DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.04129

外源喷施植物生长调节剂对套作大豆碳氮代谢和花荚脱落的影响

罗 凯¹ 谢 琛¹ 汪 锦¹ 王 甜¹ 何 舜² 雍太文^{1,*} 杨文钰¹

¹ 四川农业大学农学院 / 农业农村部西南作物生理生态与耕作重点实验室 / 四川省作物带状复合种植工程技术研究中心, 四川温江 611130; ² 成都市种子管理站/成都市农产品质量安全中心, 四川青羊 610072

摘 要: 玉米–大豆带状套作模式下, 玉米荫蔽会抑制大豆苗期生长、减少花荚数、降低产量, 探究外源植物生长调节剂对大豆开花结荚和产量的调控效应对套作大豆生产具有重要意义。采用单因素随机区组设计研究套作大豆初花期叶面喷施 6-苄基腺嘌呤(6-Benzylaminopurine, 6-BA)、2-N,N-二乙氨基乙基己酸酯(diethyl aminoethyl hexanoate, DTA-6)、烯效唑(S3307)对花荚脱落、叶片碳氮代谢及产量形成的影响。结果表明, 外源调节剂会增强盛荚期和鼓粒期叶片蔗糖合成酶(sucrose synthetase, SS)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)及转化酶(invertase, Inv)的酶活性; 提高始粒期茎、叶、荚果的可溶性糖含量, 促进后期茎、叶中可溶性糖向荚果的转移。外源调节剂会增加始荚期叶片碳、氮含量, 降低叶片 C/N 比值; 增加始粒期叶片碳含量, 减少氮含量, 提高叶片 C/N 比值。外源调节剂会增加大豆开花结荚数, 降低落荚数、落荚率及花荚脱落率, 以 DTA-6 效果较好, 其处理下 2 年大豆单株有效荚数和产量显著高于 CK, 较 CK 分别增加 25.4%、41.3%和 32.9%、37.6%。套作大豆初花期叶面喷施 6-BA、DTA-6、S3307 提高叶片 SPS、SS 和 Inv 酶活性, 协调大豆各器官碳氮代谢动态平衡, 促进大豆开花结荚、减少大豆落荚, 显著提高大豆的单株有效荚数与产量, 其中 DTA-6 的增产效果最好。

关键词: 玉米–大豆带状套作; 花荚脱落; 植物生长调节剂; 碳氮代谢; 产量

Effect of exogenous plant growth regulators on carbon-nitrogen metabolism and flower-pod abscission of relay strip intercropping soybean

LUO Kai¹, XIE Chen¹, WANG Jin¹, WANG Tian¹, HE Shun², YONG Tai-Wen^{1,*}, and YANG Wen-Yu¹

¹ College of Agriculture, Sichuan Agriculture University / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation in Southwest China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs / Sichuan Engineering Research Center for Crop Strip Intercropping System, Wenjiang 611130, Sichuan, China;

² Chengdu Seed Management Station / Chengdu Agricultural Product Quality and Safety Center, Qingyang 610072, Sichuan, China

Abstract: Maize shading inhibited the growth of soybean at the seedling stage, reduced the number of soybean flowers and pods, and decreased the yield of soybean under maize–soybean relay strip intercropping system. To explore the effect of exogenous plant growth regulators (PGRs) on flowering, pod setting, and yield of soybean is important for relay strip intercropping soybean production. Field experiments were used one-factor randomized block design to investigate the effect of foliage spraying 6-Benzylaminopurine (6-BA), diethyl aminoethyl hexanoate (DTA-6) and uniconazole (S3307) at the beginning of flowering stage on abscission of flowers and pods, leaf carbon and nitrogen metabolism, and yield formation in relay strip intercropping soybean. The results demonstrated that spraying PRGs improved the sucrose synthetase (SS), sucrose phosphate synthetase (SPS) and invertase (Inv) activities in soybean leaves. Exogenous PGRs increased soluble sugar content in stems, leaves, and pods of soybean at the beginning of grain-filling stage, promoted soluble sugar transport from stem and leaves to pods. Exogenous PGRs increased carbon and nitrogen content and decreased the C:N ratio in soybean leaves at the beginning of podding stage. PGRs increased the carbon content, decreased nitrogen content, and increased the C:N ratio in soybean leaves at beginning of grain-filling stage. Foliar spraying PGRs increased the number of flowers and pods, reduced the abscission pod number, and

本研究由国家重点研发计划项目(2018YFD0201006)和国家现代农业(大豆)产业技术体系建设专项(CARS-04-03A)资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2018YFD0201006) and the China Agriculture Research System (Soybean) (CARS-04-03A).

* 通信作者(Corresponding author): 雍太文, E-mail: scndytw@qq.com

第一作者联系方式: E-mail: 592234005@qq.com

Received (收稿日期): 2020-06-16; Accepted (接受日期): 2020-10-14; Published online (网络出版日期): 2020-11-06.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20201105.1555.010.html>

decreased the ratio of pods abscission and flowers-pods abscission, the effect of DTA-6 treatments was better than others. The pods per plant and yield of soybean in 2018 and 2019 under DTA-6 treatment were increased by 25.4%, 41.3% and 32.9%, 37.6% as compared with CK, respectively. Foliar spraying PGRs increased the activities of SPS, SS, and Inv enzymes in soybean leaves, coordinated the carbon-nitrogen metabolism in soybean organs, promoted the soybean flowering and pod-setting, decreased the abscission of pods, increased the pods per plant and yield of relay strip intercropping soybean, the production increasing effect of DTA-6 were better than others.

Keywords: maize-soybean relay strip intercropping; flowers and pods abscission; plant growth regulators; carbon and nitrogen metabolism; yield

在大豆生产中, 环境因素和种植模式影响大豆花英脱落率, 决定大豆产量构成因素和产量的形成^[1-2], 过高的花英脱落率降低大豆单株有效英数和单株粒数, 是限制大豆发挥产量潜力的主要因素^[3]。研究表明, 大豆花英的形成与脱落受植物内源激素信号水平变化和同化物供应有效性的协同调控^[4-5]; 碳、氮代谢是植物体内重要的代谢途径, 调控不同时期的养分供应水平, 决定作物生长发育, 影响大豆花英形成与脱落^[6]。栽培措施的优化和化控技术的应用能促进植株生长、提高作物产量, 是发掘大豆产量潜力的重要途径^[7-9]。

调节剂能影响作物在不同生育时期的生长发育, 协调不同器官间的养分分配状况, 提高对环境的适应性^[10-12]。烯效唑(S3307)是一种能抑制赤霉素生物合成的高效植物生长延缓剂^[8], 闫艳红等^[13]发现, 叶面喷施 S3307 能通过改善大豆叶片碳氮代谢水平, 增加大豆的单株有效英数与百粒重。2-N,N-二乙氨基乙基乙酸酯(diethyl aminoethyl hexanoate, DTA-6)作为一种新型的植物生长调节剂, 可有效提高作物的品质和产量, 已广泛应用于玉米、大豆、花生等作物^[14-15]。6-苄基腺嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-BA)通过促进细胞分裂素的生物合成调节植物细胞的增殖和分化^[16], 具有延缓叶片衰老和保绿等作用^[17]。

玉米-大豆带状套作模式是我国西南地区的主推模式, 能提高复种指数和土地利用率, 实现对自然资源的充分利用^[18]。套作大豆因苗期受玉米荫蔽影响处于生长劣势, 营养生长期干物质积累不足, 营养生长与生殖生长之间的平衡被打破^[19]; 养分供应失衡加剧花、英器官间养分竞争, 促使花败育与英脱落, 减少开花结英数与单株有效英数, 降低大豆产量^[20-22]。为充分挖掘套作大豆的产量潜力, 本研究以玉米-大豆带状套作模式为对象, 通过初花期叶面喷施 6BA、DTA-6、S3307, 研究其对套作大豆叶片碳氮代谢、花英脱落和产量形成的影响, 旨在为完善植物生长调节剂在套作大豆中的调控技术应用提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用紧凑型玉米品种‘登海 605’和耐荫型大豆品种‘南豆 25’为试验材料, 分别由山东登海种业股份有限公司和四川省南充市农业科学院提供。6-苄基腺嘌呤(6-BA, 含量 98%)和 2-N,N-二乙氨基乙基乙酸酯(DTA-6, 含量 98%)为促进型调节剂, 购自生工生物工程(上海)股份有限公司; 烯效唑(S3307, 5%可湿性粉剂)为延缓型调节剂, 购自四川国光农化股份有限公司。

1.2 试验设计

试验于 2018 年和 2019 年分别在四川省现代粮食产业仁寿示范基地(30°02'N, 104°15'E)和四川省崇州现代农业研发基地(30°56'N, 103°64'E)进行。采用单因素随机区组设计, 以清水为对照(CK), 在套作大豆初花期叶面喷施 20 mg L⁻¹ 6-BA、60 mg L⁻¹ DTA-6、50 mg L⁻¹ S3307, 用水量为 450 kg hm⁻²。种植方式采用玉米-大豆宽窄行种植, 玉米窄行行距 40 cm, 宽行行距 160 cm, 宽行内种植 2 行大豆, 大豆带内行距 40 cm, 玉米、大豆间距 60 cm, 带宽 2 m, 带长 6 m。分别于 2018 年 4 月 8 日和 2019 年 4 月 15 日播种玉米, 株距 17 cm, 密度 58,500 株 hm⁻²。分别于 2018 年 6 月 18 日和 2019 年 6 月 19 日播种大豆, 株距 8.5 cm, 密度为 117,000 株 hm⁻²。每个小区内种植 3 带, 小区面积 36 m²。大豆底肥施用 P₂O₅ 63 kg hm⁻², K₂O 52.5 kg hm⁻²。玉米底肥施 N 120 kg hm⁻², P₂O₅ 105 kg hm⁻², K₂O 112.5 kg hm⁻²; 大喇叭口期追施 N 120 kg hm⁻², 施肥方式为行间开沟施肥。在整个生育期间, 适时除草和防治病虫。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 大豆植株可溶性糖、总碳和总氮含量的测定
于大豆初花期(R1)、始英期(R3)、始粒期(R5)、成熟期(R8)各小区随机选取长势一致植株 3 株, 按茎、叶、柄、英分别装袋, 与 105 下杀青 30 min 后, 在 80 下烘干至恒重, 粉碎后过 100 目筛后存

放于干燥器中。R8 期测定的叶片采用倒置网袋法从初熟期(R7)开始收集。参照硫酸-苯酚定糖法^[23]测定 R1、R5、R8 期大豆叶片可溶性糖含量。使用 Elementar vario MICRO cube 元素分析仪(Elementar 公司, 德国)测定 R3、R5 期大豆各器官中总碳和总氮含量, 碳氮比即总碳含量/总氮含量^[24]。

1.3.2 大豆叶片中糖代谢相关酶活性测定 于大豆盛花期(R2)、盛荚期(R4)、鼓粒期(R6)各小区随机选择长势一致 3 株大豆, 取其倒三叶中间叶, 清洗干净去除叶脉, 用液氮处理后, 放在-80 °C 超低温中保存。参照 Chopra 等^[25]的方法测定蔗糖合成酶(sucrose synthetase, SS)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)、转化酶(invertase, Inv)活性。

1.3.3 大豆花荚脱落调查 于大豆 R1 期前, 每小区选取 4 株长势一致植株, 在地上铺设尼龙网, 以备准确调查花荚脱落数目。自 R1 期后, 每 7 d 记录 1 次落花数和落荚数, 在 R8 期考察单株成荚数。

$$\begin{aligned} \text{单株结荚数(个株}^{-1}\text{)} &= \text{单株成荚数} + \text{单株落荚数} \\ \text{单株开花数(朵株}^{-1}\text{)} &= \text{单株结荚数} + \text{单株落花数} \\ \text{单株落花率(\%)} &= \text{单株落花数} / \text{单株开花数} \times 100\% \\ \text{单株落荚率(\%)} &= \text{单株落荚数} / \text{单株结荚数} \times 100\% \\ \text{花荚脱落率(\%)} &= (\text{单株落花数} + \text{单株落荚数}) / \text{单株开花数} \times 100\% \end{aligned}$$

1.3.4 产量相关参数测定 2018 年和 2019 年间, 于大豆 R8 期, 各小区随机选取 15 株植株, 调查大豆单株有效荚数、单株粒数及百粒重; 选取长 6 m 的未取样大豆带测产, 在脱粒并晒干至籽粒含水量约为 13.5%时, 测定籽粒产量。

1.4 数据分析

本研究所列结果为 3 次重复测定值的平均值, 使用 Microsoft Excel 2016 处理和分析数据, 采用统计分析软件 SPSSv.22 软件对数据进行方差分析和差异显著性测验 (ANOVA, LSD, 显著性水平为 $\alpha=0.05$)。利用 Origin 作图。图表中数据为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 外源植物生长调节对大豆碳代谢的影响

2.1.1 套作大豆茎、叶、荚果中可溶性糖含量 大豆茎秆、叶片可溶性糖含量随着生育时期呈先增后减趋势, 荚果可溶性糖含量呈连续增加趋势(表 1)。R5 期, 调节剂处理下大豆茎秆、叶片可溶性糖含量显著高于 CK; 分别在 6-BA 和 S3307 处理下最高, 较 CK 分别增加 28.8%和 19.2%; 调节剂处理下荚果可溶性糖含量较 CK 呈增加趋势。R8 期, 调节剂处理下茎秆、叶片中的可溶性糖含量显著低于 CK, 分别在 DTA-6 和 6-BA 处理下最低, 较 CK 分别降低 29.3%和 20.2%; 调节剂处理下荚果可溶性糖含量显著高于 CK, 在 DTA-6 处理下最高, 较 CK 增加 19.7%。

2.1.2 套作大豆叶片蔗糖代谢相关酶活性 随生育期变化, 大豆叶片中 SS、SPS、Inv 酶活性的变化呈先上升后下降的趋势, 并在 R4 期达到峰值(图 1)。R2 期, DTA-6 处理下大豆叶片 SS、SPS、Inv 酶活性显著高于 CK, 较 CK 分别增加 22.9%、54.3%和 20.4%, 与 S3307 差异不显著。R4 期, 调节剂处理下 SS 和 SPS 酶活性显著高于 CK, 分别在 6-BA 和 S3307 处理下最高, 较 CK 分别显著增加 25.0%和 33.0%; 调节剂处理

表 1 外源喷施植物生长调节剂对套作大豆可溶性糖含量的影响
Table 1 Effects of spraying plant growth regulators on soluble sugar content in relay intercropping soybean leaves (g kg⁻¹)

处理 Treatment	R1		R5			R8		
	茎秆 Stem	叶 Leaf	茎秆 Stem	叶 Leaf	荚果 Pod	茎秆 Stem	叶 Leaf	荚果 Pod
CK	12.72±1.17 a	11.32±1.23 a	13.23±0.13 b	11.56±0.74 b	8.56±0.92 a	8.33±0.92 a	9.82±0.67 a	20.76±1.84 b
6-BA	12.73±1.15 a	12.03±0.98 a	17.04±0.21 a	13.56±0.69 a	8.84±1.09 a	6.14±0.73 b	7.84±0.33 b	24.23±1.68 a
S3307	12.84±1.42 a	12.04±1.77 a	16.03±0.10 a	13.78±1.48 a	9.56±1.47 a	6.32±1.44 b	8.13±0.51 b	24.79±1.72 a
DTA-6	11.93±1.34 a	11.34±1.03 a	16.64±0.11 a	13.33±0.22 a	9.53±1.73 a	5.89±1.09 b	8.22±0.29 b	24.86±1.23 a

CK: 清水对照; 6-BA: 6-苄基腺嘌呤; DTA-6: 2-N,N-二乙氨基乙基己酸酯; S3307: 烯效唑。R1: 初花期; R5: 始粒期; R8: 成熟期。不同小写字母表示处理在 0.05 水平下差异显著。
CK: water control; 6BA: 6-benzylaminopurine; DTA-6: diethyl aminoethyl hexanoate; S3307: uniconazole. R1: beginning flower stage; R5: beginning seed stage; R8: mature stage. Different lowercase letters indicate significant differences among different regulator treatments at the 0.05 probability level.

增加 Inv 酶活性, 在 S3307 处理下最高, 较 CK 增加 55.7%, 各调节剂处理间差异不显著。R6 期, 调节剂处理下 SS 和 SPS 酶活性显著高于 CK, 分别在 DTA-6、6-BA 处理下最高, 较 CK 分别增加 33.3%和 41.1%; 调节剂处理增加 Inv 酶活性, 在 6-BA 处理下达到显著水平, 较 CK 增加 41.1%, 与 DTA-6 差异不显著。

2.2 外源植物生长调节对大豆植株各器官碳、氮含量, 碳/氮比值的影响

2.2.1 各器官总碳含量 从 R3 到 R5 期, 各器官中碳含量逐渐增加(表 2)。R3 期, 调节剂处理增加大豆茎秆、荚中的碳含量, 在 S3307 达到显著水平, 较 CK 分别增加 3.7%和 3.5%; 调节剂处理下叶片碳含量较 CK 呈增加趋势。R5 期, 调节剂处理下大豆叶片氮素含量显著高于 CK, 在 DTA-6 处理下最高, 较 CK 增加 1.3%; 调节剂处理下大豆茎秆、荚皮碳含量较 CK 呈增加趋势。

2.2.2 各器官总氮含量 大豆茎秆、叶片、荚皮中的氮素含量随生育时期逐渐下降, 籽粒中氮素含

量逐渐增加(表 3)。R3 期, 6-BA 和 DTA-6 处理下叶片氮含量显著高于 CK, 较 CK 分别增加 7.8%和 8.0%, 与 S3307 差异不显著; 调节剂处理后的大豆茎秆、荚皮中的氮含量较 CK 呈下降趋势。R5 期, 6-BA 和 DTA-6 处理下大豆茎秆氮含量显著高于 CK, 较 CK 分别增加 25.8%和 24.8%; S3307 处理下大豆叶片氮含量显著低于 CK, 较 CK 降低 23.2%, 各调节剂处理间差异不显著; 调节剂处理下大豆荚皮氮含量显著高于 CK, 在 S3307 最高, 较 CK 增加 28.0%。

2.2.3 大豆各器官碳/氮比值 调节剂处理增加 R3 期大豆茎秆和荚果中的 C/N 比值, 降低大豆叶片中的 C/N 比值; 在 R5 期呈现出相反变化趋势(表 4)。R3 期, S3307 处理下大豆茎秆 C/N 比值显著高于 CK, 较 CK 增加 7.8%, 与 6-BA 和 DTA-6 处理差异不显著; 6-BA 和 DTA-6 处理下大豆叶片中 C/N 比值显著低于 CK, 较 CK 分别降低 7.0%和 6.8%, 与 S3307 差异不显著; 调节剂处理下大豆荚果 C/N 比值较 CK

图 1 外源喷施植物生长调节剂对套作大豆叶片蔗糖合成酶(SS)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)、转化酶(Inv)的影响
Fig. 1 Effects of spraying plant growth regulators on the activities of SS, SPS, and Inv in relay intercropping soybean leaves
不同小写字母表示处理在 0.05 水平下差异显著。R2: 盛花期; R4: 盛荚期; R6: 鼓粒期。处理同表 1。
Different lowercase letters indicate significant differences among different regulator treatments at the 0.05 probability level. R2: blooming flower stage; R4: blooming pod stage; R6: full seed stage. Treatments are the same as those given in Table 1.

表 2 外源喷施植物生长调节剂对套作大豆茎、叶、荚皮和籽粒的碳素含量的影响
Table 2 Effects of spraying plant growth regulators on C content of stem, leaf, pod husks, and grains in relay intercropping soybean (g kg⁻¹)

处理 Treatment	R3			R5			
	茎秆 Stem	叶 Leaf	荚皮 Pod husks	茎秆 Stem	叶 Leaf	荚皮 Pod husks	籽粒 Grain
CK	422.22±2.67 b	442.86±6.73 a	416.86±6.91 b	457.93±3.11 a	458.71±1.33 b	440.56±6.93 a	506.22±1.44 b
6-BA	427.67±4.78 b	444.24±5.59 a	417.56±5.12 b	446.59±8.03 a	461.89±6.04 a	441.22±1.12 a	507.74±0.53 b
S3307	437.87±2.33 a	448.18±6.72 a	431.33±4.28 a	453.73±6.36 a	463.03±2.44 a	442.71±2.37 a	510.90±2.64 a
DTA-6	428.94±6.64 b	445.80±2.44 a	421.04±4.13 ab	451.74±8.86 a	464.53±3.24 a	443.42±1.76 a	509.71±4.62 ab

不同小写字母表示处理在 0.05 水平下差异显著。R3: 始荚期; R5: 始粒期。处理同表 1。
Different lowercase letters indicate significant differences among different regulator treatments at the 0.05 probability level. R3: beginning pod stage; R5: beginning seed stage. Treatments are the same as those given in Table 1.

表 3 外源喷施植物生长调节剂对大豆茎、叶、荚皮和籽粒的氮素含量的影响

Table 3 Effects of spraying plant growth regulators on N content of stem, leaf, pod husks, and grains in relay intercropping soybean (g kg⁻¹)

处理 Treatment	R3			R5			
	茎秆 Stem	叶 Leaf	荚皮 Pod husks	茎秆 Stem	叶 Leaf	荚皮 Pod husks	籽粒 Grain
CK	20.69±0.23 a	49.87±2.03 b	45.71±0.12 a	13.38±0.02 b	42.16±2.03 a	25.83±1.68 b	77.05±2.11 b
6-BA	20.60±1.04 a	53.78±1.19 a	44.22±0.88 a	18.04±0.16 a	37.37±6.84 ab	32.66±3.03 a	77.64±2.13 ab
S3307	19.79±1.22 a	52.54±2.36 ab	44.51±1.57 a	13.73±0.15 b	32.38±3.03 b	33.06±3.43 a	79.58±4.76 ab
DTA-6	19.89±2.23 a	53.84±0.67 a	43.94±1.83 a	16.70±0.19 a	40.36±5.44 ab	31.72±1.58 a	81.68±1.26 a

不同小写字母表示处理在 0.05 水平下差异显著。R3: 始荚期; R5: 始粒期。处理同表 1。

Different lowercase letters indicate significant differences among different regulator treatments at the 0.05 probability level. R3: beginning pod stage; R5: beginning seed stage. Treatments are the same as those given in Table 1.

表 4 外源喷施植物生长调节剂对大豆茎、叶和荚果的 C/N 的影响

Table 4 Effects of spraying plant growth regulators on C/N ratio of stem, leaf, pod husks, and grains in relay intercropping soybean

处理 Treatment	R3			R5			
	茎秆 Stem	叶 Leaf	荚皮 Pod husks	茎秆 Stem	叶 Leaf	荚皮 Pod husks	籽粒 Grain
CK	20.40±0.11 b	8.88±0.38 a	9.12±0.15 a	34.23±0.22 a	10.88±0.48 b	17.06±0.84 a	6.57±0.17 a
6-BA	20.76±0.86 b	8.26±0.23 b	9.44±0.11 a	24.76±2.08 b	12.36±2.36 ab	13.51±1.28 b	6.54±0.18 a
S3307	22.12±0.47 a	8.53±0.11 ab	9.69±0.28 a	33.05±3.99 a	14.30±1.39 a	13.39±1.45 b	6.42±0.35 a
DTA-6	21.57±0.43 a b	8.28±0.38 b	9.58±0.19 a	27.05±3.08 b	11.51±1.57 ab	13.98±0.77 b	6.24±0.21 a

不同小写字母表示处理在 0.05 水平下差异显著。R3: 始荚期; R5: 始粒期。处理同表 1。

Different lowercase letters indicate significant differences among different regulator treatments at the 0.05 probability level. R3: beginning pod stage; R5: beginning seed stage. Treatments are the same as those given in Table 1.

呈增加趋势。R5 期, 6-BA 和 DTA-6 处理下大豆茎秆 C/N 比值显著低于 CK 和 S3307, 较 CK 分别降低 27.7%和 21.0%; S3307 处理下大豆叶片 C/N 比值显著高于 CK, 较 CK 增加 31.4%, 与 6-BA 和 DTA-6 处理差异不显著; 调节剂处理下大豆荚皮 C/N 比值显著低于 CK, 在 6-BA 最小, 较 CK 降低 20.8%; 调节剂处理下大豆籽粒 C/N 比值较 CK 呈降低趋势。

2.3 外源植物生长调节剂对大豆花荚脱落的影响

外源调节剂处理会提高大豆的开花数和结荚数, 降低花荚脱落率, 以 DTA-6 效果最佳, 且不同年份大豆开花数、结荚数、落花数之间存在差异(表 5)。DTA-6 处理下大豆开花数、结荚数显著高于 CK, 2 年较 CK 分别增加 10.4%、15.0%和 5.2%、8.1%, 与 6-BA、S3307 处理差异不显著。调节剂处理下大豆落花数、落荚数(6-BA 除外)和落花率较 CK 呈下降趋势。DTA-6 处理下大豆落荚率、花荚脱落率显著低于 CK, 2 年较 CK 分别降低 15.0%、7.1%和 29.4%、10.8%, 与 S3307 处理差异不显著。

2.4 外源植物生长调节剂对大豆产量及产量构成的影响

调节剂处理对大豆单株有效荚数、单株粒数、

产量有极显著影响, 对大豆百粒重有显著影响, 不同年份下大豆单株有效荚数、产量有差异(表 6)。DTA-6 处理下 2 年大豆单株有效荚数、单株粒数显著高于 CK, 较 CK 分别增加 25.4%、35.6%和 32.9%、33.2%, 显著高于 6-BA 处理。调节剂处理下 2 年大豆百粒重显著高于 CK, 在 S3307 处理下最大, 较 CK 分别增加 3.6%和 2.1%。调节剂处理下 2 年大豆产量显著高于 CK, 在 DTA-6 处理下最大, 较 CK 分别增加 41.3%和 37.6%, 显著高于 6-BA 和 S3307 处理。

3 讨论

3.1 植物生长调节剂对大豆花荚脱落的影响

在本研究中, 调节剂处理对大豆单株荚数、单株粒数、产量的影响达到极显著水平, 调节剂处理下大豆单株有效荚数、单株粒数、百粒重、产量显著高于 CK。玉米-大豆带状套作复合种植模式中, 受玉米荫蔽影响, 大豆群体处于光能截获劣势, 光合作用减弱, 叶片碳代谢受到抑制, 作物整体代谢能力较弱^[27], 大豆开花数结荚数减少, 且易出现荚而不实现象^[28]。前人研究表明, 大豆单株有效荚数、

表 5 外源喷施植物生长调节剂对套作大豆花英脱落数及脱落率的影响
Table 5 Effects of spraying plant growth regulators on flowers and pods abscission number and abscission rate in relay intercropping soybean

年份 Year	处理 Treatment	开花数 Number of flowers	结荚数 Number of pods	落花数 Number of abscission flowers	落荚数 Number of abscission pods	落花率 Flower abscission rate (%)	落荚率 Pod abscission rate (%)	花英脱落率 Flower and pod abscission rate (%)
2018	CK	137.93±5.020 b	75.60±5.03 b	62.33±4.74 a	30.33±4.16 a	45.19±1.79 a	40.12±3.68 a	67.18±2.73 a
	6-BA	147.82±5.00 ab	83.82±6.00 ab	64.00±3.00 a	33.00±6.00 a	43.29±1.69 a	39.37±1.48 a	65.62±1.37 ab
	S3307	149.97±6.69 a	82.64±6.07 ab	67.33±3.79 a	28.33±4.51 a	44.90±2.63 a	34.28±1.99 b	63.79±1.72 b
	DTA-6	152.28±5.79 a	86.95±7.77 a	65.33±1.81 a	29.67±2.08 a	42.90±1.27 a	34.12±1.83 b	62.39±1.90 b
2019	CK	161.36±3.85 b	83.40±2.61 b	77.96±0.64 a	36.55±3.48 a	48.31±1.88 a	43.82±2.58 a	70.97±1.88 a
	6-BA	166.00±5.42 ab	89.85±3.27 a	76.15±2.21 a	36.64±1.31 a	45.87±2.22 a	40.77±0.59 a	67.95±1.62 ab
	S3307	162.76±4.45 ab	85.32±4.24 ab	77.44±0.39 a	29.02±4.06 b	47.58±1.96 a	34.01±2.85 b	65.41±1.76 bc
	DTA-6	169.69±2.85 a	90.17±3.39 a	79.52±2.95 a	27.91±4.56 b	46.86±1.59 a	30.95±2.75 b	63.31±1.45 c
F 值 F-value								
年份 Years (Y)		125.07**	8.85*	50.96*	1.26	8.72*	0.01	3.40
调节剂 Regulators (R)		10.48*	4.91	0.22	2.11	1.16	1.81	4.53
年份×调节剂 Y×R		1.38	0.32	0.37	0.51	0.78	0.11	0.41

处理同表 1。不同小写字母表示处理在 0.05 水平下差异显著。*表示在 0.05 水平显著,**表示在 0.01 水平显著。
Treatments are the same as those given in Table 1. Different lowercase letters indicate significant differences among different regulator treatments at the 0.05 probability level. * represents significant difference at the 0.05 probability level; ** represents significant difference at the 0.01 probability level.

表 6 外源喷施植物生长调节剂对大豆产量与产量构成的影响
Table 6 Effects of spraying plant growth regulators on yield and yield components in relay intercropping soybean

年份 Year	处理 Treatment	单株有效荚数 Pods number per plant	单株粒数 Grains number per plant	百粒重 100-grain weight (g)	产量 Yield (kg hm ⁻²)
2018	CK	45.27±1.98 c	76.25±3.76 c	24.78±0.19 b	1752.25±86.36 c
	6-BA	50.82±2.31 b	87.52±2.41 b	25.42±0.16 a	2117.40±99.12 b
	S3307	54.31±2.19 ab	89.13±3.32 b	25.66±0.11 a	2093.64±68.45 b
	DTA-6	56.77±2.31 a	103.37±4.45 a	25.54±0.23 a	2475.65±89.56 a
2019	CK	46.85±2.62 c	78.89±4.50 c	25.25±0.10 b	1886.82±108.03 c
	6-BA	53.21±3.07 b	90.72±5.69 b	25.52±0.11 a	2231.02±99.53 b
	S3307	56.30±2.99 ab	93.48±4.36 b	25.78±0.12 a	2281.38±93.31 b
	DTA-6	62.26±3.12 a	105.05±7.14 a	25.56±0.12 a	2597.13±106.94 a
F 值 F-value					
年份 Years (Y)		16.33**	3.95	1.64	13.38*
调节剂 Regulators (R)		39.73**	71.12**	7.24*	61.45**
年份×调节剂 Y×R		2.53	0.12	0.52	0.18

处理同表 1。不同小写字母表示处理在 0.05 水平下差异显著。*表示在 0.05 水平显著,**表示在 0.01 水平显著。
Treatments are the same as those given in Table 1. Different lowercase letters indicate significant differences among different regulator treatments at the 0.05 probability level. * represents significant difference at the 0.05 probability level; ** represents significant difference at the 0.01 probability level.

单株粒数与大豆单株产量呈极显著正相关关系^[8],花英脱落率与大豆单株荚数、单株粒数、单株产量呈显著负相关关系^[2]。在开花期到始粒期间,大豆开花结荚数及其脱落率对大豆单株有效荚数的形成起决定性作用^[26]。2 年数据表明,调节剂处理显著增加套作大豆开花数、结荚数,降低大豆落荚数、落荚率、花英脱落率,显著提高大豆单株有效荚数与产量,这与冯乃杰等^[29]的研究结果相符合。

3.2 植物生长调节剂对大豆糖代谢的影响

同化物供应的有效性, 决定了不同器官间的养分分配状况; 合理的养分分配有利于减少不同器官间的养分竞争, 对生殖器官的形成和发育起着重要的调控作用^[15]。可溶性糖是典型的碳水化合物, 其含量水平能反映作物体内作为有效态营养物的碳水化合物和能量水平^[30]。本试验结果表明, 调节剂处理提高 R5 期大豆叶片内可溶性糖的含量, 增强叶片内碳水化合物的供应; 促进后期茎、叶中碳水化合物向籽粒的转移, 这与闫艳红等^[13]的研究结论相一致。糖的合成、水解与转移, 需要多种酶的共同参与; 蔗糖合成酶能够催化蔗糖的合成; 蔗糖磷酸合成酶调控光合产物向蔗糖和淀粉分配; 转化酶能将蔗糖水解为同等量的果糖和葡萄糖, 是参与蔗糖水解的关键酶^[31]。叶片内蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性的增强, 有利于提高叶片可溶性糖、蔗糖和淀粉含量^[25]。叶片内 Inv 酶活性提高有利于促进叶片内不同碳水化合物之间的相互转化, 增强碳水化合物的转运能力。本研究中, 调节剂处理提高各时期大豆叶片 SS、SPS、Inv 酶活性, 提高叶片内碳水化合物的合成和向籽粒运输的能力, 为花荚的形成提供能量供应和物质基础, 这与赵黎明等^[32]和宋春燕等^[33]的研究结果相一致。

3.3 碳氮协调与大豆花荚脱落

前人研究表明, 大豆开花结荚期间的养分比例失调, 器官间的养分竞争是诱导花荚脱落的重要原因^[34]。营养生长期积累足够的干物质, 是协调器官间养分比例、维持花荚正常发育的必要条件。蒋利^[35]研究发现, 在玉米-大豆带状套作模式下, 花荚脱落率高的大豆品种, 盛花期到盛荚期仍有大量的干物质分配到茎秆和叶片的生长上, 增强了茎叶与花荚之间的养分竞争。本研究结果表明, R3 期, 调节剂处理增加叶片和荚果碳、氮含量, 叶片 C/N 比值降低, 荚果 C/N 比值上升, 说明调节剂处理在维持叶片代谢强度的同时, 提高荚果代谢强度, 促进荚的形成, 降低荚的脱落。刘春娟等^[36-37]研究发现, 叶面喷施 DTA-6 和 S3307 能延缓叶片衰老, 促进生育后期大豆叶片活性, 提高荚中碳、氮代谢强度, 促进叶片中蔗糖、果糖和淀粉向荚果的转移, 使更多的碳水化合物用于荚的形成, 进而提高大豆产量, 与本研究结果相一致。

4 结论

外源喷施 6-BA、DTA-6、S3307 增强叶片 SS、

SPS、Inv 酶的活性, 提高始粒期大豆茎、叶、荚中的可溶性糖含量, 增强后期籽粒中可溶性糖的积累, 优化叶片内碳水化合物合成及转运; 调节剂处理下 R3 期叶片 C/N 比值降低, R5 期叶片 C/N 比值增加, 维持不同时期碳氮代谢的动态平衡; 调节剂处理促进大豆开花结荚, 降低落荚率及花荚脱落率, 显著提高套作大豆的单株有效荚数与产量, 其中以 DTA-6 处理的增产效果最佳。

References

- [1] Chen P, Song C, Liu X M, Zhou L, Yang H, Zhang X N, Zhou Y, Du Q, Pang T, Fu Z D, Wang X C, Liu W G, Yang F, Shu K, Du J B, Liu J, Yang W Y, Yong T W. Yield advantage and nitrogen fate in an additive maize-soybean relay intercropping system. *Sci Total Environ*, 2019, 657: 987-999.
- [2] 蒋利, 雍太文, 张群, 肖静, 杨欢, 杨文钰. 种植模式和施氮水平对大豆花荚脱落及产量的影响. *大豆科学*, 2015, 34: 843-849.
- [3] Jiang L, Yong T W, Zhang Q, Xiao J, Yang H, Yang W Y. Effect of different planting patterns and N application rates on abscission of flower and pod of soybean and yield. *Soybean Sci*, 2015, 34: 43-849 (in Chinese with English abstract).
- [4] Liu B, Qu D N. Effects of shading on spatial distribution of flower and flower abscission in field-grown three soybeans in Northern China. *Emirates J Food Agric*, 2015, 27: 629-635.
- [5] 崔洪秋, 冯乃杰, 孙福东, 刘涛, 李建英, 杜吉到, 韩毅强, 郑殿峰. DTA-6 对大豆花荚脱落纤维素酶和 GmAC 基因表达的调控. *作物学报*, 2016, 42: 51-57.
- [6] Cui H Q, Feng N J, Sun F D, Liu T, Li J Y, Du J D, Han Y Q, Zheng D F. Regulation of DTA-6 by abscission cellulase and GmAC gene expression in flowers and pods of soybean. *Acta Agron Sin*, 2016, 42: 51-57 (in Chinese with English abstract).
- [7] Duarte L, Clemente J, Caixeta I, Senoski M, Aquino L. Dry matter and nutrient accumulation curve in cabbage crop. *Revista Caatinga*, 2019, 32: 679-689.
- [8] Zhang J H, He N P, Liu C G, Xu L, Chen Z, Li Y, Wang R M, Yu G R, Sun W, Xiao C W, Reich P. Variation and evolution of C:N ratio among different organs enable plants to adapt to N-limited environments. *Global Change Biol*, 2020, 26: 2534-2543.
- [9] 胡志辉, 汪艳杰, 陈祥友. 喷施细胞分裂素对豇豆花荚脱落率及花荚酶活性的影响. *植物科学学报*, 2016, 34: 439-445.
- [10] Hu Z H, Wang Y J, Chen C Y. Effects of spraying cytokinin on abscission rate and enzymic activity of flowers and pods of cowpea. *Plant Sci J*, 2016, 34: 439-445 (in Chinese with English abstract).
- [11] 万燕, 闫艳红, 杨文钰. 不同氮肥水平下叶面喷施烯效唑对套作大豆生长和氮代谢的影响. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2012, 38: 185-196.
- [12] Wan Y, Yan Y H, Yang W Y. Effects of foliar spraying uniconazole on growth and nitrogen metabolism of relay strip intercropping soybean under different nitrogen levels. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 2012, 38: 185-196 (in Chinese with English abstract).
- [13] 郑殿峰, 宋春燕. 植物生长调节剂对大豆氮代谢相关生理指

- 标以及产量和品质的影响. 大豆科学, 2011, 30: 109–112.
- Zheng D F, Song C Y. Effects of plant growth regulators on nitrogen metabolism related indicators and yield in soybean. *Soybean Sci*, 2011, 30: 109–112 (in Chinese with English abstract).
- [10] Zhang M C, Duan L S, Tian X L, He Z P, Li J M, Wang B M, Li Z H. Uniconazole-induced tolerance of soybean to water deficit stress in relation to changes in photosynthesis, hormones and antioxidant system. *J Plant Physiol*, 2007, 164: 709–717.
- [11] Wen D X, Li Y, He L F, Zhang C Q. Transcriptome analysis reveals the mechanism by which spraying diethyl aminoethyl hexanoate after anthesis regulates wheat grain filling. *BMC Plant Biol*, 2019, 19: 327.
- [12] Kim J H, Shon J Y, Lee C K, Yang W, Yoon Y W, Yang W H, Kim Y G, Lee B W. Relationship between grain filling duration and leaf senescence of temperate rice under high temperature. *Field Crops Res*, 2011, 122: 207–213.
- [13] 闫艳红, 万燕, 杨文钰, 王小春, 雍太文, 刘卫国, 张新全. 叶面喷施烯效唑对套作大豆花后碳氮代谢及产量的影响. 大豆科学, 2015, 34: 75–81.
- Yan Y H, Wan Y, Yang W Y, Wang X C, Yong T W, Liu W G, Zhang X Q. Effect of spraying uniconazole on carbon and nitrogen metabolism and yield of relay strip intercropping soybean. *Soybean Sci*, 2015, 34: 75–81 (in Chinese with English abstract).
- [14] Zhou W G, Chen F, Zhao S H, Yang C Q, Meng Y J, Shuai H W, Luo X F, Dai Y J, Yin H, Du J B, Liu J, Fan G Q, Liu W G, Yang W Y, Shu K. DA-6 promotes germination and seedling establishment from aged soybean seeds by mediating fatty acid metabolism and glycometabolism. *J Exp Bot*, 2018, 70: 101–114.
- [15] Liu C J, Feng N J, Zheng D F, Cui H Q, Sun F D, Gong X W. Uniconazole and diethyl aminoethyl hexanoate increase soybean pod setting and yield by regulating sucrose and starch content. *J Sci Food Agric*, 2019, 99: 748–758.
- [16] Roitsch T, Ehneß R. Regulation of source/sink relations by cytokinins. *Plant Growth Regul*, 2000, 32: 359–367.
- [17] Choi J, Hwang I. Cytokinin: perception, signal transduction, and role in plant growth and development. *J Plant Biol*, 2007, 50: 98–108.
- [18] Du J B, Han T F, Gai J Y, Yong T W, Sun X, Wang X C, Yang F, Liu J, Shu K, Liu W G, Yang W Y. Maize–soybean strip intercropping: achieved a balance between high productivity and sustainability. *J Integr Agric*, 2018, 17: 747–754.
- [19] Yang W T, Miao J Q, Wang X W, Xu J C, Lu M J, Li Z X. Corn-soybean intercropping and nitrogen rates affected crop nitrogen and carbon uptake and C:N ratio in upland red soil. *J Plant Nutr*, 2018, 41: 1890–1902.
- [20] Yang F, Huang S, Gao R C, Liu W G, Yong T W, Wang X C, Wu X L, Yang W Y. Growth of soybean seedlings in relay strip intercropping systems in relation to light quantity and red: far-red ratio. *Field Crops Res*, 2014, 155: 245–253.
- [21] Liu X, Rahman T, Song C, Su B Y, Yang F, Yong T W, Wu Y S, Zhang C Y, Yang W Y. Changes in light environment, morphology, growth and yield of soybean in maize–soybean intercropping systems. *Field Crops Res*, 2017, 200: 38–46.
- [22] Chen P, Du Q, Liu X M, Zhou L, Hussain S, Lei L, Song C, Wang X C, Liu W G, Yang F, Shu K, Liu J, Du J B, Yang W Y, Yong T W. Effects of reduced nitrogen inputs on crop yield and nitrogen use efficiency in a long-term maize–soybean relay strip intercropping system. *PLoS One*, 2017, 12: e0184503.
- [23] 徐光域, 颜军, 郭晓强, 刘巍, 李晓光, 苟小军. 硫酸-苯酚定糖法的改进与初步应用. 食品科学, 2005, 26(8): 342–346.
- Xu G Y, Yan J, Guo X Q, Liu W, Li X G, Gou X J. The betterment and apply of phenol-sulphate acid method. *Food Sci*, 2005, 26(8): 342–346 (in Chinese with English abstract).
- [24] 邓小燕, 王小春, 杨文钰, 张群. “麦/玉/豆”模式下氮肥运筹对玉米碳氮代谢的影响. 草业学报, 2012, 21(4): 52–61.
- Deng X Y, Wang X C, Yang W Y, Zhang Q. Effects of nitrogen strategies on carbon and nitrogen metabolism of maize in wheat/maize/soybean relay intercropping system. *Acta Pratac Sin*, 2012, 21(4): 52–61 (in Chinese with English abstract).
- [25] Chopra J, Kaur N, Gupta A K. Ontogenic changes in enzymes of carbon metabolism in relation to carbohydrate status in developing mungbean reproductive structures. *Phytochemistry*, 2000, 53: 539–548.
- [26] Dyer D J, Carlson D R, Cotterman C D, Sikorski J A, Ditson S L. Soybean pod set enhancement with synthetic cytokinin analogs. *Plant Physiol*, 1987, 84: 240–243.
- [27] Cui L, Yang W Y, Huang N, Liu J, Wang Y L, Wang X H, Liu Y, Yan S. Effects of maize plant types on dry matter accumulation characteristics and yield of soybean in maize–soybean intercropping systems. *Chin J Appl Ecol*, 2015, 26: 2414–2420.
- [28] Yan Y H, Wan Y, Liu W G, Wang X C, Yong T W, Yang W Y, Zhao L L. Influence of seed treatment with uniconazole powder on soybean growth, photosynthesis, dry matter accumulation after flowering and yield in relay strip intercropping system. *Plant Prod Sci*, 2015, 18: 295–301.
- [29] 冯乃杰, 宋莉萍, 刘金辉, 郑殿峰. 不同时期 PGRS 对大豆花英脱落率及纤维素酶活性的影响. 中国油料作物学报, 2011, 33: 253–258.
- Feng N J, Song L P, Liu J H, Zheng D F. Regulation of plant growth regulators on abscission rate and cellulase activity of soybean flowers and pods. *Chin J Oil Crop Sci*, 2011, 33: 253–258 (in Chinese with English abstract).
- [30] 刘海坤, 刘小宁, 黄玉芳, 叶优良. 不同氮水平下小麦植株的碳氮代谢及碳代谢与赤霉病的关系. 中国生态农业学报, 2014, 22: 782–789.
- Liu H K, Liu X N, Huang Y F, Ye Y L. Effect of nitrogen application on carbon and nitrogen metabolisms and relationship between carbon metabolism and wheat scab. *Chin J Eco-Agric*, 2014, 22: 782–789 (in Chinese with English abstract).
- [31] Liu C G, Wang Y J, Pan K W, Zhu T T, Li W, Zhang L. Carbon and nitrogen metabolism in leaves and roots of Dwarf Bamboo (*Fargesia denudata* Yi) subjected to drought for two consecutive years during sprouting period. *J Plant Growth Regul*, 2014, 33: 243–255.
- [32] 赵黎明, 冯乃杰, 郑殿峰. 植物生长调节剂对大豆荚皮同化物代谢及糖分积累的影响. 植物科学学报, 2008, 26: 407–411.
- Zhao L M, Feng N J, Zheng D F. Effects of plant growth regulators on assimilation metabolism and sugar accumulation in pod husks of soybean. *Plant Sci J*, 2008, 26: 407–411 (in Chinese with English abstract).
- [33] 宋春艳, 冯乃杰, 郑殿峰. 植物生长调节剂对大豆叶片碳代谢

- 相关生理指标及产量品质的影响. 干旱地区农业研究, 2011, 29(3): 91–95.
- Sun C Y, Feng N J, Zheng D F. Effects of plant growth regulators on carbon metabolism related indicators in soybean leaves. *Agric Res Arid Areas*, 2011, 29(3): 91–95 (in Chinese with English abstract).
- [34] Truong Q, Koch K, Yoon Jo M, Everard J D, Shanks J V. Influence of carbon to nitrogen ratios on soybean somatic embryo (cv. Jack) growth and composition. *J Exp Bot*, 2013, 64: 2985–2995.
- [35] 蒋利. 净套作条件下不同施 N 量对大豆植株形态、花荚脱落和产量的影响. 四川农业大学硕士学位论文, 四川雅安, 2015.
- Jiang L. The Effects of N Application on Plant Morphology, Flower, and Pod Abscission and Yield of Soybean in Monoculture and the Strip Intercropping System. MS Thesis of Sichuan Agriculture University, Ya'an, Sichuan, China, 2015 (in Chinese with English abstract).
- [36] 刘春娟, 冯乃杰, 郑殿峰, 宫香伟, 孙福东, 石英, 崔洪秋, 张盼盼, 赵晶晶. 植物生长调节剂 S3307 和 DTA-6 对大豆源库碳水化合物代谢及产量的影响. 中国农业科学, 2016, 49: 657–666.
- Liu C J, Feng N J, Zheng D F, Gong X W, Sun F D, Shi Y, Cui H Q, Zhang P P, Zhao J J. Effects of plant growth regulators S3307 and DTA-6 on carbohydrate content and yield in soybean. *Sci Agric Sin*, 2016, 49: 657–666 (in Chinese with English abstract).
- [37] 刘春娟, 冯乃杰, 郑殿峰, 孙福东, 刘涛, 崔洪秋, 赵晶晶. S3307 和 DTA-6 对大豆叶片生理活性及产量的影响. 植物营养与肥料学报, 2016, 22: 626–633.
- Liu C J, Feng N J, Zheng D F, Sun F D, Liu T, Cui H Q, Zhao J J. Effects of plant growth regulators S3307 and DTA-6 on the leaf physiological activity and yield of soybean. *J Plant Nutr Fert*, 2016, 22: 626–633 (in Chinese with English abstract).