

顾汉柱,王琛,张瑛,等.水稻茎秆抗倒伏评价及其生理机制研究进展[J].江苏农业科学,2023,51(21):1-7.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.21.001

水稻茎秆抗倒伏评价及其生理机制研究进展

顾汉柱,王琛,张瑛,吴昊,肖治林,景文疆,张耗

(扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心,江苏扬州 225009)

摘要:倒伏是严重影响水稻产量和品质的重要因素之一,随着水稻群体数量和产量的进一步提高,增加了倒伏的潜在风险,水稻高产与倒伏的矛盾日益突出。茎秆作为水稻抗倒伏的主要研究对象,在水稻抗倒伏方面发挥着主要作用,因此,理解茎秆抗倒伏的生理机制是进一步改善高产品种抗倒伏能力的重要环节。本文阐述了水稻倒伏的类型和评价方法,并依据前人研究梳理了水稻茎秆的力学特性、形态学特性(株高、节间长度、秆壁厚和茎秆直径)、生理特性(非结构性碳水化合物、木质素生物合成、植物激素)、品种差异、水分管理及肥料管理在水稻抗倒伏方面的研究进展,最后提出了目前存在的问题以及今后的研究方向,旨在为提高水稻抗倒伏能力,实现水稻高产稳产优质目标提供参考和指导。

关键词:水稻;抗倒伏;生理机制;水氮管理

中图分类号:S511.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)21-0001-06

水稻是最重要的谷类作物之一,养活了世界 50% 以上的人口,也是我国栽培面积最大、总产量最高的粮食作物之一。作为全球第一大水稻生产国,水稻的生产状况直接关系到我国粮食安全问题。长期以来,尽管水稻生产水平已得到了很大的提高,但倒伏问题始终是水稻产量损失的重要影响因素。水稻倒伏主要分为茎倒伏和根倒伏 2 种类型(表 1)。针对倒伏原因,研究人员通过改善水稻茎秆的形态和生理特性,调整植株密度,降低氮素量,培育抗倒伏品种和改善田间水分管理等方法来降低水稻的倒伏率。本文基于前人的研究结果,概述了水稻茎秆抗倒伏评价及生理机制,以期水稻抗倒伏与高产提供依据和指导。

1 评价方法

力学判定法和模型评价法是国际对水稻茎秆抗倒伏的主要评价方法。而倒伏指数和节间抗折力是评价水稻抗倒伏能力的主要指标。其中倒伏

指数是目前较公认的评价指标,其定义为:某群体平均倒伏级与倒伏面积的乘积,或某群体各倒伏级的加权总和与群体总株数的比值^[1]。节间抗折力的定义为:将基部节间水平放在 2 个距离固定的支点上,然后施力于节间中点致其折断,此力大小即为节间抗折力。水稻茎秆抗倒伏能力在此方法中可被直观反映。但有研究者表示此方法对表现水稻茎秆抗倒伏能力方面并非完美,而水稻的实际抗倒伏能力应该表现在作物本身的整株抗推力^[2]。也有研究认为,相对于倒伏指数评价,根据茎秆的物理强度来评定水稻抗倒伏能力可能更加准确^[3]。随着研究进展,虽然前人在水稻抗倒伏能力方面作出诸多评价方法,但茎秆力学评价方法依然是在实际应用中最为广泛且应用效果最好的评价方法。

随着科技进步,作物模型的开发及应用将作物生育规律转向了定量分析,使倒伏模型的研究得到了更多关注。例如在综合了自然环境及茎秆性状等因素的条件下,列出各种关于作物倒伏性状关系公式的水稻茎秆力学模型,为预测及综合评价水稻茎秆抗倒伏能力提供了科学的方法。Gui 等利用径向基函数(RBF)神经网络分析方法,建立了水稻形态特征和抗倒伏能力的数学模型^[4],为建立快速准确的株型评价机制及确定最优的种质资源提供了依据。这些模型方法的出现不仅为水稻抗倒伏相关性状的研究建立了客观科学的基础,还体现了未来倒伏模型的发展潜力。此外,随着人工智能和计

收稿日期:2023-02-11

基金项目:国家自然科学基金(编号:32071944);江苏省“六大人才高峰”高层次人才项目(编号:SWYY-151);江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)。

作者简介:顾汉柱,男,江苏连云港人,硕士研究生,主要从事水稻栽培生理研究。E-mail:guhanzhu2022@163.com。

通信作者:张耗,教授,主要从事水稻高产生理与栽培管理研究。E-mail:haozhang@yzu.edu.cn。

表 1 水稻倒伏类型对比

项目	茎倒伏			根倒伏
	弯曲型	挫折型	扭转型	
发生部位	水稻基部茎节的折断或弯曲,一般发生在茎秆基部第 1 至第 3 节间			水稻植株根际
表现	茎秆并未折断,只是出现了超过 90°的弯曲而发生的倒伏现象	茎秆发生折断而引起的倒伏现象	茎秆连同根部被外力从土壤里拔出而发生的倒伏	根部出现倾斜而发生的倒伏现象
外因	单位面积穗数过多、穗偏大和生育中后期施肥过多	稻田排水条件差,土壤通气状况不良,土壤耕层较浅,生长前期施氮过多,深水灌溉,稻田群体密度较大	常发生于狂风暴雨天气后	抛秧种稻和直播种稻,稻田排水条件差的烂泥田和盐碱较重稻田
内因	品种的植株高度过高、茎秆组织机械强度和韧性较弱,品种差异等			水稻根系入土浅和下层根系发育不良,品种差异等

算机网络技术的发展,智能遥感法在近年也受到关注,例如使用无人机技术监控作物倒伏状况^[5]。

2 水稻茎秆抗倒伏特征

2.1 茎秆抗倒伏的力学特征

茎秆作为水稻最重要的支撑结构,其基部节间的抗折力大小直接表现水稻抗倒伏能力。茎秆的力学特征包括抗折力和强度,抗折力是指在外力作用下,茎秆能够承受的最大外力,强度是指单位面积内的极限承载能力。通常茎秆的抗折力与其结构有关。从力学角度研究水稻茎秆抗倒伏问题,主要考虑其抗倒伏性能与力学特征之间的关系。水稻茎秆作为一种植物材料,其本身具有一定的抗折能力,但是在外力作用下,茎秆内的植物组织结构发生变化,影响了水稻茎秆的机械组织、薄壁组织以及维管束等组织的结构形式,从而影响了水稻茎秆在外力作用下的抗折力和强度^[6]。导致水稻植株下弯的力可分为内力和外力。内力指水稻植株的自重,表现为当植株遇到外力时,其重心位置发生变化,由原来的直立状态变为下弯状态。外力则指外力对植株所造成的伤害,包括风折、雨折和人为机械损伤等,当植株受到外力作用时,首先会在重力的作用下产生一个由重心到节间的弯矩,随后弯矩反向作用于茎基部节间而形成一个重力的方向相反的分力。由于水稻植株具有很大的弹性,分力方向与重力方向相反,会将茎秆拉弯而不是压弯。因此可以根据茎秆受外力后产生弯矩在不同节间处的分布来确定茎秆抗倒伏能力。由于倒伏多发生在茎秆基部,所以基部节间的机械强度在很大程度上决定了茎秆的抗倒伏能力,基部节间的机械强度可用抗弯折力表示。为了更准确地评价茎

秆的物理特性,可以用下面的参数予以量化:(1)全株加在基部节间的弯矩($WP, g/cm$), $WP = SL \times FW$,其中, SL 为基部节间折断部位到主茎顶端的距离(cm), FW 为基部节间折断部位到主茎顶端的鲜质量(g)。(2)折断时的弯矩($M, g/cm$), $M = L \times F/4$, L 为使基部被测节段折断时施加的力(g), F 为2个支点间的距离(cm)。(3)断面模数(Z, mm^3), $Z = (a_1^3b_1 - a_2^3b_2)/(4a_1)$, a_1 和 a_2 表示短轴的外径和内径, b_1 和 b_2 表示长轴的外径和内径,单位 mm 。(4)代表茎秆材质强度的弯曲应力($BS, g/mm^2$), $BS = M/Z^{[7]}$ 。

2.2 茎秆抗倒伏的形态学特征

2.2.1 株高 株高作为影响水稻抗倒性的重要因素,一直受到学者们的重点关注。株高在水稻的整个生育期均与抗倒伏性密切相关^[8]。相关研究表明,水稻抗倒性与茎粗呈正相关,与株高呈负相关。即高秆水稻较易倒伏,矮秆水稻则不易倒伏^[9-11]。主要原因是植株高度的降低可使其具有相对较低的重心并减少植株基部茎上负荷,进而增加植株本身对倒伏的耐受性。因此,水稻半矮秆品种就是通过缩减了节间长度来降低植株高度,进而提高了其对倒伏的耐受性。研究还发现,近年来水稻产量无法得到突破性提高的部分原因就是较低的株高^[12]。株高的适当增高有利于增加水稻的生物学产量,保持植株良好的群体透光率,进而提高稻米产量。因此,在株高对水稻倒伏性和产量影响的矛盾下,选择合适的株型是解决此矛盾的必要前提。

2.2.2 节间长度 水稻茎秆的功能不仅体现在运输和贮藏方面,同时还具有支持的功能^[13]。然而,在现代水稻实际生产中,屡屡出现水稻大面积倒伏的现象。水稻植株的抗倒伏能力与茎秆形态和力

学等性状密切相关^[14]。从茎秆形态来看,茎秆节间长度被认为是体现水稻抗倒伏能力的一项重要指标,较短的节间长度可以明显改善茎秆结构,从而提高抗倒伏能力^[15]。多项研究表明,分蘖节向上的第 2、第 3 节间长度与茎粗差异明显,节间长和茎较细是倒伏植株的主要特征;基部节间长度变化是影响茎秆抗倒伏能力的主要因素^[16]。从力学角度分析,内外因素影响下,水稻茎秆发生倒伏的根本原因是水稻地上部的负载(弯矩)大于茎秆的抗折断能力^[17]。因此,第 2、第 3 节间越短则抗挫折性越强,而上位节间尤其穗茎节间越长,从剑叶鞘中抽出越多,越易发生弯曲型倒伏。

2.2.3 秆壁厚、茎秆直径 在水稻茎秆抗倒伏关系中,水稻茎秆的秆壁厚和秆直径直接影响了其本身的抗倒伏能力^[18]。水稻基部节间长度、叶鞘长度和茎的横截面积直接影响着水稻茎秆的秆直径和茎秆强度。研究发现,水稻茎秆的第 1 至第 3 节间的抗倒伏性与茎秆的秆直径及秆壁厚呈正相关。植株的茎秆直径在第 1 个节间通常较大,越往植株的上方则茎秆直径越小^[19-20]。同时,水稻茎秆直径和茎秆强度与距植物基部的最后一个节间的长度、叶鞘长度和茎的横截面积密切相关^[21]。在谷类作物中,较重和较粗的茎秆赋予了植株本身较强的抗倒伏能力,并且茎秆粗细与茎秆直径和水稻最低 3 个节间的抗折力密不可分^[22]。前人研究发现,植株穗成熟的天数与倒伏呈负相关,茎秆直径、秆长、穗质量和穗长均与水稻抗倒伏呈显著正相关;稻穗在成熟期受风雨等环境因素的影响,进而导致茎秆向土壤方向的弯曲是倒伏的主要原因^[23]。综上,水稻秆壁厚和茎秆直径的增大可在提高茎秆强度的同时增强茎秆的抗折力,进而使水稻茎秆在应对植株本身压力的同时增强对自然环境的适应能力。

2.3 水稻茎秆抗倒伏的生理特性

2.3.1 非结构性碳水化合物 一直以来,非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate,简称 NSC)作为水稻茎秆的重要组成部分,其含量的多少直接影响茎秆的强度,进而决定了水稻的抗倒性。薄壁组织细胞中的淀粉和可溶性糖是 NSC 的主要组成部分^[3]。研究发现,相比于水稻,旱稻中的淀粉和可溶性糖含量明显较低,其节间的充实度较差,机械强度低^[24]。随着节间充实度的降低,其节间同化物含量减少,茎秆的抗倒性也随之下降。因此,提高茎鞘基部 NSC 的含量可有效提高水稻抗倒

伏能力。另一方面,水稻近等基因系的研究发现, QTL 位点 *prl5* 能够显著增加 NSC 的积累量,提高茎秆基部节间的机械强度,从而提高水稻抗倒伏能力。另外一个位点 *lrl5* 通过降低上部叶片的衰老速度,增加上部茎秆的淀粉含量,从而增强水稻抗倒伏能力^[25]。因此,如何调控茎鞘 NSC 积累与运转是增强水稻抗倒伏能力并提高水稻产量是目前关注的热点问题。

2.3.2 木质素生物合成 木质素和纤维素是细胞壁的主要成分,它们对于植物活力以及抵抗包括植物倒伏在内的生物和非生物胁迫至关重要。水稻茎秆中主要由木质素(10%~20%)、纤维素(60%~70%)等成分组成^[26]。而维管束中高浓度的木质素可以增强细胞壁强度,提高植物茎的物理强度,并且水稻基部第 2 节间的总木质素含量与茎的断裂稳定性和弹性密切相关。研究发现,突变水稻基因型的茎秆和次生细胞壁强度是由于大量纤维素、木质素和半纤维素的积累作用,并且细胞壁中的木质素和纤维素含量的增加也增强了水稻茎秆的抗倒伏性^[27-28]。另外,水稻脆秆突变体 *bc1* 在遭受机械损伤后,细胞壁中纤维素的积累减少,导致其木质素含量升高,并且其细胞壁中木质素和纤维素含量的增加导致其木质素含量与细胞壁木质素含量呈正相关。并且, *bc1* 突变体的细胞壁中木质素含量的升高降低了细胞壁的机械强度^[29]。因此,在研究水稻茎秆抗倒伏生理特性时,通常需要通过检测茎秆中木质素和纤维素含量来反映其抗倒伏能力,水稻茎秆的机械强度与其含量直接相关,进而决定着植株茎秆倒伏指数。

2.3.3 植物激素 植物激素是调节植物生长发育的重要组分,同时也在植株抗倒伏能力中发挥着至关重要的作用^[30]。Cai 等研究发现,吲哚-3-乙酸(IAA)抑制了植物分蘖率,在低氮条件下外施玉米素(Z)可促进分蘖的发生^[31]。此外,玉米素(Z)激素通过影响 Z 含量,可以增强植物根系在土壤中的结构稳定性,使植物能够耐受倒伏胁迫环境。迄今为止,水稻中报道了许多与侏儒症相关的突变体,其中一些已被表征为缺乏赤霉素(GA)或 GA 不敏感突变体。GA 在植物的许多发育过程中发挥着关键作用,包括枝条和茎的伸长以及植株高度,并且这些特征与倒伏压力密切联系。Cho 等研究发现, *OsWOX3A* 参与了赤霉素生物合成途径的负反馈调节;然而,外源 GA₃ 的应用此时完全保护了其功能,

这意味着赤霉素(GA)对水稻整个发育过程中抗倒伏能力起着重要作用^[32]。另一个调节抗倒伏的重要信号是乙烯,并且ABA、赤霉素和生长素浓度的改变也是提高水稻节间生长速度的必要条件,这点也在许多生理学家的研究中得以体现。有研究表明,水稻的株高与分蘖数呈显著负相关,乙烯在水稻等重要谷类作物抗倒伏中起着至关重要的作用^[33]。Shi等的研究表明,乙烯前体1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)对节根发育的影响至关重要,因为节根被认为是抗根倒伏的主要原因^[34]。因而,乙烯在对根结构和根生长、根毛形成、伸长和簇根形成等性状有决定性的影响。另一方面,在作物生长期适当喷施不同浓度的激素也可以提高茎秆强度和降低株高。其中,多效唑的应用不仅显著提高干细胞细胞壁中的木质素浓度,还增加作物茎秆直径、节间灌浆度和壁厚,从而使作物倒伏能力增强^[35]。张立武等研究发现,对作物连续使用赤霉素(GA₃)会使株高得到提升而不利植株的抗倒伏性^[36]。刘爱玉等的研究表明,外源脱落酸(ABA)和外源激动素(KT)显著抑制作物株高增长,浓度越高抑制作用越强^[37]。因此,选用赤霉素抑制剂的手段被常用于高投入的谷物管理中,在增强植株抗倒伏能力的同时以减少秸秆量。而有些小麦品种被研究证实在其生育早期施用三聚氰胺乙酯,株高明显降低,其作用方式就包括降低赤霉素的稳定性。所以,不同的植物激素及外源激素对水稻的株高、茎秆的形态生理及根系的形态结构等方面的调节作用,都在不同程度上影响水稻的抗倒伏能力。

3 影响水稻抗倒伏能力的栽培因素

3.1 品种选择

水稻品种本身的遗传因素对倒伏起着决定性作用。不同品种间抗倒伏性差异较大,株型偏矮、节间短、茎秆粗壮、穗颈节紧凑、根系发达的品种不易倒伏,反之则为易倒伏品种。有研究发现,植株本身具有的矮化基因数量与抗倒伏性之间关系不显著^[38]。也有一些品种对根部倒伏的抵抗力比对茎部倒伏的抵抗力更强,这是因为作物对根倒伏的抵抗力是由于茎的自重力矩较小,影响了根系抵抗倾覆力矩的能力^[39]。Nomura等研究发现,抗倒伏的基因型具有强大的锚定能力,可以抵抗茎产生的自重力矩;并且易倒伏的品种一般具有以下特征:较弱的冠状根系统,更大的自重力矩,锚固不良导

致的茎较长^[40]。与采用传统种植方式的品种相比,种植抗倒伏品种可显著提高产量。Weng等研究表明,与易倒伏品种相比,抗倒伏品种产量提高了12%~31%^[8]。因此,培育优良的抗倒伏品种是提高水稻产量的重要一步。

3.2 水分管理

过高的灌溉水量或降水量会增加土壤的倒伏强度,进而导致植物倒伏。当土壤表面水分高度饱和时,根部倒伏的风险会增加。当植物在淹水的土壤中出现重穗或圆锥花序时,更容易发生根部倒伏^[41]。因此,当土壤表层和下部土壤水分饱和时,田间总是存在根部倒伏的风险。在禾谷类作物中,喷灌可以促进早期营养发育阶段的倒伏。Ma等指出,从作物生长开始到茎伸长阶段结束,适当调节亏缺灌溉,缩短第1、第2节间的长度可增加其单位长度质量,从而增强茎的抗倒伏性^[42]。相关研究表明,漫灌会软化土壤表面,对根系在土壤中的锚固产生负效应^[8]。因此,过量的田间水分导致土壤深层潮湿,降低了土壤强度,进而使根系在土壤中难以保持正常结构。相反,土壤表层过度干燥也可能抑制冠状根的发育,进而使作物更易倒伏。因此,对于水稻的抗倒伏能力而言,合理的水分管理至关重要。适度的水分可以改善根系发育、提高作物抗折力和茎秆强度,从而提高作物抗倒伏能力。相关研究表明,在水稻整个生育期内,适当的水分管理可以有效地促进水稻根系和茎的生长,从而提高其抗折力和茎秆强度。特别是在分蘖期以后,适当增加灌溉频率并调节水分可以有效增强水稻植株茎秆机械强度,提高水稻抗折力。此外,适度控制灌水也可以调节田间土壤的干湿湿度,从而有利于保持根系活力和茎秆强度,改善作物抗倒伏能力^[43-44]。

3.3 肥料管理

氮肥作为影响水稻倒伏的主要原因之一,优良的氮肥综合管理显得尤为重要。研究发现,水稻植株高度与茎秆抗倒伏能力密切相关,高氮处理更有利于水稻植株的生长;基部节间茎秆直径变小,茎秆木质素含量及机械强度降低,进而导致水稻茎秆抗折力下降^[45]。另外,均衡施用控释掺混肥可以提高水稻茎秆抗倒伏能力,而不均衡施用则会导致肥料漂浮且分布不均,从而使水稻倒伏指数不能降低^[46]。因此,提高氮肥综合管理技术是增强水稻茎秆抗折力的重要一步。李国辉等研究发现,逐渐增

加施氮量,水稻茎秆倒伏指数上升,抗倒伏能力降低^[47]。不同施氮处理通过影响水稻植株的形态性状和力学性状,进而影响水稻抗倒伏能力。徐文波等研究发现,机插杂交水稻在最高产施氮量(180 kg/hm²)下减氮 1/6,其产量仍能达到高产目标,倒伏指数基本不变,可以实现机插杂交稻减氮、稳产和高抗倒伏的目标^[48]。然而,高氮施用促进植株快速生长的同时,也降低了地下土壤中的根系渗透,进而抑制了植株根系在土壤中的锚定,从而增加了根系倒伏风险。此外,高氮水平还会降低厚壁组织中的木质素浓度,进而减弱细胞壁的强度,导致高氮水平下的水稻具有高倒伏指数^[49]。陈书强等的研究表明,减少施氮量或增加后期穗粒肥比例能使水稻倒 2 节间及其叶鞘长度减小、节间横切面积增大、节间干物质质量增加、茎壁变厚,改善茎秆的物理性状,从而增强水稻茎秆抗折力^[50]。Zhang 等通过田间试验发现,水稻在控释氮肥下提高了产量以及对钾和硅的吸收,与常规氮肥处理相比,控释肥处理提高了氮的使用效率,且水稻茎细胞比常规氮肥处理的细胞更耐倒伏^[51]。氮和钾之间的关联对水稻茎秆强度和抗倒伏能力的提高具有关键作用。氮肥和钾肥不平衡施用是导致茎秆直径减小和水稻株高增加的重要原因之一,而氮、钾的平衡施用可以促进水稻根系生长,增强根系锚固能力,从而减少倒伏的发生^[52]。同时,适量的钾肥不仅会增加氮素再吸收效率,还促进作物茎秆中木质素的积累,并改善细胞壁的维管束和厚壁细胞,进而提高茎秆机械强度。大量的研究表明,在基本不影响水稻产量的情况下,适当降低氮浓度、延迟氮肥施用和均衡施用氮、钾肥可以有效改善茎秆结构和强度,进而增强植株抗倒伏能力,降低作物倒伏指数。

4 存在问题及展望

倒伏严重影响了籽粒的发育和收获,是水稻产量损失的重要影响因子。降低水稻倒伏指数,增强水稻抗倒力,对水稻产量的提高起着关键作用。但是,近年来以增加水稻株高提高生物量来获得高产的品种选育思路,使得倒伏又成为产量潜力发挥的限制因素。目前对于水稻抗倒伏的生理机制及调控技术研究仍不够系统和深入,建议今后从以下几个方面进行研究:(1)茎秆中木质素积累量的高低是决定植株抗折能力的物质基础,茎秆中木质素合成积累与茎秆机械强度密切相关,建议加强系统分

析;(2)根系作为固定植株的重要部分,其形态和生理特征与水稻倒伏密切相关,加强对水稻根系生物学特性与自身抗倒伏关系研究,有利于从植株整体水平揭示抗倒机制;(3)需进一步提出适合于不同株型品种和高产群体建成的最佳水、氮综合栽培管理模式。

参考文献:

- [1] Luo X Y, Wu Z F, Fu L, et al. Evaluation of lodging resistance in rice based on an optimized parameter from lodging index [J]. Crop Science, 2022, 62 (3): 1318 - 1332.
- [2] 王晓飞, 刘 斌. 水稻抗倒伏性遗传研究现状[J]. 广东农业科学, 2010, 37 (7): 5 - 8.
- [3] 张丰转, 金正勋, 马国辉, 等. 水稻抗倒性与茎秆形态性状和化学成分含量间相关分析[J]. 作物杂志, 2010 (4): 15 - 19.
- [4] Gui M Y, Wang D, Xiao H H, et al. Studies of the relationship between rice stem composition and lodging resistance [J]. The Journal of Agricultural Science, 2018, 156 (3): 387 - 395.
- [5] 田 婷, 张 青, 张海东. 无人机遥感在作物监测中的应用研究进展[J]. 作物杂志, 2020 (5): 1 - 8.
- [6] 张小鹏, 宫彦龙, 闫秉春, 等. 抗倒酯对北方优质稻抗倒伏能力、产量和米质的影响[J]. 中国水稻科学, 2022, 36 (2): 181 - 194.
- [7] 郭玉华, 朱四光, 张龙步, 等. 不同栽培条件对水稻茎秆材料学特性的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2003, 34 (1): 4 - 7.
- [8] Weng F, Zhang W J, Wu X R, et al. Impact of low - temperature, overcast and rainy weather during the reproductive growth stage on lodging resistance of rice [J]. Scientific Reports, 2017, 7: 46596.
- [9] 文廷刚, 王伟中, 杨文飞, 等. 水稻茎秆形态特征与抗倒伏能力对外源植物生长调节剂的响应差异[J]. 南方农业学报, 2020, 51 (1): 48 - 55.
- [10] Navabi A, Iqbal M, Strenke K, et al. The relationship between lodging and plant height in a diverse wheat population [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2006, 86 (3): 723 - 726.
- [11] Berry P M, Berry S T. Understanding the genetic control of lodging - associated plant characters in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Euphytica, 2015, 205 (3): 671 - 689.
- [12] Okuno A, Hirano K, Asano K, et al. New approach to increasing rice lodging resistance and biomass yield through the use of high gibberellin producing varieties [J]. PLoS One, 2014, 9 (2): e86870.
- [13] 江云珠, 沈希宏, 曹立勇. 水稻茎秆性状的研究进展[J]. 中国稻米, 2012, 18 (2): 1 - 7.
- [14] Hirano K, Ordonio R L, Matsuoka M. Engineering the lodging resistance mechanism of post - green revolution rice to meet future demands [J]. Proceedings of the Japan Academy (Series B), 2017, 93 (4): 220 - 233.
- [15] 蒋明金, 王海月, 何 艳, 等. 氮肥管理对直播杂交水稻抗倒伏能力的影响[J]. 核农学报, 2020, 34 (1): 157 - 168.
- [16] 雷小龙, 刘 利, 苟 文, 等. 种植方式对杂交籼稻植株抗倒伏特性的影响[J]. 作物学报, 2013, 39 (10): 1814 - 1825.

- [17] 龚金龙,邢志鹏,胡雅杰,等. 籼、粳超级稻茎秆抗倒支撑特征的差异研究[J]. 中国水稻科学,2015,29(3):273–281.
- [18] Pan J F,Zhao J L,Liu Y Z,et al. Optimized nitrogen management enhances lodging resistance of rice and its morpho-anatomical, mechanical, and molecular mechanisms [J]. Scientific Reports, 2019,9:20274.
- [19] Li J,Zhang H C,Gong J L,et al. Effects of different planting methods on the culm lodging resistance of super rice[J]. Scientia Agricultura Sinica,2011,44(11):2234–2243.
- [20] Berry P M,Spink J H,Gay A P,et al. A comparison of root and stem lodging risks among winter wheat cultivars[J]. The Journal of Agricultural Science,2003,141(2):191–202.
- [21] Zuber U,Winzeler H,Messmer M M,et al. Morphological traits associated with lodging resistance of spring wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Journal of Agronomy and Crop Science,1999,182(1):17–24.
- [22] Kashiwagi T,Togawa E,Hirotsu N,et al. Improvement of lodging resistance with QTLs for stem diameter in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics,2008,117(5):749–757.
- [23] Yadav S,Singh U M,Naik S M,et al. Molecular mapping of QTLs associated with lodging resistance in dry direct-seeded rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Frontiers in Plant Science,2017,8:1431.
- [24] 刘立军,王康君,葛立立,等. 旱种水稻基部节间性状与倒伏的关系及其生理机制[J]. 作物学报,2012,38(5):848–856.
- [25] Kashiwagi T. Novel QTL for lodging resistance, PRL4, improves physical properties with high non-structural carbohydrate accumulation of basal culms in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica,2022,218(6):83.
- [26] 王振昌,郭相平,杨静晗,等. 旱涝交替胁迫对水稻干物质生产分配及倒伏性状的影响[J]. 农业工程学报,2016,32(24):114–123.
- [27] Gowda V R P, Henry A, Yamauchi A, et al. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice[J]. Field Crops Research,2011,122(1):1–13.
- [28] Atkinson J A,Rasmussen A,Traini R,et al. Branching out in roots: uncovering form, function, and regulation [J]. Plant Physiology, 2014,166(2):538–550.
- [29] 饶玉春,李跃,董国军,等. 水稻抗倒伏研究进展[J]. 中国稻米,2009,15(6):15–19.
- [30] Siddique K H M,Chen Y L,Rengel Z. Efficient root system for abiotic stress tolerance in crops [J]. Procedia Environmental Sciences,2015,29:295.
- [31] Cai T,Meng X P,Liu X L,et al. Exogenous hormonal application regulates the occurrence of wheat tillers by changing endogenous hormones[J]. Frontiers in Plant Science,2018,9:1886.
- [32] Cho S H,Kang K,Lee S H,et al. *OsWOX3A* is involved in negative feedback regulation of the gibberellic acid biosynthetic pathway in rice (*Oryza sativa*) [J]. Journal of Experimental Botany,2016,67(6):1677–1687.
- [33] Qi W W,Sun F,Wang Q J,et al. Rice ethylene-response AP2/ERF factor *OsEATB* restricts internode elongation by down-regulating a gibberellin biosynthetic gene [J]. Plant Physiology, 2011,157(1):216–228.
- [34] Shi J R,Drummond B J,Habben J E,et al. Ectopic expression of *ARGOS8* reveals a role for ethylene in root-lodging resistance in maize[J]. The Plant Journal,2019,97(2):378–390.
- [35] Xu C L,Gao Y B,Tian B J,et al. Effects of EDAH, a novel plant growth regulator, on mechanical strength, stalk vascular bundles and grain yield of summer maize at high densities [J]. Field Crops Research,2017,200:71–79.
- [36] 张立武,黄文轩,陶爱芬,等. 一个黄麻矮秆种质株高性状对外源激素的敏感性[J]. 中国农业科学,2015,48(10):1892–1899.
- [37] 刘爱玉,陈金湘,李瑞莲,等. 矮秆棉品种陆矮1号株高对外源激素的响应研究[J]. 棉花学报,2010,22(3):248–253.
- [38] Divte P,Yadav P,Jain P K,et al. Ethylene regulation of root growth and phytosiderophore biosynthesis determines iron deficiency tolerance in wheat (*Triticum* spp.) [J]. Environmental and Experimental Botany,2019,162:1–13.
- [39] Sayre K D,Rajaram S,Fischer R A. Yield potential progress in short bread wheats in northwest Mexico[J]. Crop Science,1997,37(1):36–42.
- [40] Tomohiro N,Yoshiaki S,Makoto M,et al. Potential of rice landraces with strong culms as genetic resources for improving lodging resistance against super typhoons[J]. Scientific Reports,2021,11(1):15780.
- [41] Stubbs C,Oduntan Y A,Keep T,et al. The effect of plant weight on estimations of stalk lodging resistance[J]. Plant Methods,2020,16(1):1–18.
- [42] Ma S C,Duan A W,Ma S T,et al. Effect of early-stage regulated deficit irrigation on stem lodging resistance, leaf photosynthesis, root respiration and yield stability of winter wheat under post-anthesis water stress conditions[J]. Irrigation and Drainage,2016,65(5):673–681.
- [43] 杨长明,杨林章,颜廷梅,等. 不同养分和水分管理模式对水稻抗倒伏能力的影响[J]. 应用生态学报,2004,15(4):646–650.
- [44] 郭相平,黄双双,王振昌,等. 不同灌溉模式对水稻抗倒伏能力影响的试验研究[J]. 灌溉排水学报,2017,36(5):1–5.
- [45] 杨世民,谢力,郑顺林,等. 氮肥水平和栽插密度对杂交稻茎秆理化特性与抗倒伏性的影响[J]. 作物学报,2009,35(1):93–103.
- [46] Chen L M,Yi Y H,Wang W X,et al. Innovative furrow ridging fertilization under a mechanical direct seeding system improves the grain yield and lodging resistance of early indica rice in South China [J]. Field Crops Research,2021,270:108184.
- [47] 李国辉,钟旭华,田卡,等. 施氮对水稻茎秆抗倒伏能力的影响及其形态和力学机理[J]. 中国农业科学,2013,46(7):1323–1334.
- [48] 徐文波,王荣基,蒋明金,等. 减氮对机插杂交籼稻茎秆生长及抗倒伏特性的影响[J]. 中国稻米,2021,27(5):70–75,78.
- [49] 王振昌,程鑫鑫,谢毅,等. 不同水肥模式对籼稻和粳稻抗倒

叶 晔,陈 静. 建立生态修复乡土物种谱促进乡土物种产业发展的对策[J]. 江苏农业科学,2023,51(21):7-12.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.21.002

建立生态修复乡土物种谱促进乡土物种产业发展的对策

叶 晔¹, 陈 静²

(1. 中日友好环境保护中心, 北京 100029; 2. 国家林业和草原局调查规划设计院, 北京 100714)

摘要:乡土物种在生态修复中应作为首选物种优先应用,但目前由于缺乏全面的摸底调查、系统性的科学研究、规范化的引导机制,生态修复中应用乡土物种存在可应用的乡土物种本底不清、挖掘与开发应用的乡土物种种类有限、未形成乡土物种繁育推广产业链等问题,为促进生态修复中应用乡土物种,防范无序化人工引种导致生物入侵,提出如下建议:开展全面摸底调查与专项科学研究,列出外来物种黑白名单,建立生态修复乡土物种谱;规范引导,科学应用生态修复乡土物种谱;与规划评审、奖罚评比、工程验收相挂钩,形成乡土物种保护与开发的倒逼机制;完善生态修复人工引种相关政策法规,形成乡土物种保护与开发的引导机制;完善相关经费补助管理办法,形成乡土物种保护与开发的激励机制;市场培育,拓宽乡土物种产业发展模式:建立“苗圃基地+科普旅游”推广模式,提高乡土物种产业发展的深度;建立“从繁育到推广”的全链条产业链,提高乡土物种产业发展广度;挖掘乡土文化内涵发挥“生态修复+”功能,提高乡土物种产业发展的厚度。通过规范引导和市场培育,促进乡土物种产业发展,对于保障国土生态安全具有重大战略和现实意义。

关键词:生态修复;人工引种;生物入侵;乡土物种;乡土物种谱

中图分类号:S181;X171.4 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)21-0007-06

生态修复是综合应用人为调控和自然恢复手段,对生态系统的生物要素或环境要素进行修复^[1],恢复已退化或已受损的生态系统功能是生态文明建设、美丽中国建设的重要内容。生态修复涵盖的面很广,陆地生态系统修复包括矿山、盐碱地、道路边坡、沙漠化治理等,水体生态系统修复包括湖泊、湿地、湖滨带、河道、水利工程等。在生态修复特别是生物多样性恢复与重建过程中,常人为引入动物或植物,由于对引入物种的科学研究不足,导致本应运用乡土物种,却引来了外来物种,导致

生物入侵、生态修复的“伪生态”^[2],给我国生物多样性保护和国土生态安全带来隐患。

1 生态修复过程中存在人工引种导致生物入侵问题

1.1 生物入侵的现状

生物入侵是指生物由原生存地经自然或人为途径侵入到另一个新的环境,对入侵地的生物多样性、农林牧渔业生产以及人类健康造成经济损失或生态灾难的过程^[3]。随着世界交流和国际贸易的发展,物种在全球范围内的交流和扩散日益频繁,特别是近年来,随着跨境电商、海外直邮等新兴产业快速发展,生物入侵问题在全球范围内日益突出。目前,生物入侵已成为导致生物多样性丧失的第二大因素^[4],与全球气候变化、生境破坏并列成为当今世界最棘手的三大环境难题^[5]。

收稿日期:2022-11-16

作者简介:叶 晔(1980—),女,浙江武义人,博士,高级工程师,主要从事生态学研究。E-mail:ye200506@163.com。

通信作者:陈 静,硕士,工程师,主要从事林草资源调查监测规划研究。E-mail:chenjingyx@163.com。

伏性能的影响[J]. 农业工程学报,2022,38(9):108-118.

[50]陈书强,赵海新,杜晓东,等. 氮肥运筹对黑龙江省第三积温带水稻抗倒伏能力的影响[J]. 华北农学报,2015,30(增刊1):390-394.

[51]Zhang S G, Yang Y C, Zhai W W, et al. Controlled-release nitrogen fertilizer improved lodging resistance and potassium and

silicon uptake of direct-seeded rice[J]. Crop Science,2019,59(6):2733-2740.

[52]Zaman U, Ahmad Z, Farooq M, et al. Potassium fertilization may improve stem strength and yield of Basmati rice grown on nitrogen-fertilized soils[J]. Pakistan Journal of Agricultural Sciences,2015,52:439-445.