作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2026, 52(2): 539−551 http://zwxb.chinacrops.org/
ISSN 0496-3490; CN 11-1809/S; CODEN TSHPA9 E-mail: zwxb301@caas.cn

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.55052

播种期对长江中游甘蓝型油菜光温资源利用效率和产量的影响

娄洪祥** 幸仁鹏** 汪 波 王 晶 徐正华 赵 杰 蒯 婕* 周广生

华中农业大学植物科学技术学院 / 湖北洪山实验室 / 农业农村部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 湖北武汉 430070

摘 要: 推迟冬油菜播种期可缓解长江中游地区稻油茬口矛盾, 但迟播会使产量显著降低。为解析迟播和早播减产机制并探索增产途径, 本研究以华油杂 62 和华油杂 158 为试验材料, 于 2018—2021 年开展 3 年播种期田间试验(早播 S1: 9 月 20 日; 适播 S2: 10 月 1 日; 迟播 S3: 10 月 10 日), 系统分析产量、光温资源利用效率及碳代谢生理响应。研究结果表明: (1) S2 提高了光温资源利用效率并实现了产量和产油量的显著提升。(2) 与 S1 相比, S2 的生育期缩短, 有效积温下降, 但光温资源利用率显著提高; 与 S1 和 S3 相比, S2 叶片碳代谢酶(Rubisco、果糖 1,6-二磷酸酶和蔗糖合成酶)活性上升, 碳代谢水平的提高促进了叶片可溶性糖积累。(3) S2 的花期冠层截光率和单叶光合能力均高于 S1 和 S3, 伤流液可溶性糖与氨基酸含量显著上升, 促进光合产物向角果高效转运。因此, 适播油菜充分利用光温资源, 提高了积温生产效率和光能利用率, 协同提高产量和品质。光温资源利用不足是迟播产量的重要限制因素, 这对迟播油菜品种选育和栽培调控具有理论和指导意义。

关键词: 油菜; 播种期; 资源利用效率; 产量; 碳代谢

Effects of sowing date on the utilization efficiency of light and temperature resources and yield in *Brassica napus* in the middle reaches of the Yangtze River

Lou Hong-Xiang**, Xing Ren-Peng**, Wang Bo, Wang Jing, Xu Zheng-Hua, Zhao Jie, Kuai Jie*, and Zhou Guang-Sheng

College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University / Hubei Hongshan Laboratory / Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System for the Middle Reaches of the Yangtze River, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan 430070, Hubei, China

Abstract: Delaying the sowing date of winter rapeseed can help alleviate the cropping conflict between rice and rapeseed in the Middle Yangtze River region; However, late sowing significantly reduce yield. To investigate the mechanisms underlying yield reduction associated with early and late sowing and to explore strategies for improving yield, a three-year field experiment was conducted from 2018 to 2021 with three sowing dates: early sowing (S1, September 20), optimal sowing (S2, October 1), and late sowing (S3, October 10). This study systematically analyzed yield performance, light and temperature resource use efficiency, and physiological responses related to carbon metabolism. The results showed that: (1) S2 improved the utilization efficiency of light and temperature resources, leading to higher yield and oil production. (2) Compared with S1, S2 exhibited a shorter growth period and a gradual reduction in effective accumulated temperature, yet significantly enhanced the efficiency of light and temperature resource use. Compared with both S1 and S3, S2 also showed higher activities of key carbon metabolism enzymes in leaves (Rubisco, fructose-1,6-bisphosphatase, and sucrose synthase), which promoted soluble sugar accumulation. (3) At the flowering stage, S2 had a higher canopy light interception rate and single-leaf photosynthetic capacity than S1 and S3, along with significantly increased soluble sugar and amino acid contents in bleeding sap, facilitating the efficient transport of photosynthates to siliques. In conclusion, sowing rapeseed at an optimal date enables more efficient use of light and temperature resources,

本研究由国家重点研发计划项目(2024YFD2300303), 湖北省专项资金(2023HBSTX4-03)和湖北省重点研发计划项目(2023BBB028)资助。
This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2024YFD2300303), the Earmarked Fund of Hubei Province (2023HBSTX4-03), and the Key Research and Development Program of Hubei Province (2023BBB028).

* 通信作者(Corresponding author): 蒯婕, E-mail: kuaijie@mail.hzau.edu.cn

** 同等贡献(Contributed equally to this work)

第一作者联系方式: 娄洪祥, E-mail: davidlou_2013@163.com; 幸仁鹏, E-mail: 541543106@qq.com

Received (收稿日期): 2025-08-06; Accepted (接受日期): 2025-11-18; Published online (网络出版日期): 2025-11-24.
URL: https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20251124.1009.002

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

improves accumulated temperature productivity and light energy utilization, and synergistically enhances both yield and seed quality. Insufficient utilization of light and temperature resources is a major limiting factor for yield in late-sown rapeseed, and these findings provide theoretical and practical guidance for variety selection and cultivation strategies under late sowing conditions.

Keywords: *Brassica napus*; sowing date; resource use efficiency; yield; carbon metabolism

甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)是全球最重要的油料作物之一, 菜籽油占全球食用植物油 13%以上[1]。我国是世界第二大油菜生产国, 长江流域是我国油菜主产区。稻油模式是长江中游地区主要的周年生产模式[2-3], 其中双季稻和再生稻占 35%左右[4-5]。稻油生产模式下, 水稻收获期变晚进一步推迟了油菜播种期, 导致油菜籽粒产量大幅度降低。作物产量是品种、栽培措施与温、光、水、肥资源互作的综合体现[6]。充沛的温、光、水、肥等外界自然资源是作物高产的先决条件[7]。适宜播种期能使作物获得充足的温光资源, 有利于苗期个体生长和后期的群体构建。播种期过晚, 减少了小麦和油菜冬前积温, 出苗和开花时间推迟, 群体光能截获率下降, 积温、光能和肥料利用率也随之降低[8-10]。适宜播种期能调节作物生长季的光温分配, 协调光温与生长发育的关系, 促进干物质积累及其向经济器官的转运[11]; 生育期内有效积温与水稻有效分蘖数、千粒重和产量呈显著正相关[12]。在油菜中, 播种期提前使有效积温增多, 容易造成冬前长势过旺, 从而导致越冬时抗寒和抗倒伏能力较差[13]; 播种期推迟使冬前营养生长时间缩短, 减少油菜对温光资源的利用[14]。同时, 播种期推迟导致油菜出苗率降低, 越冬期植株长势弱, 根系及地上部干重显著降低, 生长发育后期易出现倒伏[15-18]。另外, 花芽分化前的有效积温减少, 花芽分化速率与有效花芽数目显著减少, 降低油菜单株角果数而造成减产[19]。

不同播种期下由于温光条件不同使其个体生长发育产生了差异, 进而影响群体结构、光合面积及光合产物的累积和分配[20-22]。叶片是油菜重要的光合器官。叶片数可以间接反映植物合成碳水化合物和蛋白质的能力, 该指标可用于衡量越冬时期油菜的抗冻性[23]。研究发现, 冬油菜至少需要 6 至 8 片叶子, 根颈粗 1 cm 以上, 主根长度 20 cm 左右, 可确保最佳的冬季存活率[23]。另一方面, 根系在土壤-植物-大气系统中的水分平衡和营养循环中具有重要作用, 同时又是物质同化、转运和利用的关键器官, 根系生长发育与产量密切相关[24-25]。研究表明, 灌浆期水稻根系抗氧化能力、伤流液中物质浓度与剑叶净光合速率、籽粒蔗糖—淀粉代谢途径关键酶活性呈显著正相关。通过优化根系构型和生理特征, 可促进地上部生长发育, 提高灌浆中、后期植株生理活性, 进而实现高产与氮素高效利用[26]。干物质分配受油菜根部温度的影响, 在 17℃和 25℃条件下根冠比较低, 而在 3℃和 5℃处理时根冠比显著升高[8]。在迟播条件下, 油菜叶片光合能力下降[27], 根系发育受阻[28], 根系呼吸速率降低, 进而改变了离子交换率[29], 导致根系总吸收面积与活跃吸收面积显著降低, 氮、磷、钾吸收量减少, 影响油菜植株正常生长发育。然而, 在不同播期条件下油菜叶片和根系对温光资源利用的研究依然较少, 而这是提高迟播油菜产量的关键。

长江中游地区四季拥有丰富而复杂的自然资源, 但在稻油生产模式下推迟播种期不利于油菜稳产和高产。目前, 对于迟播油菜资源利用效率的研究较为匮乏。因此, 本研究假设认为迟播油菜产量形成与温光资源利用密切相关, 比较不同播种期的资源利用差异以及其与产量的关系有利于阐明迟播低产限制因素, 也为提高迟播油菜产量寻找可能途径。本试验针对长江中游地区的生产条件, 以 2 个主栽品种华油杂 62 和华油杂 158 为供试材料, 研究播种期对油菜碳氮代谢、温光资源利用和产量形成的影响, 明确叶片和根系生理特性、温光资源利用和产量的内在联系, 旨在为迟播油菜稳产提供理论依据和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验地及环境条件

2018—2021 年, 在华中农业大学试验基地进行 3 年田间试验, 地点位于湖北省武汉市(30.52°N, 114.31°E, 海拔 23.3 m, 亚热带季风性湿润气候)。3 个油菜生长季的前茬作物均为水稻, 并于 8 月底收获。2018—2019 年、2019—2020 年和 2020—2021 年的土壤养分状况分别为碱解氮 104.16、125.04 和 102.03 mg kg^{-1}, 速效磷 16.11、10.10 和 10.14 mg kg^{-1}, 速效钾 125.6、143.90 和 94.20 mg kg^{-1}, 有机质 12.51、13.77 和 14.11 g kg^{-1}, pH 为 7.5、7.6 和 7.6。

1.2　试验设计

以华油杂 62 和华油杂 158 两个长江中游油菜主栽品种为试验材料, 配置 S1 (早播: 9 月 20 日)、S2 (适播: 10 月 1 日)、S3 (晚播: 10 月 10 日) 3 个播种期进行田间试验。基施复合肥(N：P：K = 15：15：15), 用量为 750 kg hm^{-2}; 每个处理设置 3 个田间生物学重复, 小区面积为 20 m^2 (2 m × 10 m, 其中 10 m^2 为取样区, 10 m^2 为测产区), 共计 18 个小区。行距设定为 25 cm, 种植密度均为 45 万株 hm^{-2}。油菜采用直播方式播种, 墒情不足时喷灌 3~5 d 保证出苗。出苗后去窝堆苗, 防高脚苗, 五叶期定苗, 其他同常规管理。

1.3　测定项目及方法

每个小区的取样区选取长势一致的植株, 在各个关键时期取 10 株进行基本农艺性状的测定, 烘干后进行干物质等指标的测定。于田间选取 5 株长势接近的植株, 截取倒三叶、中部茎秆、主根、侧根于液氮速冻固定后置–80℃超低温冰箱保存, 测定生理生化指标。

1.3.1　*产量性状和含油量*　　成熟期油菜 80%左右角果皮呈淡黄色, 且籽粒变褐时, 人工收获并测定小区实际产量, 每小区随机取 5 株测定其他产量性状。收产脱粒晒干后, 每小区称取 5 g 左右籽粒样品, 3 个重复。去除杂质后, 使用近红外扫描仪(NYDL-3000)测定籽粒含油量, 参照 Li 等[2]的研究方法。

1.3.2　*温光资源利用效率*　　根据华中农业大学植保田间气象站记录的气象资料, 计算各处理下有效积温(生育期各阶段日平均温度减去 5℃, 不及 5℃按 0℃计算[30])、总辐射量等数据。参考谌洁等[31]的方法, 计算以下指标:

光能利用率(light use efficiency, LUE, g MJ^{-1}) = 单位面积籽粒产量/生育期间太阳辐射总量。

年有效积温利用率(annual effective accumulated temperature utilization rate, ATUR, %) =作物生育期间有效积温/全年有效积温, 全年有效积温指 9 月 1 日至第 2 年 8 月 31 日的有效积温之和。

积温生产效率(accumulated temperature production efficiency, TPE, kg hm^{-2} $℃^{-1}$ d^{-1}) =单位面积籽粒产量/生育期间天平均积温量。

1.3.3　*光合作用和冠层相关指标*　　在关键生育时期用冠层仪 LP-80 (Accu PAR)测定群体透光率, 每个小区测定 3 个点, 每个点按“井”字形测定 4 次。使用 Li-3100C 叶面积仪(LI-COR Inc., 美国)测量油菜绿叶面积, 计算叶面积指数。于晴朗天气时在每小区随机选择一行, 连续选定 6 株, 在 10:00 至 16:00 光照最强的时间段选用 LI-6800 便携式光合测定仪(Li-COR, Lincoln, 美国), 对油菜倒三叶进行气体交换参数测定。参数设置为光强 1200 μmol m^{-2} s^{-1}, 叶室面积选择 2 cm^2, 温度为 20℃, CO_2 浓度为 400 μmol mol^{-1}, 湿度为 55%, 其余按常规设定。

1.3.4　*根系伤流液及组分*　　参考 Lou 等[32]研究方法, 于油菜盛花期晚上 18:00, 用解剖刀在地上 10 cm 处快速切去地上部分, 用装有脱脂棉自封袋包裹地上部伤口, 扎紧, 再在上面套一层大自封袋防露水渗入, 每小区随机选定一行, 连续取 6 株, 整个操作在 1 h 内完成, 第 2 天早上 06:00 收集装有脱脂棉的自封袋, 称重; 记录其时间测定流速; 其收集的伤流液放入 4℃冰箱保鲜保存, 测定伤流液中可溶性糖、氨基酸和蛋白质等组成成分的含量。

1.3.5　*碳水化合物含量及碳代谢相关酶活性*　　在初花期各小区取样区连续选取 10 株长势一致植株, 截取倒三短柄叶、主根、侧根于液氮速冻固定后置–80℃超低温冰箱保存, 测定非结构性碳水化合物(可溶性糖、蔗糖、果糖和葡萄糖)含量, 生化测定法参考聂晓玉等[33]。同时, 测定碳代谢相关酶(RuBP 羧化酶(Rubisco)、果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS))活性, ELISA 酶活试剂盒测定法参考聂晓玉等[33]。

1.4　数据处理

采用 SPSS 18.0 软件(SPSS Inc., IL, 美国)对数据进行方差分析(ANOVA), 采用最小显著差异(least significant difference, LSD, $P < 0.05$)进行检验显著性差异分析。使用 Amos Graphics version 25.0 软件(IBM SPSS, IL, 美国)并采用最大似然数方法进行结构方程模型拟合分析, χ^2/自由度(DF) < 3, 模型拟合参数 NFI > 0.8 而 RMSEA < 0.2。采用 Pearson 相关性系数进行相关性分析。采用 GraphPad Prism version 10.0.0 软件(GraphPad Software, MA, 美国, www.graphpad.com)进行主成分分析, 并作 PC 得分和 PC 载荷图。采用 Origin Pro version 2021 软件(OriginLab Corporation, MA, 美国)进行科研作图。

2　结果与分析

2.1　播种期对籽粒产量和品质性状的影响

为明确播种期对冬油菜产量和品质性状的影响, 考察了 3 年不同播种期下的田间籽粒产量和含油

量。方差分析表明, 年份、品种、播种期及其互作显著影响产量和品质性状($P < 0.01$) (表 1)。年际间产量差异显著, 2 个品种产量和产油量整体水平在 2018—2019 年最低, 2020—2021 年次之, 而 2019—2020 最高。随播种期推迟, 2 个品种的单株产量、产量和产油量表现为先增后减, 在 S2 达到最大值; HYZ62 及 HYZ158 产量增幅(S2 相较于 S1)分别达到 0.4%~17.8%和 6.1%~17.0%, 而其产量降幅(S3 相较于 S2)分别达到 9.9%~38.3%和 16.5%~20.6% (表 1)。随播种期推迟, 2 个品种的籽粒含油量显著降低, 平均降幅达 1.0%~1.3% (S2 相较于 S1)和 0.7%~1.1% (S3 相较于 S2) (表 1)。因此, 播种期提前和推迟均显著降低冬油菜的产量和产油量水平。

2.2 播种期对光温资源利用效率的影响

播种期的变化直接影响油菜生长季中群体可利用的光温资源数量, 为探究不同播种期对光温资源的利用, 考察了生育期和有效积温以评估资源利用效率。方差分析表明, 年份、品种、播种期及其互作显著($P < 0.01$)影响各时期光能利用率(LEU)和积温生产效率(TPE) (表 2)。随播种期推迟, 2 个品种播

表 1 不同播种期对油菜籽粒产量和含油量的影响

Table 1 Effects of different sowing dates on seed yield and oil content in rapeseed

年份 Year	品种 Variety	处理 Treatment	单株产量 Yield per plant (g)	产量 Yield (kg hm^{-2})	含油量 Seed oil content (%)	产油量 Oil yield (kg hm^{-2})
2018–2019	HYZ62	S1	5.71 b	2510.6 b	45.91 d	1152.62 c
		S2	7.03 a	2957.0 a	45.33 e	1340.41 a
		S3	5.55 c	1823.4 e	44.80 f	816.88 f
	HYZ158	S1	4.22 f	2210.0 c	47.08 a	1040.47 d
		S2	5.47 d	2522.0 b	46.62 b	1175.76 b
		S3	4.93 e	2075.5 d	46.29 c	960.75 e
2019–2020	HYZ62	S1	9.22 c	3149.1 bc	44.75 b	1409.22 c
		S2	11.63 a	3445.3 a	43.61 c	1502.50 a
		S3	8.64 e	2991.0 cd	41.55 e	1242.76 e
	HYZ158	S1	8.91 d	2875.3 de	45.71 a	1314.30 d
		S2	10.71 b	3364.5 ab	42.68 d	1435.97 b
		S3	7.97 f	2670.2 e	41.30 f	1102.79 f
2020–2021	HYZ62	S1	10.62 d	3127.2 a	46.54 a	1369.08 b
		S2	15.64 b	3138.6 a	42.58 c	1456.85 a
		S3	9.38 e	2826.7 b	40.49 f	1174.61 e
	HYZ158	S1	11.51 c	2925.4 b	44.80 b	1292.63 d
		S2	18.13 a	3119.2 ab	41.40 d	1311.77 c
		S3	8.91 f	2532.5 c	40.89 e	1036.50 f
方差分析 ANOVA						
		Y	62,950.7**	206.0**	27,015.6**	19,649.5**
		V	345.1**	43.1**	122.0**	6554.2**
		S	22,001.5**	121.1**	24,230.6**	28,762.6**
		Y×V	1696.7**	0.5^{NS}	2672.3**	432.7**
		Y×S	5598.7**	6.1**	3591.9**	346.2**
		V×S	114.6**	2.3^{NS}	375.2**	464.8**
		Y×V×S	505.3**	8.1**	622.9**	1172.6**

HYZ62 和 HYZ158 分别表示品种华油杂 62 和华油杂 158。S1、S2、S3 分别表示播种期为 9 月 20 日、10 月 1 日、10 月 10 日。不同字母表示每年处理间使用 LSD 法进行多重比较的差异达显著水平($P < 0.05$)。Y、V、S 分别表示年份、品种和播种期, Y×V、Y×S、V×S 和 Y×V×S 代表因素的互作效应。*、**和 NS 分别表示差异(F 值)达 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P > 0.05$ 水平。

HYZ62 and HYZ158 represent the varieties Huayouza 62 and Huayouza 158, respectively. S1, S2, and S3 refer to sowing on September 20, October 1, and October 10, respectively. Different letters indicate significant differences among treatments within the same year at $P < 0.05$, based on the LSD multiple comparison test. Y, V, and S represent year, variety, and sowing date, respectively; Y×V, Y×S, V×S, and Y×V×S indicate interaction effects between factors. *, **, and NS indicate significance levels of $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P > 0.05$, respectively.

表 2　不同播种期对油菜光能及积温利用效率的影响

Table 2　Effects of different sowing dates on light energy and accumulated temperature use efficiency in rapeseed

年份 Year	品种 Variety	处理 Treatment	生育期 Growth period (d)	光能利用率 Light use efficiency (g MJ^{-1})			有效积温 Effective accumulated temperature (℃)	年有效积温利用率 ATUR (%)	积温生产效率 TPE (kg hm^{-2} ℃$^{-1}$ d^{-1})
				播种期–苗期 GS–SS	薹期–花期 BS–FS	全生育期 WS			
2018–2019	HYZ62	S1	215	1.79 b	2.78 c	2.48 c	2074.7	82.20	1.21 d
		S2	208	1.38 d	3.53 a	2.98 a	1867.5	80.62	1.58 a
		S3	202	1.11 e	2.41 e	2.21 d	1712.3	79.22	1.06 f
	HYZ158	S1	211	1.83 a	2.84 b	2.67 b	2010.2	81.74	1.10 e
		S2	205	1.54 c	2.44 d	2.49 c	1803.0	80.06	1.39 b
		S3	200	0.92 f	2.31 f	2.17 e	1647.8	78.58	1.25 c
2019–2020	HYZ62	S1	216	1.66 a	2.31 c	2.15 d	1919.5	78.31	1.64 e
		S2	210	1.26 c	3.03 a	2.49 a	1706.3	76.24	2.02 b
		S3	203	0.94 d	2.01 e	1.91 e	1587.3	74.91	1.88 c
	HYZ158	S1	212	1.64 b	2.28 d	2.22 b	1855.0	77.72	1.55 f
		S2	207	1.27 c	2.44 b	2.16 c	1641.8	75.54	2.04 a
		S3	201	0.82 e	1.99 f	1.86 f	1522.8	74.12	1.75 d
2020–2021	HYZ62	S1	213	1.53 a	1.83 c	1.82 c	2098.2	79.00	1.49 d
		S2	206	1.14 c	2.53 a	2.00 a	1939.3	77.70	1.61 b
		S3	200	0.77 e	1.61 f	1.60 e	1833.4	76.70	1.54 c
	HYZ158	S1	209	1.45 b	1.72 d	1.76 d	2019.2	78.40	1.44 e
		S2	203	1.00 d	2.43 b	1.83 b	1860.3	77.00	1.67 a
		S3	198	0.71 f	1.66 e	1.55 f	1754.4	75.90	1.44 e
方差分析 ANOVA									
		Y	—	5554**	19,731**	63,974**	—	—	17,702**
		V	—	306**	4792**	3742**	—	—	343**
		S	—	30,831**	18,942**	23,816**	—	—	6215**
		Y×V	—	118**	904**	11**	—	—	23**
		Y×S	—	56**	818**	468**	—	—	524**
		V×S	—	260**	3741**	4862**	—	—	72**
		Y×V×S	—	198**	1035**	797**	—	—	481**

HYZ62 和 HYZ158 分别表示品种华油杂 62 和华油杂 158。S1、S2、S3 分别表示播种期为 9 月 20 日、10 月 1 日、10 月 10 日。不同字母表示每年处理间使用 LSD 法进行多重比较的差异达显著水平($P < 0.05$)。Y、V、S 分别表示年份、品种和播种期, Y×V、Y×S、V×S 和 Y×V×S 代表因素的互作效应。*、**和 ^{NS} 分别表示差异(F 值)达 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P > 0.05$ 水平。

HYZ62 and HYZ158 represent the varieties Huayouza 62 and Huayouza 158, respectively. S1, S2, and S3 refer to sowing on September 20, October 1, and October 10, respectively. GS, SS, BS, FS, and WS represent the germination stage, seedling stage, bolting stage, flowering stage, and whole growth period, respectively. Different letters indicate significant differences among treatments within the same year at $P < 0.05$, based on the LSD multiple comparison test. Y, V, and S represent year, variety, and sowing date, respectively; Y×V, Y×S, V×S, and Y×V×S indicate interaction effects between factors. *, **, and ^{NS} indicate significance levels of $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P > 0.05$, respectively.

种—苗期 LUE 显著下降, 而 HYZ62 薹期—花期和全生育期 LUE 则先增后降, 在 S2 达最大值; S1 推迟至 S2 时, 薹期—花期 LUE 增幅达 21.2%~27.7%, 而 S2 推迟至 S3 时其降幅达 14.0%~31.6% (表 2)。随播种期推迟, 显然生育期缩短, 生育期内有效积温降低, 且积温利用率下降; 而积温生产效率先增后降, 在 S2 达最大值, 从 S1 推迟至 S2 时, HYZ62 和 HYZ158 的积温生产效率分别升高 18.8%和 20.8%, 而 S2 推迟至 S3 时, 其分别下降 16.5%和 15.9% (表 2)。因此, 适播(S2)可通过提高油菜的光温资源利用效率来提高产量水平。

2.3　播种期对个体-群体光合性状的影响

2.3.1　*叶片光合能力和冠层特性*　从光能利用的角度剖析发现, S2 的薹期—花期 LUE 显著高于 S1 和 S3 (表 2), 这可能与有机物积累和光合作用密切相关。为验证不同时期个体和群体的光合特性, 在

苗期、薹期和花期分别测量了单叶净光合速率(P_n)以及冠层性状。方差分析表明, 时期、品种、播种期及其互作显著影响单叶 P_n ($P < 0.01$) (图 1-A, B)。随着生育期推进, P_n 呈先降后增的趋势, 在薹期达最小值。当 S1 推迟至 S2 时, 3 个时期的 P_n 升高, 增幅为 2.7%~22.3%; S2 推迟至 S3 时, 在苗期和薹期 P_n 下降 13.0%~26.8%, 在花期因为整体生育期延后使 P_n 上升 4.1%~13.0% (图 1-A, B)。

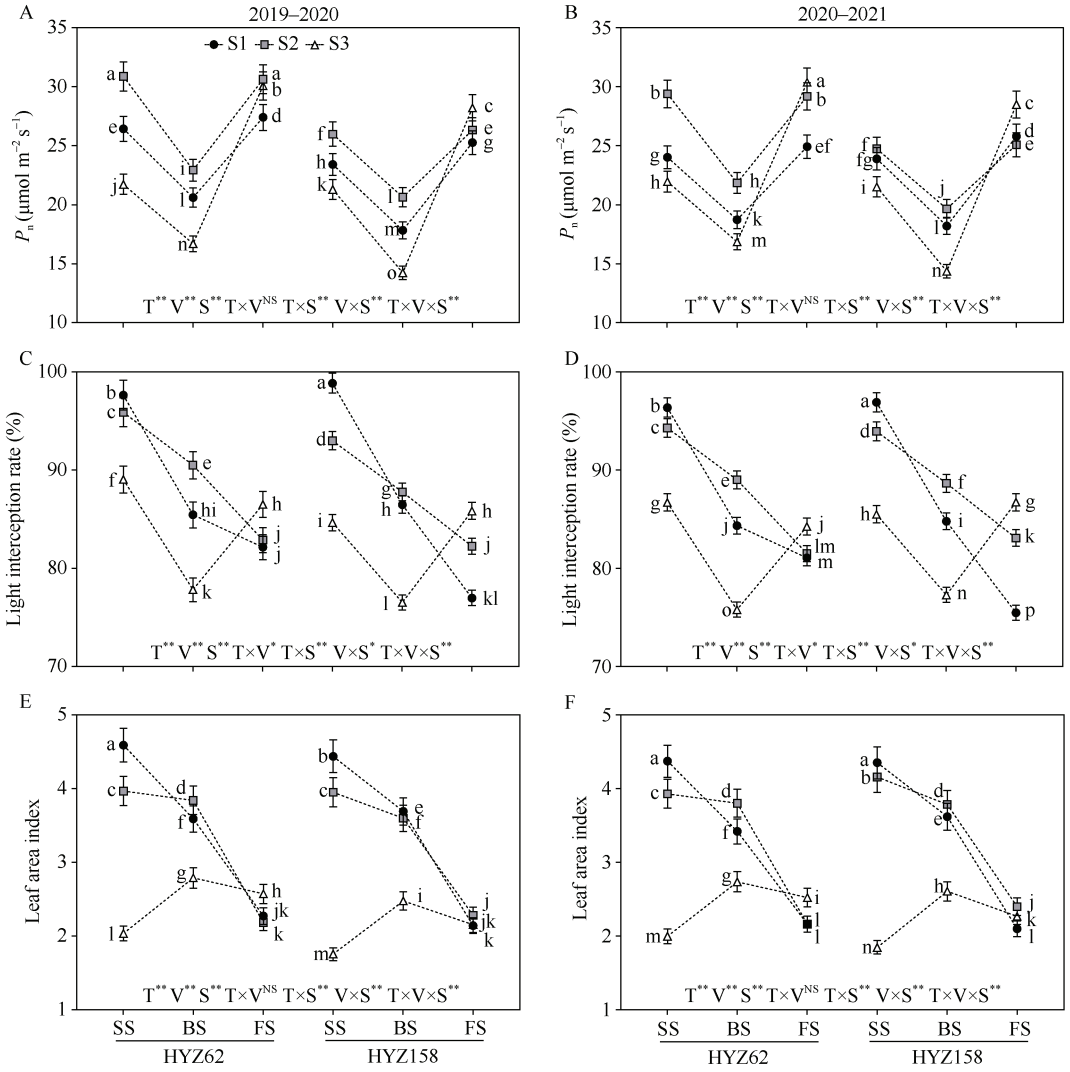


图 1 不同播种时期对个体和群体光合特性的影响

Fig. 1 Effects of different sowing dates on photosynthetic characteristics of individual plants and canopy in rapeseed

在苗期(SS)、薹期(BS)和花期(FS)测定倒三叶净光合速率(P_n, A 和 B)、冠层截光率(LIR, C 和 D)和叶面积指数(LAI, E 和 F)。HYZ62 和 HYZ158 分别表示品种华油杂 62 和华油杂 158; S1、S2、S3 分别表示播种期为 9 月 20 日、10 月 1 日、10 月 10 日。不同字母表示处理间使用 LSD 法进行多重比较差异达显著水平($P < 0.05$); T、V、S 分别表示时期、品种和播种期, T×V、T×S、V×S 和 T×V×S 代表因素的互作效应。*、**和 NS 分别表示差异(F 值)达 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P > 0.05$ 水平。

Net photosynthetic rate (P_n, A and B), canopy light interception rate (LIR, C and D), and leaf area index (LAI, E and F) of the third leaf from the top were measured at the seedling stage (SS), bolting stage (BS), and flowering stage (FS). HYZ62 and HYZ158 represent the varieties Huayouza 62 and Huayouza 158; S1, S2, and S3 represent sowing on September 20, October 1, and October 10, respectively. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ based on LSD multiple comparisons. T, V, and S represent stage, variety, and sowing date, respectively; T×V, T×S, V×S, and T×V×S indicate interaction effects. *, **, and NS represent significance at $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P > 0.05$, respectively.

从群体角度分析, 方差分析表明时期、品种、播种期及其互作显著影响截光率(LIR)和叶面积指数(LAI) ($P < 0.05$) (图 1-C~F)。随着生育期推进, 在 S1 和 S2 时 LIR 和 LAI 显著降低, 而 S3 时呈先降后增趋势, 在薹期达最小值, 群体光能利用不足。虽然在苗期 S1 的 LIR 和 LAI 高于 S2, 但到薹期和花期 S2 显著高于 S1, 2 个品种薹期和花期的 LIR 分别增加 3.7%和 3.9%, LAI 分别增加 2.2%和 1.3% (图 1-

C~F)。因此, 早播(S1)虽然能提升生育前期的群体光合能力, 但到薹期和花期其能力低于适播(S2)。

2.3.2　花期叶片碳代谢能力　　为了分析不同处理和时期下光合能力差异, 测定了花期光合作用限速酶和碳代谢关键酶活性。方差分析表明, 品种、播种期及其互作显著影响花期叶片 Rubisco、FBPase、SPS 和 SS 活性($P < 0.01$) (图 2-A~H)。随播种期推迟, Rubisco 和 FBPase 活性先增后降, 在 S2 达到最大值。S2 推迟至 S3 时, HYZ62 和 HYZ158 的 FBPase 活性降幅达 17.7%~42.2% (图 2-C, D)。随播种期推

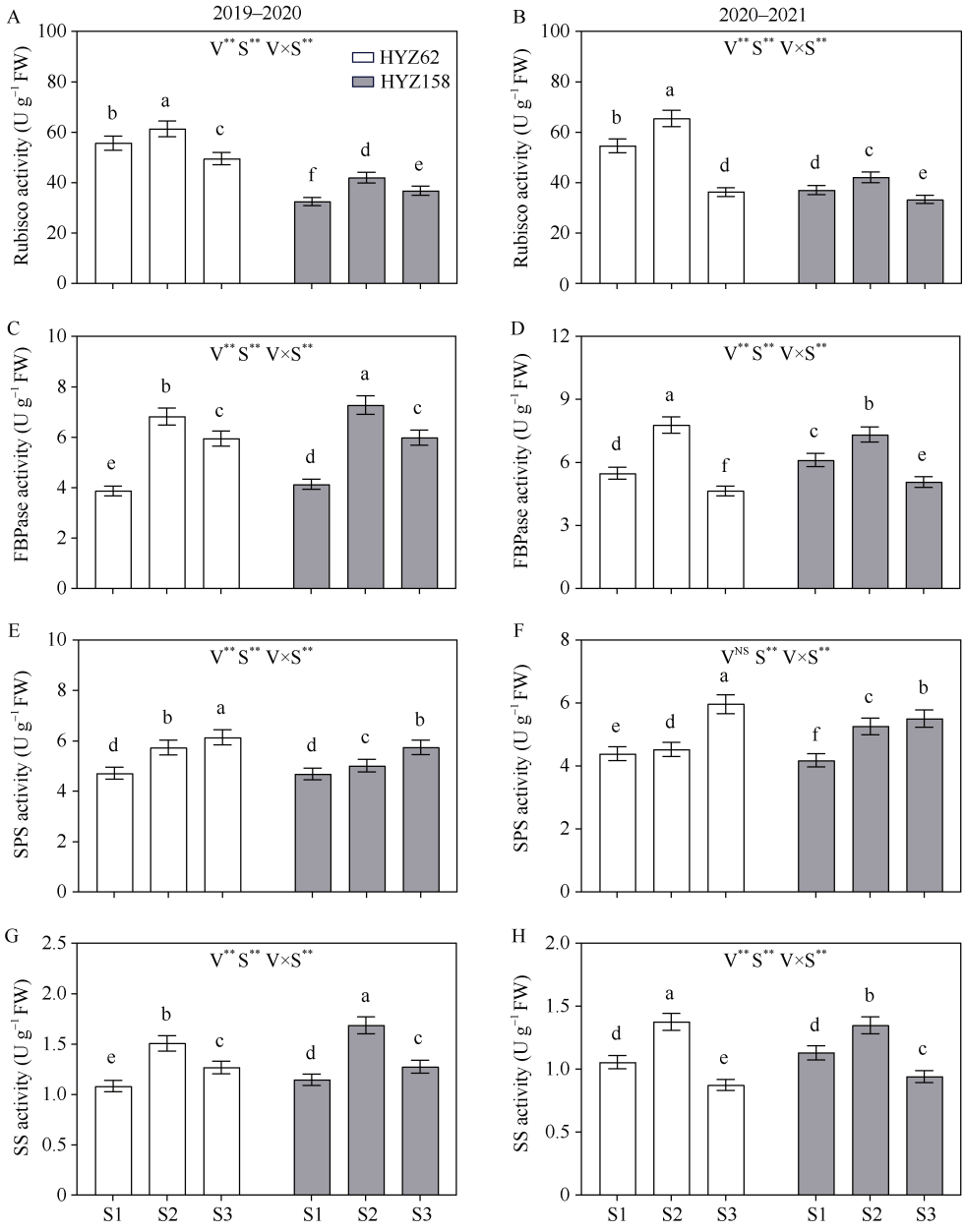


图 2　不同播种时期对叶片碳代谢相关酶活性的影响

Fig. 2　Effects of different sowing dates on the activities of carbon metabolism-related enzymes in leaves

在 2 年测定花期叶片的 Rubisco (A 和 B)、FBPase (C 和 D)、SPS (E 和 F)和 SS (G 和 H)活性。HYZ62 和 HYZ158 分别表示品种华油杂 62 和华油杂 158; S1、S2、S3 分别表示播种期为 9 月 20 日、10 月 1 日、10 月 10 日。不同字母表示处理间使用 LSD 法进行多重比较差异达显著水平($P < 0.05$)。V、S 分别表示品种和播种期, V×S 代表因素的互作效应。*、**和 NS 分别表示差异(F 值)达 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P > 0.05$ 水平。

The activities of Rubisco (A and B), FBPase (C and D), SPS (E and F), and SS (G and H) were measured in leaves at the flowering stage over two years. HYZ62 and HYZ158 represent Huayouza 62 and Huayouza 158; S1, S2, and S3 indicate sowing on September 20, October 1, and October 10, respectively. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ based on LSD multiple comparisons. V and S represent variety and sowing date, and V×S represents their interaction. *, **, and NS represent significance at $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P > 0.05$, respectively.

迟, 花期叶片 SPS 活性升高, 而花期 SS 活性先升后降, 在 S2 达最大值(图 2-E~H)。因此, 在适播(S2)时花期光合能力的增强显著提高了叶片糖代谢能力。

2.4 播种期对根冠物质运输的影响

2.4.1 根系伤流量和成分 为了解析不同播种期对根冠协同的影响, 测定了花期根系伤流液成分和非结构性碳水化合物的含量。方差分析表明, 品种、播种期及其互作显著影响花期根系伤流量、伤流中的可溶性糖含量和游离氨基酸的含量($P < 0.01$) (图 3-A~F)。随播种期推迟, HYZ62 的根系伤流量、其可溶性糖和氨基酸含量呈先升后降的趋势, 在 S2 达最大值; S2 推迟至 S3 时, 2 个品种其 2 年平均降幅分别为 34.6%、9.0%和 3.7% (图 3-A~F)。因此, 在适播(S2)下花期根系代谢旺盛且物质运输充沛, 伤流中糖类和氨基酸含量显著提高。

2.4.2 根−冠碳水化合物含量 为了进一步解析不同播种期下根系伤流产生差异的原因, 我们测定了花期叶片和根系的非结构性碳水化合物含量。方差分析表明, 品种、播种期及其互作显著影响花期叶片和根系可溶性糖、蔗糖、果糖和葡萄糖含量($P < 0.01$) (图 4)。HYZ62 与 HYZ158 的非结构性碳水化合物含量基本一致, 而根系整体糖含量显著低于叶片。随播种期推迟, 叶片蔗糖和果糖含量呈降低趋势, 在 S3 达最小值; 根系可溶性糖、蔗糖和果糖含量随播种期推迟表现为先升后降, 在 S2 达到最大值(图 4-A~F)。S2 推迟至 S3 时, HYZ62 和 HYZ158 的

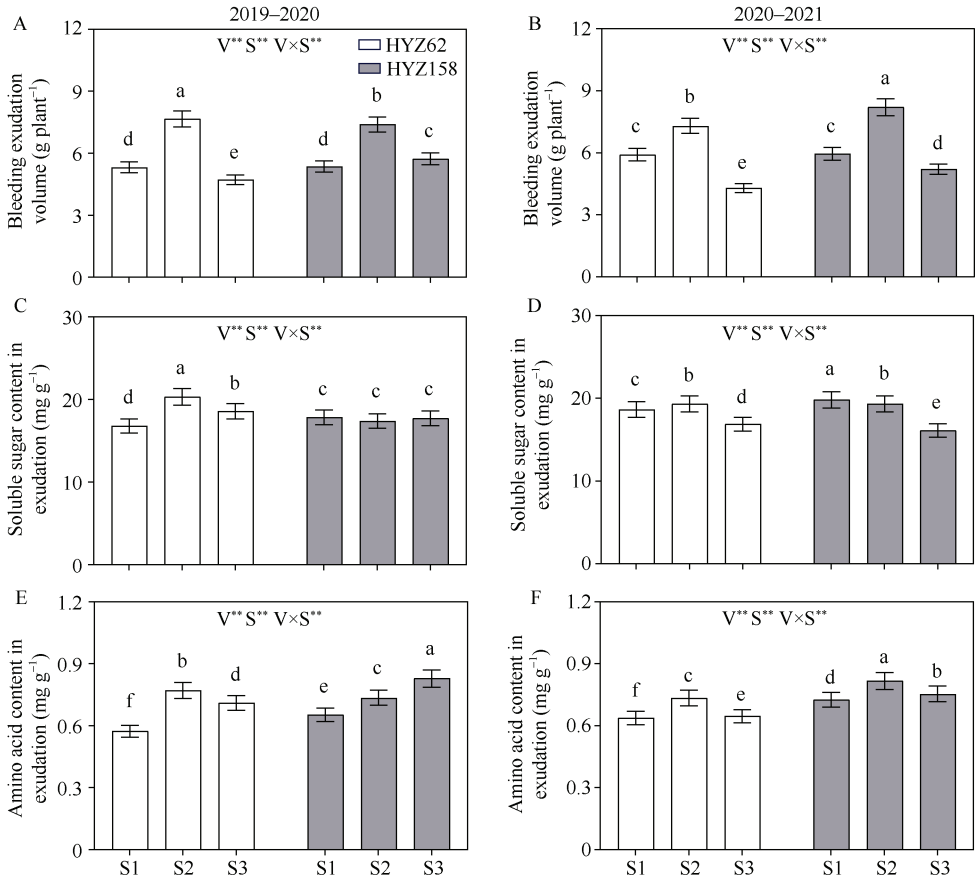


图 3 不同播种时期对根系伤流液成分的影响

Fig. 3 Effects of different sowing dates on root bleeding exudation and its composition

在 2 年测定花期根系伤流量(A 和 B)、伤流液中可溶性糖含量(C 和 D)和氨基酸含量(E 和 F)。HYZ62 和 HYZ158 分别表示品种华油杂 62 和华油杂 158; S1、S2、S3 分别表示播种期为 9 月 20 日、10 月 1 日、10 月 10 日。不同字母表示处理间使用 LSD 法进行多重比较差异达显著水平($P < 0.05$); V、S 分别表示品种和播种期, V×S 代表因素的互作效应。*、**和 NS 分别表示差异(F 值)达 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P > 0.05$ 水平。

At the flowering stage over two years, root bleeding exudation volume (A and B), soluble sugar content (C and D), and amino acid content (E and F) in the exudation were measured. HYZ62 and HYZ158 represent Huayouza 62 and Huayouza 158; S1, S2, and S3 represent sowing on September 20, October 1, and October 10, respectively. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ based on LSD multiple comparisons. V and S represent variety and sowing date, and V×S represents their interaction. *, **, and NS represent significance at $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P > 0.05$, respectively.

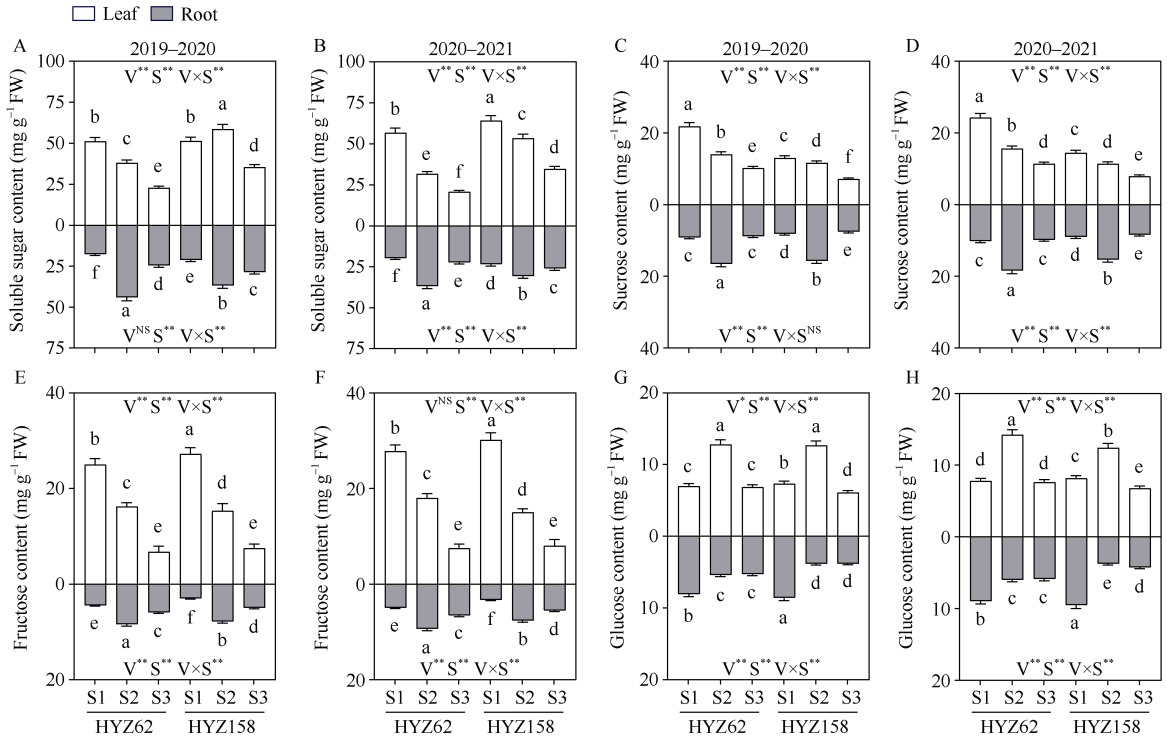


图 4　不同播种时期对根系非结构性碳水化合物的影响

Fig. 4　Effects of different sowing dates on non-structural carbohydrates in roots

在 2 年测定花期叶片和根系的可溶性糖(A 和 B)、蔗糖(C 和 D)、果糖(E 和 F)和葡萄糖(G 和 H)含量。HYZ62 和 HYZ158 分别表示品种华油杂 62 和华油杂 158; S1、S2、S3 分别表示播种期为 9 月 20 日、10 月 1 日、10 月 10 日。不同字母表示处理间使用 LSD 法进行多重比较差异达显著水平($P < 0.05$)。V、S 分别表示品种和播种期, V×S 代表因素的互作效应。*、**和 NS 分别表示差异(F 值)达 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P > 0.05$ 水平。

The contents of soluble sugars (A and B), sucrose (C and D), fructose (E and F), and glucose (G and H) in leaves and roots were measured at the flowering stage over two years. HYZ62 and HYZ158 represent Huayouza 62 and Huayouza 158; S1, S2, and S3 represent sowing on September 20, October 1, and October 10, respectively. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ based on LSD multiple comparisons. V and S represent variety and sowing date, and V×S represents their interaction. *, **, and NS represent significance at $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P > 0.05$, respectively.

叶片 2 年平均蔗糖含量分别下降 27.2%和 34.3%。S1 推迟至 S2 时, HYZ62 和 HYZ158 根系 2 年平均蔗糖含量分别升高 41.3%和 44.8%; S2 推迟至 S3 时, 其分别下降 45.2%和 46.6% (图 4-C, D)。另外, 叶片葡萄糖含量随播种期推迟则先升后降, 在 S2 达最大值。S2 推迟至 S3 时, HYZ62 和 HYZ158 叶片 2 年平均葡萄糖含量分别下降 46.7%和 48.8% (图 4-G, H)。根系葡萄糖含量随播种期的推迟呈降低趋势, 但 S2 和 S3 无显著差异(图 4-G, H)。相较于 S1 和 S3, 除葡萄糖低于早播(S1), 适播(S2)时各种可溶性糖在根系含量较高。

2.5　不同播种期下光温资源利用差异影响油菜产量

为探究在不同播种期下光温资源利用效率与产量的关系, 将本研究各指标进行主成分分析(PCA)。在 PC 得分中, PC1 和 PC2 的解释度分别为 36.5%和 30.3%, 3 个播种期的相关指标被分在不同象限中, 因此, 播种期显著影响光温资源利用效率和产量等性状(图 5-A)。在不同指标载荷图中, 研究发现产量与光能利用效率、Rubisco 活性和单株产量呈显著正相关, 且同大部分碳代谢指标落在第 2 象限。同时, 积温生产利用效率和产量在 PC1 上高度一致, 而花期 P_n 和冠层相关指标落在第 3 象限中。另外, 含油量与各种叶片糖含量呈显著正相关, 且落在第 1 象限中(图 5-B)。根据 PCA 分析, 选择部分关键指标作为光、温资源利用的观察变量进行结构方程模型分析。研究发现, 全生育期 LUE、Rubisco 活性和花期 P_n 可以显著表征光资源利用(light resource utilization, LSU), 而 TPE、ATUR 和全生育期有效积温(accumulated temperature, AT)可显著表征温资源利用(temperature resource utilization, TSU)。模型整体解释度较高, 产量和含油量分别达到 0.62 和 0.58。LSU 和 TSU 直接显著促进产量($P < 0.01$)和含油量($P < 0.05$), 而产量和含油量之间存在负调关系(图 5-C)。

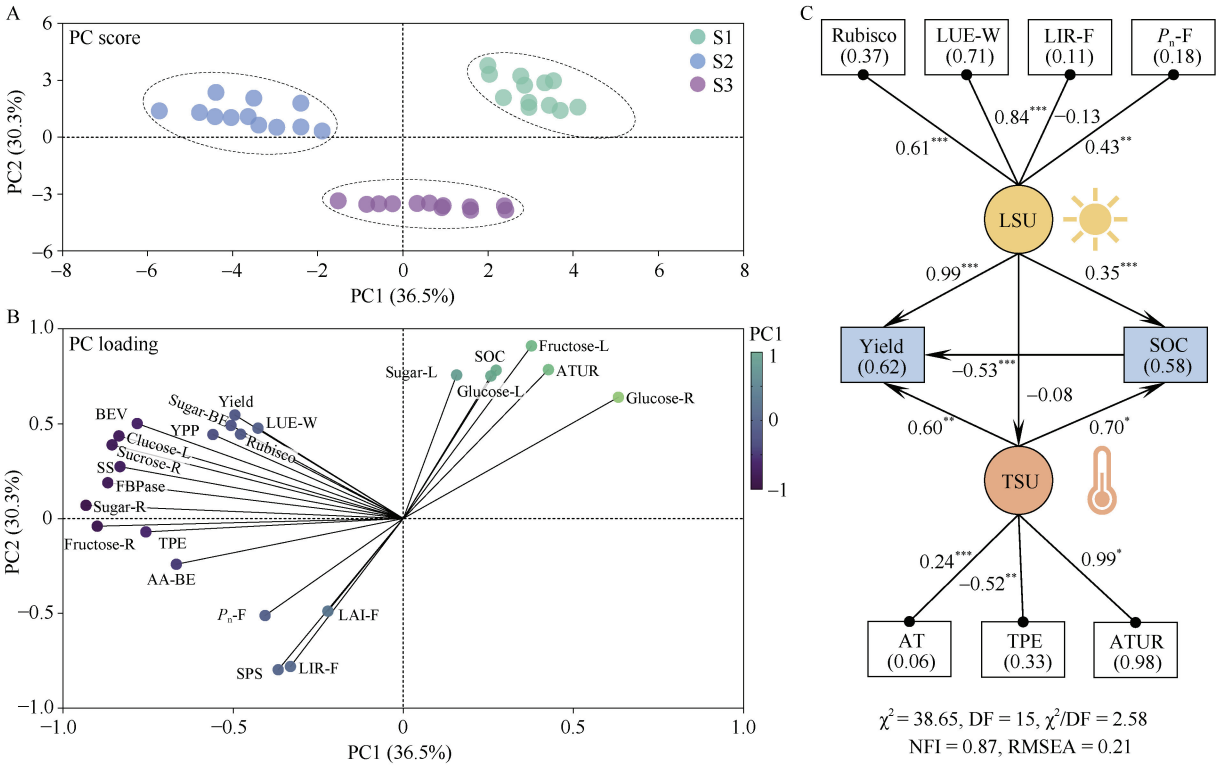


图 5 不同播种期下温光资源利用和产量的关系

Fig. 5 Relationship between light and temperature resource utilization and yield under different sowing dates

对于本研究指标(后 2 年 2 个品种 3 个处理)进行主成分分析(PCA), 分别获得主成分分数(A)和主成分载荷(B)。将关键指标表征的光、温资源利用(潜在变量)同产量和含油量进行结构方程模型(SEM)分析(C), 获得方差解释度(括号中的数字)和直接影响的回归权重(箭头旁的数字)。*、**和***分别代表显著性达 0.05、0.01 和 0.001 水平。YPP: 单株产量; SOC: 含油量; LUE-W: 全生育期光能利用效率; ATUR: 年有效积温利用率; TPE: 积温生产效率; AT: 全生育期有效积温; P_n-F、LIR-F 和 LAI-F 分别为花期的净光合速率、截光率和叶面积指数; 糖/酶-L 和-R 分别代表花期叶片和根系的糖含量和酶活性; BEV: 伤流量; Sugar-BE 和 AA-BE 分别代表伤流中可溶性糖含量和氨基酸含量; LSU 和 TSU 分别代表光、温资源利用。

Principal component analysis (PCA) was conducted for all indicators (from the last two years, two varieties, and three treatments), and the principal component scores (A) and loadings (B) were obtained. Structural equation modeling (SEM) was used to analyze the relationship between key indicators representing light and temperature resource utilization (latent variables) and yield and oil content (C). Numbers in parentheses represent the explained variance, and numbers next to arrows represent regression weights of direct effects. *, **, and *** indicate significance at $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively. YPP: yield per plant; SOC: seed oil content; LUE-W: light use efficiency during the whole growth period; ATUR: annual temperature utilization rate; TPE: temperature production efficiency; AT: effective accumulated temperature during the whole growth period; P_n-F, LIR-F, and LAI-F: net photosynthetic rate, light interception rate, and leaf area index at the flowering stage, respectively; Sugar/enzyme-L and -R: sugar content and enzyme activity in leaves and roots at the flowering stage; BEV: bleeding exudation volume; Sugar-BE and AA-BE: soluble sugar and amino acid contents in the exudation, respectively; LSU and TSU: light and temperature resource utilization, respectively.

因此, 相较于迟播(S3), 在适播(S2)条件下 LSU 和 TSU 整体水平的提高促进了油菜产量和品质的进一步提高。

3 讨论

在农业生产中, 作物的产量和品质形成与气候条件密切相关[7]。播种期差异改变光、温、水资源利用效率, 进而影响产量和品质[34]。适宜播种期能够使作物获得充足的光温资源, 可协调资源分配, 促进苗期生长与群体构建, 优化干物质积累及向籽粒转运[11]。Mendham 等[35]研究发现, 油菜花后总积温处于 550~850℃时亚麻酸含量增加, 而这与籽粒发育的最低温呈显著正相关。本试验中, 随播种期推迟油菜籽粒含油量下降, 而产油量则先增后减。因此, 早播(S1)含油量的提高并不及适播(S2)产量提升对产油量的贡献。前人研究发现, 冬前苗期的株高、LAI 和干物质积累均随有效积温的增加而增加[36]。早播虽提升含油量, 但冬前有效积温过高导致徒长[13], 叠加长江中游地区高温多雨引发的肥力速耗, 造成 12 月脱肥早薹、抗冻性下降, 春后生长弱势减产[37]。另一方面, 迟播(S3)油菜冬前营养生长期缩短, 降低了光温资源利用效率[14], 与本研究一

致。油菜迟播后出苗率降低, 入冬前生长周期有限, 积温不足导致越冬期的植株长势较弱, 叶片数及花芽分化减少, 根系及地上生物量较低, 茎秆易倒伏, 降低籽粒产量[2,15-17]。综上, 早播(S1)油菜含油量最高, 但产量和产油量较低, 同时茬口矛盾大; 而迟播(S3)油菜产量和含油量显著降低, 光温资源利用不足是产量的关键限制因素。

迟播时油菜叶片整体光合能力降低, 干物质积累量不足且向籽粒分配比例减小, 收获指数和产量显著降低[38]。本研究中, 随播种期推迟, 油菜 LUE 和 TPE 均表现为适播＞早播＞迟播; 同时, 适播地上部花期 LIR、LAI、P_n均优于早播和迟播。叶片光合生产能力除受叶片截光能力影响外, 还受到如 Rubisco、FBPase 和 PEPC 等光合关键酶活性的影响[39-40]。籽粒形成与灌浆受阻多由于蔗糖供应不足、运输受阻、卸载困难、利用率低以及库容限制, 其中, 外源施加蔗糖弥补籽粒损失试验进一步证明蔗糖供应不足是影响穗粒数和粒重的主导因素[41]。弱光胁迫降低叶片花后干物质生产能力, 改变了淀粉与蔗糖的合成比例, 蔗糖转化酶(sucrose invertase, INV)活性较高[42], 而蔗糖磷酸酶(sucrose phosphate synthase, SPS)活性较低[43], 光合产物输出减少且速率变慢, 出现“淀粉阻塞”现象, 限制了作物生长[44-45]。本研究中, 虽然早播时叶片可溶性糖、蔗糖和果糖含量最高, 但适播时花期叶片葡萄糖含量和 FBPase、Rubisco、SS 活性最高, 旺盛的花期碳代谢促进了库容扩增。SPS 活性与叶片蔗糖转运密切相关, 虽然迟播时 SPS 活性最高, 但由于光合生产能力不足, 叶片可溶性总糖含量最低, 不利于籽粒充实和油分累积。

生育期内有效积温随着播种期推迟而降低, 但早播时根系早衰, 迟播时生育期缩短、根系发育受阻[46], 均表现为根系可溶性糖含量、伤流量和伤流液中可溶性糖和氨基酸含量均低于适播, 不利于水分和养分的吸收、运输及干物质积累。低温下根系形态发生改变, 根系生物量降低, 养分利用能力降低[47]。李小勇等[48]研究发现, 迟播削弱了根系长势, 越冬期根系发育受阻, 氮素利用率下降, 对籽粒品质形成负面影响。因此, 适播时光温资源利用效率的提高促进了油菜生长发育时期的碳代谢能力和叶片碳水化合物的积累, 同时促进根系物质运输能力, 从而精准在花期“扩源、提流、增库”, 最终作用于产量和品质。

本研究表明, 光、温资源的利用与实际产量和含油量呈显著正相关(图 5)。适时播种能够提高积温生产效率和光能利用率, 关键在于适播时油菜拥有协调的根冠关系、较高的群体光合能力及与早播同样充足的温光资源储备。同时, 适播时叶片 SS 活性较高, 促进了叶片内的蔗糖分解, 虽然蔗糖含量不及早播, 但蔗糖代谢旺盛加速碳源输送到籽粒, 有利于产量和品质的提高。因此, 长江中游地区迟播油菜产量最重要的限制因素是光温资源利用效率不足。为解决迟播低产问题, 首先应筛选生育期短、低温适应性强的早熟高产品种, 缩短冬前营养生长期, 提升温光利用效率; 再者, 适度增加种植密度, 补偿迟播导致的群体生物量和截光率的损失, 并配套精准氮肥管理, 缓解根系发育受阻问题[48]; 针对迟播油菜冬前积温不足的特点, 增施磷、钾肥促进根系扩展, 也可结合覆膜保墒提高地温, 增强越冬期抗逆性。这些措施可协同改善“源-库-流”关系, 为迟播油菜稳产提供技术支撑。

4　结论

本研究通过 3 年田间试验阐明光能利用效率和积温生产效率随着播种期推迟呈先升后降, 适播(10 月 1 日)显著优化光温资源利用效率, 平均积温生产效率和全生育期光能利用率较早播(9 月 20 日)和迟播(10 月 10 日)分别提高 20.0%和 15.0%。在适播条件下, 花期冠层截光率、净光合速率及叶片碳代谢相关 Rubisco、FBPase 和 SS 活性达峰值, 促进糖类合成、蔗糖分解向籽粒转运, 产油量达到最高。相较于适播, 迟播时因冬前积温不足导致花芽分化减少, 根系伤流量降低 54.7%, 平均减产 19.4%。综上, 长江中游地区油菜适播(10 月 1 日)通过协调“光温-碳代谢-根系运输”链实现高产优质, 而光温资源利用效率不足是迟播油菜产量提升的重要限制因素, 本研究为长江中游地区茬口矛盾区迟播栽培提供了理论依据。

References

[1] Li L F, Olsen K M. To have and to hold: selection for seed and fruit retention during crop domestication. Curr Top Dev Biol, 2016, 119: 63–109.

[2] Li X Y, Zuo Q S, Chang H B, et al. Higher density planting benefits mechanical harvesting of rapeseed in the Yangtze River Basin of China. Field Crops Res, 2018, 218: 97–105.

[3] Zhang Y F, Wu H, Yao M Y, et al. Estimation of nitrogen runoff loss from croplands in the Yangtze River Basin: a meta-analysis. Environ Pollut, 2021, 272: 116001.

[4] Deng N Y, Grassini P, Yang H S, et al. Closing yield gaps for rice self-sufficiency in China. Nat Commun, 2019, 10: 1725.
[5] Yu X, Xu L, Yuan S, et al. Resource use efficiencies, environmental footprints and net ecosystem economic benefit of direct-seeded double-season rice in central China. J Clean Prod, 2023, 393: 136249.
[6] Rizzo G, Monzon J P, Tenorio F A, et al. Climate and agronomy, not genetics, underpin recent maize yield gains in favorable environments. Proc Natl Acad Sci USA, 2022, 119: e2113629119.
[7] 张树杰, 张春雷. 气候变化对我国油菜生产的影响. 农业环境科学学报, 2011, 30: 1749–1754.
Zhang S J, Zhang C L. Influences of climate changes on oilseed rape production in China. J Agro-Environ Sci, 2011, 30: 1749–1754 (in Chinese with English abstract).
[8] MacDuff J H, Hopper M J, Wild A. The effect of root temperature on growth and uptake of ammonium and nitrate by *Brassica napus* L. in flowing solution culture: I. GROWTH. J Exp Bot, 1987, 38: 42–52.
[9] Farooq M, Basra S M A, Rehman H, et al. Seed priming enhances the performance of late sown wheat (*Triticum aestivum* L.) by improving chilling tolerance. J Agron Crop Sci, 2008, 194: 55–60.
[10] Caviglia O P, Melchiori R J M, Sadras V O. Nitrogen utilization efficiency in maize as affected by hybrid and N rate in late-sown crops. Field Crops Res, 2014, 168: 27–37.
[11] 李强, 陈跃华, 林萍, 等. 播期对冬油菜干物质积累及经济性状的影响. 西南农业学报, 2010, 23(1): 51–55.
Li Q, Chen Y H, Lin P, et al. Effects of sowing date on dry matter accumulation and economic characteristics of winter rapeseed. Southwest China J Agric Sci, 2010, 23(1): 51–55 (in Chinese with English abstract).
[12] Siddik M A, Zhang J, Chen J, et al. Responses of indica rice yield and quality to extreme high and low temperatures during the reproductive period. Eur J Agron, 2019, 106: 30–38.
[13] 马霓, 张春雷, 李俊, 等. 播期和密度对免耕直播油菜生长及产量的影响. 湖北农业科学, 2010, 49: 1580–1583.
Ma N, Zhang C L, Li J, et al. Effects of sowing date and plant density on growth and yield of direct seeding rapeseed (*Brassica napus* L.) under no tillage cultivation condition. Hubei Agric Sci, 2010, 49: 1580–1583 (in Chinese with English abstract).
[14] 陆志峰, 鲁剑巍, 任涛, 等. 播期对‘中双 11 号’油菜干物质和养分积累的影响. 中国农学通报, 2014, 30(6): 140–147.
Lu Z F, Lu J W, Ren T, et al. Effects of sowing date on dry matter and nutrient accumulation of ‘Zhongshuang11’. Chin Agric Sci Bull, 2014, 30(6): 140–147 (in Chinese with English abstract).
[15] Scott R K, Ogunremi E A, Ivins J D, et al. The effect of sowing date and season on growth and yield of oilseed rape (*Brassica napus*). J Agric Sci, 1973, 81: 277–285.
[16] Ozer H. Sowing date and nitrogen rate effects on growth, yield and yield components of two summer rapeseed cultivars. Eur J Agron, 2003, 19: 453–463.
[17] Sturm D J, Kunz C, Peteinatos G, et al. Do cover crop sowing date and fertilization affect field weed suppression? Plant Soil Environ, 2017, 63: 82–88.
[18] 巩若琳, 宋波, 杨志叶, 等. 迟播和密度对不同油菜品种抗倒伏及产量的影响. 作物学报, 2023, 49: 2777–2792.
Gong R L, Song B, Yang Z Y, et al. Effects of sowing date and density on lodging resistance and yield of different rapeseed cultivars. Acta Agron Sin, 2023, 49: 2777–2792 (in Chinese with English abstract).
[19] Luo T, Zhang J, Khan M N, et al. Temperature variation caused by sowing dates significantly affects floral initiation and floral bud differentiation processes in rapeseed (*Brassica napus* L.). Plant Sci, 2018, 271: 40–51.
[20] Dogiwal G, Pannu R K, Satishkumar, et al. Effect of sowing dates on allocation of current photosynthates to different plant parts at various growth stages of wheat varieties. Ann Biol, 2005, 21: 23–27.
[21] Huang M, Fang S L, Cao F B, et al. Early sowing increases grain yield of machine-transplanted late-season rice under single-seed sowing. Field Crops Res, 2020, 253: 107832.
[22] Hafeez A, Ali S, Ma X L, et al. Potassium to nitrogen ratio favors photosynthesis in late-planted cotton at high planting density. Ind Crops Prod, 2018, 124: 369–381.
[23] Waalen W, Øvergaard S I, Åssveen M, et al. Winter survival of winter rapeseed and winter turnip rapeseed in field trials, as explained by PPLS regression. Eur J Agron, 2013, 51: 81–90.
[24] Kamh M, Wiesler F, Ulas A, et al. Root growth and N-uptake activity of oilseed rape (*Brassica napus* L.) cultivars differing in nitrogen efficiency. J Plant Nutr Soil Sci, 2005, 168: 130–137.
[25] Wang G L, Ding G D, Li L, et al. Identification and characterization of improved nitrogen efficiency in interspecific hybridized new-type *Brassica napus*. Ann Bot, 2014, 114: 549–559.
[26] 徐冉, 陈松, 徐春梅, 等. 施氮量对籼粳杂交稻甬优 1540 产量和氮肥利用效率的影响及其机制. 作物学报, 2023, 49: 1630–1642.
Xu R, Chen S, Xu C M, et al. Effects of nitrogen fertilizer rates on grain yield and nitrogen use efficiency of Japonica-indica hybrid rice cultivar Yongyou 1540 and its physiological bases. Acta Agron Sin, 2023, 49: 1630–1642 (in Chinese with English abstract).
[27] 廖桂平, 官春云. 甘蓝型冬油菜(*Brassica napus*)干物质积累、分配与转移的特性研究. 作物学报, 2002, 28: 52–58.
Liao G P, Guan C Y. Study on characteristics of dry matter accumulation, distribution and transfer of winter rapeseed (*Brassica napus*). Acta Agron Sin, 2002, 28: 52–58 (in Chinese with English abstract).
[28] Schubert S, Mengel K. Effect of light intensity on proton extrusion by roots of intact maize plants. Physiol Plant, 1986, 67: 614–619.
[29] Tang M, Cheng W X, Zeng H, et al. Light intensity controls rhizosphere respiration rate and rhizosphere priming effect of soybean and sunflower. Rhizosphere, 2019, 9: 97–105.
[30] 娄洪祥, 黄肖玉, 江萌, 等. 长江流域迟播甘蓝型油菜播种期和播种量优化配置研究. 作物学报, 2024, 50: 2091–2105.
Lou H X, Huang X Y, Jiang M, et al. Optimal allocation of sowing date and sowing rate of late-sowing rapeseed in the Yangtze River Basin. Acta Agron Sin, 2024, 50: 2091–2105 (in Chinese with English abstract).
[31] 谌洁, 吕腾飞, 王志强, 等. 青菜/油菜茬口下水稻栽植方式对温光资源利用和产量的影响. 应用生态学报, 2022, 33: 405–414.

Shen J, Lyu T F, Wang Z Q, et al. Effects of planting methods on the utilization of temperature and sunshine resources and yield of rice under cabbage/rape-paddy cropping system. Chin J Appl Ecol, 2022, 33: 405–414 (in Chinese with English abstract).

[32] Lou H X, Zhao B W, Peng Y, et al. Auxin plays a key role in nitrogen and plant density-modulated root growth and yield in different plant types of rapeseed. Field Crops Res, 2023, 302: 109066.

[33] 聂晓玉, 李真, 王天尧, 等. 种植密度对角果期弱光胁迫油菜籽粒油脂积累的影响. 作物学报, 2024, 50: 493–505.
Nie X Y, Li Z, Wang T Y, et al. Effect of planting density and weak light stress at pod-filling stage on seed oil accumulation in rapeseed. Acta Agron Sin, 2024, 50: 493–505 (in Chinese with English abstract).

[34] Chaudhary A, Sewhag M, Hooda V S, et al. Effect of different dates of sowing on yield attributes, yield and quality of Barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. J Appl Nat Sci, 2017, 9: 129–132.

[35] Mendham N J, Shipway P A, Scott R K. The effects of delayed sowing and weather on growth, development and yield of winter oil-seed rape (*Brassica napus*). J Agric Sci, 1981, 96: 389–416.

[36] Al Hoda Asghari B, Heravan E M, Alizadeh B, et al. Oil content, seed yield and morphological changes of canola cultivars in response to different sowing dates. Crop Res, 2018, 53: 38.

[37] 张亚杰, 李京, 彭红坤, 等. 油菜生育期动态模拟模型的构建. 作物学报, 2015, 41: 766–777.
Zhang Y J, Li J, Peng H K, et al. Dynamic simulation model for growth duration of rapeseed (*Brassica napus*). Acta Agron Sin, 2015, 41: 766–777 (in Chinese with English abstract).

[38] Gao J, Zhao B, Dong S T, et al. Response of summer maize photosynthate accumulation and distribution to shading stress assessed by using $^{13}CO_2$ stable isotope tracer in the field. Front Plant Sci, 2017, 8: 1821.

[39] Sharwood R E, Sonawane B V, Ghannoum O. Photosynthetic flexibility in maize exposed to salinity and shade. J Exp Bot, 2014, 65: 3715–3724.

[40] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 等. 大田遮荫对夏玉米光合特性的影响. 作物学报, 2007, 33: 216–222.
Zhang J W, Dong S T, Wang K J, et al. Effects of shading in field on photosynthetic characteristics in summer corn. Acta Agron Sin, 2007, 33: 216–222 (in Chinese with English abstract).

[41] Hiyane R, Hiyane S, Tang A C, et al. Sucrose feeding reverses shade-induced kernel losses in maize. Ann Bot, 2010, 106: 395–403.

[42] Hu J, Ren B Z, Dong S T, et al. Poor development of spike differentiation triggered by lower photosynthesis and carbon partitioning reduces summer maize yield after waterlogging. Crop J, 2022, 10: 478–489.

[43] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 等. 大田遮阴对夏玉米淀粉合成关键酶活性的影响. 作物学报, 2008, 34: 1470–1474.
Zhang J W, Dong S T, Wang K J, et al. Effects of shading in field on key enzymes involved in starch synthesis of summer maize. Acta Agron Sin, 2008, 34: 1470–1474 (in Chinese with English abstract).

[44] Souza R P, Machado E C, Silva J A B, et al. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. Environ Exp Bot, 2004, 51: 45–56.

[45] Stitt M, Zeeman S C. Starch turnover: pathways, regulation and role in growth. Curr Opin Plant Biol, 2012, 15: 282–292.

[46] Peng B, Liu X W, Dong X J, et al. Root morphological traits of winter wheat under contrasting environments. J Agron Crop Sci, 2019, 205: 571–585.

[47] Wu W, Duncan R W, Ma B L. Quantification of canola root morphological traits under heat and drought stresses with electrical measurements. Plant Soil, 2017, 415: 229–244.

[48] 李小勇, 顾炽明, 刘康, 等. 施氮量对迟播油菜氮素利用和产量品质的影响. 中国农业科学, 2021, 54: 3726–3736.
Li X Y, Gu C M, Liu K, et al. Effects of nitrogen application rate on nitrogen use efficiency, yield and quality of late sowing rapeseed. Sci Agric Sin, 2021, 54: 3726–3736 (in Chinese with English abstract).