

网络出版时间:2014-03-26 17:09

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.04.034

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/doi/10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.04.034.html>

# 群体密度对玉米茎秆强度及相关生理指标的影响

黄 海<sup>a</sup>, 常 莹<sup>a</sup>, 吴春胜<sup>b</sup>, 胡文河<sup>a</sup>, 谷 岩<sup>b</sup>

(吉林农业大学 a 农学院, b 作物研究中心, 吉林 长春 130118)

**【摘 要】** 【目的】研究群体密度对玉米茎秆强度及相关生理指标的影响,以揭示玉米倒伏机制,为玉米抗倒伏高产栽培和育种提供理论依据。【方法】以抗倒伏性能不同的 2 个玉米品种先玉 420(抗倒伏性能差)和益丰 29(抗倒伏性能好)为试验材料,设定 5,6,7,8,9,10 和 11 万株/hm<sup>2</sup> 7 个群体密度处理,分别在抽雄期(07-23)和灌浆初期(08-05),测定玉米基部向上第 3,4 和 5 节间木质素含量及关键合成酶活性和茎秆强度,同时分析茎秆强度与各项生理指标的相关性。【结果】随着群体密度的增加,2 个玉米品种第 3 到第 5 节各项指标均呈现先增加后降低的变化,第 3 和第 4 节各项指标随群体密度的变化较第 5 节敏感;益丰 29 各节位茎秆抗折断力和生理指标总体优于先玉 420。相关分析表明,玉米茎秆强度与各生理指标的相关性因品种和生育时期不同而不同;益丰 29 茎秆强度与木质素含量、苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性和酪氨酸解氨酶(TAL)活性呈现显著正相关,而先玉 420 茎秆强度则仅与 TAL 活性存在显著正相关。【结论】过高的群体密度会降低玉米的茎秆强度,从而减弱其抗倒伏性能。在选择玉米抗倒伏品种时,应综合考虑形态和生理指标,合理密植,保证优良玉米品种的生产潜力得到充分发挥。

**【关键词】** 玉米;群体密度;茎秆强度;木质素;抗倒伏

**【中图分类号】** S513.01

**【文献标志码】** A

**【文章编号】** 1671-9387(2014)04-0081-07

## Effects of population density on strength and related physiological indexes of maize stalk

HUANG Hai<sup>a</sup>, CHANG Ying<sup>a</sup>, WU Chun-sheng<sup>b</sup>, HU Wen-he<sup>a</sup>, GU Yan<sup>b</sup>

(a College of Agronomy, b Crop Research Center, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China)

**Abstract:** 【Objective】Effects of population density on strength and related physiological indexes of maize stalk were studied to improve the cultivation and breeding of high-yield maize with strong lodging resistance. 【Method】Xianyu 420 and Yifeng 29 with different lodging resistances were used as the test materials and seven density treatments (5,6,7,8,9,10 and 11×10<sup>4</sup> plant/hm<sup>2</sup>) were applied. At the tasseling stage (07-23) and filling stage (08-05), the stalk strength, lignin content and activities of key enzymes including phenylalanine ammonia-lyase (PAL), tyrosine ammonia-lyase (TAL) and cinnamyl alcohol dehydrogenase (CAD) at the 3rd, 4th and 5th internodes above basal part of stalk were measured. And the correlation between stalk strength and all indexes were analyzed. 【Result】All indexes of 3rd, 4th and 5th internodes increased firstly and then decreased as the increase of population density in both maize varieties. And all indexes of the 3rd and 4th internodes were more sensitive than those of the 5th internode. Strength and physiological indexes of Yifeng 29 were better than those of Xianyu 420. The changes of all indexes at different internodes of each variety and growth stage were different. The correlation analysis showed that the

**【收稿日期】** 2013-04-07

**【基金项目】** 国家科技支撑计划项目(2011BAD16B10, 2012BAD04B02);国家自然科学基金项目(31000687);吉林省现代农业产业技术体系建设项目(201203);吉林省科技支撑计划项目(20130305032NY)

**【作者简介】** 黄 海(1971—),男,吉林长春人,博士,主要从事作物栽培生理学研究。

**【通信作者】** 谷 岩(1981—),女,吉林长春人,副研究员,主要从事作物生理生态学研究。E-mail: [guyan810831@163.com](mailto:guyan810831@163.com)

stalk strength of Yifeng 29 had positive significantly correlation with ligin content, the activities of PAL and TAL, while the strength of Xianyu 420 had significantly positive correlation with TAL activity only during two growth stages. 【Conclusion】 High density reduced stalk strength and the lodging-resistance. Thus, the morphology and physiological characteristics should be considered when choosing maize variety and the plants should be rational planted.

**Key words:** maize; population density; stalk strength; ligin; lodging resistance

近年来,随着玉米产量水平的不断提高,加大种植密度、增加单位面积收获穗数已成为提高玉米群体产量的一条重要途径和关键措施之一。然而群体密度增大往往会增加玉米茎秆倒伏的风险。玉米倒伏后,群体结构被破坏,叶片在空间的正常分布秩序被打乱,致使叶片的光合效率锐减,茎秆的疏导系统亦被破坏,影响根系向叶片运输水分、养料和向果穗输送光合产物,造成减产<sup>[1]</sup>。有研究表明,在玉米生产中,倒伏率每增加 1%,大约减产 108 kg/hm<sup>2</sup><sup>[2]</sup>。目前,每年由于玉米茎秆倒伏而造成的产量损失达 5%~25%,甚至更高<sup>[3]</sup>。吉林省是我国玉米主产区,年平均降水量 654.3 mm,且降雨多集中在 7—8 月,此时正值玉米生长拔节—灌浆的关键时期,在高温、多雨多风的气候影响下,田间茎秆倒伏已成为影响玉米高产的重要原因之一。因此,深入研究耐密性玉米群体的农艺性状及倒伏特性,增强茎秆抗倒能力成为亟待解决的关键问题。

玉米抗倒伏研究近年来受到很多专家的重视。前人分别从玉米茎秆形态特征<sup>[4-5]</sup>、化学成分<sup>[6]</sup>、抗倒力学<sup>[7]</sup>等方面对玉米倒伏特性进行了研究,结果表明:随着群体密度的增加,玉米茎秆的压碎强度和外皮穿刺强度及节间直径、节间干质量、干物质百分比、单位节间干质量显著降低,节间长度有所增加。但目前针对玉米茎秆化学成分与生理特性和倒伏关系的研究比较少。近年来,很多学者对小麦<sup>[8]</sup>、水稻<sup>[9]</sup>、油菜<sup>[10]</sup>等其他作物的倒伏性能从生理机制角度进行了系统研究,结果均证明:木质素作为细胞壁的主要组成成分,其含量与茎秆强度密切相关,抗倒伏能力强的品种其木质素含量高,木质素的积累速度和数量与植物的抗逆性密切相关。此外,木质素的生物合成是植物体内碳素次级代谢的重要部分,是在复杂酶系统的催化下合成的<sup>[11]</sup>,其中苯丙氨酸解氨酶(PAL)、酪氨酸解氨酶(TAL)、肉桂醇脱氢酶(CAD)等被认为是调控植物体内木质素合成和代谢的关键酶<sup>[12]</sup>。

本试验以 2 种抗倒伏性能不同的玉米品种为材料,深入研究群体密度对玉米茎秆木质素及木质素

合成关键酶活性的影响,探讨其与茎秆强度的相关性,以期揭示玉米倒伏的生理机制,为玉米抗倒伏高产栽培和育种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验条件

试验于 2011 年在吉林农业大学作物研究中心试验站进行。土壤为典型黑土,其理化性质为:有机质 12.1 g/kg,全氮 1.093 g/kg,全磷 381.83 mg/kg,碱解氮 65.27 mg/kg,速效磷 10.68 mg/kg,速效钾 103.84 mg/kg,pH 值 6.8。

### 1.2 试验设计

供试玉米品种为 2008—2010 年经过田间种植和室内模拟筛选出的抗倒伏性强的品种益丰 29 和抗倒伏性差的品种先玉 420。试验采用随机区组设计,3 次重复。每小区 10 行,行长 10 m,垄距 0.65 m,小区面积为 65 m<sup>2</sup>。区组两边各设 2 行保护行。试验所用氮肥为尿素(含 N 46%),磷肥为磷酸氢二铵(含 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 46%),钾肥为硫酸钾(含 K<sub>2</sub>O 60%)。磷钾肥播种前一次性施入,氮肥分 3 次施入,播种前 30%,拔节期 50%,抽穗期 20%。施肥量为纯氮 220 kg/hm<sup>2</sup>,P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 80 kg/hm<sup>2</sup>,K<sub>2</sub>O 90 kg/hm<sup>2</sup>。群体密度设定 7 个处理,分别为 5,6,7,8,9,10 和 11 万株/hm<sup>2</sup>。其他管理措施按照玉米高产田进行。

### 1.3 样品的采集与分析

2011 年于玉米抽雄期(07-23)和灌浆初期(08-05)取样,每小区选取长势均匀有代表性的植株 10 株,去除叶鞘和穗,由基部向上截取第 3,4 和 5 节,采用 YYD-1 型测定仪测定茎秆强度,然后进行以下生理指标的测定。

(1)木质素含量参照熊素敏等<sup>[13]</sup>的方法。

(2)苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性的测定参照马春红等<sup>[14]</sup>的方法,略有改动。称取 0.5 g 鲜样,液氮研磨,加入 5 mL pH 6.5 的硼酸钠-硼酸缓冲液,研磨至匀浆后,转入离心管,4 ℃ 10 000 r/min 离心 15 min,上清液即为酶粗提液。取 1 mL 酶提取液加入 1 mL 0.02 mol/L 的 L-苯丙氨酸和 2 mL 蒸馏水,

在 30 ℃ 恒温水浴中反应 30 min 后,放入冰浴中终止反应,用紫外分光光度计在 290 nm 处测定吸光度,以每小时 OD<sub>290 nm</sub> 值变化 0.01 为一个酶活力单位(U),计算酶比活性(U/mg)。

(3)酪氨酸解氨酶(TAL)活性参照刘晓燕等<sup>[15]</sup>的方法。

(4)肉桂醇脱氢酶(CAD)活性参照杨冬冬等<sup>[16]</sup>的方法,略有改动。取 1.5 g 玉米茎秆样品于液氮中研磨,加入 1 mL 预冷的 0.1 mmol/L pH 6.25 PBS,充分混匀漩涡后于 4 ℃、18 000 r/min 离心 20 min,上清液即为酶提取液。以反式肉桂醛为底物,以每小时 OD<sub>340 nm</sub> 值变化 0.01 为一个酶活力单位(U),计算酶比活性(U/mg)。

1.4 数据分析

所有试验数据应用 DPS 统计软件进行统计和

分析;利用 Excel 2003 软件进行作图。

2 结果与分析

2.1 群体密度对玉米茎秆木质素含量的影响

由表 1 可见,随着群体密度的逐渐增加,先玉 420 3 个节间木质素含量均呈现先增加后降低的变化趋势;益丰 29 则表现为第 3、4 节先增加后降低,第 5 节变化无规律性。抽雄期,2 个玉米品种各自第 3 和 4 节木质素的含量无显著差异(益丰 29 在群体密度为 11 万株/hm<sup>2</sup> 时除外),但均显著高于第 5 节;灌浆初期,先玉 420 和益丰 29 均表现为,同一密度下第 3 和第 4 节茎秆木质素含量显著高于第 5 节。品种间以益丰 29 高于先玉 420,节间相比均以第 5 节木质素含量最低。

表 1 群体密度对玉米茎秆不同节间木质素含量的影响

| Table 1 Effects of population density on lignin content in the stalk of maize |                                            | g/kg                |                   |                   |                    |                   |                   |
|-------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|
| 品种<br>Variety                                                                 | 群体密度/<br>(万株·hm <sup>-2</sup> )<br>Density | 抽雄期 Tasseling stage |                   |                   | 灌浆初期 Filling stage |                   |                   |
|                                                                               |                                            | 第 3 节<br>3rd node   | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node | 第 3 节<br>3rd node  | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node |
| 先玉 420<br>Xianyu 420                                                          | 5                                          | 48 bc(a)            | 46 bc(a)          | 40 ab(b)          | 48 bc(a)           | 46 bc(a)          | 42 b(b)           |
|                                                                               | 6                                          | 48 bc(a)            | 49 bc(a)          | 38 abc(b)         | 51 ab(a)           | 49 bc(a)          | 45 ab(b)          |
|                                                                               | 7                                          | 52 ab(a)            | 54 ab(a)          | 42 a(b)           | 56 a(a)            | 53 ab(a)          | 51 a(b)           |
|                                                                               | 8                                          | 56 a(a)             | 51 a(a)           | 45 a(b)           | 60 a(a)            | 57 a(a)           | 54 a(b)           |
|                                                                               | 9                                          | 51 ab(a)            | 49 ab(a)          | 43 a(b)           | 51 ab(a)           | 47 bc(a)          | 45 ab(b)          |
|                                                                               | 10                                         | 46 bc(a)            | 43 bc(a)          | 34 bc(b)          | 44 bc(a)           | 45 c(a)           | 42 b(b)           |
|                                                                               | 11                                         | 42 c(a)             | 40 c(a)           | 31 c(b)           | 40 c(a)            | 46 bc(a)          | 39 b(b)           |
| 益丰 29<br>Yifeng 29                                                            | 5                                          | 51 b(a)             | 49 bc(a)          | 35 a(b)           | 60 d(a)            | 57 bc(a)          | 42 a(b)           |
|                                                                               | 6                                          | 54 b(a)             | 51 bc(a)          | 41 a(b)           | 61 d(a)            | 58 bc(a)          | 41 a(b)           |
|                                                                               | 7                                          | 66 a(a)             | 64 a(a)           | 38 a(b)           | 82 a(a)            | 71 a(b)           | 41 a(c)           |
|                                                                               | 8                                          | 69 a(a)             | 67 a(a)           | 40 a(b)           | 78 ab(a)           | 62 b(b)           | 41 a(c)           |
|                                                                               | 9                                          | 57 b(a)             | 52 b(a)           | 40 a(b)           | 71 bc(a)           | 60 b(b)           | 38 a(c)           |
|                                                                               | 10                                         | 54 b(a)             | 51 bc(a)          | 42 a(b)           | 64 cd(a)           | 51 c(b)           | 41 a(c)           |
|                                                                               | 11                                         | 51 b(a)             | 43 c(b)           | 38 a(c)           | 61 d(a)            | 52 c(b)           | 40 a(c)           |

注:同列数据后标不同字母表示各群体密度处理在 P=0.05 水平差异显著,括号内字母表示不同节间在 P=0.05 水平差异显著,下表同。  
Note: Different letters in each column represent significant difference at P=0.05 level. The letters in the bracket represent significant difference between different internodes at P=0.05 level. The same below.

2.2 群体密度对玉米茎秆木质素合成相关酶活性的影响

2.2.1 PAL 活性 从表 2 可以看出,随着群体密度的增加,2 个玉米品种的茎秆 PAL 活性先增加后降低。在抽雄期,同一群体密度处理下,先玉 420 茎秆第 3、4 节间 PAL 活性显著高于第 5 节(11 万株/hm<sup>2</sup> 处理第 4 节与第 5 节除外)。益丰 29 在 9~11 万株/hm<sup>2</sup> 内,第 3、4、5 节间 PAL 活性存在显著差异,表现为第 3 节>第 4 节>第 5 节;其中,第 3 节间平均 PAL 活性比第 4 和第 5 节分别增加 16.5% 和 45.9%。在灌浆初期,2 个玉米品种各节间 PAL 活性呈现不同程度的变化,益丰 29 各节间

PAL 活性比抽雄期显著增加;群体密度为 8 万株/hm<sup>2</sup> 时,益丰 29 第 3 节间 PAL 活性最高,为 23.6 U/mg,比先玉 420(18.0 U/mg)增加 31.1%。  
2.2.2 TAL 活性 从表 3 可以看出,随着群体密度的增加,2 个玉米品种茎秆 TAL 活性先增加后降低。在抽雄期,2 个玉米品种茎秆 TAL 活性最高值均出现在 8 万株/hm<sup>2</sup>;灌浆初期,最高值出现时间因节位和品种不同而不同。灌浆初期相同群体密度同一节间,益丰 29 茎秆 TAL 活性均高于先玉 420;各节间相比,群体密度从 5 万株/hm<sup>2</sup> 增加到 11 万株/hm<sup>2</sup> 时,益丰 29 各节间 TAL 活性从大到小依次为:第 3 节间>第 4 节间>第 5 节间;先玉 420 第

3 节间显著高于第 4 和第 5 节间,第 4 与第 5 节间无 显著差异。

表 2 群体密度对玉米茎秆不同节间苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性的影响

Table 2 Effects of population density on PAL activity of the stalk of maize U/mg

| 品种<br>Variety        | 群体密度/<br>(万株·hm <sup>-2</sup> )<br>Density | 抽雄期 Tasseling stage |                   |                   | 灌浆初期 Filling stage |                   |                   |
|----------------------|--------------------------------------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|
|                      |                                            | 第 3 节<br>3rd node   | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node | 第 3 节<br>3rd node  | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node |
| 先玉 420<br>Xianyu 420 | 5                                          | 9.9 d(a)            | 9.9 d(a)          | 8.0 d(b)          | 11.4 e(a)          | 10.1 f(b)         | 8.4 e(c)          |
|                      | 6                                          | 12.2 c(a)           | 11.9 c(a)         | 9.2 c(b)          | 13.6 c(a)          | 12.1 d(b)         | 11.7 c(c)         |
|                      | 7                                          | 13.7 b(a)           | 12.4 c(a)         | 10.4 b(b)         | 13.8 c(a)          | 14.5 b(a)         | 11.9 c(b)         |
|                      | 8                                          | 16.5 a(a)           | 15.9 a(a)         | 12.0 a(b)         | 18.0 a(a)          | 15.9 a(b)         | 14.2 a(c)         |
|                      | 9                                          | 14.3 b(a)           | 13.5 b(a)         | 11.8 a(b)         | 17.7 a(a)          | 14.0 bc(b)        | 14.0 a(b)         |
|                      | 10                                         | 12.6 c(a)           | 13.0 b(a)         | 11.8 a(b)         | 16.4 b(a)          | 13.6 c(b)         | 12.9 b(b)         |
|                      | 11                                         | 10.2 d(a)           | 9.7 d(b)          | 9.5 c(b)          | 12.6 c(a)          | 11.1 e(b)         | 10.5 d(c)         |
| 益丰 29<br>Yifeng 29   | 5                                          | 11.4 e(a)           | 10.8 f(b)         | 9.1 d(c)          | 13.9 d(a)          | 13.7 d(a)         | 12.1 b(c)         |
|                      | 6                                          | 12.9 d(a)           | 12.4 e(a)         | 11.4 c(b)         | 14.8 d(a)          | 15.4 c(a)         | 12.7 b(b)         |
|                      | 7                                          | 14.1 c(a)           | 13.8 d(a)         | 12.4 b(b)         | 16.7 c(b)          | 18.4 b(a)         | 13.8 b(c)         |
|                      | 8                                          | 16.1 b(a)           | 16.9 b(a)         | 14.2 a(b)         | 23.6 a(a)          | 20.9 a(b)         | 15.8 a(c)         |
|                      | 9                                          | 20.0 a(a)           | 17.5 a(b)         | 13.7 a(c)         | 22.7 a(a)          | 19.6 a(b)         | 16.4 a(c)         |
|                      | 10                                         | 16.4 b(a)           | 14.5 c(b)         | 11.2 c(c)         | 20.1 b(a)          | 18.4 b (b)        | 12.9 b(c)         |
|                      | 11                                         | 13.8 c(a)           | 11.1 f(b)         | 9.5 d(c)          | 14.4 d(a)          | 12.1 e(b)         | 10.5 c(c)         |

表 3 群体密度对玉米茎秆不同节间酪氨酸解氨酶(TAL)活性的影响

Table 3 Effects of population density on TAL activity of the stalk of maize U/mg

| 品种<br>Variety        | 群体密度/<br>(万株·hm <sup>-2</sup> )<br>Density | 抽雄期 Tasseling stage |                   |                   | 灌浆初期 Filling stage |                   |                   |
|----------------------|--------------------------------------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|
|                      |                                            | 第 3 节<br>3rd node   | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node | 第 3 节<br>3rd node  | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node |
| 先玉 420<br>Xianyu 420 | 5                                          | 4.4 d(a)            | 4.0 c(a)          | 4.0 c(a)          | 5.0 c(a)           | 4.1 b(b)          | 4.0 b(b)          |
|                      | 6                                          | 5.1 cd(a)           | 4.9 b(ab)         | 4.5 b(b)          | 5.4 b(a)           | 4.2 b(b)          | 4.6 a(b)          |
|                      | 7                                          | 5.8 ab(a)           | 5.8 a(a)          | 5.1 a(b)          | 6.2 a(a)           | 5.1 a(b)          | 4.8 a(b)          |
|                      | 8                                          | 6.0 a(a)            | 5.8 a(a)          | 5.2 a(b)          | 5.7 b(a)           | 4.9 a(b)          | 4.5 a(b)          |
|                      | 9                                          | 5.4 bc(a)           | 5.2 b(a)          | 4.6 b(b)          | 5.1 c(a)           | 4.2 b(b)          | 4.4 a(b)          |
|                      | 10                                         | 4.7 d(a)            | 4.3 c(ab)         | 3.9 c(b)          | 4.8 c(a)           | 3.0 c(b)          | 3.5 c(b)          |
|                      | 11                                         | 4.2 e(a)            | 3.6 d(a)          | 4.1 d(a)          | 4.3 d(a)           | 2.8 c(b)          | 3.3 c(b)          |
| 益丰 29<br>Yifeng 29   | 5                                          | 5.1 c(a)            | 5.0 c(a)          | 4.0 b(b)          | 8.0 c(a)           | 7.0 b(b)          | 6.0 a(c)          |
|                      | 6                                          | 5.9 b(a)            | 5.6 b(a)          | 4.5 a(b)          | 7.8 c (a)          | 6.9 b(b)          | 5.8 a(c)          |
|                      | 7                                          | 6.4 a(a)            | 6.0 ab(a)         | 4.8 a(b)          | 8.4 b(a)           | 7.2 ab(b)         | 5.9 a(c)          |
|                      | 8                                          | 6.8 ab(a)           | 6.4 a(a)          | 4.9 a(b)          | 8.9 a(a)           | 7.6 a(b)          | 5.3 b(c)          |
|                      | 9                                          | 6.1 b(a)            | 6.4 a(a)          | 4.6 a(b)          | 8.6 ab(a)          | 7.5 a(b)          | 5.1 b(c)          |
|                      | 10                                         | 5.8 b(a)            | 5.1 c(a)          | 4.1 b(b)          | 6.8 d(a)           | 6.4 c(a)          | 5.2 b(b)          |
|                      | 11                                         | 5.0 c(a)            | 4.7 c(a)          | 3.9 b(b)          | 6.4 d(a)           | 5.6 d(b)          | 4.9 b(c)          |

2.2.3 CAD 活性 群体密度对 2 个玉米品种不同节间 CAD 活性的影响见表 4。从表 4 可以看出,2 个玉米品种各节间 CAD 活性随着群体密度的增大先增加后降低,均在 8 万株/hm<sup>2</sup> 时获得最大值。品种间比较,益丰 29 各节间的 CAD 活性总体高于先玉 420。

由表 4 还可知,灌浆初期各节间比较,益丰 29 在群体密度为 5~6 万株/hm<sup>2</sup> 时,节间 CAD 活性从大到小为第 4 节>第 3 节>第 5 节;群体密度为 7~11 万株/hm<sup>2</sup> 时,节间 CAD 活性从大到小为第 3 节>第 4 节>第 5 节。先玉 420 除在群体密度为 8 万株/hm<sup>2</sup> 时,第 3 节 CAD 活性最高外,其他群体密度下,均以第 4 节最高。

2.3 群体密度对玉米茎秆强度的影响

群体密度对 2 个玉米品种不同节间茎秆强度的影响见表 5。从表 5 可以看出,随着群体密度的逐渐增加,先玉 420 和益丰 29 2 种玉米茎秆强度均表现为先增加后降低,第 3 节均在群体密度为 7 万株/hm<sup>2</sup> 时达最大。各节间比较,先玉 420 和益丰 29 的第 3、4 节茎秆强度均显著高于第 5 节。

2.4 玉米茎秆强度与各生理指标间的相关性分析

2 个玉米品种茎秆强度与木质素含量和 PAL、TAL、CAD 活性的相关性分析结果见表 6。表 6 表明,玉米茎秆强度与各生理指标的相关性因品种和生育时期而不同。在抽雄期,先玉 420 的茎秆强度与 TAL 活性呈显著正相关;益丰 29 茎秆强度与木

质素含量及 PAL、TAL 和 CAD 活性均呈现显著正相关。而在灌浆初期,先玉 420 茎秆强度与 PAL 活性、TAL 活性呈现显著正相关;益丰 29 茎秆强度与

木质素含量、PAL 活性、TAL 活性呈现显著正相关。

表 4 群体密度对玉米茎秆不同节间肉桂醇脱氢酶(CAD)活性的影响

| Table 4              |                                            | Effects of population density on CAD activity of the stalk of maize |                   |                   |                    |                   |                   | U/mg |
|----------------------|--------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|-------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|------|
| 品种<br>Variety        | 群体密度/<br>(万株·hm <sup>-2</sup> )<br>Density | 抽雄期 Tasseling stage                                                 |                   |                   | 灌浆初期 Filling stage |                   |                   |      |
|                      |                                            | 第 3 节<br>3rd node                                                   | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node | 第 3 节<br>3rd node  | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node |      |
| 先玉 420<br>Xianyu 420 | 5                                          | 21.2 e(b)                                                           | 23.8 d(a)         | 20.1 e(b)         | 26.7 d(a)          | 27.1 c(a)         | 22.6 c(b)         |      |
|                      | 6                                          | 21.5 e(b)                                                           | 24.4 d(a)         | 22.2 d(b)         | 28.8 c(a)          | 29.9 b(a)         | 22.9 c(b)         |      |
|                      | 7                                          | 30.2 b(a)                                                           | 25.7 c(b)         | 26.1 b(b)         | 29.6 bc(b)         | 33.3 a(a)         | 24.6 a(c)         |      |
|                      | 8                                          | 33.0 a(b)                                                           | 36.0 a(a)         | 28.0 a(c)         | 36.7 a(c)          | 33.8 a(b)         | 25.7 ab(c)        |      |
|                      | 9                                          | 28.3 c(b)                                                           | 34.2 b(a)         | 24.8 c(c)         | 31.0 b(b)          | 33.6 a(a)         | 23.9 bc(c)        |      |
|                      | 10                                         | 23.4 d(a)                                                           | 20.1 e(b)         | 16.5 f(c)         | 25.6 d(a)          | 26.6 c(a)         | 16.6 d(b)         |      |
|                      | 11                                         | 16.5 f(b)                                                           | 18.0 f(a)         | 16.7 f(b)         | 19.9 e(a)          | 20.1 d(a)         | 16.4 d(b)         |      |
| 益丰 29<br>Yifeng 29   | 5                                          | 24.4 e(a)                                                           | 25.6 d(a)         | 20.0 d(b)         | 25.6 d(a)          | 26.7 d(a)         | 24.3 d(b)         |      |
|                      | 6                                          | 26.5 d(a)                                                           | 26.7 d(a)         | 21.4 d(b)         | 25.9 d(b)          | 28.8 c(a)         | 25.1 cd(b)        |      |
|                      | 7                                          | 30.2 c(a)                                                           | 32.4 b(a)         | 26.8 b(b)         | 34.4 c(a)          | 29.6 c(b)         | 26.3 c(c)         |      |
|                      | 8                                          | 39.0 a(a)                                                           | 36.0 a(b)         | 35.0 a(b)         | 42.9 a(a)          | 36.7 a(b)         | 30.4 a(c)         |      |
|                      | 9                                          | 37.9 a(a)                                                           | 35.5 a(b)         | 33.8 a(c)         | 40.4 b(a)          | 33.4 b(b)         | 28.0 b(c)         |      |
|                      | 10                                         | 34.2 b(a)                                                           | 30.1 c(b)         | 23.4 c(c)         | 36.4 c(a)          | 25.6 d(b)         | 24.4 d(b)         |      |
|                      | 11                                         | 23.7 e(a)                                                           | 24.1 e(a)         | 18.8 e(b)         | 20.1 e(a)          | 19.9 e(a)         | 16.6 e(b)         |      |

表 5 群体密度对不同节间玉米茎秆强度的影响

| Table 5              |                                            | Effects of population density on the stalk strength in the stalk of maize |                   |                   |                    |                   |                   | N |
|----------------------|--------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|-------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|---|
| 品种<br>Variety        | 群体密度/<br>(万株·hm <sup>-2</sup> )<br>Density | 抽雄期 Tasseling stage                                                       |                   |                   | 灌浆初期 Filling stage |                   |                   |   |
|                      |                                            | 第 3 节<br>3rd node                                                         | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node | 第 3 节<br>3rd node  | 第 4 节<br>4th node | 第 5 节<br>5th node |   |
| 先玉 420<br>Xianyu 420 | 5                                          | 170.0 bc(a)                                                               | 160.0 bc(b)       | 132.1 bc(c)       | 218.9 b(a)         | 189.0 b(b)        | 147.1 b(c)        |   |
|                      | 6                                          | 182.7 b(a)                                                                | 173.6 bc(b)       | 151.0 ab(c)       | 271.0 a(a)         | 234.2 a(b)        | 183.8 a(c)        |   |
|                      | 7                                          | 226.4 a(a)                                                                | 213.5 a(b)        | 178.4 a(c)        | 284.6 a(a)         | 240.1 a(b)        | 168.2 a(c)        |   |
|                      | 8                                          | 212.7 a(a)                                                                | 181.0 b(b)        | 160.6 ab(c)       | 222.4 b(a)         | 170.4 b(b)        | 124.5 bc(c)       |   |
|                      | 9                                          | 152.1 c(a)                                                                | 150.9 cd(a)       | 111.9 c(b)        | 173.3 c(a)         | 131.8 c(b)        | 127.4 bc(c)       |   |
|                      | 10                                         | 146.5 c(a)                                                                | 122.4 de(b)       | 101.5 d(c)        | 150.4 cd(a)        | 122.8 c(b)        | 114.8 c(c)        |   |
|                      | 11                                         | 111.8 d(a)                                                                | 100.3 e(b)        | 78.4 d(c)         | 124.8 d(a)         | 120.7 c(a)        | 82.9 d(b)         |   |
| 益丰 29<br>Yifeng 29   | 5                                          | 165.4 cd(a)                                                               | 159.6 bc(b)       | 126.1 bc(c)       | 206.8 b(a)         | 165.3 c(b)        | 133.6 cd(c)       |   |
|                      | 6                                          | 195.2 b(a)                                                                | 188.6 b(b)        | 129.4 b(c)        | 228.9 b(a)         | 222.0 b(a)        | 178.0 a(b)        |   |
|                      | 7                                          | 287.6 a(a)                                                                | 268.1 a(b)        | 162.3 a(c)        | 321.9 a(a)         | 284.1 a(b)        | 198.1 a(c)        |   |
|                      | 8                                          | 281.5 a(a)                                                                | 251.7 a(b)        | 151.4 ab(c)       | 329.4 a(a)         | 246.7 b(b)        | 168.0 b(c)        |   |
|                      | 9                                          | 184.1 bc(a)                                                               | 154.9 c(b)        | 126.8 bc(c)       | 200.4 bc(a)        | 187.5 c(b)        | 132.3 cd(c)       |   |
|                      | 10                                         | 142.3 d(a)                                                                | 131.2 c(b)        | 114.9 c(c)        | 172.4 cd(a)        | 135.4 d(b)        | 111.4 de(c)       |   |
|                      | 11                                         | 116.8 e(a)                                                                | 100.8 d(b)        | 86.1 d(c)         | 134.8 d(a)         | 132.4 d(a)        | 98.7 e(c)         |   |

表 6 玉米茎秆强度与各生理指标间的相关分析

| Table 6             |  | Correlation analysis between stalk strength and physiological characteristics |                    |                      |                    |
|---------------------|--|-------------------------------------------------------------------------------|--------------------|----------------------|--------------------|
| 指标<br>Index         |  | 抽雄期 Tasseling stage                                                           |                    | 灌浆初期 Filling stage   |                    |
|                     |  | 先玉 420<br>Xianyu 420                                                          | 益丰 29<br>Yifeng 29 | 先玉 420<br>Xianyu 420 | 益丰 29<br>Yifeng 29 |
| 木质素含量 Ligin content |  | 0.515 0                                                                       | 0.760 1* *         | 0.452 7              | 0.721 4* *         |
| PAL 活性 PAL activity |  | 0.219 1                                                                       | 0.636 4* *         | 0.721 1* *           | 0.626 8* *         |
| TAL 活性 TAL activity |  | 0.670 5* *                                                                    | 0.675 4* *         | 0.601 0* *           | 0.638 2* *         |
| CAD 活性 CAD activity |  | 0.162 2                                                                       | 0.724 4* *         | 0.505 4              | 0.492 0            |

注: \* \* 表示  $P=5\%$ 水平差异显著,表 7 同。

Note: \* \* indicates significant difference at the  $P=5\%$  probability level. The same for Table 7.

玉米茎秆木质素含量与其合成关键酶活性的相关分析结果见表 7。表 7 表明,在玉米抽雄期和灌

浆初期,先玉 420 茎秆木质素含量与 CAD 活性呈显著正相关;益丰 29 茎秆木质素含量与 PAL 活性和

TAL 活性呈显著正相关。

表 7 玉米茎秆木质素含量与其关键酶活性间的相关分析

Table 7 Correlation analysis between lignin content and key enzymes activities

| 指标<br>Index         | 抽雄期 Tasseling stage  |                    | 灌浆初期 Filling stage   |                    |
|---------------------|----------------------|--------------------|----------------------|--------------------|
|                     | 先玉 420<br>Xianyu 420 | 益丰 29<br>Yifeng 29 | 先玉 420<br>Xianyu 420 | 益丰 29<br>Yifeng 29 |
| PAL 活性 PAL activity | 0.427 7              | 0.628 8* *         | 0.408 6              | 0.638 7* *         |
| TAL 活性 TAL activity | 0.552 3              | 0.807 1* *         | 0.589 4              | 0.812 0* *         |
| CAD 活性 CAD activity | 0.666 0* *           | 0.351 8            | 0.687 6* *           | 0.416 3            |

3 讨 论

木质素和纤维素作为植物细胞壁的重要组成成分,对维持茎秆的机械强度起着重要作用<sup>[17-18]</sup>。陈晓光等<sup>[19]</sup>在氮肥和多效唑对小麦茎秆木质素合成及抗倒伏性的影响研究中指出,小麦基部第 2 节间的木质素含量与茎秆抗倒伏指数存在显著正相关;张建等<sup>[20]</sup>认为,油菜高产育种中可将木质素含量作为其抗倒伏能力的判断依据;杨世民等<sup>[21]</sup>证明,水稻基部茎秆抗折断力与木质素和纤维素含量呈显著正相关;刘仲发<sup>[22]</sup>在玉米倒伏性能研究中指出,茎秆中的纤维素和木质素含量与茎秆的穿刺强度和压碎强度均呈现显著或极显著正相关。但是,也有研究结果表明,自然群体中普通玉米的木质素含量对抗倒性无显著影响<sup>[23]</sup>,不受轮回选择的影响。在本试验中,抗倒伏性强的益丰 29 的木质素含量显著高于先玉 420;益丰 29 的木质素含量与茎秆强度呈现显著正相关,在群体密度达 7 万株/hm<sup>2</sup> 时,茎秆强度开始逐渐下降,但此时木质素仍有继续合成的趋势。

PAL、TAL 和 CAD 是木质素合成的关键酶系,在植物的抗逆反应中起着重要作用<sup>[12]</sup>。有研究表明,胁迫条件可诱导玉米 PAL 活性上升,且抗性强的品种酶活性上升快,活性强<sup>[24]</sup>。本研究中,2 种玉米的 PAL 活性均随着群体密度的增加先升高后降低,但耐受程度不同。在抽雄期,先玉 420 在群体密度为 8 万株/hm<sup>2</sup> 时,PAL 活性开始下降;而益丰 29 在群体密度达到 9 万株/hm<sup>2</sup> 时,PAL 活性才开始下降,且益丰 29 各节间 PAL 活性对高群体密度的敏感性弱于先玉 420。TAL 仅存在于禾本科植物中,在玉米抽雄期,2 个玉米品种的第 3 与第 4 节间 TAL 活性无显著差异,益丰 29 第 5 节间 TAL 活性低于先玉 420。CAD 是木质素合成途径中研究最早的酶类之一,是木质素单体合成的最后一步还原反应,可催化多种不同的肉桂醛生成木质素单体的前体物质<sup>[25]</sup>。在本试验中,仅抽雄期的益丰 29 茎秆

强度与 CAD 活性呈现显著正相关,相关系数达 0.724 4。品种间比较,在密度 8~10 万株/hm<sup>2</sup>,益丰 29 各节间平均 CAD 活性均高于先玉 420。张云明等<sup>[10]</sup>在油菜茎秆抗倒伏性的研究中指出,肉桂醇合成酶虽然在作物茎秆木质素合成中发挥重要作用,抗倒伏组的活性高于易倒伏组活性,但差异不显著。也有研究表明,禾本科植物中 CAD 基因主要在维管束组织中表达,其表达下调对木质素含量的影响甚微<sup>[26]</sup>。不同抗倒伏性能的玉米品种,其茎秆木质素含量与其合成关键酶活性的相关性也不相同,在玉米抽雄期和灌浆初期,先玉 420 茎秆木质素含量与 CAD 活性均呈显著正相关;而益丰 29 茎秆木质素含量与 PAL 活性和 TAL 活性呈显著正相关。

群体密度过大,玉米基部节间茎秆强度及相关生理指标均降低,但在生育时期、节位和群体密度上的变化并不完全同步。高密度群体内部尤其茎秆基部光照不足,使基部节间增长,干质量降低,结构性物质积累量减少(另文待发)。此外,过高的密度也会增加玉米茎腐病的发病率,影响木质素的合成和积累,进一步增加倒伏的风险。本研究中,当耐密性好抗倒性能强的玉米品种益丰 29 的群体密度增加到 8 万株/hm<sup>2</sup> 时,其各个生理指标反应较敏感。玉米茎秆强度与生理指标的相关性因品种和生育时期不同而不同,玉米倒伏是品种特性、栽培技术及土壤、气候等内外因素综合作用的结果。因此,在选择玉米抗倒伏品种时,应综合考虑形态和生理指标,合理密植,以降低倒伏的风险,保证优良玉米品种的生产潜力得到充分发挥。

[参考文献]

[1] 陈国平. 夏玉米的栽培 [M]. 北京: 农业出版社, 1994: 114-121.  
Chen G P. Cultivation of summer maize [M]. Beijing: Agriculture Press, 1994: 114-121. (in Chinese)

[2] 孙世贤, 戴俊英, 顾慰连, 等. 密度对玉米倒伏及其产量的影响 [J]. 沈阳农业大学学报, 1989, 20(4): 413-416.  
Sun S X, Dai J Y, Gu W L, et al. The effect of density on lodging of crop [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 1989, 20(4): 413-416. (in Chinese)

- [3] Zuber M D, Grogan C O. A new technique for measuring stalk strength in corn [J]. *Crop Science*, 1961, 1: 378-380.
- [4] 张芳魁, 霍仕平, 张 健, 等. 玉米茎秆性状与抗折断力的相关和通径分析 [J]. *玉米科学*, 2006, 14(6): 46-49.  
Zhang F K, Huo S P, Zhang J, et al. Correlation and path analysis between stalk characters and power of stalk resisting breaking in maize [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2006, 14(6): 46-49. (in Chinese)
- [5] 高 鑫, 高聚林, 于晓芳, 等. 高密植对不同类型玉米品种茎秆抗倒伏特性及产量的影响 [J]. *玉米科学*, 2012, 20(4): 69-70.  
Gao X, Gao J L, Yu X F, et al. Stalks lodging-resistance characteristics and yield traits among different maize varieties under high close planting [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2012, 20(4): 69-70. (in Chinese)
- [6] 王 娜, 李凤海, 王志斌, 等. 不同耐密型玉米品种茎秆性状对密度的响应及与倒伏的关系 [J]. *作物杂志*, 2011(3): 67-69.  
Wang N, Li F H, Wang Z B, et al. Response to plant density of stem characters of maize hybrids and its relationship to lodging [J]. *Crops*, 2011(3): 67-69. (in Chinese)
- [7] 勾 玲, 黄建军, 张 宾, 等. 群体密度对玉米茎秆抗倒力学和农艺性状的影响 [J]. *作物学报*, 2007, 33(10): 1688-1695.  
Gou L, Huang J J, Zhang B, et al. Effects of population density on stalk lodging resistant mechanism and agronomic characteristics of maize [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(10): 1688-1695. (in Chinese)
- [8] 郑 亭, 陈 溢, 樊高琼, 等. 株行配置对带状条播小麦群体光环境及抗倒伏性能的影响 [J]. *中国农业科学*, 2013, 46(8): 1571-1582.  
Zheng T, Chen Y, Fan G Q, et al. Effects of plant and row allocation on population light environment and lodging resistance of strip sown wheat in drill [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(8): 1571-1582. (in Chinese)
- [9] 张 倩, 张明才, 张海燕, 等. 30%矮烯微乳剂对水稻茎秆理化特性的调控 [J]. *作物学报*, 2013, 39(6): 1089-1095.  
Zhang Q, Zhang M C, Zhang H Y, et al. Effects of chlormequat-uniconazole 30% micro-emulsion on stem physical and chemical characteristics of rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(6): 1089-1095. (in Chinese)
- [10] 张云明, 田保明, 师恭曜, 等. 油菜茎秆几种发育相关酶的活性对茎秆抗倒伏性的影响 [J]. *中国农学通报*, 2011, 27(18): 135-138.  
Zhang Y M, Tian B M, Shi G Y, et al. Effects of the key enzymes activity on the stem lodging resistance in *Brassica napus* L. [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(18): 135-138. (in Chinese)
- [11] Tsuji Y, Chen F, Yasuda S, et al. Unexpected behavior of coniferin in lignin biosynthesis of *Ginkgo biloba* L. [J]. *Planta*, 2005, 222: 58-69.
- [12] Franke R, Hemm M R, Denault J W, et al. Changes in secondary metabolism and deposition of an unusual lignin in the *ref8* mutant of *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2002, 30: 47-59.
- [13] 熊素敏, 左秀凤, 朱永义. 稻壳中纤维素、半纤维素和木质素的测定 [J]. *粮食与饲料工业*, 2005(8): 40-41.  
Xiong S M, Zuo X F, Zhu Y Y. Determination of cellulose, hemicellulose and lignin in rice hull [J]. *Cereal & Feed Industry*, 2005(8): 40-41. (in Chinese)
- [14] 马春红, 翟彩霞, 郑秋玲, 等. 玉米小斑病菌 T 小种毒素诱导对玉米叶片苯丙氨酸解氨酶活性的影响 [J]. *华中农业大学学报*, 2010, 29(1): 21-25.  
Ma C H, Zhai C X, Zheng Q L, et al. Effect of inducement by HMT-toxin to PAL activity in maize leaves [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2010, 29(1): 21-25. (in Chinese)
- [15] 刘晓燕, 金继运, 何 萍, 等. 氯化钾对玉米木质素代谢的影响及其与茎腐病抗性的关系 [J]. *中国农业科学*, 2007, 40(12): 2780-2787.  
Liu X Y, Jin J Y, He P, et al. Effect of potassium chloride on lignin metabolism and its relation to resistance of corn to stalk rot [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(12): 2780-2787. (in Chinese)
- [16] 杨冬冬, 黄丹枫. 西瓜嫁接体发育中木质素合成及代谢相关酶活性的变化 [J]. *西北植物学报*, 2006, 26(2): 290-294.  
Yang D D, Huang D F. Lignin contents and the activities of enzymes related to lignin biosynthesis in the stock and scions of watermelon after grafting [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(2): 290-294. (in Chinese)
- [17] 罗茂春, 田翠婷, 李晓娟, 等. 水稻茎秆形态结构特征和化学成分与抗倒伏关系综述 [J]. *西北植物学报*, 2007, 27(11): 2346-2353.  
Luo M C, Tian C T, Li X J, et al. Relationship between morpho-anatomical traits together with chemical components and lodging resistance of stem in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(11): 2346-2353. (in Chinese)
- [18] 马延华, 王庆祥. 玉米茎秆性状与抗倒伏关系研究进展 [J]. *作物杂志*, 2012(2): 10-15.  
Ma Y H, Wang Q X. Advances of relationship between stalk characteristics and lodging-resistance [J]. *Crops*, 2012(2): 10-15. (in Chinese)
- [19] 陈晓光, 石玉华, 王成雨, 等. 氮肥和多效唑对小麦茎秆木质素合成的影响及其与抗倒伏性的关系 [J]. *中国农业科学*, 2011, 44(17): 3529-3536.  
Chen X G, Shi Y H, Wang C Y, et al. Effects of nitrogen and PP<sub>333</sub> application on the lignin synthesis of stem in relation to lodging resistance of wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(17): 3529-3536. (in Chinese)
- [20] 张 建, 陈金城, 唐章林, 等. 油菜茎秆理化性质与倒伏关系的研究 [J]. *西南农业大学学报: 自然科学版*, 2006, 28(5): 763-765.  
Zhang J, Chen J C, Tang Z L, et al. Study on the physico-chemical properties of stem as related to lodging in rape [J]. *Journal of Southwest Agricultural University*, 2006, 28(5): 763-765. (in Chinese)