosynthetic capacity of soybean individual plants decreased, the net photosynthetic rate and Fv/Fm increased density of less branched varieties decreased in a smaller and more stable way. In summary, the less branched variety Zhongzuo XA12938 has a high yield potential, and under dense planting conditions the leaves have a strong green holding capacity, the canopy light energy interception rate and the net photosynthetic capacity of the leaves are strong, smaller increase in percentage of light damage, which is conducive to the use of light energy resources and can increase yields steadily under high density planting conditions. Therefore, in production, we can use less branched and dense planting varieties with more stable photosynthetic characteristics, and increase the planting density appropriately, so as to improve the yield and benefit.

Keywords: Soybean; Close planting; Less branching; Photosynthetic properties; Yield

大豆是我国重要的粮食作物和油料作物。近年来,人民膳食结构不断转变,国内大豆的需求量逐年增加。然而,目前国内大豆单产水平低,自给率严重不足,缺口巨大^[1]。面对市场需求与贸易制约,持续提升大豆产量水平是稳定国产大豆产能、解决需求缺口的关键。将选育出的高产大豆品种与相应的栽培管理技术配套是提高大豆单产的重要途径^[2-4]。因此,在现有高产品种基础上,提高地区栽培管理措施与品种的匹配程度,优化群体结构,进一步挖掘大豆的生产潜力至关重要。

作物生产具有群体属性,种植密度可影响作物群体结构,适当地增加种植密度可充分利用自然资源,提升生产效益,是提高作物单产最简单有效的措施之一^[5-7]。光合作用是作物产量形成的重要基础,影响植株全株新陈代谢和物质合成,研究表明作物干物质质量的90%~95%来自光合作用,与作物产量密切相关^[8]。因此在种植密度提升过程中监测大豆叶片光合特性指标对于阐明产量与密度的关系具有重要意义。前人研究发现,随密度增大叶色值峰值出现提前,且部分耐密品种表现出后期持绿性强的优势特征^[9]。增加种植密度,受植株间遮荫和资源竞争的影响,作物单株光合能力受限^[10]。冠层光截获率影响光合器官同化物质的积累与分配,形成产量上的差异^[11]。Board等^[12]和Haile等^[13]均指出密植后群体光能截获率增加且具备较高的消光系数,可提升大豆冠层有效光截获。叶绿素荧光技术可快速无损伤的测定光系统中光能的吸收、传递、分配和耗散^[14],其参数可以反映作物光合作用与环境的关系^[15]。适宜的种植密度,可提高群体的光能利用和通风能力^[16],改善群体空间CO₂微环境^[17],达到降低环境影响、减缓单株的光合效率下降程度的目的,进而对提高产量和品质具有重要意义^[18]。

20世纪90年代,作物生产管理水平有限,耕作方式较粗放,作物群体内均一性差,选育分枝补偿能力强的品种成为育种的重要目标,在此背景下中黄13被育成推出,并获得巨大成功。近年来,随农业机械水平的不断提高,精量播种技术不断完备,播种质量不断提升,大豆种植密度可调可控,生产中迫切需要耐密植的大豆品种。目前课题组新育成的中作XA12938较中黄13分枝水平有所降低,耐密性强。前人对大豆密植增产量及其光合特性的研究报道较多,然而针对不同种植技术背景下育成的品种,其产量及光合特性对现有栽培条件的响应尚未显现系统对比和评价报道。因此本研究以中黄13和中作XA12938为材料,通过设置6个种植密度,对其各项光合特性指标和产量进行调查分析,明确不同密度群体结构对大豆叶片光合及叶绿素荧光特性的影响差异,探索不同分枝类型品种大豆种植适宜密度,为黄淮海地区大豆高产栽培和高产品种选育提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试品种为多分枝品种中黄13和少分枝品种中作XA12938。

1.2 试验地概况

试验在中国农业科学院作物科学研究所新乡试验基地(35.18°N,113.54°E)进行。试验基地为暖温带大陆性季风气候,年平均气温14℃,全年≥10℃积温4 647.2℃,2018年6—10月降水量分别为75.4,78.5,72.7,35.3和0.2 mm;2019年6—10月降水量分别为59.9,30.8,114.6,73.5和64.5 mm,年日照时数2 323.9 h。土壤类型为沙壤土,试验前耕层有机质含量12.9 g·kg⁻¹、速效氮63.8 mg·kg⁻¹、速效磷15.9 mg·kg⁻¹、速效钾112.1 mg·kg⁻¹,pH8.18。

1.3 试验设计

采用两因素裂区试验设计,以大豆品种为主区,种植密度为副区。设置 6 个密度处理:13.5 万株·hm⁻² (D1)、18.0 万株·hm⁻² (D2)、22.5 万株·hm⁻² (D3)、27.0 万株·hm⁻² (D4)、31.5 万株·hm⁻² (D5)、36.0 万株·hm⁻² (D6)。种植行距均为 40 cm,小区面积为 72 m² (10.0 m×7.2 m),4 次重复。大豆播后每小区施入 225 kg·hm⁻² 复合肥 (N-P₂O₅-K₂O 比例为 16.7:23.0:16.7),后期不追肥。播后采用微喷带灌溉喷施大田,灌水量为 40 mm,确保大豆出苗,后期管理同一般大田。

1.4 测定项目与方法

1.4.1 关键时期叶片 SPAD 值 分别于大豆 R1、R3、R5 和 R7 共 4 个关键时期,每小区选取 10 株代表性植株,使用 SPAD-502PLUS 仪测定功能叶片 SPAD 值。

1.4.2 群体冠层光能截获 分别于 2018 年大豆 R3、R5 期和 2019 年大豆 R3、R5、R6 和 R7 期,每小区选取 10 处长势均匀的代表性区域,使用 AccuPAR (DECAGON) 植物冠层分析仪测量。

1.4.3 植株光合能力 于大豆 R3 和 R5 期,每小区随机选取 5 株代表性植株,使用 LI-6400 (LI-COR) 测量大豆单叶的净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率。

1.4.4 植株叶绿素荧光参数 于大豆 R6 期,每小区随机选取 5 株代表性植株,使用 MINI-PAM-II (WALZ) 测量其单叶光系统 II 最大光合效率 Fv/Fm、实际光合效率 Y(II)、热耗散能量占比 Y(NPQ)、被动耗散的能量占比 Y(NO)。

1.4.5 产量及产量密度拟合 于大豆 R8 期,每小区随机选取 3 个 2.4 m² (3 行×2 m) 区域进行测产,

计算最终产量(籽粒含水量按 13.5% 计算)。将两年平均产量与种植密度对应,使用 Excel 2016 生成一元二次拟合曲线。

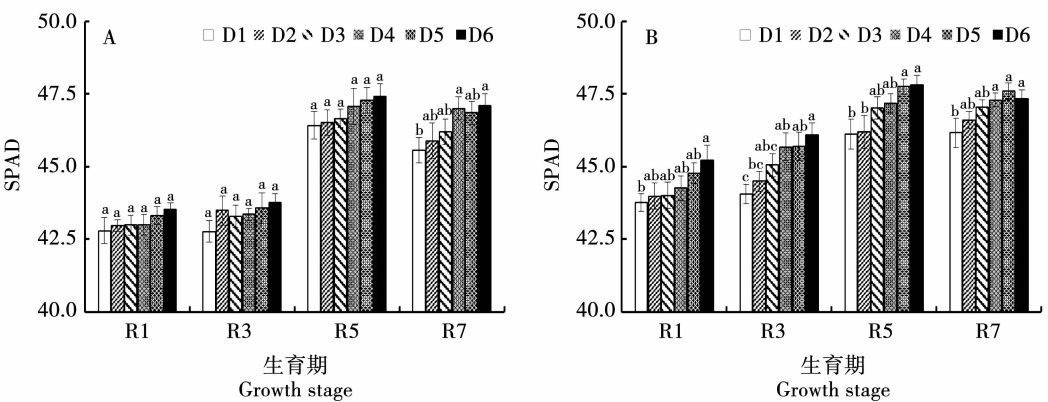
1.5 数据分析

采用 SPSS 20.0 进行数据分析,采用 Excel 2016 作图。

2 结果与分析

2.1 不同分枝类型大豆叶片 SPAD 对种植密度的响应

如图 1 所示,不同分枝类型大豆叶片 SPAD 值均随大豆生长发育逐渐提升后趋于平稳。中作 XA12938 的 SPAD 值随种植密度的增加而增加。中作 XA12938 各处理 R3 期前仅表现出随发育逐步提升,不同密度处理间差异不显著,随密度变化增幅较小;发育至 R5 期,SPAD 值明显提高,各处理达到峰值,D6 处理 SPAD 值最大,为 47.41,较 D1、D2、D3、D4 和 D5 处理分别提高 2.14%、1.94%、1.61%、0.75% 和 0.27%,处理间未形成显著差异;生育后期(R7) D4、D5、D6 处理 SPAD 保持相对稳定,其余处理不同程度下降。中黄 13 叶片 SPAD 值随种植密度增加表现出增加趋势。中黄 13 自 R1 期开始,中低密度处理(D1、D2、D3 和 D4) SPAD 值随生育期持续增加,在 R7 期达到最大值,高密度处理(D5 和 D6)于 R5 期达到最大值,分别为 47.75 和 47.82。R5 期处理间差距逐渐加大,高密度处理(D5 和 D6)与低密度处理(D1 和 D2)存在显著差异,D6 处理较 D1、D2、D3、D4 和 D5 处理分别提高 3.86%、3.51%、1.72%、1.36% 和 0.14%,提升幅度逐渐降低。



A. 中作 XA12938;B. 中黄 13。不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平差异显著。下同。
A. Zhongzuo XA12938;B. Zhonghuang 13. Different lowercase mean significant difference among treatments at the $P < 0.05$ level. The same below.

图 1 增密种植对不同分枝类型大豆品种各生育时期 SPAD 的影响
Fig. 1 Effects of close planting on SPAD in different growth stages of soybean varieties with different branch types

2.2 不同分枝类型大豆群体光截获对种植密度的响应

如图2所示,两品种不同生育时期冠层光截获率均随种植密度的增加而逐渐增加,表现出逐步提升后趋于平稳的趋势,低密度群体与高密度群体间存在显著差异。D4、D5和D6处理间无显著差异,R3期均可达到较高冠层光截获水平,此时期D1、D2和D3处理光截获表现低于D4、D5和D6处理,差异显著。R5期两年冠层光截获能力表现存在一定差异,2018年呈下降趋势,2019年各处理在此时期继续增加,达到最大值。2018年,中作XA12938的

D4处理冠层光截获率较D1、D2和D3处理分别提升4.75%、3.14%和1.06%;中黄13的D4处理冠层光截获率较D1、D2和D3处理分别提升7.62%、6.22%和3.63%。2019年,中作XA12938的D1~D4处理R3期的学能截获分别高于中黄13相同密度处理5.15%、4.15%、4.74%、4.69%、4.29%和3.94%。同一品种种植密度冠层光截获率差距在R5期加大,D1、D2、D3、D4、D5和D6处理分别增高6.25%、6.10%、5.13%、4.90%、4.93%和4.61%。生育后期(R7)各处理截获率明显降低。

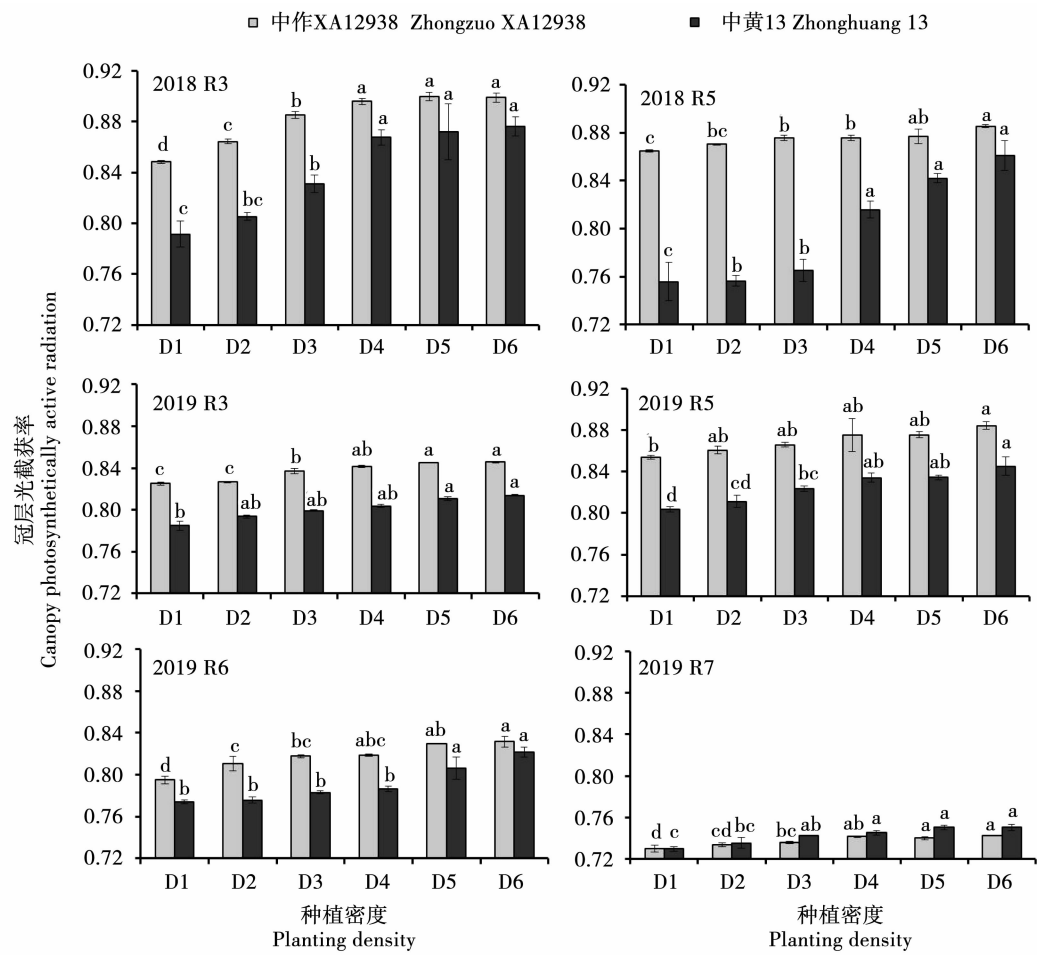


图2 增密种植对不同分枝类型大豆品种各生育时期冠层光截获率的影响

Fig. 2 Effects of close planting on canopy light interception rate of different branching soybean varieties at different growth stages

2.3 不同分枝类型大豆叶片光合能力对种植密度的响应

2.3.1 净光合速率 如图3所示,随种植密度增加各项指标都发生显著变化,不同分枝类型大豆品种R3和R5期叶片净光合速率随种植密度的增加呈下降趋势,处理间差异显著。R3期中作XA12938的D1处理获得最大净光合速率,为 $29.22\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。D2、D3、D4、D5和D6处理较D1处理分别下降3.57%、6.04%、8.80%、13.16%和17.50%。中黄13的D5和D6

处理显著降低,最大净光合速率为 $25.38\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。D2、D3、D4、D5和D6处理较D1处理分别下降6.44%、6.11%、10.56%、15.44%和19.78%。中作XA12938植株净光合速率降幅较低,较中黄13均表现出优势。R5期单株净光合能力下降,整体趋势一致。

2.3.2 气孔导度 如图4所示,R3和R5期两年平均随种植密度的增加呈下降趋势,处理间差异显著。R3期,中作XA12938高密度处理(D5和D6)气孔导度中密度处理(D3和D4)和低密度处理(D1和D2)

间形成显著差异,最大气孔导度为 $0.87\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (D1)。与 D1 处理相比,其余处理分别下降 4.29%、10.82%、15.83%、23.78% 和 26.36%。中黄 13 表现出相同的下降趋势,最大气孔导度为

$0.88\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (D1)。与 D1 处理相比,其余处理分别下降 4.70%、7.38%、17.59%、22.68% 和 26.38%。R5 期处理间差异减小,但中作 XA12938 的 D4、D5 和 D6 处理气孔导度均高于中黄 13。

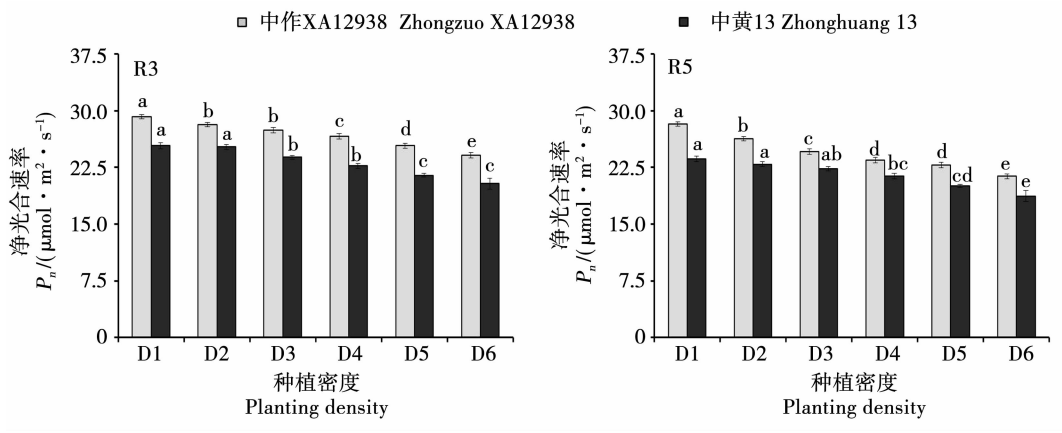


图3 增密种植对不同分枝类型大豆品种叶片净光合速率的影响
Fig.3 Effects of close planting on P_n of different branching soybean varieties at R3 and R5 stages

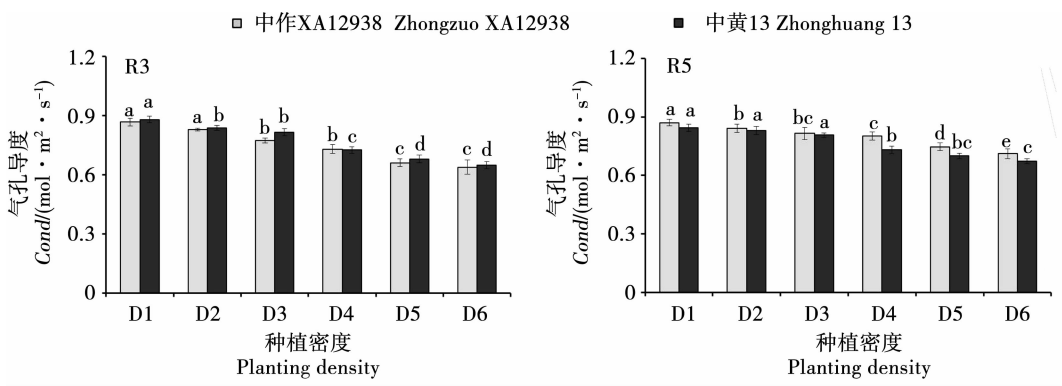


图4 增密种植对不同分枝类型大豆品种气孔导度的影响
Fig.4 Effects of close planting on $Cond$ of different branching soybean varieties at R3 and R5 stages

2.3.3 蒸腾速率 如图5所示,两年生育期平均蒸腾速率下降明显,各处理间存在显著差异。R3 期,中作 XA12938 最大蒸腾速率为 $8.33\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (D1)。与 D1 处理相比,其余处理分别下降 11.92%、14.31%、15.14%、20.55% 和 24.51%,中黄 13 的 D1

处理蒸腾速率最大为 $7.95\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (D1),与 D1 处理相比,其余处理分别下降 5.48%、13.89%、17.11%、24.37% 和 27.57%。中黄 13 在此时期受密度的影响更大。R5 期各处理蒸腾速率增加,随密度变化趋势与期一致。

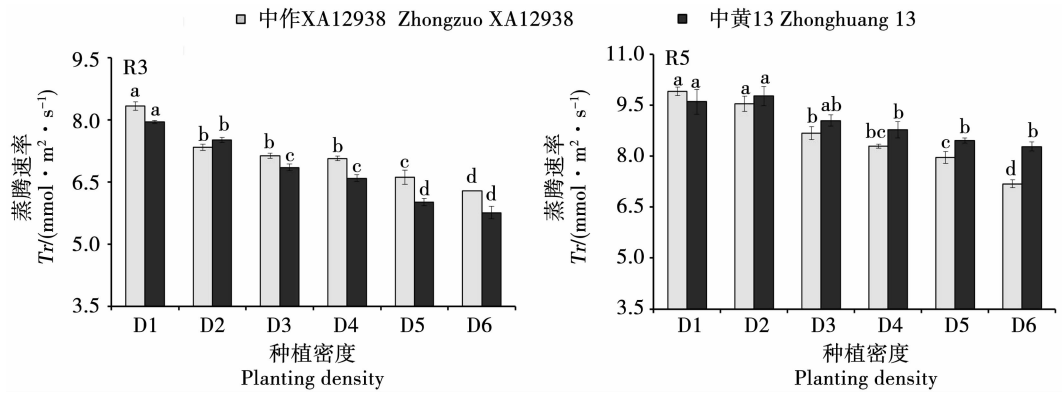


图5 增密种植对不同分枝类型大豆品种蒸腾速率的影响
Fig.5 Effects of close planting on Tr of different branching soybean varieties at R3 and R5 stages

2.3.4 胞间二氧化碳浓度 如图6所示,叶片胞间二氧化碳浓度随种植密度的增加两时期均呈增加趋势,低密度处理较其他处理差异显著。R3期,中作XA12938最大胞间二氧化碳浓度为244.78 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (D6)。与D1处理相比D2、D3、D4、D5和D6处理分别提升3.37%、5.76%、6.64%、7.30%和8.69%;中

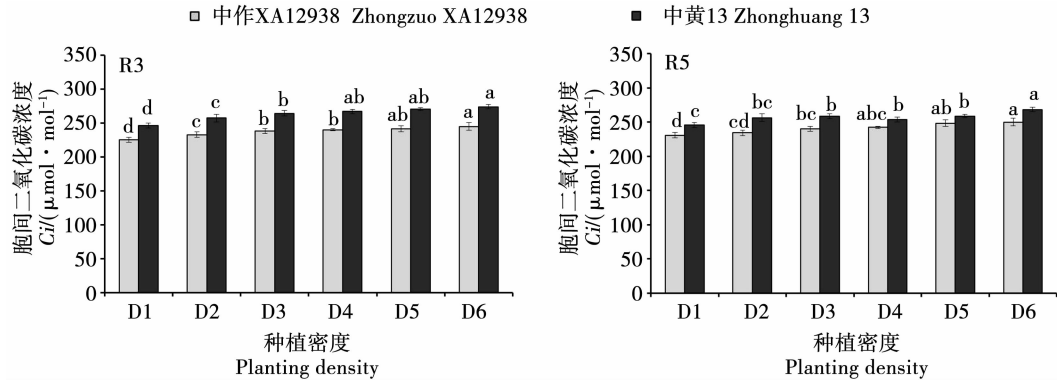


图6 增密种植对不同分枝类型大豆品种胞间二氧化碳浓度的影响

Fig.6 Effects of close planting on C_i of different branching soybean varieties at R3 and R5 stages

2.4 不同分枝类型大豆叶片叶绿素荧光参数对种植密度的响应

2.4.1 最大光合效率 如图7所示,两个品种各自的光系统II最大光合效率(Fv/Fm)均随密度的增加而呈现下降趋势,且处理间差异随密度增加逐渐显著,两个品种均在D1处理密度下获得最大Fv/Fm,中黄13为0.838,中作XA12938略高于中黄13,为0.860。对比两品种各处理Fv/Fm的变化幅度,中作XA12938随密度增加,Fv/Fm下降幅度较小,与D1处理相比,D2、D3、D4、D5和D6处理分别下降0.37%、0.99%、1.80%、2.50%和3.51%。随密度增加中黄13的Fv/Fm下降幅度较大,D4和D5处理降幅加大,分别较D1下降4.08%和5.10%。高密度条件下增密种植中黄13会使其光能转换效率降低幅度更大。

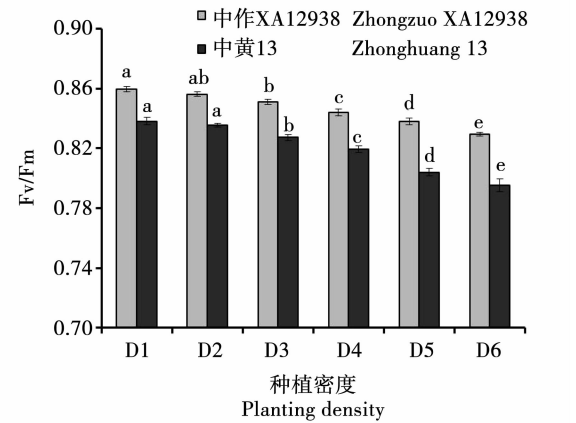


图7 增密种植对不同分枝类型大豆品种Fv/Fm的影响
Fig.7 Effects of close planting on Fv/Fm of different branching soybean varieties

黄13最大胞间二氧化碳浓度为273.91 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (D6)。与D1处理相比,D2、D3、D4、D5和D6处理分别提升4.45%、7.27%、8.38%、9.78%和11.18%。R3和R5期中作XA12938胞间二氧化碳较中黄13降低9.40%和11.92%。R5期胞间二氧化碳浓度变化趋势一致,品种间差异减小。

2.4.2 实际光合效率 由图8所示,种植密度增加不同分枝类型大豆品种实际光合效率Y(II)变化趋势存在差异。中作XA12938呈现出先增加后降低的趋势,密度增加至D4处理,Y(II)均较为稳定,最大值出现在D3处理,为39.43%。D5和D6处理Y(II)与其他处理间差异显著,较D3处理降低3.76%。中黄13呈现出随密度增加而减小的趋势,最大值出现在D1处理,为38.16%,密度增加至D3处理后,出现明显下降。D4、D5和D6处理Y(II)与其余处理差异显著,D6处理较D1处理下降7.72%。中黄13在增密过程中降幅更大。

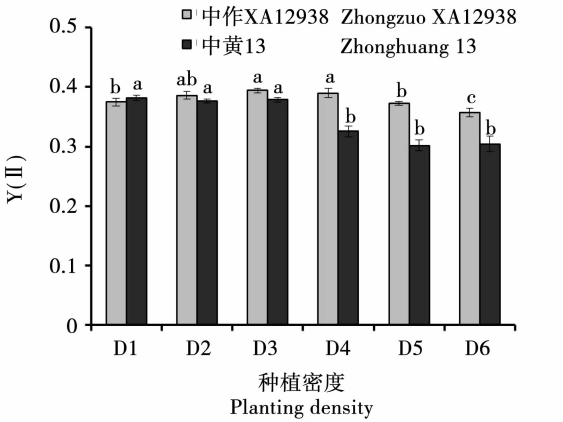


图8 增密种植对不同分枝类型大豆品种实际光合效率Y(II)的影响

Fig.8 Effects of close planting on Y(II) of different branching soybean varieties

2.4.3 热耗散能量占比 热耗散能量占比Y(NPQ)表示作物通过光保护机制将叶片光合能力无法消耗的其他光能转化为热耗散的部分。较高

的 Y(NPQ)一方面可说明接受的光强过剩,另一方面代表植物在将过剩光耗散为热,保护自身的能力。如图 9 所示,在随密度变化的过程中,两个品种热耗散能力均较为稳定,均在 D5 和 D6 处理获得较高的热耗散占比,中黄 13 各处理均高于中作 XA12938,表现出较高的光保护能力,相同光强下的吸收效果较低,易光强过剩。

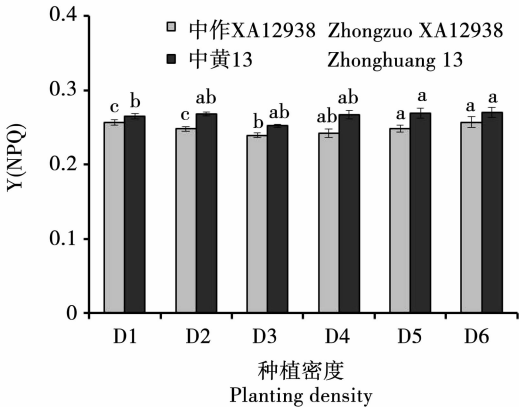


图 9 增密种植对不同分枝类型大豆品种热耗散能量占比 Y(NPQ) 影响

Fig. 9 Effects of close planting on Y(NPQ) of different branching soybean varieties

2.4.4 被动耗散的能量占比 被动耗散的能量占比 Y(NO)代表 PS II 系统中处非调节性能量耗散的量子产量,是被动的耗散为热量和发出荧光的能量。如图 10 所示,随种植密度的增加,两个品种 Y(NO)表现出增加趋势,中作 XA12938 处理间 Y(NO)变化幅度较小,最大值出现在 D6 处理,为 38.61%。除 D6 处理外,Y(NO)增加不显著。中黄 13 Y(NO)呈现出随密度增大而增加的趋势,密度增加至 D4 处理后,Y(NO)出现明显上升,D1、D2 和 D3 处理与 D4、D5 和 D6 处理间差异显著。最大值出现在 D5 处理,为 42.87%。

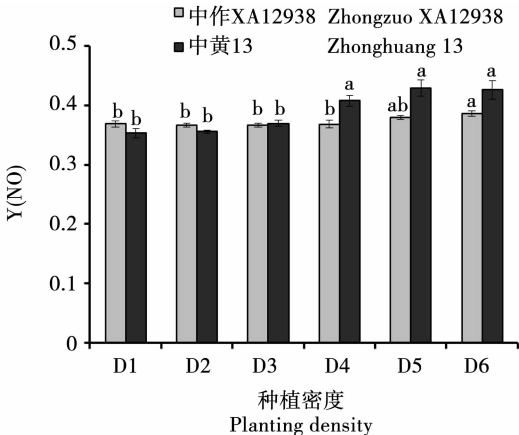


图 10 增密种植对不同分枝类型大豆品种被动耗散能量占比的影响

Fig. 10 Effects of close planting on Y(NO) of different branching soybean varieties

2.5 不同分枝类型大豆品种产量与种植密度关系

如图 11 所示,两品种的产量随密度增加均表现出先增加后降低的变化趋势,中作 XA12938 在高密度条件下产量表现更加稳定,中黄 13 在增加密度的过程中产量峰值出现在较低的种植密度。中作 XA12938 平均产量与密度拟合曲线方程为: $y = -1.08x^2 + 126.70x + 1974.07$,方程预测显示产量仍可随密度的增加而增加,结合实际生产表现,2018 年中作 XA12938 的 D6 处理产量表现出下降趋势,因此推断 36.0 万株·hm⁻²已经到达该品种当前栽培条件下的最优增产密度。中黄 13 平均产量与密度拟合曲线方程为: $y = -6.50x^2 + 380.25x - 1372.04$,在 D4 处理获得最高产量,拟合方程预测可在 29.5 万株·hm⁻²密度达到最大产量。实际生产中,获得最高产量的密度为 27.0 万株·hm⁻²,继续增加种植密度产量下降。

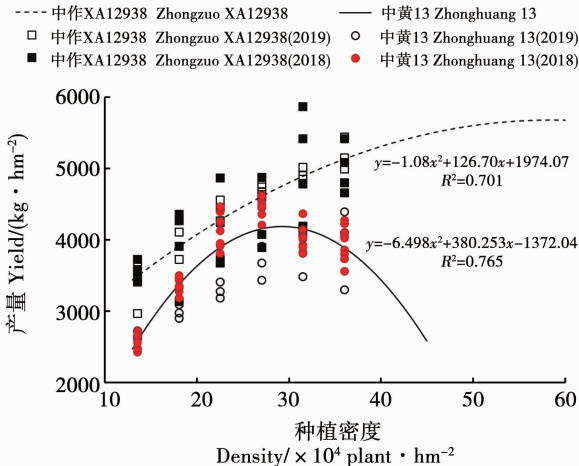


图 11 不同分枝类型大豆产量与种植密度回归拟合

Fig. 11 The regression of soybean yield with planting density for different branching types soybean

相比之下,中作 XA12938 产量在各密度条件下更高,可在更高密度水平获得最大产量,在目前试验设置的密度区间内具备一定的增密增产优势。中黄 13 受种植密度变化的影响更大,拟合曲线顶点前增密增产速率高,但顶点后继续增加密度产量稳定性较差。因此,中作 XA12938 表现出相对稳定的趋势,密植条件下可发挥更高的增产能力。

3 讨论

3.1 不同分枝类型大豆冠层光截获率及光合特性对种植密度的响应

作物生长和产量形成的过程中,光能作为物质合成、转化、固定的主要能量来源,在生物体系中起到驱动作用。王金陵^[8]提出生物学产量 90% 以上的来自于作物光合作用,其余则来源于作物根的吸收作用。作物生产是群体过程,可通过增加群体密度增加产量^[16]。增加至合适的种植密度可改善单

株在密植群体中的光合表现,达到增密增产的效果^[17-19]。种植密度的变化对大豆冠层横向影响不显著,主要影响集中在冠层的垂直结构,即影响了大豆单位空间内叶片的数量和排布^[20]。冠层结构改变,影响较为显著的指标包括叶片 SPAD、冠层光截获、植株光合速率和叶绿素荧光参数等。以上指标在大豆育种栽培工作中也是衡量品种产量潜力、配套合理栽培措施的重要参考。前人研究发现,增加种植密度大豆单株净光合速率可在一定密度范围内得到提升,继续增加种植密度反而降低,气孔导度、蒸腾速率与胞间二氧化碳浓度呈现不规则变化^[21]。张永强等^[22]研究得出,随着种植密度的增加,单株的净光合速率、气孔导度与蒸腾速率呈现下降趋势,胞间二氧化碳浓度逐渐增加,与本研究结果趋势相一致。但在增加种植密度的过程中,品种间光合能力存在一定的差异,少分枝品种单株净光合速率降低幅度小于多分枝品种,密度增加对少分枝品种带来的影响更小。此外,Bhagsari 等^[23]认为单叶光合速率与群体光合效果表现出相反的趋势,得到的产量结果与该观点相吻合。

叶绿素含量是大豆光合效能的基础,与叶片对光能的吸收和反射有关,也受到土壤肥力的影响。一定程度提升叶绿素含量,可增强光合能力,继而影响植株物质积累^[24]。SPAD 值的检测可以快速检测叶片叶绿素含量。前人研究结果中增密条件下叶绿素变化不尽相同,增加密度大豆功能叶片的 SPAD 值可呈现逐渐增加的趋势^[22]。部分研究表明,提高群体密度大豆功能叶片叶绿素含量显著下降^[25]。本研究结果中,品种 SPAD 值在 R3 和 R5 期各处理均发生明显提升,增加种植密度 SPAD 值表现出增加趋势,但是处理间差异不显著。可能与地下部根瘤活跃及群体大小带来固氮效应的差异有关^[26-27]。两品种高密度处理(D5 和 D6)SPAD 最大值时期均提前出现,可使光合物质积累效率增加。生育后期叶片持绿性强是耐密品种获得优势的重要依据^[28],中作 XA12938 的 D4、D5 和 D6 处理在生育后期(R7)表现出较好的保持能力,D1、D2 和 D3 处理 SPAD 值下降,增加种植密度有利于该品种后期保持叶片的叶色。而较低的种植密度后期 SPAD 值下降可能是该品种株高受到影响,继而影响植株的垂直结构,形成郁闭早衰。中黄 13 低密度处理于生育后期获得 SPAD 最大值,不利于前期对自然资源的充分利用和物质积累,造成产量限制。

冠层光截获率可以直观地反映群体冠层大小和群体对光能的利用程度,是反映群体利用光能的有效指标。部分学者通过人工控制群体的光能截获率使群体产量下降^[29]。Haile 等^[30]研究表明,大豆生殖生长阶段,剪叶处理群体的冠层光截获和产量之间形成显著的相关性。本研究表明,冠层光截获率随种植密度的增加,不同分枝类型品种 R3 期群体密度 27 万株·hm⁻²以上冠层光截获率可到达平稳状态,处理间冠层光截获率差异减小,密度 27 万株·hm⁻²以下群体光能利用效率偏低。R5 期是产量形成关键时期,相同密度下不同品种冠层光截获率差距加大。两年间少分枝品种较多分枝品种表现出较高的冠层光截获能力,可能与少分枝品种株型紧凑、上部冠层叶柄短、叶形指数较小和叶片距离主茎分布合理有关^[28]。

3.2 不同分枝类型大豆叶绿素荧光参数对种植密度的响应

不同的群体结构影响光能资源的分配,进而改变单株获得能量和制造有机物的效率,光合电子传递速率衰退是影响光合能力的主要原因。本研究通过对比不同分枝能力品种的叶绿素荧光参数发现 Fv/Fm 随种植密度的增加而降低,表明光能转换效率逐渐降低,多分枝品种高密度处理降低幅度(5.10%)超过少分枝品种(3.51%),受到密度的影响更大。最大光化学效率下降可能与种植密度增加群体间形成弱光环境有关^[31]。

黄俊霞^[32]对耐密品种的研究表明,高密度种植光保护能力与光损伤消耗的能量占比越高,光能转换效率越低,而耐密品种受到密度胁迫较弱。本研究中不同品种随种植密度增加的变化趋势不同,少分枝品种实际光合效率 Y(II)最大值较多分枝品种高,Y(II)呈现先增加后降低趋势,多分枝品种密度增加至 27 万株·hm⁻²后表现出明显下降趋势。少分枝品种实际光合能力加大的原因可能得益于群体高度增加较为适宜,群体通风能力增强。热耗散占比 Y(NPQ)表示叶片光合能力无法吸收的光能耗散、转化为热能的占比,可代表植物保护自身的能力。在随密度变化的过程中,两品种光保护能力均较为稳定,均在高密度处理(D5 和 D6)获得较高的热耗散占比,多分枝品种表现出较高的光保护能力,也导致相同光强下的光合吸收效果较低,易造成光强过剩。Y(NO)为被动耗散的能量占比,随种植密度的增加,Y(NO)呈增加趋势,少分枝品种各

处理间变化幅度较小,而当多分枝品种的种植密度增加至 27 万·株 hm⁻²后出现明显上升,相同光照强度下光损伤更加明显。因此少分枝品种中作 XA12938 较中黄 13 受密度胁迫的影响较低,更具备增密增产潜力。

3.3 增密种植条件下不同分枝类型大豆高产密度预测

通过对两品种两年平均产量与种植密度间的拟合判断产量的变化趋势和特征。在本研究的种植密度条件下,中作 XA12938 随密度增加而持续表现出增产的趋势,结合 2018 年 D6 处理产量下降的试验结果,预测当前栽培条件下,中作 XA12938 可在 36.0 万株·hm⁻²密度下获得最大产量,中黄 13 可在 29.5 万株·hm⁻²密度下获得最大产量。观察产量拟合曲线在各自顶点前的变化趋势,中作 XA12938 产量随密度增加速度变化较为平缓,最高产量处在高密度种植范围内。中黄 13 中低密度区间内,随密度增加产量表现出更快的增加速率,可充分发挥分枝补偿能力,最高产量种植密度处在中密度种植范围内。继续增加种植密度产量下降迅速可能是由于株型差异使其在高密度条件下仍然保有一定的分枝数量,群体后期郁闭,通风条件减弱,光能吸收利用占比降低,而耗散为热能的部分占比增加,加之叶片蒸腾速率减弱,植株叶片易受到损伤,限制该品种物质合成能力和后期物质转动力。而中作 XA12938 达到产量顶点后的产量下降速率较慢,稳产能力强,可在更高的种植密度下使产量潜力得到充分发挥,更具有密植栽培优势。

4 结 论

适度增加种植密度可使大豆光能利用效率提高,单株光合能力下降,本研究中,与多分枝品种中黄 13 相比,少分枝品种中作 XA12938 产量潜力高,密植条件下叶片持绿性强,冠层光能截获率和叶片净光合能力强,被动耗散占比 Y(NO)增加幅度较小,Fv/Fm 高且增密降幅度小有利于光能资源利用,可在高密度种植条件下稳定增产。因此,在生产上可选用少分枝密植光合特性稳定性较强品种,通过适当增加种植密度提高产量和效益。

参考文献

[1] 尹阳阳,徐彩龙,宋雯雯,等. 密植是挖掘大豆产量潜力的重要栽培途径[J]. 土壤与作物,2019,8(4):361-367. (Yin Y Y,Xu C L,Song W W,et al. Increasing planting density is an important

approach to achieve the potential of soybean yield[J]. Soils and Crops,2019,8(4):361-367.)

[2] Sun Z X,Su C,Yun J,et al. Genetic improvement of the shoot architecture and yield in soya bean plants *via* the manipulation of GmmiR156b[J]. Plant Biotechnol Journal,2019,17:50-62.

[3] 张瑞朋,付连舜,佟斌,等. 密度及行距对不同大豆品种农艺性状及产量的影响[J]. 大豆科学,2015,34(1):52-55. (Zhang R P,Fu L S,Tong B,et al. Effect of plant density and row spacing on agronomic characteristics and yield for different soybeans [J]. Soybean Science,2015,34(1):52-55.)

[4] Place G T,Reberg-Horton S C,Dunphy J E,et al. Seeding rate effects on weed control and yield for organic soybean production[J]. Weed Technology,2009,23:497-502.

[5] Carciochi W D,Schwalbert R,Andrade F H,et al. Soybean seed yield response to plant density by yield environment in North America[J]. Agronomy Journal,2019,111:1923-1932.

[6] Walker E R,Mengistu A,Bellaloui N,et al. Plant population and row-spacing effects on maturity group III soybean [J]. Agronomy Journal,2010,102:821-826.

[7] Suhre J J,Weidenbenner N H,Rowntree S C,et al. Soybean yield partitioning changes revealed by genetic gain and seeding rate interactions[J]. Agronomy Journal,2014,106:1631-1642.

[8] 王金陵. 中国东北大豆[M]. 哈尔滨:黑龙江科学出版社,1999. (Wang J L. Northeast China soybean [M]. Harbin: Heilongjiang Science Press,1999.)

[9] 郑伟,谢甫锦,郭泰,等. 密度对不同类型大豆叶部性状的影响[J]. 中国油料作物学报,2014,36(1):66-70. (Zheng W,Xie F T,Guo T,et al. Effect of density for different types of leaf traits on soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2014,36(1):66-70.)

[10] Li T,Liu Y J,Shi L,et al. Systemic regulation of photosynthetic function in field-grown sorghum [J]. Plant Physiology and Biochemistry,2015,94:86-94.

[11] Stewart D W,Costa C,Dwyer L M,et al. Canopy structure, light interception, and photosynthesis in maize[J]. Agronomy Journal,2003,95(6):1465-1474.

[12] Board J E,Harville B G. Growth dynamics during the vegetative period affects yield of narrow-row, late-planted soybean [J]. Agronomy Journal,1996,88(44):575-579.

[13] Haile F J,Higley L G,Specht J E. Soybean leaf morphology and defoliation tolerance [J]. Agronomy Journal,1998,90(3):353-362.

[14] 王晨光,郝兴宇,李红英,等. CO₂ 浓度升高对大豆光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 核农学报,2015,29(8):1583-1588. (Wang C G,Hao X Y,Li H Y,et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on soybean photosynthesis and Chlorophyll fluorescence parameters [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences,2015,29(8):1583-1588.)

[15] 徐澜,高志强,安伟,等. 冬麦春播条件下旗叶光合特性、叶绿素荧光参数变化及其与产量的关系[J]. 应用生态学报,2016,27(1):133-142. (Xu L,Gao Z Q,An W,et al. Flag leaf

photosynthetic characteristics, change in chlorophyll fluorescence parameters, and their relationships with yield of winter wheat sowed in spring [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27 (1): 133-142.)

[16] 马兆惠,车仁君,谢甫绋,等. 种植密度和种植方式对超高产大豆根系形态和活力的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48 (6): 1084-1094. (Ma Z H, Che R J, Wang H Y, et al. Effect of different seeding rates and planting patterns on root morphological traits and root vigor of super-high-yield soybean cultivars [J] Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48 (6): 1084-1094.)

[17] Liu B, Liu X B, Wang C, et al. Soybean yield and yield component distribution across the main axis in response to light enrichment and shading under different densities [J]. Plant Soil and Environment, 2010, 56 (8): 384-392.

[18] Vu J C V, Jr L H A, Boote K J, et al. Effects of elevated CO₂ and temperature on photosynthesis and rubisco in rice and soybean [J]. Plant Cell & Environment, 2010, 20 (1): 68-76.

[19] Cui Z, T, Jr T E C, Burton J W. Genetic base of 651 Chinese soybean cultivars released during 1923 to 1995 [J]. Crop Science, 2000, 40 (5): 1470-1481.

[20] Nehbandani A, Soltani A, Zeinali Z, et al. Allometric relationships between leaf area and vegetative characteristics in soybean [J]. Iranian Journal of Crop Sciences, 2013: 1127-1136.

[21] 谭春燕. 不同密度下间作大豆的光合生理响应[C]//中国作物学会大豆专业委员会, 中国作物学会. 第24届全国大豆科研生产研讨会论文摘要集. 北京: 中国作物学会大豆专业委员会, 2014: 83. (T C Y. The photosynthetic physiology responses of soybean intercrop under planting density [C]//Soybean Specialized Committee of Chinese Crop Society, Chinese Crop Society. The 24th National Soybean Scientific Research and Production Symposium Paper Abstract Collection. Beijing: Soybean Professional Committee of China Crop Society, 2014: 83.)

[22] 张永强, 张娜, 李亚杰, 等. 种植密度对夏大豆光合特性及产量构成的影响[J]. 核农学报, 2015, 29 (7): 1386-1391. (Zhang Y Q, ZHANG N, LI Y J, et al. Effects of plant population on photosynthetic characteristics and yield components of summer soybean [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2015, 29 (7): 1386-1391.)

[23] Bhagsari A S, Ashley D A, Brown R H, et al. Leaf photosynthetic characteristics of determinate soybean cultivars [J]. Crop Science, 1977, 17: 929-932.

[24] 李灿东, 郭泰, 王志新, 等. 大豆叶面施氮对合农 64 叶片叶绿素含量及干物质积累的影响[J]. 中国农学通报, 2014, 30 (9): 142-145. (Li C D, Guo T, Wang Z X, et al. Effect of Chlorophyll content and dry matter accumulation on leaf nitrogen application for ‘Henong64’ [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2014, 30 (9): 142-145.)

[25] 王昱, 范杰英, 王玮, 等. 不同密度对大豆生理特性的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2012 (8): 38-40. (Wang Y, Fan J Y, WANG W, et al. Effect of different density on the soybean physiological characteristics [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2012 (8): 38-40.)

[26] 连金番, 赵志刚, 罗瑞萍, 等. 不同种植密度耦合根瘤菌对大豆农艺性状及产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47 (16): 109-111. (Lian J F, Zhao Z G, Luo R P, et al. Effects of different planting densities coupled with rhizobia on agronomic traits and yield of soybean [J]. Jiangxi Agricultural Sciences, 2019, 47 (16): 109-111.)

[27] 董雅致, 徐克章, 崔喜艳, 等. 不同年代大豆品种根系活力的变化及其与植株生物量的关系[J]. 植物生理学报, 2015, 51 (3): 345-353. (Dong Y Z, Xu K Z, Cui X Y, et al. Changes of root soybean professional committee of China crop society, activity and its correlation with plant biomass of soybean cultivars released in different years [J]. Plant Physiology Journal, 2015, 51 (3): 345-353.)

[28] 郑伟, 谢甫绋, 王庆胜, 等. 密度对不同类型大豆叶部性状的影响[J]. 中国油料作物学报, 2014, 36 (1): 66-70. (Zheng W, Xie F T, Wang Q S, et al. Effect of density for different types of leaf traits on soybean [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2014, 36 (1): 66-70.)

[29] Browde J A, Pedigo L P, Owen M, et al. Soybean yield and pest management as influenced by nematodes, herbicides, and defoliating insects [J]. Agronomy Journal, 1994, 86 (4): 601-608.

[30] Haile F J, Higley L G, Specht J E. Soybean leaf morphology and defoliation tolerance [J]. Agronomy Journal, 1998, 90 (3): 353-362.

[31] 徐澜, 高志强, 安伟, 等. 冬麦春播条件下旗叶光合特性、叶绿素荧光参数变化及其与产量的关系[J]. 应用生态学报, 2016, 27 (1): 133-142. (Xu L, Gao Z Q, An W, et al. Flag leaf photosynthetic characteristics change in chlorophyll fluorescence parameters and their relationships with yield of winter wheat sowed in spring [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27 (1): 133-142.)

[32] 黄俊霞. 耐密大豆品种高产群体生理特征分析[D]. 吉林: 吉林农业大学, 2020: 15-17. (Huang J X. Analysis of physiological characteristic of high yield population of resistant soybean varieties [J]. Jilin: Jilin Agricultural University, 2020: 15-17.)