

赵睿涵,钱建财,张莉,等.作物理想株型研究进展[J].江苏农业科学,2024,52(4):31-40.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.04.005

作物理想株型研究进展

赵睿涵¹,钱建财²,张莉²,常剑波³,古庆辉⁴,黄五星¹

(1.河南农业大学烟草学院,河南郑州 450046; 2.江苏中烟工业有限责任公司,江苏南京 210000;
3.河南省烟草公司三门峡市公司,河南三门峡 472000; 4.三门峡市烟草公司渑池县分公司,河南渑池 472400)

摘要:随着现代农业科学的发展,株型的内涵由原先的作物形态结构性状转变为株型的改善,这是生理综合作用的结果。理想株型的培育能够合理控制群体结构,优化个体长势,从而促进作物对光的利用,提高干物质积累能力,改善作物对土壤养分的吸收特性,提高作物抗逆性等。因此,本文首先从叶部、茎部、穗部和根部 4 个方面综述了作物理想株型的形态特征,随后从叶部、茎部、穗部和根部 4 个方面总结了培育作物理想株型的遗传基础,最后从种植密度、肥料、灌水以及化学调控等方面总结了理想株型调控栽培技术,以期理想株型的培育提供理论依据。

关键词:作物;理想株型;形态特征;遗传;栽培技术

中图分类号:S359 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)04-0031-10

株型是作物品质的外在表型,在一定程度上决定作物的光合速率、产生的干物质量以及抗逆性等。1968 年,Donald 提出“理想株型”概念,他认为理想株型应该具有充分利用光能和土壤肥力的特性,从而提高其品质、产量和经济效益^[1]。良好的株型配置对作物产质量、风格特色以及光合生理等尤为重要^[2],是提高作物经济效益的重要手段。

理想株型在育种和栽培上的应用已有很大的研究进展,围绕水稻(*Oryza sativa* L.)、玉米(*Zea mays* L.)、小麦(*Triticum aestivum* L.)、烟草(*Nicotiana tabacum* L.)等作物的研究较为广泛,理想株型的研究也成为育种栽培的重要方向。本研究将从形态特征、调控基因和栽培技术 3 个方面对作物理想株型进行综述。

1 作物的理想株型形态特征概述

株型对作物产量、品质以及抗逆性有直接或者间接作用^[3]。理想株型是指在特定生态条件下,与丰产性有关的各种有利性状的最佳组配^[4]。这个概念对于以产量为主要品质性状的作物来讲是合

理的。水稻理想株型的要求是光合效率高、干物质积累能力和抗逆性强、穗部碳水化合物分配比例高和结实率高等^[5]。国际水稻曾提出的理想株型模式为少分蘖、大穗、壮秆、直立叶、库大粒多^[6]。杨守仁等提出的水稻理想株型模式为具备分蘖能力适中且不宜过强、株高 90~100 cm、耐肥抗倒伏、生长量大等特点^[7-8]。吴永成等提出节水高产小麦理想株型,此构型选用中穗型、小叶形、非叶高光效、初生根数目多的抗旱节水高产品种,冠层表现为大群体、小个体、上层叶片小、单茎叶面积小、穗/叶(单位面积穗数/上 3 叶总面积)的值大,根层表现为初生根数目多、初生根数/次生根数的值高、根系下扎深、深层根量大、下层根数/上层根数比值大、根活力高^[9]。赵久然提出的玉米理想株型模式为:(1)穗位以上叶片夹角小,中下部叶片平展;(2)小雄蕊;(3)开叶距;(4)茎秆坚韧不倒;(5)根系庞大^[10]。李志华等提出的烤烟理想株型为个体生长中等,株型呈腰鼓型或近筒型,分层落黄明显,上部叶充分开片,烟株清秀,叶片干净,长势均衡^[11]。云南省烤烟科学研究所提出的烤烟理想株型为烟株高度中等,打顶后 1.0~1.1 m,田间生长整齐一致,烟叶褪色好^[12]。

1.1 叶

水稻干物质积累 90% 以上来自叶片光合作用,因此株型研究中叶片形态是关键部分^[13]。袁隆平院士提出理想株型叶片形态为“修长挺直、窄凹较厚”^[14]。研究表明,直立叶相比平展或弯垂叶茎叶

收稿日期:2023-05-31

基金项目:江苏中烟工业有限责任公司科技项目(编号:20220729);
河南省科技攻关项目(编号:202102310026)。

作者简介:赵睿涵(1999—),男,辽宁大连人,硕士研究生,主要从事烟草品质生态与质量评价研究。E-mail:190315674@qq.com。

通信作者:黄五星,博士,副教授,主要从事烟草品质生态与质量评价研究。E-mail:wxyhuang@henau.edu.cn。

夹角小,更有利于叶片两面受光,提高叶片光合效率,叶片直立程度与叶片长度、厚度也有一定关系。水稻叶片厚度高、颜色浓绿表明叶片中氮含量高,有利于生物合成^[15]。群体透光性越好,作物整体光合作用越充分,但并非透光率越高,产量就越高,透光率与叶面积指数呈负相关关系,叶面积指数过低会造成叶片对光能的利用能力不足,进而减少产量。作物群体冠层结构决定群体透光性与叶面积指数,影响作物的光合效率,对作物产量有着直接影响^[16]。因此,塑造合理的冠层结构是提高作物产量的有效途径。作物株型影响着冠层结构参数,可以通过培育作物理想株型来塑造作物冠层结构^[17]。

作为我国重要的粮食作物,玉米对于产量的要求很高,那么玉米对于光合条件的需求较大。玉米中部叶在玉米叶片中起主要作用,为了给中部叶充分的光照条件,上部节间应较长,上部叶应尽量直立,且越向上夹角越小,如此形成三角形株型结构,能为中部叶提供充足的光照^[18]。

烟草是以叶片为主要收获对象的作物,叶片形态对于烟草株型尤为重要。烟叶大小反映了烟草利用光能进行光合作用的强弱^[19],与烟叶产量呈正相关关系。叶片大小与厚度和烟叶化学组成有着密切联系。

1.2 茎

倒伏是作物生长发育过程中的常见现象,但也是作物产量的重要限制因素,就生育期来讲,倒伏越早,对产量的影响越大^[20]。曹庆军等认为,抗倒伏品种玉米理想株型为株高和穗位高适中,茎秆基部横截面积大,结构纤维含量丰富,单株生物量不宜过大,果穗大小、生长速度适中^[21]。株高主要决定植株的抗倒伏能力。矮化是一种重要的农艺性状,因其具有提高植物光合效率、土地利用、产量、抗倒伏性等特点而成为植物育种工作的热点^[22-23]。研究表明,株高与生物产量密切相关,适当增加株高有利于干物质的积累,从而提高生物产量,株高过高引起倒伏,因此适宜的株高对于产量尤为重要^[24]。除了株高外,茎秆强度也在倒伏风险中起着重要作用,基部节间质量、茎粗和旗叶宽有助于增强茎秆强度,较小的小维管束数量和面积会增加外周硬化细胞的密度,从而导致更高的茎密度^[25]。

1.3 穗

禾谷类作物的产量形成依赖穗部长势,分蘖能力和分蘖角度是产量形成的重要因素。不是所有

的分蘖都能对产量产生有利影响,蘖位越低,分蘖越早,分蘖发育成穗的可能性越高,因此不是所有分蘖都能成穗,提高有效分蘖数是提高作物产量的重要方向。理想状态下的水稻分蘖能力要适中,分蘖过弱会造成成穗少而小,结实率与粒质量降低,对水稻产量的形成产生不利影响,而分蘖过强会造成水稻受光面积和田间通透性减小,进而导致病虫害的发生,甚至茎秆细弱等问题,导致抗倒伏能力下降,也不利于水稻的产量形成^[26]。分蘖角度大的植株具有伸展的构型,有助于其避免因高湿引起的病害,减少对资源的竞争,但此类植株占据了大量的空间,增加了遮阴和倒伏,从而降低其叶片的光合效率和籽粒产量。相比之下,分蘖角度小的紧凑型植株对光的捕获效率较低,更容易受到昆虫和病原物传播的影响。具有最佳分蘖角度的品种收获光能效率较高,适宜高密度种植,从而导致籽粒产量增加^[27]。

1.4 根

作物根系与地上部关系密切,在一定程度上决定了地上部的生长发育状态。只有根系发达,地上部才能生长旺盛^[28]。根系是植株矿物质和水的主要吸收工具,能一定程度上合成植株必需的有机物质,如多种氨基酸、植物激素等,也起着支撑和固定作用。根系构型是一个重要的农艺性状,受养分、水分、微生物、重力和土壤紧实度等多种物理因子以及激素介导的途径调控^[29]。根系发达且根系形态良好的作物养分吸收能力强的同时植株挺直,抓地力强,抗倒伏能力强。

2 理想株型调控基因

作物株型建成依赖基因的调控(表1),基因是表型的遗传基础,掌握和利用优势株型基因,可以对作物株型改良提供很大的空间,从而提高作物的产量品质^[24]。

2.1 作物叶片性状调控基因

玉米 *hd-zipIII* 家族成员 *rolled leaf1 (rld1)* 编码Ⅲ类同源结构域/亮氨酸拉链(HD-ZIPⅢ)蛋白,受 miRNA166 调控,其突变体叶片近轴化或极性部分反转导致叶片向上卷曲^[30]。适度的卷叶可以保持叶片直立,有利于叶片两面受光,减少遮阴,促进光合作用,提高产量。*SRL1* 可编码糖基磷脂酰肌醇锚定蛋白,调节泡状细胞的形成控制叶片卷曲,泡状细胞形成过程中,*SRL1* 抑制编码液泡 H^+ -ATP 酶亚基和液泡 H^+ -焦磷酸酶基因的表达,从而抑制

表 1 作物株型相关基因

基因名称	编码蛋白	基因效应
<i>rdl1</i> ^[30]	Ⅲ类同源结构域/亮氨酸拉链(HD-ZIPⅢ)蛋白	玉米叶片向上卷曲
<i>SRL1</i> ^[31]	糖基磷脂酰肌醇锚定蛋白	水稻控制叶片卷曲
<i>ADL1</i> ^[32]	钙蛋白酶样半胱氨酸蛋白酶	水稻叶片远轴卷曲
<i>ALC1</i>	116 个氨基酸的蛋白质	水稻叶片远轴卷曲
<i>ALC2</i> ^[33]		
<i>Dwf4</i> ^[35]	细胞色素 P450 超家族蛋白	玉米叶片角度的变化
<i>FIB</i> ^[37]	IAA 生物合成中间产物	叶耳生长和叶片倾斜
<i>YUCCA</i> ^[38]		
<i>TAA1</i> ^[39]		
<i>AMI1</i> ^[40]		
<i>NIT1</i> ^[41]		
<i>cyp79B2</i>		
<i>cyp79B3</i> ^[36]		
<i>SUR1</i>		
<i>SUR2</i> ^[42]		
<i>SHB8</i> ^[46]	顺势结构域-亮氨酸拉链Ⅲ类基因家族转录因子	降低茎粗和茎叶中木质素含量,抑制木质部宽度和木质部细胞层数
<i>DLT</i>	植物特有的 GRAS 家族蛋白	作用于 BR 信号通路下游,介导 BR 信号传导,促进节间伸长
<i>OsH15</i> ^[43]	同源结构域蛋白	与 DLT 相互作用形成的蛋白质复合物调节 BR 含量和 BR 信号传导,以此调节水稻节间伸长
<i>D3</i> ^[47]	同源于拟南芥 MAX2/ORE9 的蛋白	在独角金内酯信号通路中发挥作用,增加株高,减少分蘖
<i>D14</i> ^[48-49]	α/β -折叠水解酶超家族蛋白	
<i>D53</i> ^[50]	在结构上与 I 类 Clp ATPase 类似的核蛋白	
<i>GAI</i> ^[52]	内根-柯巴基焦磷酸合成酶	生物合成赤霉素,增加植物高度,表达下降会导致 GA 缺陷型矮化
<i>CPS</i> ^[53]		
<i>KS</i> ^[54]	内根-贝壳杉烯合成酶	
<i>KO</i> ^[56]	内根-贝壳杉烯氧化酶	
<i>KAO</i> ^[57]	内根-贝壳杉烯酸氧化酶	
<i>GA13ox</i>	GA ₁₃ -羟化酶	
<i>GA20ox</i>	GA ₂₀ -氧化酶	
<i>GA3ox</i> ^[55]	GA3 β -羟化酶	
<i>IPA1</i> ^[60]	植物所特有的 SPL 转录因子家族蛋白	减少分蘖数,提高每穗粒数和提高抗倒伏能力,显著提高水稻产量
<i>DEP1</i> ^[61]	G 蛋白 γ 亚基	花序长度缩短,每穗粒数增加,从而提高籽粒产量
<i>TAC1</i> ^[63]	259 个氨基酸的草特异性蛋白	控制栽培水稻分蘖角度
<i>LAZY1</i> ^[64]	416 个氨基酸的草特异性蛋白	减弱生长素极性转运(PAT),改变地上部内源 IAA 的分布,导致向地性增加,控制水稻分蘖角度
<i>MOC1</i>	GRAS 蛋白	增加植株腋芽和分蘖数
<i>SLR1</i> ^[59]	DELLA 蛋白	MOC1 通过与 SLR1 结合免于降解;SLR1 降解导致茎伸长
<i>DRO1</i> ^[66]	生长素响应蛋白	受生长素负调控,参与根尖细胞伸长,导致不对称根生长和根响应重力向下弯曲,有物种特异性
<i>ARF19</i> ^[68]	富含谷氨酰胺的中间结构域的 ARF	生长素通过激活 <i>NPH4/ARF7</i> 和 <i>ARF19</i> 诱导侧根和叶片的伸长
<i>NAC1</i> ^[69]	324 个氨基酸的蛋白质	激活下游 2 个生长素响应基因 <i>DBP</i> 和 <i>AIR3</i> 的表达
<i>DBP</i>	一种广泛表达的 DNA 结合蛋白	增加侧根数量
<i>AIR3</i>	与枯草芽孢杆菌蛋白酶具有同源性的蛋白	
<i>OsPHR1</i>	428 个氨基酸的蛋白质	增强根系伸长
<i>OsPHR2</i> ^[70]	426 个氨基酸的蛋白质	增强根系伸长,使根毛增殖
<i>AtPHR1</i> ^[71]	与来自莱茵衣藻的 PSR1 蛋白相关的转录因子	增强根系伸长
<i>NRR</i> ^[72]	308 个氨基酸残基的蛋白(NRRa)和 223 个氨基酸的蛋白(NRRb)	在水稻根系生长中起负调控作用
<i>OsARD4</i> ^[73]	顺式还原酮加双氧酶	使出苗和主根伸长加快、根系生物量增大,并促进冠根和侧根的早期发育

液泡的增大和泡状细胞的形成,泡状细胞存在于叶片正面而不存在于叶片背面,其数量和密度影响叶片的卷叶程度^[31]。*ADL1* 基因编码钙蛋白酶样半胱氨酸蛋白酶,参与维持近轴-远轴极性的建立,表达的缺失导致水稻叶片远轴卷曲^[32]。*ALC1* 或 *ALC2* 过表达导致水稻泡状细胞数量增加,导致水稻叶片远轴面叶片卷曲^[33]。光通过控制生长素 (IAA) 极性转运来调节植物叶耳生长和叶片倾斜^[34]。编码细胞色素 P450 超家族蛋白的 *Dwf4* 对玉米叶片角度的变化有关^[35],细胞色素 P450s 在 IAA 生物合成中起作用^[36]。*FIB*^[37]、*YUCCA*^[38]、*TAA1*^[39]、*AMH*^[40]、*NIT1*^[41]、*cyp79B2*、*cyp79B3*^[36] 等在 IAA 生物合成中起着重要作用。*SUR1* 和 *SUR2* 不直接参与 IAA 的合成,2 个基因的突变导致吡啶-3-乙醛肟从硫代葡萄糖苷的合成转向 IAA 的生物合成^[42]。

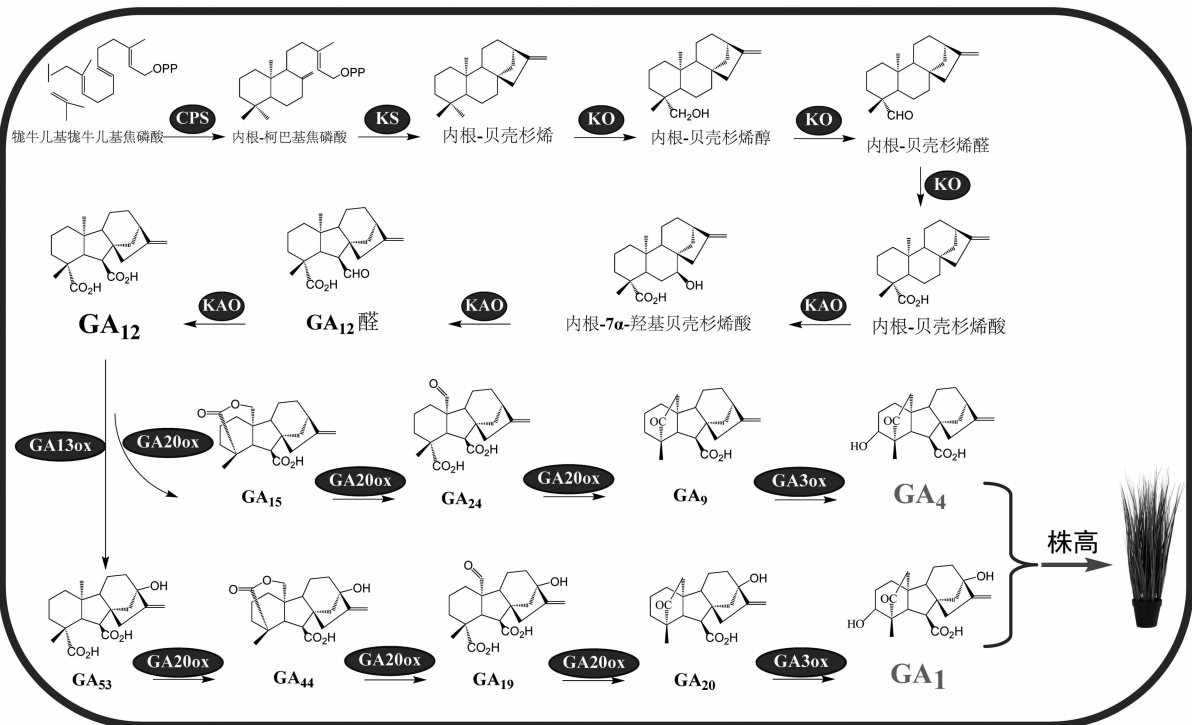
2.2 作物茎部性状调控基因

作物茎粗和茎秆长度是影响作物抗倒伏性^[43-44]和作物产量^[45]的关键因素。木质素含量往往与茎的发育有关,影响茎发育的基因,也影响木质素的生物合成,*SIHB8* 属于顺势结构域-亮氨酸拉链Ⅲ类基因家族转录因子,*SIHB8* 基因在番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 茎发育过程中表现出稳定的高表达水平,其过表达降低了茎粗和茎叶中的木质素含量,抑制了木质部宽度和细胞层数,其基因功能丧失增加了茎粗和木质部宽度^[46]。油菜素内酯 (BR) 类植物激素在调控作物节间伸长中发挥了重要作用。水稻 *dwarf and low-tillering* (*dlt*) 突变体是一种轻度 BR 信号缺陷突变体,会造成节间缩短。*OsH15* 编码一种同源结构域蛋白,该蛋白可与 *DLT* 相互作用,形成蛋白质复合物来调节 BR 含量和 BR 信号传导,以此调节水稻节间伸长^[43]。独角金内酯 (SLs) 可以减少植物分枝,*D3*^[47]、*D14*^[48-49]、*D53*^[50] 在独角金内酯信号通路中发挥作用。在水稻中分蘖矮基因 *D3* 编码一个同源于拟南芥 MAX2/ORE9 的蛋白,*D14* 编码 α/β -折叠水解酶超家族的一个蛋白,其突变体表现出植株高度降低和分蘖数增加,在油菜 (*Brassica napus* L.) 中还表现出分枝数和单株花数增加。赤霉素 (GAs) 在植物高度控制中有重要作用^[51]。*GA1*^[52]、*CPS*^[53] 编码内根-柯巴基焦磷酸合成酶,*KS* 编码内根-贝壳杉烯合成酶^[54],内根-柯巴基焦磷酸合成酶 (*CPS*) 和内根-贝壳杉烯合成酶 (*KS*) 催化赤霉素生物合成前

体牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸 (GGPP) 转化为内根-贝壳杉烯^[55],*KO* 编码内根-贝壳杉烯氧化酶^[56],*KAO* 基因编码内根-贝壳杉烯酸氧化酶^[57],内根-贝壳杉烯氧化酶 (*KO*) 和内根-贝壳杉烯酸氧化酶 (*KAO*) 催化内根-贝壳杉烯转化为 GA_{12} , GA_{12} 经 *GA13ox*、*GA20ox* 和 *GA3ox* 编码的 GA_{13} -羟化酶、 GA_{20} -氧化酶和 $GA_{3\beta}$ -羟化酶催化形成 GA_1 和 GA_4 。*CPS*、*KS*、*KO*、*KAO*、*GA20ox* 和 *GA3ox* 等赤霉素生物合成相关基因表达下降,会导致 GA 缺陷型矮化^[55] (图 1)。

2.3 作物穗部性状调控基因

分蘖角是决定植物结构最重要的组成成分之一,最佳的分蘖角度可以平衡植株光合效率、植株密度、倒伏和抗病性等因素并有助于塑造理想的植物结构,从而提高作物产量^[58]。分蘖数是决定谷类植株结构和籽粒产量的 2 个重要因素,每株分蘖数决定了穗数,穗数是粮食产量的关键组成部分^[59]。*IPA1* (*Ideal Plant Architecture 1*) 位点深刻改变水稻的植株结构并显著提高水稻产量,编码 *OsSPL14* (*SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE 14*),在体内由 microRNA *OsmiR156* 调控,*OsSPL14* 表达的调节可以产生理想的水稻植物结构,减少分蘖数,提高每穗粒数和提高抗倒伏能力^[60]。*DEP1* 位点上的显性等位基因是导致磷脂酰乙醇胺结合蛋白样结构域蛋白截断的功能获得突变的基因,该等位基因增强分生活性并增强细胞增殖,导致花序长度缩短,每穗粒数增加,从而提高籽粒产量^[61]。*IPA1* 对每穗粒数、每穗一次枝梗数、二次枝梗数和穗数的影响强于 *DEP1*。株高和穗长主要由 *DEP1* 的基因型决定。*dep1* 和 *ipa1* 这 2 个等位基因可以相互抵消对方对某些性状的负优势,*dep1* 可以抵消 *ipa1* 对植株高度的负面影响,进而避免倒伏。纯合 *ipa1* 型植株由于穗数减少的效应大于每穗粒数增加的效应,导致籽粒产量降低,与 *DEP1/DEP1* 相比,*dep1/dep1* 和 *DEP1/dep1* 均能产生直立的圆锥花序,降低株高,改善群体光分布 *DEP1* 和 *IPA1* 位点对产量构成因素有加性效应、显性效应和上位性效应的遗传贡献^[62]。*TAC1* 编码 259 个氨基酸的草特异性蛋白,与赋予直立生长习性的 *tacl* 等位基因具有相同的氨基酸序列,是控制栽培水稻分蘖角度的主要基因^[63]。*LAZY1* (*LAI*) 编码 416 个氨基酸的草特异性蛋白,其功能丧失极大地增强了生长素极性转运 (PAT),从而改变地上部内源 IAA 的



CPS—内根-柯巴基二磷酸合酶；KS—内根-贝壳杉烯合酶；KO—内根-贝壳杉烯氧化酶；KAO—内根-贝壳杉烯酸氧化酶；GA20ox—GA₂₀ 氧化酶；GA3ox—GA₃ 氧化酶；GA13ox—GA₁₃ 氧化酶

图1 赤霉素的合成

分布,导致向地性降低,从而控制水稻分蘖角度^[64]。*TAC1* 和 *LAI* 作用途径类似而调控功能相反,*TAC1* 主要响应光信号,过表达会使植株呈现松散的株型,*LAI* 主要响应重力信号,过表达使植株呈现紧凑的株型^[65]。水稻 *MOC1* 编码 1 个与番茄侧向抑制蛋白 (lateral suppressor, *Ls*) 和拟南芥侧向抑制蛋白 (*LATERAL SUPPRESSOR*, *LAS*) 同源的 GRAS 蛋白,*MOC1* 缺失突变体没有腋芽,因此没有分蘖,而 *MOC1* 过表达植株腋芽和分蘖的数量增加,*SLR1* 编码一种 DELLA 蛋白,水稻分蘖数调控因子 *MONOCULM 1* (*MOC1*) 通过与 DELLA 蛋白 *SLENDER RICE 1* (*SLR1*) 结合而免于降解。GAs 引起 *SLR1* 降解,导致茎伸长,同时也引起 *MOC1* 降解,从而导致分蘖数减少^[59] (图 2)。

2.4 作物根系性状调控基因

DRO1 编码一种生长素响应蛋白,受生长素负调控,参与根尖细胞伸长,导致不对称根生长和根响应重力向下弯曲,*DRO1* 的高表达增加了根的生长角度,从而使根向更低的方向生长^[66],在拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.] 突变体中,侧根角度变大,主根长度减小,但在过表达株系中根长没有变化甚至略有减小,而在李属 (*Prunus* L.) 中,

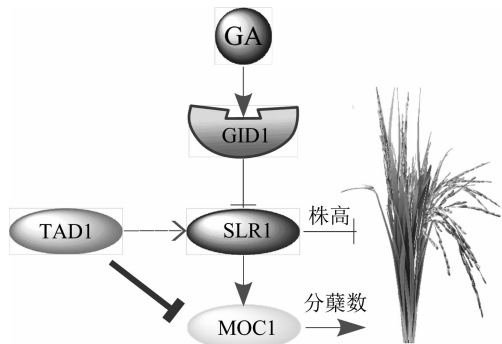


图2 水稻株高和分蘖数的 GA 信号和 *MOC1* 调节模型

过表达株系的根长显著变长。这些拟南芥过表达株系中根长增加的不足可能与 *DRO1* 功能的物种特异性差异有关,也可能与生长培养基的差异有关^[67]。*ARF19* 的突变对其自身影响不大,但与编码生长响应因子 (ARF) 关系最密切的 *NPH4/ARF7* 的突变体共同作用,导致侧根和不定根的形成急剧减少,叶片细胞膨大减少等表型,表明生长素通过激活 *NPH4/ARF7* 和 *ARF19* 诱导侧根和叶片伸长^[68]。*NAC1* 编码 324 个氨基酸的蛋白质 (*NAC1*), *NAC1* 是一种转录激活因子,由与 DNA 结合的 N 端保守的 NAC 结构域和 C 端激活结构域组成,该因子激活下游 2 个生长素响应基因 *DBP* 和 *AIR3* 的表达,其

中 *DBP* 编码一种广泛表达的 DNA 结合蛋白, *AIR3* 编码一个与枯草杆菌蛋白酶具有同源性的蛋白。表达正义或反义 *NAC1* cDNA 的转基因植株分别表现为侧根的增加或减少, 通过表达反义 *NAC1* cDNA 阻断 *TIR1* 诱导的侧根发育, *NAC1* 过表达能够恢复生长素响应突变体 *tir1* 的侧根形成, 表明 *NAC1* 作用于 *TIR1* 下游^[69]。水稻中 *OsPHR1*、*OsPHR2* 分别编码 428、426 个氨基酸的蛋白质, 过表达会使根系伸长增强, 其中 *OsPHR2* 过表达还会使根毛增殖^[70], 拟南芥中 *AtPHR1* 编码 1 个与来自莱茵衣藻的 PHOSPHORUS STARVATION RESPONSE 1 (*PSR1*) 蛋白同源的转录因子, 其过表达使根系伸长增强^[71]。水稻 *NRR* 基因存在 *NRRa* 和 *NRRb* 共 2 个转录本, *NRRa* 和 *NRRb* 基因表达下调都会导致水稻根系生长增强, 表明 *NRRa* 和 *NRRb* 在水稻根系生长中均起负调控作用^[72]。*OsARD4* 编码 1 个顺式还原酮加双氧酶, 通过促进次生根的发育来改善水稻的根系构型, 其过表达会导致出苗和主根伸长加快、根系生物量增大, 并促进冠根和侧根的早期发育^[73]。

3 理想株型调控栽培技术

作物株型与栽培技术密切相关, 株型对作物的生长发育、品质形成有明显影响^[74]。采用平衡施肥、合理灌溉、化学调控等栽培技术培育优质株型, 可以使土壤的养分和水分均匀分配, 并形成能充分利用的生长空间和合理的冠层结构^[75], 从而缩小粮食作物产量差^[76], 保证经济作物正常生长且形成必要的品质因素。作物的潜在产量因生态系统而异, 由于涉及因素的多样性, 很少能达到, 但缩小产量差是粮食作物栽培的一项任务, 作物在控制水分和养分充足且有效控制生物胁迫的条件下可较大限度缩小产量差^[77]。因此, 想要种植理想株型, 除了对品种的选育, 栽培技术调控十分必要。

3.1 种植密度

作物的理想株型要求足够的产量和抗倒伏性。合理的种植密度能够拥有合理的冠层结构, 光在群体冠层中合理分布有利于作物光合作用, 对提高作物产量有有利影响^[78]。使用适宜品种进行低密度种植, 可以减少自遮阳, 促进植株光合, 而后适当缩小作物间距可以增加植株数量, 由此拟合密度产量曲线, 寻找尽可能高的产量, 从而培育出理想的群体。作物株型有单体株型和群体株型^[79]。对于粮食作物, 单位面积的作物产量是最终目标^[76], 单株

产量高, 群体产量会随之提高, 但若密度过小, 群体产量也不会高; 若群体密度过大, 单株生产力与抗性也会随之降低^[79], 因此根据使用品种的生产力与竞争力, 选择适宜的种植密度以提高作物产量, 优化个体, 合理群体, 由此建立良好的作物株型。

理想株型要求作物有良好的抗倒伏性, 茎秆粗度是影响植株抗倒伏性的关键因素^[80], 种植密度对作物的茎粗有明显影响。合理种植密度可以提高晚稻有效穗数、每穗粒数和结实率, 提高叶面积指数、单茎叶面积、冠层间的光照度及干物质积累量^[81]。伴随作物新品种的不断出现, 作物耐密性也在逐步提高^[82], 在从事作物生产时, 要根据品种选择合适的种植密度。

3.2 肥料

株型的塑造有利于作物产量、品质的形成。适量追施氮肥可以改善叶片光合性能, 延缓叶片衰老, 保证作物生长后期光合产物的形成, 从而保证作物产量^[83]。棉花 (*Gossypium* spp.) 生产过程中, 氮肥基肥比例施用过大, 后期氮肥施用量不足, 影响棉铃数和铃质量的提高, 造成棉花减产, 适当减少基肥比例, 保证后期氮肥追施, 可以提高棉花生物量, 提高产量^[83]。刘卫星等的研究表明, 适宜的水肥条件可以显著促进玉米生长, 提高玉米产量, 在 0 ~ 375 kg/hm² 范围内, 玉米叶面积指数 (LAI) 随施氮量的增加而增加, 茎叶夹角随施氮量的增加而增大^[84]。株型紧凑, 茎叶夹角小的植株冠层结构合理, 遮光较少, 冠层上部透光率高, 光能分配更为合理, 有利于植株光合生产^[85]。可以通过给作物不同的供氮水平, 观测其生理性状变化, 根据其外观性状进一步确定理想株型, 为作物收获更高的产量和品质^[86]。

施用缓释肥可以提高肥料利用率, 减少肥料流失对环境造成的影响^[87], 适量的缓释氮肥有利于建立高光效株型^[88]。玉米施用缓释肥可以从土壤中获取充足的养分, 叶面积增加, 叶绿素合成能力增强, 叶绿素是光合作用的前提, 叶绿素含量也可随氮供应量的增加而增加^[89], 从而延长高光合速率时期, 提高光合性能^[90]。氮素是作物产量形成的关键因素^[91], 也是调控株型的有效手段^[92]。研究表明, 氮素施用能增加作物叶长、叶宽和叶质量^[93]。

蔡宪杰等研究发现, 施用腐殖酸类肥料可以降低土壤 pH 值, 在碱性土壤中, 施用量越大, pH 值降幅越大, 随时间推移土壤 pH 值有恢复趋势, 但土壤中有有机质、速效氮、速效磷、速效钾的含量升高, 土

壤容重降低,对中等肥力碱性黄潮土施用 300 kg/hm²腐殖酸复合肥后,烤烟农艺性状和经济性状较好,但随着施用量的增加,烟叶成熟推后,因此施用适量腐殖酸类肥料可以提高烟草品质和产量^[94]。

3.3 灌水

适时适量灌水是作物增产的重要措施^[95]。灌水可以促进植物营养生长,扩大叶面积^[96]。李淦等研究发现,花铃期是棉花生长的关键时期,在花铃期合理分配灌水是调控棉花高产的关键^[97]。陈雪梅等的研究表明,随着灌水量的增加,无膜棉的株高、茎围、叶片数、节间数下降,棉花营养器官和生物量积累量提高^[98]。增加灌溉频率可以提高水分的可用性,由此促进根和地上部生物量的产生,灌溉频率降低,根的深度增加^[99]。田广丽等研究发现,不同灌溉方式所生产的杂交稻株高之间存在极显著差异,表现为干湿交替灌溉处理 > 浅水淹灌处理 > 湿润灌溉处理^[100]。景文疆等的研究表明,相对于常规灌溉,干湿交替灌溉可以提高水稻根干质量和根系活性,从而促进地上部生长,提高水分和养分吸收效率,进而提高产量^[101]。灌溉时间对作物株型也有影响。Han 等研究发现,冬小麦在起身期灌溉的旗叶比拔节期灌溉的更长^[102-104]。Han 等研究发现,在拔节期灌溉和追肥处理的基部第 1 节间较起身期长,早期灌溉导致土壤温度降低,抑制了叶片和叶鞘的早期生长,但随着温度升高,器官到达地表,抑制作用逐渐减弱,灌溉的正向作用逐渐显现,器官生长的中期和后期生长速率提高^[102]。但由于每年温度和降水量的差异影响,不同灌溉方式之间器官长度范围存在差异。

3.4 其他栽培技术

对于水稻、蔬菜^[105]、烟草等作物,育苗是必要环节,以此提高生产综合效益。对于这些作物,培育壮苗是生产理想株型的基础^[106]。想要收获相对健壮整齐的作物,作物生产前期的育苗是关键,以科学的方式培育整齐作物小苗。

化学调控作为调节作物生长的手段,已经越来越受到重视^[107-108]。株高是作物重要的农艺性状,影响作物的抗倒伏性和产量潜力。作物株高过高易倒伏、不耐肥^[109],株高过低会导致作物生物量积累不足^[110],影响作物的产量和品质,因此适宜的株高对于作物十分重要。生产中可利用植物生长调节剂控制作物的株高,如施用多效唑^[111]、烯效唑^[112]可以抑制植物体内赤霉素的合成,抑制作物

地上部生长,从而降低株高,乙烯利^[113-114]适量施用可以防止作物倒伏,提高作物产量和品质。

4 展望

作物形态性状离不开基因的调控,作物的表现型是基因与环境共同作用形成的。栽培技术调控作物生长,对作物构型有重要影响,群体结构变化对植株竞争状况有显著影响,从而影响个体形态品质和群体产量。水肥更是作物维持生命活动以及苗壮生长所依赖的生态。因此,理想株型的培育不单依靠育种遗传调控,也要找到合适的栽培措施。对于理想株型,各种作物相关基因调控研究和栽培技术研究已较为成熟,但将栽培技术与基因调控相结合,通过调节栽培技术来改变基因表达的研究相对较少,今后需要通过深入探究不同栽培技术下的株型相关基因表达变化来说明栽培技术对作物株型的影响,从分子的角度解释栽培技术调控的重要性。

参考文献:

- [1] Donald C M. The breeding of crop ideotypes[J]. Euphytica, 1968, 17(3):385-403.
- [2] 顾会战,母明新,史洪涛,等. 关于烤烟“中棵烟”培育的若干思考[J]. 中国烟草学报, 2020, 26(6):89-96.
- [3] 马梦影, 巩文靓, 康雪蒙, 等. 水稻理想株型改良的研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(29):1-6.
- [4] 杨 峰, 丁孝羊, 赵 勇, 等. 浅析常规水稻育种的途径与技术[J]. 中国农业信息, 2016(9):125-126.
- [5] 杜 永, 王 艳, 黄生元, 等. 淮北地区偏大穗型中粳水稻品种株型特征和稻米品质[J]. 中国稻米, 2013, 19(5):53-56.
- [6] 李 冬, 王俊敏, 徐志福, 等. 浙江省高产水稻叶片形态研究[J]. 浙江农业学报, 2015, 27(4):671-677.
- [7] 杨守仁, 张龙步, 陈温福, 等. 水稻理想株型育种的基础研究及其与国内外同类研究的比较[J]. 沈阳农业大学学报, 1991, 22(增刊1):1-5.
- [8] 杨守仁, 张龙步, 王进民. 水稻理想株型育种的理论和方法初论[J]. 中国农业科学, 1984, 17(3):6-13.
- [9] 吴永成, 周顺利, 张永平, 等. 节水高产小麦理想全株型探讨[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(2):126-129.
- [10] 赵久然. 超级玉米育种目标及实现途径[J]. 作物杂志, 2005(3):1-3.
- [11] 李志华, 王洪炜, 陆承念, 等. 浅析清江源“中棵烟+高油分”烟叶外观质量特征[J]. 农家参谋, 2018(13):4-6.
- [12] 云南省烤烟科学研究所. “中棵烟”优质丰产经验剖析[J]. 中国烟草, 1980, 1(2):1-4.
- [13] 许 娜, 徐 铨, 徐正进, 等. 水稻株型生理生态与遗传基础研究进展[J]. 作物学报, 2023, 49(7):1735-1746.
- [14] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种[J]. 杂交水稻, 2000, 15(增刊2):34-36.

- [15] 李红, 何炜, 连玲, 等. 水稻株型的研究进展[J]. 福建稻麦科技, 2020, 38(4): 61–66.
- [16] 杨军学, 罗世武, 程炳文, 等. 播种方式与密度互作对糜子群体冠层及产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(24): 65–73.
- [17] 张文字, 汤亮, 姚鑫锋, 等. 基于过程的小麦株型指标动态模拟[J]. 中国农业科学, 2012, 45(12): 2364–2374.
- [18] 刘凤霞. 关于玉米理想株型与密植的合理结合探讨[J]. 农技服务, 2017, 34(22): 16.
- [19] 邵惠芳, 刘志宏, 崔登科, 等. 基于氮素效应的烤烟叶面积指数动态模拟[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(9): 1276–1286.
- [20] 张志忠. 水稻倒伏原因及预防对策[J]. 新农业, 2021(21): 11.
- [21] 曹庆军, 杨粉团, 姜晓莉, 等. 玉米抗茎倒能力评价及理想株型[J]. 东北农业科学, 2017, 42(2): 17–21.
- [22] Sun Z X, Wang X F, Liu R H, et al. Comparative transcriptomic analysis reveals the regulatory mechanism of the gibberellic acid pathway of Tartary buckwheat [*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.] dwarf mutants[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 206.
- [23] Zhu H Y, Zhang M J, Sun S R, et al. A single nucleotide deletion in an ABC transporter gene leads to a dwarf phenotype in watermelon[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1399.
- [24] 蔡星星, 张盛, 王欢, 等. 水稻株型基因的研究现状及应用前景[J]. 分子植物育种, 2017, 15(7): 2809–2814.
- [25] Muhammad A, Hao H H, Xue Y L, et al. Survey of wheat straw stem characteristics for enhanced resistance to lodging[J]. Cellulose, 2020, 27(5): 2469–2484.
- [26] Li R H, Li M J, Ashraf U, et al. Exploring the relationships between yield and yield-related traits for rice varieties released in China from 1978 to 2017[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 543.
- [27] Zhao L, Zheng Y T, Wang Y, et al. A *HST1*-like gene controls tiller angle through regulating endogenous auxin in common wheat[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(1): 122–135.
- [28] Wang Z, Xu G Y, Ma P D, et al. Isolation and characterization of a phosphorus-solubilizing bacterium from rhizosphere soils and its colonization of Chinese cabbage (*Brassica campestris* ssp. *chinensis*) [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 1270.
- [29] Sharma M, Singh D, Saksena H B, et al. Understanding the intricate web of phytohormone signalling in modulating root system architecture[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(11): 5508.
- [30] He J, Xu C, You C J, et al. Parallel analysis of RNA ends reveals global microRNA-mediated target RNA cleavage in maize[J]. The Plant Journal, 2022, 112(1): 268–283.
- [31] Chen W, Sheng Z H, Cai Y C, et al. Rice morphogenesis and chlorophyll accumulation is regulated by the protein encoded by *NRL3* and its interaction with *NAL9* [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 175.
- [32] Liang J Y, Guo S Y, Sun B, et al. Constitutive expression of *REL1* confers the rice response to drought stress and abscisic acid[J]. Rice, 2018, 11(1): 59.
- [33] Fang J J, Guo T T, Xie Z W, et al. The *URL1*–*ROC5*–*TPL2* transcriptional repressor complex represses the *ACLI* gene to modulate leaf rolling in rice[J]. Plant Physiology, 2021, 185(4): 1722–1744.
- [34] Li J J, Li D M, Liu B Y, et al. Effects of root restriction on phytohormone levels in different growth stages and grapevine organs[J]. Scientific Reports, 2022, 12(1): 1323.
- [35] Wu S, Wang J L, Zhao Y X, et al. Characterization and genetic dissection of maize ear leaf midrib acquired by 3D digital technology[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1063056.
- [36] Li W Q, Wang F Q, Wang J, et al. Overexpressing *CYP71Z2* enhances resistance to bacterial blight by suppressing auxin biosynthesis in rice[J]. PLoS One, 2015, 10(3): e0119867.
- [37] Yoshikawa T, Ito M, Sumikura T, et al. The rice *FISH BONE* gene encodes a tryptophan aminotransferase, which affects pleiotropic auxin-related processes[J]. The Plant Journal, 2014, 78(6): 927–936.
- [38] Lyu J Y, Guo Y A, Du C L, et al. *BnERF114. A1*, a rapeseed gene encoding APETALA2/ETHYLENE RESPONSE FACTOR, regulates plant architecture through auxin accumulation in the apex in *Arabidopsis* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(4): 2210.
- [39] Chen H, Wu Q K, Ni M, et al. Transcriptome analysis of endogenous hormone response mechanism in roots of *Styrax tonkinensis* under waterlogging[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 896850.
- [40] Sánchez-Parra B, Pérez-Alonso M M, Ortiz-García P, et al. Accumulation of the auxin precursor indole-3-acetamide curtails growth through the repression of ribosome-biogenesis and development-related transcriptional networks[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(4): 2040.
- [41] Lehmann T, Janowitz T, Sánchez-Parra B, et al. *Arabidopsis* NITRILASE 1 contributes to the regulation of root growth and development through modulation of auxin biosynthesis in seedlings[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 36.
- [42] Olatunji D, Geelen D, Verstraeten I. Control of endogenous auxin levels in plant root development[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(12): 2587.
- [43] Niu M, Wang H R, Yin W C, et al. Rice dwarf and low-tillering and the homeodomain protein *osh15* interact to regulate internode elongation via orchestrating brassinosteroid signaling and metabolism[J]. The Plant Cell, 2022, 34(10): 3754–3772.
- [44] Jiang L, Rong M Q, Wang M X, et al. Combining ability analysis of relevant characters of maize inbred lines suitable for machine harvest[J]. Computational Intelligence and Neuroscience, 2022, 2022: 2480801.
- [45] Sun C W, Zhang F Y, Yan X F, et al. Genome-wide association study for 13 agronomic traits reveals distribution of superior alleles in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China[J]. Plant Biotechnology Journal, 2017, 15(8): 953–969.
- [46] Liu X J, Wu C Y, Su D D, et al. The *SHB8* acts as a negative regulator in stem development and lignin biosynthesis[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(24): 13343.
- [47] Yu X W, Lara N A H, Carbajal E M, et al. QTL mapping of

- morphological characteristics that correlated to drought tolerance in *St. Augustinegrass* [J]. *PLoS One*, 2022, 17 (5) : e0268004.
- [48] Chen L P, Zhao Y, Xu S J, et al. *OsMADS57* together with *OsTBI* coordinates transcription of its target *OsWRKY94* and *D14* to switch its organogenesis to defense for cold adaptation in rice [J]. *The New Phytologist*, 2018, 218 (1) : 219 – 231.
- [49] Stanic M, Hickerson N M N, Arunraj R, et al. Gene – editing of the strigolactone receptor *BnD14* confers promising shoot architectural changes in *Brassica napus* (canola) [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19 (4) : 639 – 641.
- [50] Wang B, Smith S M, Li J Y. Genetic regulation of shoot architecture [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 437 – 468.
- [51] Wang Y J, Zhao J, Lu W J, et al. Gibberellin in plant height control: old player, new story [J]. *Plant Cell Reports*, 2017, 36 (3) : 391 – 398.
- [52] He J, Xin P, Ma X, et al. Gibberellin metabolism in flowering plants: an update and perspectives [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 6.
- [53] Huang Y P, Chen I H, Kao Y S, et al. The gibberellic acid derived from the plastidial MEP pathway is involved in the accumulation of Bamboo mosaic virus [J]. *The New Phytologist*, 2022, 235 (4) : 1543 – 1557.
- [54] Li R J, Han Y Q, Zhang Q, et al. Transcriptome profiling analysis reveals co – regulation of hormone pathways in foxtail millet during *Sclerospora graminicola* infection [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21 (4) : 1226.
- [55] Wang S S, Wang Y J. Harnessing hormone gibberellin knowledge for plant height regulation [J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41 (10) : 1945 – 1953.
- [56] Wu D, Yang L, Gu J H, et al. A functional genomics view of gibberellin metabolism in the cnidarian symbiont *Breviolum minutum* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 927200.
- [57] Regnault T, Davière J M, Heintz D, et al. The gibberellin biosynthetic genes *AtKAO1* and *AtKAO2* have overlapping roles throughout *Arabidopsis* development [J]. *The Plant Journal*, 2014, 80 (3) : 462 – 474.
- [58] Gao H B, Wang W G, Wang Y H, et al. Molecular mechanisms underlying plant architecture and its environmental plasticity in rice [J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39 (12) : 1 – 15.
- [59] Liao Z G, Yu H, Duan J B, et al. *SLR1* inhibits *MOC1* degradation to coordinate tiller number and plant height in rice [J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 2738.
- [60] Li P Y, Li Q, Lu X L, et al. Genome – wide association study reveals novel QTLs and candidate genes for grain number in rice [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23 (21) : 13617.
- [61] Xu Q, Liu T S, Bi W J, et al. Different effects of *DEP1* on vascular bundle – and panicle – related traits under *indica* and *japonica* genetic backgrounds [J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35 (8) : 173.
- [62] Xu Q, Xu N, Xu H, et al. Breeding value estimation of the application of *IPAI* and *DEP1* to improvement of *Oryza sativa* L. *ssp. japonica* in early hybrid generations [J]. *Molecular Breeding*, 2014, 34 (4) : 1933 – 1942.
- [63] Jiang J H, Tan L B, Zhu Z F, et al. Molecular evolution of the *TAC1* gene from rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2012, 39 (10) : 551 – 560.
- [64] Wang H, Tu R R, Sun L P, et al. *Tiller angle control 1* is essential for the dynamic changes in plant architecture in rice [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23 (9) : 4997.
- [65] 徐釜海, 刘佳. IGT 基因家族调控作物株型研究进展 [J]. *生物技术进展*, 2022, 12 (5) : 673 – 682.
- [66] Uga Y, Sugimoto K, Ogawa S, et al. Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions [J]. *Nature Genetics*, 2013, 45 (9) : 1097 – 1102.
- [67] Guseman J M, Webb K, Srinivasan C, et al. *DRO1* influences root system architecture in *Arabidopsis* and *Prunus* species [J]. *The Plant Journal*, 2017, 89 (6) : 1093 – 1105.
- [68] Wilmoth J C, Wang S C, Tiwari S B, et al. *NPH4/ARF7* and *ARF19* promote leaf expansion and auxin – induced lateral root formation [J]. *The Plant Journal*, 2005, 43 (1) : 118 – 130.
- [69] Xie Q, Frugis G, Colgan D, et al. *Arabidopsis* *NAC1* transduces auxin signal downstream of *TIR1* to promote lateral root development [J]. *Genes & Development*, 2000, 14 (23) : 3024 – 3036.
- [70] Nestler J, Wissuwa M. Superior root hair formation confers root efficiency in some, but not all, rice genotypes upon P deficiency [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1935.
- [71] Ramírez M, Flores – Pacheco G, Reyes J L, et al. Two common bean genotypes with contrasting response to phosphorus deficiency show variations in the microRNA 399 – mediated *PvPHO2* regulation within the *PvPHR1* signaling pathway [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14 (4) : 8328 – 8344.
- [72] Guo B H, Dai Y, Chen L, et al. Genome – wide analysis of the soybean root transcriptome reveals the impact of nitrate on alternative splicing [J]. *G3 – Genes Genomes Genetics*, 2021, 11 (7) : jkab162.
- [73] Ramanathan V, Rahman H, Subramanian S, et al. *OsARD4* encoding an aciredutone dioxygenase improves root architecture in rice by promoting development of secondary roots [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 15713.
- [74] 郑登峰, 陈懿, 陈伟, 等. 烤烟株型与产量和质量的关系 [J]. *土壤*, 2018, 50 (4) : 718 – 725.
- [75] Wang L Q, Yu X F, Gao J L, et al. Regulation of subsoiling tillage on the grain filling characteristics of maize varieties from different eras [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 20430.
- [76] Tokatlidis I. Crop resilience via inter – plant spacing brings to the fore the productive ideotype [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 934359.
- [77] van Ittersum M K, Cassman K G, Grassini P, et al. Yield gap analysis with local to global relevance: a review [J]. *Field Crops Research*, 2013, 143: 4 – 17.
- [78] 任伯朝, 李利利, 董树亭, 等. 种植密度对不同株高夏玉米品种

- 茎秆性状与抗倒伏能力的影响[J]. 作物学报, 2016, 42(12): 1864–1872.
- [79] 李方一, 黄 璜, 官 梅, 等. 油菜理想株型研究进展[J]. 中国油料作物学报, 2023, 45(1): 4–16.
- [80] Zheng M J, Chen J, Shi Y H, et al. Manipulation of lignin metabolism by plant densities and its relationship with lodging resistance in wheat[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 41805.
- [81] 朱海滨, 俞 航, 马中涛, 等. 不同基本苗对无人飞播水稻产量、品质及抗倒伏特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(5): 50–59.
- [82] 门洪文, 郭守鹏, 黄昌见, 等. 种植密度对不同株型玉米农艺性状、产量及抗倒伏特性的影响[J]. 农学学报, 2021, 11(7): 1–6.
- [83] 陈求柱, 王志琴, 图尔汗, 等. 氮肥运筹对棉花干物质累积及产量的影响[J]. 湖北农业科学, 2013, 52(22): 5437–5442.
- [84] 刘卫星, 王晨阳, 冯 伟, 等. 灌水与施氮对夏玉米冠层结构及产量的影响[J]. 玉米科学, 2014, 22(5): 120–126.
- [85] Ma X D, Zhu K X, Guan H O, et al. Calculation method for phenotypic traits based on the 3D reconstruction of maize canopies[J]. Sensors, 2019, 19(5): 1201.
- [86] 杨志平, 周 伟, 王 淘, 等. 施氮对蜀恢 498 及其突变体株型和物质生产特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(6): 18–29.
- [87] 张 祥, 胡大鹏, 李亚兵, 等. 长江流域大麦后直播棉集中成铃与高产协同表达群体株型特征[J]. 棉花学报, 2017, 29(6): 513–524.
- [88] 张晨霞, 胡大鹏, 张中宁, 等. 缓释氮肥运筹对麦后直播棉株型调节和成铃的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2022, 43(1): 88–96.
- [89] Tian T, Wang J G, Wang H J, et al. Nitrogen application alleviates salt stress by enhancing osmotic balance, ROS scavenging, and photosynthesis of rapeseed seedlings (*Brassica napus*) [J]. Plant Signaling & Behavior, 2022, 17(1): e2081419.
- [90] 袁 洋, 董奇琦, 贾佩岩, 等. 间作下不同肥料对玉米花生生长发育、氮代谢及产量的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2022, 53(2): 129–139.
- [91] Li J, Lei S Q, Gong H R, et al. Field performance of sweet sorghum in salt-affected soils in China: a quantitative synthesis [J]. Environmental Research, 2023, 222: 115362.
- [92] 张 庆, 殷春渊, 张洪程, 等. 水稻氮高产高效与低产低效两类品种株型特征差异研究[J]. 作物学报, 2010, 36(6): 1011–1021.
- [93] Li Z Y, Xu B, Du T H, et al. Excessive nitrogen fertilization favors the colonization, survival, and development of *Sogatella furcifera* via bottom-up effects[J]. Plants, 2021, 10(5): 875.
- [94] 蔡宪杰, 杨义方, 马永建, 等. 腐殖酸类肥料对碱性植烟土壤 pH 及烤烟产量质量的影响[J]. 中国农学通报, 2008, 24(6): 261–265.
- [95] Li J, Fan X L, Zhu Y L, et al. Effects of irrigation and nitrogen fertilization on mitigating salt-induced Na^+ toxicity and sustaining sea rice growth [J]. Open Life Sciences, 2022, 17(1): 1165–1173.
- [96] Bozkurt S, Keskin M. Effect of deficit irrigation on the estimation of cucumber leaf area under greenhouse conditions[J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2018, 20(4): 877–882.
- [97] 李 淦, 高丽丽, 康正华, 等. 不同灌水处理对棉花生长发育及产量的影响[J]. 新疆农业科学, 2016, 53(6): 992–998.
- [98] 陈雪梅, 刘 强, 李同蕊, 等. 不同灌水量和密度对无膜棉生长性状及结铃分布的影响[J]. 河北农业大学学报, 2022, 45(1): 12–19.
- [99] Si Z Y, Qin A Z, Liang Y P, et al. A review on regulation of irrigation management on wheat physiology, grain yield, and quality [J]. Plants, 2023, 12(4): 692.
- [100] 田广丽, 李东伟, 甄 博, 等. 灌溉模式和氮肥用量对水稻分蘖期生长特征的影响[J]. 灌溉排水学报, 2018, 37(12): 46–52.
- [101] 景文疆, 顾汉柱, 张小祥, 等. 中籼水稻品种改良过程中米质和根系特征对灌溉方式的响应[J]. 中国水稻科学, 2022, 36(5): 505–519.
- [102] Han D S, Li H R, He L, et al. Effect of irrigation and nitrogen topdressing at different leaf ages on the length and growth of wheat leaves, leaf sheaths, and internodes [J]. Agriculture – Basel, 2022, 12(10): 1517.
- [103] Xu X X, Zhang Y H, Li J P, et al. Optimizing single irrigation scheme to improve water use efficiency by manipulating winter wheat sink-source relationships in Northern China Plain [J]. PLoS One, 2018, 13(3): e0193895.
- [104] Zhang Y P, Zhang Y H, Wang Z M, et al. Characteristics of canopy structure and contributions of non-leaf organs to yield in winter wheat under different irrigated conditions [J]. Field Crops Research, 2011, 123(3): 187–195.
- [105] 刘明池, 季延海, 武占会, 等. 我国蔬菜育苗产业现状与发展趋势[J]. 中国蔬菜, 2018(11): 1–7.
- [106] 黄 凯. 金神农山地中棵烟理想株型调控的技术途径[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(5): 41–44.
- [107] Abeer A H A, Ali M, Ali E F, et al. Induction of *Catharanthus roseus* secondary metabolites when *Calotropis procera* was used as bio-stimulant[J]. Plants, 2021, 10(8): 1623.
- [108] 吴 思, 陶明德, 周迎鑫, 等. 化控对夏玉米产量与茎秆抗倒伏性状的影响[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(1): 91–98.
- [109] 张瑞茂, 李 超, 陈大伦, 等. 甘蓝型油菜矮秆直立株型材料 DW 871 的选育[J]. 种子, 2019, 38(2): 116–120, 123.
- [110] 钱 可. *OsSAPK10* 调控水稻株高的机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [111] 张佳蕾, 郭 峰, 李新国, 等. 不同时期喷施多效唑对花生生理特性、产量和品质的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(3): 874–882.
- [112] Wei Y Z, Dong C, Zhang H N, et al. Transcriptional changes in litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) inflorescences treated with uniconazole[J]. PLoS One, 2017, 12(4): e0176053.
- [113] 吴 思, 陶明德, 周迎鑫, 等. 化控对夏玉米产量与茎秆抗倒伏性状的影响[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(1): 91–98.
- [114] 李国卫, 秦圣豪, 刘译阳, 等. 花生株型相关性状研究进展[J]. 中国油料作物学报, 2020, 42(6): 934–939.