

林耀威, 林国冰, 王 龙, 等. 油菜每角粒数形成及其调控的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(8): 1647-1654.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.08.021

油菜每角粒数形成及其调控的研究进展

林耀威, 林国冰, 王 龙, 李亦扬, 左青松

(扬州大学农学院/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: 油菜作为中国种植面积最大的油料作物, 在实际生产中有着举足轻重的地位。近年来, 中国油菜产业进入快速发展阶段。高产优质成为油菜育种主攻目标。油菜产量是由单位面积角果数、每角粒数和千粒重构成, 生产上高产油菜多表现为角大粒多, 因此增加每株角果数、提高每角粒数和增加千粒重是油菜增产的有效途径。本文阐述了油菜角果发育与每角粒数形成的关系, 并从影响每角粒数的因素, 包括营养状况与氮肥处理、水分、温光条件及内源激素等方面分析调控油菜每角粒数的措施, 以期为提高油菜单位面积产量提供理论依据。

关键词: 油菜; 角果; 每角粒数; 调控; 产量

中图分类号: S565.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)08-1647-08

Research progress on the formation and regulation of seed number per pod in rapeseed

LIN Yaowei, LIN Guobing, WANG Long, LI Yiyang, ZUO Qingsong

(Agricultural College of Yangzhou University/Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology in Jiangsu Province/Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Grain Crop Industry Technology, Yangzhou 225009, China)

Abstract: As the largest oil crop in China, rapeseed plays a crucial role in actual production. In recent years, China's rapeseed industry has entered a stage of rapid development. High yield and high-quality have become the primary breeding objectives for rapeseed. The yield of rapeseed is composed of the number of pods per unit area, seed number per pod, and the thousand-seed weight. In actual production, high-yield rapeseed is often characterized by larger pods and more seeds. Therefore, increasing the number of pods per plant, seed number per pod, and increasing the thousand-seed weight are effective ways to increase rapeseed yield. This paper elucidates the relationship between pod development and the formation of seed number per pod. It also analyzes strategies for regulating the seed number per pod by examining influencing factors such as nutritional status and nitrogen fertilizer treatment, water, temperature and light conditions, and endogenous hormones. The aim is to provide a theoretical basis for enhancing rapeseed yield per unit area.

Key words: rapeseed; pod; seed number per pod; regulation; yield

收稿日期: 2024-12-03

基金项目: 国家重点研发计划项目(2023YFD2300300); 中央粮油生产保障专项项目; 江苏省高等学校基础科学重大项目(21KJA210003); 扬州市现代农业发展专项资助项目(YN2023206)

作者简介: 林耀威(2001-), 男, 江苏沭阳人, 硕士研究生, 主要从事油菜栽培生理研究。(E-mail) 2731294385@qq.com

通讯作者: 左青松, (E-mail) qszuo@yzu.edu.cn

油菜是中国重要的战略性油料作物和饲用蛋白源^[1], 在食用油供给与畜牧饲料生产领域占据关键地位。据权威统计, 中国油菜种植面积与总产量长期稳定在全球总量的30%左右, 不仅充分满足国内市场需求, 每年还实现数百万吨的对外出口。根据2023年农业农村部及国家统计局发布的数据显示, 全国油菜播种面积约 7.8×10^6 hm², 油菜籽总产量达 1.6×10^7 t, 其中冬收油菜产量超 1.45×10^7 t, 夏收油

菜产量 2.59×10^6 t,夏收产量较 2022 年实现 6.2% 的显著增长。

从区域分布来看,中国油菜种植可划分为长江流域冬油菜区、北方春油菜区及黄淮流域冬油菜区三大主产区。近年种植格局呈现明显分化:北方春油菜区依托机械化耕作优势和政策扶持,种植规模持续扩张;长江流域冬油菜区凭借成熟的栽培技术和丰富的种植经验,稳占全国油菜主产区地位;而黄淮流域受种植结构调整等因素影响,种植面积有所缩减^[2]。

在油菜增产路径方面,尽管扩大种植面积是最直接有效的策略,但中国耕地资源有限且需优先保障水稻、小麦等粮食作物生产,因此通过拓展种植面积提升油菜产量的空间极为有限。从单株产量构成要素分析,油菜每株有效角果数通常在 80~120 个,其形成依赖于主茎、分枝等各部位角果的协同发育。在长江中下游地区现行种植密度条件下,受光照、养分竞争等因素制约,进一步提升油菜单株角果数难度较大。而籽粒重量主要受遗传因素控制,在常规栽培条件下变化幅度较小。相较而言,通过优化角果发育过程以增加每角粒数,成为突破油菜产量瓶颈的重要研究方向^[3-5]。

本文系统梳理油菜角果发育与每角粒数形成的生物学关联,深入剖析环境、栽培及遗传等多维度影响因素,以期构建高效产量调控技术体系提供理论依据。

1 油菜产量形成因素

1.1 角果发育与每角粒数的形成

在植物生殖系统中,雌蕊是花器官的核心组成部分。其中,子房作为雌蕊的主要结构,着生于花的基部,是植物重要的生殖器官,承担着产生种子的关键功能。在完成受精过程后,子房持续生长分化,最终发育为果实;而内部的胚珠则经一系列生理变化,发育形成种子。油菜隶属十字花科,角果是其典型的果实类型。油菜角果是雌蕊受精后发育形成的产物^[6],由二至多枚心皮合生而成,成熟时沿两侧腹缝线开裂,假隔膜留存于果实之中,并不脱落。油菜角果的发育是一个多因素协同调控的复杂生物学过程,涉及激素调节、基因表达调控以及环境因素的共同作用。

油菜角果作为种子的着生器官,主要承担两项

功能,一是为种子发育提供足够的生长空间,二是在油菜籽发育后期为其提供营养物质^[7-9]。角果发育的大小与每角粒数呈显著正相关,每角粒数由每果胚珠数、胚珠受精率及结合子发育率三部分构成^[10],即每角粒数=每果胚珠数-萎缩胚珠数-空瘪粒数。不同部位角果在粒数上存在差异,根据数量多少,可分为多粒区、中粒区和少粒区。其中主序及上中下部一次分枝的中下部通常为多粒区,主序和二次分枝上下部为少粒区,其余部位为中粒区^[11]。

目前关于油菜每角粒数的遗传学与细胞学研究相对较少,其中李永鹏等^[12]通过对中双 11 号、华双 4 号及 9 个 DH 株系的对比试验,观察到胚珠的败育是导致每角粒数差异的主要原因之一。另外,Liu 等^[13]通过将 HZ396 和 Y106 作为亲本利用 CRISPR/CAS9 构建一系列 DH 群体,从而克隆到了目标基因 *ARF18*,随后又通过石蜡切片技术对胚囊的形成过程进行研究,发现 *ARF18* 能够通过调控大孢子母细胞的减数分裂从而影响功能大孢子的形成和可育胚囊的数量,而可育胚囊数量在一定程度上决定了胚珠数量,因此,通过调控 *ARF18* 基因的表达可间接影响油菜每角粒数。

由于每角粒数受胚珠形成率的直接影响,胚珠败育会显著降低油菜每角粒数。深入探究植物胚胎败育机制,对解析油菜籽粒的形成过程具有重要意义。多数农作物都有胚胎败育现象,主要表现为雄性不育、雌性器官不孕、授粉受精不良和胚中途败育^[14]。引发胚胎败育的因素涵盖胚乳和胚囊发育障碍、营养分配失衡、内源激素调控紊乱等多方面,从分子与细胞学层面可归纳为幼胚起源异常、胚囊发育异常和胚乳发育异常三大类。幼胚起源异常主要由杂合子基因组结构变异、杂种胚与胚乳遗传协调性紊乱以及母体组织与合子发育的不兼容性导致。例如,染色体倒位、易位等结构变异会破坏基因表达网络,进而影响胚胎早期发育^[15]。董军等^[16]在胚乳败育研究中证实,胚囊发育进程与胚发育呈显著正相关,胚囊细胞分化异常会导致胚发育停滞。作为胚胎发育的营养供给中心,胚乳的细胞化进程受阻、淀粉积累异常等发育缺陷直接干扰胚体形成正常形态。综上所述,油菜角果粒数形成与胚珠败育现象紧密关联。系统解析胚珠败育的分子调控网络和细胞学机制是揭示油菜籽粒形成本质过程的关键突破口,对提升油菜产量性状改良效率具有

重要价值。

1.2 油菜每角粒数的 QTL 定位与遗传

油菜每角粒数与角果性状存在显著关联,角果的长度、宽度、厚度及体积等外观性状不仅决定了其形态特征,也影响光合产物的分配效率,从而间接影响每角粒数与最终产量^[17]。这一关联性表明,角果形态对提高油菜产量具有重要作用,深入解析其遗传机制对实现油菜高产育种具有重要意义。

油菜角果性状^[18]均为受数量性状位点(QTL)控制的复杂性状,且易受环境干扰。在油菜角果的所有性状中,每角粒数最关键。目前,已在不同的 β 定位群体中检测到200多个每角粒数的QTL^[18]。例如,Zhu等^[19]基于Ningyou7参考基因组序列,对每角种子密度(SDPS)进行了QTL定位,发现两个QTL(*qSD.A9-1*和*qSL.A9*)分别位于染色体A9的42.22 Mb和42.63 Mb区段,并在其附近鉴定出两个每角粒数的次要QTL。此外,Ding等^[20]还在A3、A6、C5 3个染色体上分别定位到了与每角粒数相关的QTL。张书芬等^[21]通过对油菜单株产量及其3大构成因素(单株角果数、每角粒数、千粒重)进行QTL定位分析,发现了6个与每角粒数相关的QTL。孙程明等^[22]借助R语言对496份油菜种质资源的表型数据进行统计分析,识别出6个与每角粒数相关的遗传位点。Khan等^[23]对521个油菜品种进行全基因组关联研究,采用6个多位点和4个单位点GWAS方法共检测到了311个显著的数量性状核苷酸/位点(QTN/QTL),其中32个QTL通过ML-GWAS和SL-GWAS方法在多种环境下均被重复检测到且稳定性较高。程爽等^[24]利用Sollux和Gaoyou为亲本构建了SG-DH群体并通过SPSS 11.5软件对油菜每角粒数进行表型分析检测到了2个有关每角粒数的QTL,分别位于C6和C8 2条连锁群上,均表现出显著的加性效应。王峰等^[25]利用Kosambi函数将交换值转化为遗传距离,并建立遗传图谱进行甘蓝型油菜产量构成相关性状的QTL定位和效应检测,共鉴定出5个与每角粒数相关的QTL(*qSS1*、*qSS5*、*qSS11*、*qSS16a*和*qSS16b*)。肖小军等^[26]通过GLM和MLM两种模型分别对200份甘蓝型油菜自交系进行全基因组关联分析,检测到39个和3个与每角粒数有关的QTL。QTL的定位为油菜数量性状的研究提供了可靠依据,也为相关育种工作的开展提供了理论支撑。

前人对油菜每角粒数的遗传机制进行了深入研究。Yang等^[27]通过对4个高每角粒数油菜品系和5个低每角粒数油菜品系进行自交与异交试验,发现每角粒数差异主要归因于母系效应。邓武明等^[28]对7个甘蓝型双低细胞质雄性不育系及其相应保持系和4个双低恢复系为试验材料,发现油菜每角粒数的遗传符合加性-显性-上位性模型。郇美娟等^[29]采用Gamle氏6参数的加性-显性-上位性模型对4个油菜组合进行统计,发现加性效应和基因互作在每角粒数的形成中起主要作用。Luo等^[30]采用Yu5和Zheyu18作为雌性亲本与另外149个雄性亲本杂交,获得了216个杂交种并进行基因分析,发现每角粒数不仅表现出显著的显性效应,还具有强烈的环境特异性,在不同环境条件下,同一组合的每角粒数表现存在波动。李加纳等^[31]利用优质油菜81008×Tower正反交得到的12个世代的材料,对8个农艺性状进行考察,发现油菜每角粒数的遗传符合加性-显性-双-三基因互作模型,且该性状受到一定母体效应的影响,进一步证实了油菜每角粒数在遗传上的复杂性。综上所述,通过对油菜每角粒数遗传机制的深入研究,有助于揭示角果粒数的形成机理及其影响因素,为实现精准调控与高产栽培提供理论依据和实践指导。

2 影响油菜每角粒数的因素

2.1 营养状况与氮肥管理

在实际生产中,氮、磷、钾等营养元素对油菜产量的提升具有显著作用,科学的施肥量和合理的养分分配比是实现油菜高产的关键^[32]。正如前文所述,油菜每角粒数与角果发育密切相关,而角果的正常发育又依赖于植株体内充足的氮素供应。因此,油菜体内碳氮代谢水平高、营养状况好是确保形成更多角粒数的前提条件。当油菜体内氮素水平下降时,每角粒数也会随之下降,从而影响最终产量。从源库关系的角度来看,油菜开花受精阶段各个角果的最大库容量已经确定,要想实现更高的籽粒产量,必须从受精胚珠的形成与发育入手,因此角果粒数的多少在一定程度上反映了库强的水平^[33]。在角果发育初期(通常为花后20 d内),氮素作为光合色素、光合中间体和参与光合作用相关酶的重要组成部分,对油菜的光合能力起关键作用。光合产物会向角果输送,从而促进角果皮面积的扩大并充实,为

籽粒发育提供充足的空间和营养。进入籽粒发育阶段后,角果皮本身又成为光合产物的供源,不断向籽粒输送养分,从而实现源库协调。在施氮不足的情况下,油菜叶片叶绿素合成减少,易出现萎蔫、黄化甚至枯死等现象,光合作用受限,蛋白质合成能力下降,最终对角果发育及籽粒形成造成不利影响^[34]。因此,氮肥的科学施用不仅关系到植株的营养生理状态,还直接影响油菜每角粒数及产量形成。

在氮肥调控相关研究中,王杰等^[35]通过对不同施氮水平下直播油菜的产量分析发现,随着施氮量的增加,油菜每角粒数和单株有效角果数呈上升趋势,平均产量同步提高,表明氮肥在一定施氮量程度上影响油菜的生长发育。刘秋霞等^[36]研究氮肥水平对油菜产量的作用时发现,在一定施氮量范围内,油菜产量与施氮量呈正相关;然而,当氮素施用量超过某一阈值后,产量提升趋势变缓,甚至出现下降情况。另有研究发现,在施氮总量一定的情况下,随着基肥和追肥的比例减小,油菜产量先上升后下降,且在基肥与追肥比例为6:4时产量达到最高值^[37]。陈国徽等^[38]通过对比4种施肥方法发现,与常规施肥方法相比,CRB处理(前氮后移配施硼砂)能够使油菜每角粒数显著增加约22.7%,且其综合农艺性状优于传统施肥方法,具有较高的推广价值。

在探索油菜最佳施氮量方面,马丽丽^[39]通过不同施氮水平对油菜产量的影响发现,施氮能够显著增加油菜籽产量,并通过线性平台模型计算出氮肥最佳施用量为210 kg/hm²,超过该水平后增产效果不再显著。此外以浙油50为例,陆群康等^[40]发现当施氮量达276 kg/hm²时,每角粒数可达18.7粒,为最优状态。Luo等^[41]进一步指出,合理的施氮量不仅能够提高油菜每角粒数,还能协调每角粒数及千粒重之间的关系,当施氮量在180 kg/hm²时,油菜籽产量达到最高值。综上所述,科学、适量、合理分期施用氮肥对于提升油菜每角粒数及产量具有积极作用。这为今后在农业生产实践中通过营养调控实现油菜高产提供了理论依据和实践指导。

2.2 水分

油菜一生中中对水分需求最为迫切的时期是薹花期,此期不仅是其对水分和养分需求的高峰期,也是对水分最为敏感的生长阶段。研究表明,油菜开花前后的降水量对每角粒数有显著影响,且在一定范围内,每角粒数会随着水分的增多而呈下降趋

势^[42]。一方面,水分过多会使油菜叶片气孔阻闭,进而抑制光合作用效率,减少油菜光合产物的合成,这些原本用于籽粒灌浆阶段养分供给产物的减少将直接影响胚珠的发育,导致产量大幅度下降^[43]。另一方面,若水分供应不足,油菜籽粒难以吸收蛋白质、碳水化合物及脂质等关键营养物质,同样会导致籽粒的形成数量与质量下降。

Li等^[44]对15种甘蓝型油菜进行淹水处理,发现处理后的油菜在有效分枝数、单株角果数、每角粒数、单株产量等方面均显著下降。Mohtashami等^[45]在亚热带旱地条件下开展的灌溉对比试验结果表明,灌溉水显著提高了油菜的每角粒数和籽粒产量,凸显了水分调控在油菜生产中的重要作用。此外,Asgari等^[46]研究不种排水系统对油菜产量的影响,发现与地表排水(对照)相比,地下排水系统能够有效缓解土壤内涝风险,特别是在油菜营养生长阶段改善了油菜的生长指数,从而显著提升每角粒数和最终产量。

在部分欧洲国家,油菜的生产效能在很大程度上依赖于旱地农业中的季节性水资源供应模式。Raman等^[47]研究表明,参与生殖成功替代策略(干旱逃逸和耐旱机制)的等位基因组合往往具有较高的水分利用效率,这对实现油菜籽的可持续生产具有重要意义。值得注意的是, $\Delta^{13}\text{C}$ (碳同位歧化)作为油菜整个生育期内水分利用效率的稳定指标,在Skipton/Ag-Spectrum的DH群体中表现为随 $\Delta^{13}\text{C}$ 上升油菜籽粒产量显著提升。

综上所述,无论是水分过多引发的气孔阻闭和光合抑制,还是水分不足导致的营养吸收障碍,均会显著影响油菜每角粒数及最终产量。不同水分条件下的田间试验和排水灌溉研究结果进一步表明,科学调控土壤含水量是提高油菜产能的重要手段。值得关注的是,以 $\Delta^{13}\text{C}$ 为代表的碳同位素指标为评估油菜在整个生育期内的水分利用效率提供了稳定可靠的手段,对抗旱育种和精准水分管理具有重要指导作用。

2.3 温光条件

温度和光照是影响油菜每角粒数的重要环境因子,直接作用于油菜生长发育、开花受精以及籽粒形成等关键生育过程。在温度方面,以宁油七号油菜为例,当环境温度低于7℃时,其每角粒数会随温度降低而显著减少^[42]。油菜开花期适宜温度一般

为 14~18 ℃, 过高或者过低的温度均不利于油菜籽粒的正常形成。研究指出, 油菜结籽率与开花后第 1 d 平均温度关系最密切, 决定了胚珠能否正常受精, 若开花当天温度过低会严重抑制受精过程^[48]。此外, 油菜角果发育过程中若遇超过 33 ℃ 高温, 不仅会降低油菜花粉的萌发率, 还会显著减少每角粒数, 最终导致产量下降^[49]。温度与油菜角果之间也存在一定的关联, 在油菜开花授粉期间, 如遭遇持续高温天气, 油菜体内代谢易发生紊乱, 无法及时为角果提供充足的养分, 从而诱发角果脱落, 造成减产^[50]。因此, 在生产实践中, 需结合当地气候和品种特性, 通过调整播期来改变油菜的开花时间, 从而减少开花期遭遇高温的不利影响。

光照不仅是油菜光合作用的重要能源, 同时对其生理代谢和器官发育具有重要调节作用。充足的光照条件能够提高油菜光合速率, 使其合成更多的光合产物, 从而促进籽粒发育。如 2013 年江苏省如皋市油菜生长发育期间的日照时长较上一年增加了 14.4 h, 油菜每角粒数较上一年也有所增加^[51]。罗树中等^[52]研究发现, 相较光照不足(每天少于 12 h)处理, 每天连续光照 24 h 的油菜每角粒数均有明显提升。油菜产量同样受到温度与光照的协同作用影响, 廖桂平等^[53]通过对 3 个不同熟期的甘蓝型油菜品种进行取样分析发现, 油菜产量与日照时数、积温均呈显著正相关。

综上所述, 在油菜角果和籽粒的形成阶段, 日照时数、光照度及温度条件对其生理生化过程均具有重要影响。优化温光条件是提升油菜每角粒数和最终产量的关键路径之一。

2.4 内源激素

De Bouille 等^[54]认为, 油菜每株角果数、每角粒数及千粒重不仅受营养元素影响, 还受到多种内源激素的协同调控。植物体内常见的内源激素包括脱落酸(ABA)、生长素(IAA)、赤霉素(GA)、乙烯(ET)、细胞分裂素(CK)、油菜素甾醇(BRS)等^[55-56]。

ABA 属于植物激素中的“胁迫激素”, 主要调控植物的休眠、叶片脱落、种子萌发及对非生物胁迫的响应^[57]。ABA 主要在细胞质和叶绿体中合成, 合成途径主要包括 C15 和 C40 两类^[58]。研究表明, ABA 在油菜角果发育过程中可能通过调节同化产物的分配, 使更多光合产物流向籽粒, 从而提升产

量^[59]。ABA 的积累也是油菜响应干旱胁迫的首要机制。当土壤干旱时, ABA 信号诱导气孔关闭, 减少蒸腾作用, 抑制光合活性, 进而不利于角果和籽粒的发育^[60]。

IAA 在种子发育全过程均处于高表达状态, 自受精开始便参与调控胚胎、胚乳和种皮的形成^[61]。作为一种关键植物激素, IAA 协调油菜籽粒发育过程, 并响应外部环境变化^[62]。目前有试验结果表明, 在油菜角果发育早期, 每角粒数与 IAA 关系密切^[63]。在激素协同方面, IAA 与 ABA 可以参与调节氮信号传导和吸收过程, 从而改善作物根系发育, 并促进产量提升^[64]。不过, 胡立勇等^[65]认为, 与 IAA 相比, CK 才是在油菜角果中促进籽粒充实及物质转化的主要激素。

关于 CK 在油菜产量方面的作用, 前人研究发现, 喷施 CK 可显著提高大豆和油菜的角果数及每角粒数, 说明 CK 在双子叶植物中具有显著的增产作用^[66-68]。此外, GA 与 ABA 在植物体内均具有广泛功能, 二者通常处于拮抗关系。GA 在种子萌发阶段起关键作用^[69]。唐启才等^[70]研究结果表明, 在油菜不同发育阶段施用 GA, 可显著提高单株角果数、千粒重及株高, 产量也随之提升。然而, 也有研究者指出, GA 对油菜角果发育的作用并非独立, 而是依赖于其与 ABA 的动态平衡^[71]。

BRS 广泛存在于高等植物的各组织中, 包括根、茎、叶, 尤其在种子和花粉中浓度更高^[72]。虽然目前关于 BRS 在油菜中的信号传导机制研究尚不完善, 但考虑到油菜与拟南芥在该方面具有较高的基因同源性, 后者的研究结果可作为参考。冯韬^[73]选用两种双低甘蓝型油菜品种 XY881 和 XY883 作为试验材料, 对其喷施 BRS 后发现其结实率及每角粒数均明显提高, 表明 BRS 在促进油菜角果发育和增产方面具有积极作用。

综上所述, IAA、GA、ABA、CK 以及 BRS 均在油菜角果发育过程中扮演重要角色。这些内源激素通过调节营养物质的分配, 促进籽粒形成及协调光合作用与胁迫响应等机制, 共同影响油菜每角粒数及最终产量, 研究其作用机制对油菜生产具有重要的理论与实践意义。

3 展望

中国油菜种植面积居全球首位, 菜籽油产量占

国产植物油总量的40%以上,长期以来在中国食用油市场中扮演着不可替代的角色。然而,与水稻、小麦、玉米等粮食作物相比,油菜产量提升的潜力相对较小。油菜产量主要受到单株角果数、每角粒数以及千粒重等因素影响。其中,单株角果数和千粒重受遗传与生理条件限制较大,而每角粒数则具有较强的可调控性。因此,本文聚焦油菜每角粒数的调控,从角果发育过程、QTL定位与遗传背景、影响因素等方面展开系统性阐述,旨在为高产油菜栽培提供理论支撑。

每角粒数的形成不仅受到基因调控的影响,还受栽培环境如氮肥供应、水分状况、温光条件等因素影响。目前,相关研究虽已涉及这些因素对产量的影响,但关于其作用机制及不同因素之间的协同效应仍缺乏系统性的解析。此外,植物内源激素在油菜角果和籽粒发育中的作用也日益受到重视,如IAA和ABA可共同参与调节氮素吸收与传导,GA与CK能够调控籽粒发育,BRS则在提升每角粒数方面展现出一定潜力^[74]。尽管如此,BRS在油菜植株体内的具体信号通路尚未明确,其调控机制仍需深入研究。

除了上述阐述的影响因素外,影响油菜每角粒数的内部生理结构也值得关注,如胚珠发生数^[75]、胚囊发育好坏、蜜蜂传粉情况^[76]以及花粉活力、形态等。这些因素对油菜最终籽粒形成具有关键性作用,笔者认为,未来研究应重点聚焦于油菜角果及籽粒分化过程,深入揭示胚珠发育与分化机制,以期从源头上明确调控路径,优化籽粒形成过程。

目前中国油菜生产面临着种植集中度低、茬口矛盾突出、自然灾害频发等问题,油菜产业发展受到严重制约^[77]。因此,选育高产品种、提升单位面积产量成为油菜科研和生产的重要突破口。种子产业是国家农业发展的核心产业,油菜每角粒数作为产量构成的重要因素,其研究不仅对种子产业发展具有重要战略意义,也为解决“卡脖子”技术问题提供可行性路径。同时,高产油菜品种的选育和科学管理也有望带动区域农业发展,增加农民收入,实现经济与生态双赢。油菜种植虽然与粮食作物种植存在差异,但也可借鉴水稻、小麦等作物的种植管理经验,通过精准施肥、激素调控和环境调节等措施提升籽粒形成率。笔者认为,未来油菜每角粒数的研究应更加紧密地结合实际生产,在夯实理论基础的前

提下开展田间试验和应用探索,逐步建立一套稳定、高效的调控体系,为中国油菜产业高质量发展提供有力支撑。

参考文献:

- [1] 刘成,黄杰,冷博峰,等.我国油菜产业现状、发展困境及建议[J].中国农业大学学报,2017,22(12):203-210.
- [2] 殷艳,廖星,余波,等.我国油菜生产区域布局演变和成因分析[J].中国油料作物学报,2010,32(1):147-151.
- [3] CLARKE J M, SIMPSON G M. Influence of irrigation and seeding rates on yield and yield components of *Brassica napus* cv.tower[J]. Canadian Journal of Plant Science,1978,58(3):731-737.
- [4] 赵继献,朱文秀,王华.主要栽培因素对甘蓝型杂交油菜群体中各组成部分角果数的影响[J].作物研究,1999,13(4):17-20.
- [5] 姜占平,沈军,朱德焰,等.甘蓝型油菜单株有效角果数和产量相关性分析[J].南方农业,2021,15(20):175-178.
- [6] 赵晨琦.甘蓝型油菜角果发育和种子大小相关基因CRISPR/Cas9突变体库的创建[D].武汉:华中农业大学,2023.
- [7] KING S P, LUNN J E, FURBANK R T. Carbohydrate content and enzyme metabolism in developing canola siliques[J]. Plant Physiology,1997,114(1):153-160.
- [8] SCHILTZ S, MUNIER-JOLAIN N, JEUDY C, et al. Dynamics of exogenous nitrogen partitioning and nitrogen remobilization from vegetative organs in pea revealed by ¹⁵N *in vivo* labeling throughout seed filling[J]. Plant Physiology,2005,137(4):1463-1473.
- [9] BENNETT E J, ROBERTS J A, WAGSTAFF C. The role of the pod in seed development: strategies for manipulating yield[J]. New Phytologist,2011,190(4):838-853.
- [10] 高金成,王志南.气象条件对油菜每角粒数的影响[J].农业气象,1987,8(4):28-31.
- [11] 李孟良,王海涛.油菜不同部位每角粒数差异研究[J].安徽技术师范学院学报,2005,19(4):15-19.
- [12] 李永鹏,程焱,蔡光勤,等.油菜每角果粒数差异的细胞学基础和分子机理[J].中国科学:生命科学,2014,44(8):822-831.
- [13] LIU J, HUA W, HU Z Y, et al. Natural variation in *ARF18* gene simultaneously affects seed weight and silique length in polyploid rapeseed[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2015,112(37):5123-5132.
- [14] 梁春莉,刘孟军,赵锦.植物种子败育研究进展[J].分子植物育种,2005,3(1):117-122.
- [15] 王鸿霞.樱桃自交不亲和性在遗传育种中的研究及应用[D].泰安:山东农业大学,2003.
- [16] 董军,蓝崇钰,栾天罡.杠果胚败育果实发育研究[J].电子科技大学学报,2003,32(6):752-754.
- [17] FERRÁNDIZ C, PELAZ S, YANOFSKY M F. Control of carpel and fruit development in *Arabidopsis*[J]. Annual Review of Biochemistry,1999,68:321-354.

- [18] ZHAO X Z, YU K J, PANG C K, et al. QTL analysis of five silique-related traits in *Brassica napus* L. across multiple environments[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:766271.
- [19] ZHU J F, LEI L, WANG W R, et al. QTL mapping for seed density per silique in *Brassica napus* [J]. *Scientific Reports*, 2023, 13(1):772.
- [20] DING G, CHE P, ILARSLAN H, et al. Genetic dissection of methylcrotonyl CoA carboxylase indicates a complex role for mitochondrial leucine catabolism during seed development and germination[J]. *The Plant Journal*, 2012, 70(4):562-577.
- [21] 张书芬,傅廷栋,朱家成,等. 甘蓝型油菜产量及其构成因素的QTL定位与分析[J]. *作物学报*, 2006, 32(8):1135-1142.
- [22] 孙程明,陈 锋,陈 松,等. 甘蓝型油菜每角粒数的全基因组关联分析[J]. *作物学报*, 2020, 46(1):147-153.
- [23] KHAN S U, JIAO Y M, LIU S, et al. Genome-wide association studies in the genetic dissection of ovule number, seed number, and seed weight in *Brassica napus* L. [J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 142:111877.
- [24] 程 爽,孙中永,黄吉祥,等. 利用 IF₂ 群体定位油菜含油量和产量相关性状 QTL[J]. *浙江农业学报*, 2013, 25(2):205-212.
- [25] 王 峰,官春云. 甘蓝型油菜遗传图谱的构建及单株产量构成因素的 QTL 分析[J]. *遗传*, 2010, 32(3):271-277.
- [26] 肖小军,陈 明,韩德鹏,等. 甘蓝型油菜每角果粒数全基因组关联分析[J]. *生物技术通报*, 2023, 39(3):143-151.
- [27] YANG Y H, WANG Y, ZHAN J P, et al. Genetic and cytological analyses of the natural variation of seed number per pod in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1890.
- [28] 邓武明,阳小虎,文凤君,等. 甘蓝型油菜产量性状的遗传及相关与通径分析[J]. *中国油料作物学报*, 2003, 25(4):29-32.
- [29] 郇美娟,顾菊生. 油菜农艺性状的基因效应分析[J]. *浙江农业学报*, 1992, 4(4):149-153.
- [30] LUO X, DING Y, ZHANG L Z, et al. Genomic prediction of genotypic effects with epistasis and environment interactions for yield-related traits of rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2017, 8:15.
- [31] 李加纳,邱 厥,唐章林,等. 甘蓝型油菜主要农艺性状的遗传模型和基因效应分析[J]. *遗传学报*, 1992, 19(2):162-168.
- [32] 丛 野,李艳君,周灿金,等. 氮、磷、钾对湿害胁迫下甘蓝型油菜产量的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(5):1122-1129.
- [33] 浦惠明,戚存扣,傅寿仲. 油菜角果的生长特性及其源库效应[J]. *江苏农业科学*, 1993, 21(3):22-25.
- [34] 敏 艳. 油菜缺乏氮、磷、钾营养的主要症状及合理施肥技术[J]. *当代农机*, 2024(3):98-99.
- [35] 王 杰,周 雨,黄晓芳,等. 不同播期、密度与施氮水平对直播油菜生长及产量的影响[J]. *作物研究*, 2021, 35(4):330-335.
- [36] 刘秋霞,任 涛,韩 上,等. 苗期渍水对直播冬油菜产量和农学利用率的影响及油菜在不同氮肥施用下的响应[J]. *中国油料作物学报*, 2020, 42(4):594-602.
- [37] 刘晓伟,鲁剑巍,李小坤,等. 直播冬油菜干物质积累及氮磷钾养分的吸收利用[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(23):4823-4832.
- [38] 陈国徽,张 颂,陈艳芳,等. 长江中下游稻油轮作区氮肥运筹对土壤肥力和油菜产量的影响[J]. *土壤与作物*, 2023, 12(4):411-419.
- [39] 马丽丽. 氮磷钾镁硼肥施用量对油菜籽产量与品质的影响[D]. 武汉:华中农业大学, 2022.
- [40] 陆群康,杨晓炼. 不同氮肥用量对油菜新品种浙油 50 群体结构及产量影响[J]. *现代农机*, 2024(2):79-80.
- [41] LUO Y Q, JIANG H Y, HU Y, et al. Effects of nitrogen application and planting density interaction on the silique-shattering resistance and yield of direct-seeding rapeseed (*Brassica napus* L.) in Sichuan [J]. *Agronomy*, 2024, 14(7):1437.
- [42] 王祖福,程国强,闵才生. 油菜开花结实与降水、温度的关系[J]. *农业气象*, 1983, 4(3):39-40.
- [43] PLOSCHEK R A, MIRALLES D J, COLMER T D, et al. Waterlogging differentially affects yield and its components in wheat, barley, rapeseed and field pea depending on the timing of occurrence [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2020, 206(3):363-375.
- [44] LI H J, CHAI L, ZHANG J F, et al. Consistency of different indices in rapeseed (*Brassica napus*) may predict the waterlogging tolerance [J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2015, 18(1):61-67.
- [45] MOHTASHAMI R, MOVAHHEDI DEHNAVI M, BALOUCHI H, et al. Improving yield, oil content and water productivity of dryland canola by supplementary irrigation and selenium spraying [J]. *Agricultural Water Management*, 2020, 232:106046.
- [46] ASGARI A, DARZI-NAFTCHALI A, NADI M, et al. Improvement in canola yield and growth indices and water-use efficiency with subsurface drainage in a humid climate [J]. *Paddy and Water Environment*, 2021, 19(1):23-33.
- [47] RAMAN H, RAMAN R, MCVITTIE B, et al. Genetic and physiological bases for variation in water use efficiency in canola [J]. *Food and Energy Security*, 2020, 9(4):e237.
- [48] 冷锁虎,朱耕如,蒋来清,等. 温度和结角部位对春油菜结籽率的影响[J]. *中国油料*, 1993, 15(2):60-61, 59.
- [49] QIAN B D, JING Q, BÉLANGER G, et al. Simulated canola yield responses to climate change and adaptation in Canada [J]. *Agronomy Journal*, 2018, 110(1):133-146.
- [50] 白玉珍. 新疆油菜生长发育与温度因素的研究 [J]. *新疆师范大学学报(自然科学版)*, 1992(11):65-69.
- [51] 张书伟,陆建洲,蔡彦卉,等. 气象条件对如皋市油菜生长的影响[J]. *上海农业科技*, 2014(3):57, 89.
- [52] 罗树中,胡信时,曾广文. 光照对油菜生长发育及产量和品质的影响[J]. *浙江农业科学*, 1964, 5(9):449-452.
- [53] 廖桂平,官春云. 不同播期对不同基因型油菜产量特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(6):853-858.
- [54] DE BOUILLE P, SOTTA B, MIGINIAC E, et al. Hormones and

- pod development in oilseed rape (*Brassica napus*) [J]. *Plant Physiology*, 1989, 90(3):876-880.
- [55] 刘文瑜,魏小红,许可成,等. 蒺藜苜蓿种子休眠机制及其破除方法研究[J]. *草地学报*, 2015, 23(2):358-365.
- [56] 于敏,徐恒,张华,等. 植物激素在种子休眠与萌发中的调控机制[J]. *植物生理学报*, 2016, 52(5):599-606.
- [57] SREENIVASULU N, RADCHUK V, ALAWADY A, et al. Deregulation of abscisic acid contents causes abnormal endosperm development in the barley mutant seg8[J]. *The Plant Journal*, 2010, 64(4):589-603.
- [58] 郭冰冰,刘明洋,代龙军,等. 植物激素调控橡胶树产排胶机制研究进展[J]. *植物研究*, 2024, 44(2):161-167.
- [59] BRENNER M L, CHEIKH N. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling[M]. Dordrecht:Springer Netherlands, 1995.
- [60] PARK S H, LEE B R, LA V H, et al. Drought intensity-responsive salicylic acid and abscisic acid crosstalk with the sugar signaling and metabolic pathway in *Brassica napus* [J]. *Plants*, 2021, 10(3):610.
- [61] 朱小洁,王雯,于倩倩,等. 被子植物种子发育的激素调控研究进展[J]. *农业与技术*, 2024, 44(1):9-14.
- [62] HAO P F, LIN B G, REN Y, et al. Auxin-regulated timing of transition from vegetative to reproductive growth in rapeseed (*Brassica napus* L.) under different nitrogen application rates[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:927662.
- [63] INANAGA S, KUMURA A. Internal factors affecting seed set of rapeseed[C]. Poznań:Poland, 1988.
- [64] KIBA T, FERIA-BOURRELLIER A B, LAFOUGE F, et al. The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT2.4 plays a double role in roots and shoots of nitrogen-starved plants[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(1):245-258.
- [65] 胡立勇,傅廷栋,吴江生,等. 油菜生长发育期间内源激素含量的变化[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2003, 29(3):239-244.
- [66] ZUÑIGA-MAYO V M, BAÑOS-BAYARDO C R, DÍAZ-RAMÍREZ D, et al. Conserved and novel responses to cytokinin treatments during flower and fruit development in *Brassica napus* and *Arabidopsis thaliana* [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1):6836.
- [67] DYER D J, CARLSON D R, COTTERMAN C D, et al. Soybean pod set enhancement with synthetic cytokinin analogs[J]. *Plant Physiology*, 1987, 84(2):240-243.
- [68] SCHWARZ I, SCHEIRLINCK M T, OTTO E, et al. Cytokinin regulates the activity of the inflorescence meristem and components of seed yield in oilseed rape[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(22):7146-7159.
- [69] BRADFORD K J, NONOGAKI H. Annual plant reviews, seed development, dormancy and germination[M]. New York:John Wiley & Sons, 2008.
- [70] 唐启才,魏竹涟,赵讲芬,等. 赤霉素对油菜种子产量、含油量及其脂肪酸组分影响的研究[J]. *种子*, 1985, 4(4):23-25, 42.
- [71] SRINIVASAN A, MORGAN D G. Growth and development of the pod wall in spring rape (*Brassica napus*) as related to the presence of seeds and exogenous phytohormones[J]. *The Journal of Agricultural Science*, 1996, 127(4):487-500.
- [72] LI Z C, HE Y H. Roles of brassinosteroids in plant reproduction [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(3):872.
- [73] 冯韬. 油菜素内酯对甘蓝型油菜产油量的影响及机制初步研究[D]. 长沙:湖南农业大学, 2019.
- [74] HUANG H Y, JIANG W B, HU Y W, et al. BR signal influences *Arabidopsis* ovule and seed number through regulating related genes expression by BZR1[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(2):456-469.
- [75] 李永鹏. 油菜每角果粒数差异的细胞和遗传学分析[D]. 武汉:华中农业大学, 2013.
- [76] 刘后利. 油菜遗传育种研究的新成就和新进展(续)[J]. *中国农学通报*, 1993, 9(5):5-10.
- [77] 胡志勇,鲜孟筑,李俊. 我国油菜品种改良现状及发展趋势[J]. *中国农业大学学报*, 2024, 29(3):50-62.

(责任编辑:黄克玲)