

乙烯利对玉米茎秆抗倒伏性的调控效应

柴孟竹, 李 钊, 秦东玲, 刘禹辰, 徐密林, 董璐铭,
张 倩, 杨德光, 张 平

(东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030)

摘 要: 以郑单958和先玉335为试验材料, 设置3个不同浓度乙烯利处理, 研究乙烯利对玉米茎秆形态、穿刺强度、木质素含量及相关合成酶活性的影响以及与抗倒伏能力的关系。结果表明, 乙烯利处理抑制了玉米株高、穗位高、节间长和产量, 提高了茎秆抗折力、穿刺强度、木质素含量及PAL、CAD、4CL活性和抗倒伏指数。玉米茎秆木质素含量与抗折力呈极显著正相关($r=0.930, P<0.01$), 在200 mg/L乙烯利处理下, PAL、CAD、4CL活性与抗倒伏指数呈极显著正相关。PAL、CAD、4CL活性是提高玉米抗倒伏能力的酶学基础, 有利于提高茎秆强度, 进而增强其抗倒伏能力。

关键词: 玉米; 乙烯利; 抗倒伏性; 木质素

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Effect of Ethephon on Lodging Resistance of Maize Stem

CHAI Meng-zhu, LI Zhao, QIN Dong-ling, LIU Yu-chen, XU Mi-lin, DONG Lu-ming,

ZHANG Qian, YANG De-guang, ZHANG Ping

(College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Using Zhengdan958 and Xianyu335 as the experimental materials, three different concentrations of ethephon were set up to study the effects of ethephon on shape of maize stalk, puncture strength, lignin content and related enzyme activities and the relationship with lodging resistance. The results showed that ethephon treatment inhibited plant height, ear height, internode length and yield, and increased the snapping resistance, stalk rind penetration strength, lignin content and PAL, CAD, 4CL activity and resistance lodging index. The lignin content of maize stalk was positively correlated with snapping resistance($r=0.930, P<0.01$), and the PAL, CAD, 4CL activity was positively correlated with the resistance to index under 200 mg/L ethephon. PAL, CAD and 4CL activity is the enzymology basis of improving the lodging resistance of maize, which is conducive to improve the stem strength, and enhance its ability to resist lodging.

Key words: Maize; Ethephon; Lodging resistance; Lignin

倒伏是禾谷类作物产量损失的主要原因之一。Zuber等^[1]报道, 美国每年因玉米倒伏造成的产量损

失达到5%~25%, 严重的可达70%以上。国内外学者对玉米倒伏做了大量的研究, 玉米倒伏后, 群体结构被破坏, 阻碍了玉米植株养分与水分的吸收, 叶片正常的空间秩序被打乱, 导致叶片的光合效率锐减及各器官干物质的同化作用^[2]。茎折破坏了茎秆的输导系统, 既影响根系吸收的水分和养料向叶片运输, 也影响叶片向果穗输送光合产物, 造成减产。如果茎折严重则伤口以上部位干枯死亡, 导致子粒灌浆停止, 减产更严重, 甚至造成绝产^[3]。

研究表明, 茎秆穿刺强度^[4]、纤维素、半纤维素^[5]和穗下节间含水量、木质素含量^[6]等与茎秆强度有关, 其对节间弹性有显著影响。目前, 关于玉米茎秆

收稿日期: 2017-06-15

基金项目: 国家自然科学基金(31501251)、农业部农业科研杰出人才及创新团队项目(2015)

作者简介: 柴孟竹(1992-), 女, 哈尔滨人, 硕士, 主要研究方向为玉米逆境生理。Tel: 15604600796

E-mail: 2499936847@qq.com

杨德光为本文通讯作者。E-mail: deguangyang@sina.com

张 倩为本文通讯作者。

E-mail: zhangqian1983102@163.com

木质素合成途径的分子调控多集中在CAD(肉桂醇脱氢酶)^[7]和PAL(苯丙氨酸解氨酶)^[8~10]的研究上。4CL(4-香豆酸:CoA)连接酶是木质素生物合成途径中苯丙烷类代谢途径的最后一个酶,是连接植物初生代谢和次生代谢的关键酶^[11]。乙烯利是乙烯的释放剂,具有乙烯的生理作用。微阵列分析以及遗传学研究表明,乙烯能够调控植物的生长发育和应对生物、非生物胁迫^[12,13]。Kumar^[14]等研究得出,乙烯能够促进PAL活性,诱导PAL相关基因的表达,从而改变果皮细胞壁中木质素的含量。卫晓轶等^[15]研究发现,乙烯利处理显著提高了玉米基部伸长节间中的PAL活性。乙烯利对玉米木质素含量及其合成途径中其他关键酶的作用的研究较少。本文研究乙烯利对玉米茎秆节间生物学性状、力学性状及茎秆中木质素合成相关酶PAL、CAD、4CL活性的影响,并分析玉米植株形态、抗倒伏指数与产量的关系,对提高玉米茎秆抗倒伏能力、稳定玉米产量提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料:郑单958(ZD958)、先玉335(XY335),均由黑龙江省农业科学院玉米研究所提供。

试剂:乙烯利,由黑龙江省博凯实验设备有限公司提供;其他试剂均为分析纯,于试剂公司购买。

1.2 试验设计

试验于2016年4~10月在黑龙江省哈尔滨市东北农业大学向阳试验基地进行。供试土壤的速效N为154.32 mg/kg,速效P为69.50 mg/kg,速效K为144.56 mg/kg,有机质为24.60 mg/kg,pH值为6.75。

试验选用黑龙江省种植面积较大的2个杂交品种先玉335和郑单958。预试验对比不同浓度乙烯利对玉米各项形态指标的影响,表明200、400 mg/L可作为研究乙烯利影响玉米抗倒伏性的适宜处理浓度。本试验在玉米第7展叶时进行叶面喷施处理,乙烯利浓度为200、400 mg/L(吐温-80作为附着剂),清水作对照(分别用S1、S2、CK表示),施用量为450 L/hm²。

试验采用随机区组设计,3次重复,共18个小区,每小区10行,行长5 m,行间距65 cm,小区面积为32.5 m²。试验于2016年4月26日播种,种植密度为6万株/hm²,播前结合翻地施基肥。其他管理同大田生产管理。

1.3 测定项目与方法

试验过程中未出现台风等极端天气,田间没有

发生大面积倒伏现象,试验所选指标均为与玉米茎秆倒伏性相关指标。

1.3.1 玉米植株性状测定^[16]

于喷施乙烯利5 d后,每隔5 d依次取茎秆穗下节间,去除叶鞘后测定各节间长度、茎粗。

节间长:测量植株茎秆节与节之间(不包括叶鞘)的长度:

茎粗:用电子游标卡尺测量植株茎秆各节间中部茎秆(不包括叶鞘)的粗度。[茎粗=(最长直径+最短直径)/2]。

于灌浆初期即子粒形成期,测定植株的株高、穗位高和重心高:

株高:植株主茎自地面至雄穗顶部的高度;

穗位高:植株主茎自地面至最上部有效雌穗(正常成熟结实10粒以上的果穗)着生节的高度;

重心高:用支点平衡法测定重心离茎基部距离即重心高。

1.3.2 茎秆强度测定

节间穿刺力:喷施乙烯利5 d后,于2~7节节间处于固定生长阶段时去除叶鞘后,用型号为ZQ-30A茎秆强度测定仪测定,安装0.01 cm²的测头,在茎秆各节间上、中、下部垂直于茎秆方向匀速缓慢插入,分别读取穿透茎秆表皮的最大值,3次重复取平均值。单位为N。

节间抗折力(SR):用型号为ZQ-30A茎秆强度测定仪(东莞市智取精密仪器有限公司)测定。固定基部节间两支点距离为5 cm,将节间水平放置在两支点上,在节间中点施力至折断,力的大小即为该节间抗折力(单位为N)。

1.3.3 茎秆木质素含量及相关酶活性

参照Bhaskara^[17]等方法测定木质素含量;参照高俊凤^[18]等方法测定PAL活性;参照Knobloch和Hahlbrock^[19]等方法测定CAD活性;参照Morrison^[20]等方法测定4CL活性。

1.3.4 抗倒伏指数(LRI):

茎秆抗倒伏指数=第3节间抗折力/茎秆重心高度^[21,22]。

1.3.5 产量性状

于成熟期测量植株单位面积穗数、每穗粒数、百粒重、实收产量。

实收产量:每小区固定3 m×4行面积下所有穗子的重量,子粒含水量折合为14%,再折合为单位面积产量。

百粒重:随机取样测定100个完整子粒的重量(子粒含水量14%)。

产量(kg/hm²)=收获穗数(穗/hm²)×穗粒数×百粒重/100×(1-含水量)/(1-14%)

1.4 数据分析

试验数据采用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 21.0 软件进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同品种和处理对玉米抗倒伏性相关指标的相关分析

品种和处理间互作分析见表1,其中,品种和处

理均与节间长、节间粗、穿刺强度、PAL活性、CAD活性、4CL活性、抗折力、株高、穗位高和抗倒伏指数呈极显著正相关关系;品种和处理间互作与穿刺强度、木质素含量、PAL活性、4CL活性、抗折力、株高、穗位高、重心高和抗倒伏指数的影响呈极显著正相关,表明这些指标能够反映玉米在乙烯利处理下的抗倒伏性,且这些指标在品种间、处理间及二者互作间确实存在差异,有必要对杂交种抗倒伏性等相关指标进一步分析。

表1 品种×处理互作效应对玉米茎秆抗倒伏性指标效应分析
Table 1 Variety × treatment interaction analysis on lodging resistance index of maize stem

变异来源	节间长	节间粗	穿刺强度	木质素含量	PAL活性	CAD活性
Source of variation	Node length	Stem diameter	Stalk rind penetration strength	Lignin content	PAL activity	CAD activity
H(品种)	321.975**	30.018**	1 017.448**	0.664	174.397**	262.651**
S(处理)	166.486**	59.430**	799.550**	367.119**	2 467.283**	448.483**
H×S	3.266	0.975	13.432**	14.684**	92.113**	8.560*
变异来源	4CL活性	抗折力	株高	穗位高	重心高	抗倒伏指数
Source of variation	4CL activity	SR	Plant height	Ear height	Height of gravity center	LRI
H(品种)	671.082**	528.157**	142.495**	190.295**	0.684	1 173.591**
S(处理)	1 395.284**	2 144.959**	207.715**	907.615**	178.877**	13 714.713**
H×S	127.680**	47.057**	38.522**	30.899**	18.659**	1 051.372**

注:*为0.05水平下差异显著;**为0.01水平下差异显著。
Note: * and ** indicated significant differences at the level of 0.05 and 0.01, respectively.

2.2 乙烯利对拔节期玉米茎秆节间长度、茎粗、穿刺强度的影响

2.2.1 乙烯利对拔节期玉米茎秆节间长度的影响

乙烯利处理后两个品种的第2~第7节间长度均有不同程度的降低(图1)。图1中显示,乙烯利处理后ZD958的第2、3节间长度均与CK呈显著差异,且第3节间长度变化最为明显,其节间长度在S1、S2处理后较CK分别降低32.14%和54.53%;XY335在第2~第5节间长度均呈显著差异,但在第3节间长度变化幅度最大,其节间长度在S1、S2处理后较CK分别降低31.28%和50.25%。第3节间中,ZD958节间长度变化幅度均高于XY335,表明乙烯利处理抑制茎秆节间长度,且在第3节间表现最为明显,品种间比较后得出,XY335在抗倒伏前期受乙烯利处理影响程度相对较小。

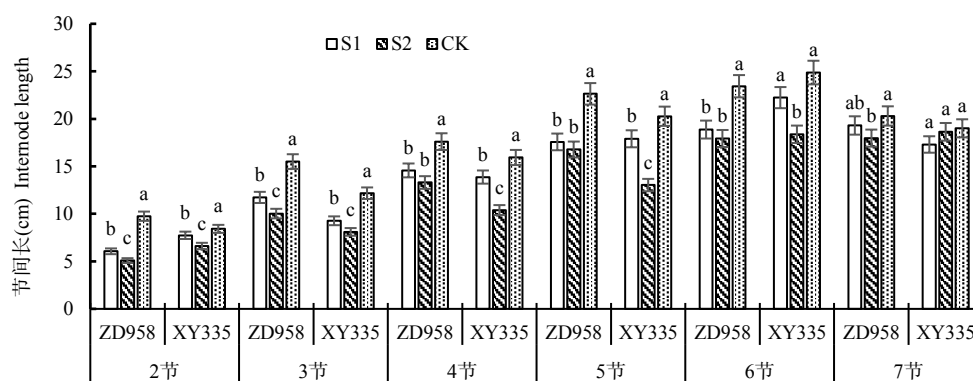
2.2.2 乙烯利对拔节期玉米茎粗的影响

乙烯利处理后玉米第2至第7节间茎粗均有不同程度的提高(图2)。乙烯利处理后ZD958的第2、

3、4、6节间粗均与CK呈显著差异,且在第2、3节间变化较大,第2节茎粗在S1、S2处理下较CK分别提高13.83%和18.46%,第3节茎粗在S1、S2处理下较CK分别提高和11.8%、20.57%;XY335的第2~第7节间茎粗均与CK呈显著差异,且在第3节间变化最大,茎粗在S1、S2处理下较CK分别提高15.84%和23.94%。XY335第3节间的茎粗变化幅度高于ZD958,表明乙烯利处理增加了玉米茎秆节间粗,且在第3节间变化较为显著。

2.2.3 乙烯利对拔节期玉米茎秆穿刺强度的影响

不同浓度乙烯利处理下玉米茎秆穿刺强度均表现出不同差异(图3)。S1、S2处理显著提高了茎秆穿刺强度,ZD958和XY335在第2~第5节间变化显著,均在第2节最为显著,ZD958和XY335在S1、S2处理下较CK分别提高38.14%、60.05%和20.02%、35.78%。表明乙烯利处理对ZD958茎秆穿刺强度影响较大,且茎秆的第2至第4节在S1、S2处理下较第5~第7节节间穿刺力变化幅度大。



注:不同小写字母代表处理和对照间差异达0.05显著水平。下表同

Note: Different small letters indicated significance at the 0.05 probability level between treatment and CK. The same below.

图1 不同浓度乙烯利对玉米茎秆节间长的影响

Fig.1 Effect of different concentrations of ethephon on internodes length of maize stem

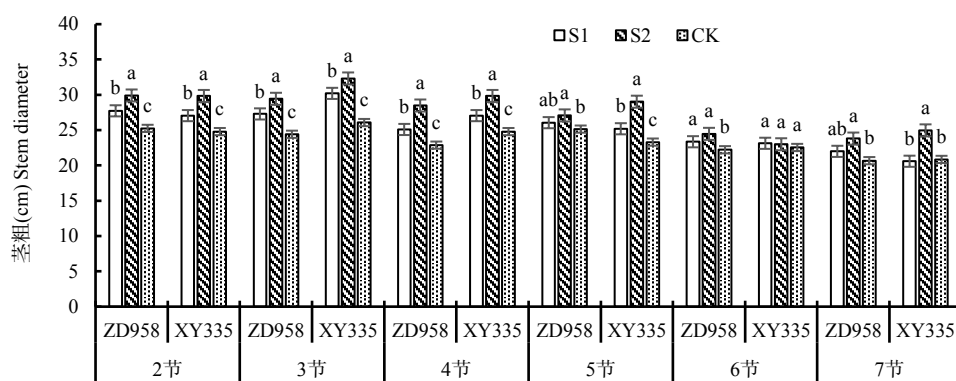


图2 不同浓度乙烯利对玉米茎粗的影响

Fig.2 Effect of different concentrations of ethephon on stem diameter of maize stem

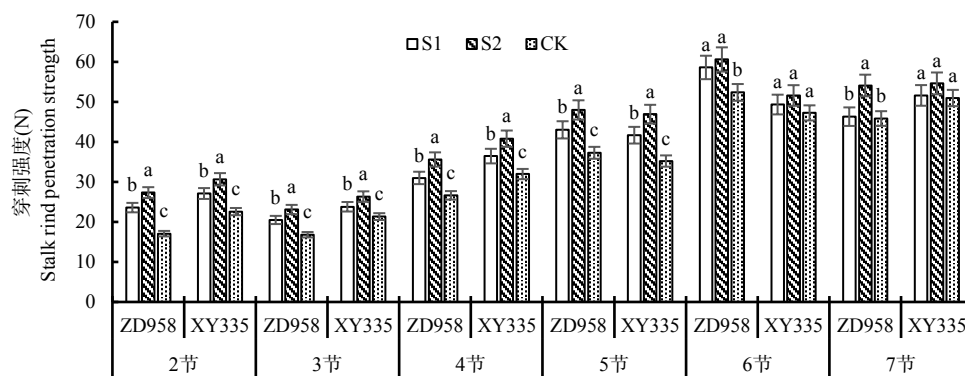


图3 不同浓度乙烯利对玉米茎秆穿刺强度的影响

Fig.3 Effect of different concentrations of ethephon on stalk rind penetration strength of maize stem

2.3 乙烯利对拔节期玉米茎秆中木质素含量及其相关酶活性的影响

2.3.1 乙烯利对拔节期玉米茎秆中木质素含量的影响

玉米拔节期第2~第4节的节间长、茎粗和穿刺强度较第5~第7节变化明显,因此,在测定茎秆中

木质素含量及其相关酶活性时,选取玉米第2、3、4节间作为代表。

由图4可知,S1、S2处理下ZD958和XY335茎秆第3、第4节间木质素含量均与CK呈显著差异,其中,ZD958的第3和第4节在S1、S2处理下分别较CK提高26.97%、47.26%和37.87%、54.72%;XY335

的第3和第4节在S1、S2处理下分别较CK提高12.93%、29.76%和12.54%、32.12%。S1、S2处理下ZD958的木质素含量变化幅度要高于XY335,表明

乙烯利处理不仅提高了茎秆中木质素含量,而且对不同品种的影响程度也不同,ZD958受乙烯利处理影响较大。

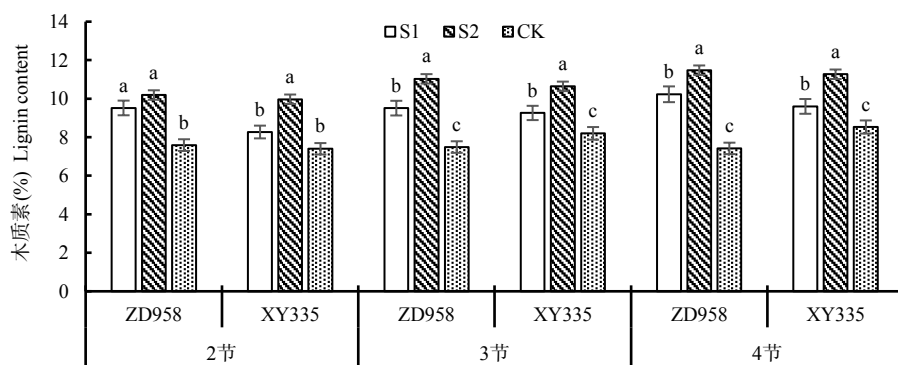


图4 不同浓度乙烯利对玉米茎秆木质素含量的影响

Fig.4 Effect of different concentrations of ethephon on lignin content of maize stem

2.3.2 乙烯利对拔节期玉米茎秆中苯丙氨酸转氨酶(PAL)的影响

乙烯利处理后显著提高了第3、第4伸长节间中PAL活性,且各处理间均呈显著差异(图5)。ZD958的第3、第4节间在S1、S2处理下较CK分别提高

26.97%、47.26%和37.87%、54.72%;XY335的第3和第4节间在S1、S2处理下较CK分别提高12.93%、29.76%和12.54%、32.12%。表明乙烯利处理显著提高木质素含量,且对ZD958茎秆中木质素含量影响较大。

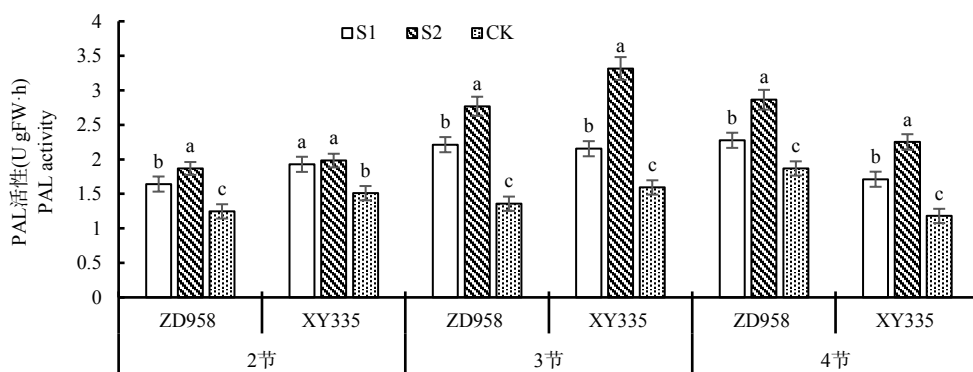


图5 不同浓度乙烯利对玉米茎秆中PAL活性的影响

Fig.5 Effect of different concentrations of ethephon on PAL activities of maize stem

2.3.3 乙烯利对拔节期玉米茎秆中肉桂醇脱氢酶(CAD)的影响

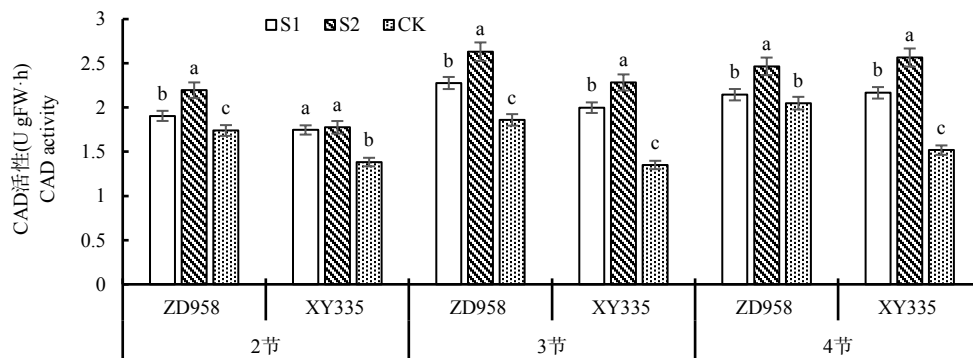


图6 不同浓度乙烯利对玉米茎秆中CAD活性的影响

Fig.6 Effect of different concentrations of ethephon on CAD activities of maize stem

乙烯利处理后玉米茎秆中CAD活性表现出不同程度的提高(图6)。ZD958的第3节间CAD活性在S1、S2处理下较CK处理分别提高22.42%和41.45%;XY335的第3、第4节CAD活性在S1、S2处理下变化较大,其中,第3节变化最为显著,且较CK处理提高42.68%和68.97%。乙烯利处理后ZD958

第2、3节间CAD活性变化程度小于XY335,表明乙烯利处理显著提高茎秆中CAD活性,且乙烯利处理对XY335影响较大。

2.3.4 乙烯利对拔节期玉米茎秆中4-香豆酸:CoA连接酶(4CL)的影响

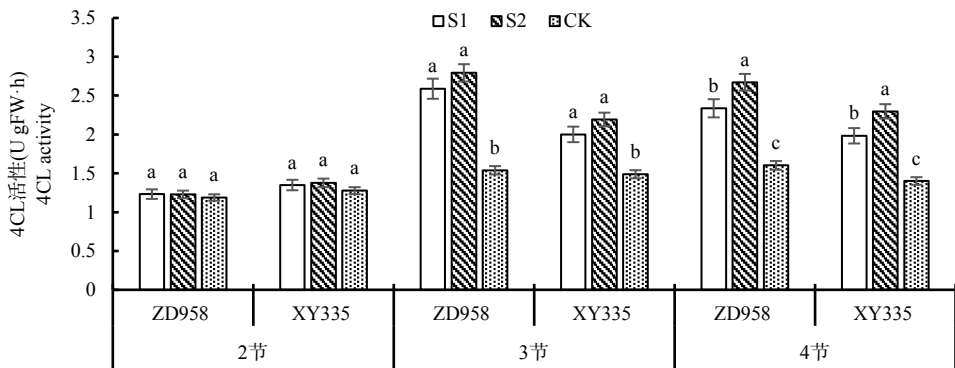


图4 不同浓度乙烯利对玉米茎秆木质素含量的影响

Fig.4 Effect of different concentrations of ethephon on lignin content of maize stem

乙烯利处理后玉米茎秆中4CL活性均有不同程度的变化(图7),ZD958和XY335的第4节间在S1、S2处理下较CK处理均呈显著差异,且ZD958和XY335茎秆中4CL活性在S1、S2处理下较CK处理分别提高45.88%、66.85%和41.54%、64.03%。在S1、S2处理下ZD958茎秆中4CL活性变化幅度高于XY335,表明乙烯利处理显著提高了第4节间4CL活性,且ZD958受乙烯利影响较大。

2.4 乙烯利对玉米茎秆抗折力的影响

不同浓度乙烯利处理显著提高了ZD958和XY335第2、第3节间抗折力(表2),其中,第3节间最为显著,ZD958和XY335在S1、S2处理下较CK处理分别提高21.86%、37.79%和19.3%、44.49%。在S1处理下XY335茎秆第3、第4节间抗折力显著高于ZD958,S2处理下没有显著差异,表明XY335茎秆抗折力大于ZD958,且对玉米第3节间影响最大。

表2 不同浓度乙烯利对玉米茎秆抗折力的影响

Table 2 Effect of different concentrations of ethephon on snapping resistance of maize stem

处 理 Treatment	第2节间 The second internode		第3节间 The third internode		第4节间 The fourth internode	
	ZD958	XY335	ZD958	XY335	ZD958	XY335
S1	612.80 b A	654.22 b A	918.86 b B	981.36 b A	984.69 a B	1 067.51 a A
S2	706.18 a B	791.65 a A	1 039.69 a A	1 188.65 a A	1 002.67 a A	1 070.03 a A
CK	533.61 c A	551.05 c A	754.05 c A	822.63 c A	796.26 b A	838.66 b A

注:不同小写字母代表处理和对照间差异达0.05显著水平;不同大写字母代表品种间差异达0.01显著水平。下表同。
Note: Different small letters indicated significance at the 0.05 probability level between treatment and CK. Different capital letters indicated significance at the 0.01 probability level in varieties. The same below.

2.5 乙烯利对玉米成熟期株高、穗位高和重心高的影响

乙烯利处理不同程度地降低了玉米的株高、穗位高、穗位系数和重心高(表3)。ZD958和XY335在S1、S2处理下其穗位系数较CK处理分别降低8.82%、19.35%和13.64%、35.14%。同一浓度处理

下,XY335穗位系数降低程度较大;ZD958和XY335在S2处理下重心高显著低于CK处理,分别降低17.67%和29.61%,S1处理与CK处理无显著差异。表明乙烯利对玉米株高、穗位高、重心高有抑制作用,且乙烯利处理对XY335影响较大。

表3 不同浓度乙烯利对玉米成熟期株高、穗位高和重心高的影响

Table 3 Effect of different concentrations of ethephon on plant height,ear height and height of gravity center of maize in mature

品 种	处 理	株高(cm)	穗位高(cm)	穗位系数	重心高(cm)
Cultivar	Treatment	Plant height	Ear height	Ear position coefficients	Height of gravity center
郑单 958	S1	294.38 ab	115.50 ab	0.44 a	90.87 a
	S2	277.25 b	90.50 b	0.37 c	81.33 b
	CK	302.53 a	149.25 a	0.50 b	95.70 a
先玉 335	S1	264.05 b	103.75 b	0.34 b	93.23 ab
	S2	251.00 b	88.75 c	0.31 c	75.17 b
	CK	301.13 a	111.88 a	0.37 a	97.43 a

2.6 乙烯利对玉米抗倒伏指数及产量的影响

由表4可知,在S1、S2 乙烯利处理下,两个品种的抗倒伏指数均显著升高,ZD958 和 XY335 在 S1、S2 处理下较 CK 处理分别提高 26.57%、84.06%和 31.85%和 116.59%;XY335 在乙烯利处理后的变化幅度大于 ZD958,表明乙烯利处理提高了玉米抗倒

伏性,且对 XY335 在生育后期的抗倒伏性影响较大。乙烯利处理显著降低玉米产量,ZD958 和 XY335 在 S1、S2 处理下较 CK 处理分别降低 4.18%、5.51%和 4.92%、7.92%。乙烯利处理对玉米产量构成因素中的穗粒数有显著影响,对百粒重没有显著影响。

表4 不同浓度乙烯利对玉米抗倒伏指数及产量的影响

Table 4 Effect of different concentrations of ethephon on lodging resistance index and grain yield of maize

品 种	处 理	抗倒伏指数(%)	穗粒数(个)	百粒重(g)	产量(kg/hm ²)	下降率(%)
Cultivar	Treatment	LRI	Grains per ear	100-grain weight	Yield	Rate of descent
郑单 958	S1	7.86 b	650.1 b	37.54 a	10202.37 b	4.18
	S2	11.43 a	642.5 c	37.42 a	10061.06 c	5.51
	CK	6.21 c	657.0 a	37.72 a	10647.49 a	
先玉 335	S1	8.90 b	669.5 b	40.27 a	10480.38 b	4.92
	S2	14.62 a	662.3 c	40.28 a	10150.19 c	7.92
	CK	6.75 c	675.0 a	41.34 a	11023.02 a	

2.7 乙烯利处理对茎秆木质素含量及相关合成酶活性与抗倒伏指数的相关分析

表5 玉米茎秆木质素含量及相关酶活性与抗倒伏指数相关系数

Table 5 Correlation coefficients of lignin content and enzyme activities in lignin metabolism

处 理	指 标	抗倒伏指数	木质素含量	抗折力	PAL 活性	CAD 活性	4CL 活性
Treatment	Index	LRI	Lignin content	SR	PAL activity	CAD activity	4CL activity
CK	抗倒伏指数		0.76*	0.69	0.89**	0.90**	0.95**
	木质素含量	0.76*		0.98**	0.94**	0.87*	0.76*
200 mg/L	抗倒伏指数		0.81*	0.73	0.95**	0.91**	0.91**
	木质素含量	0.81*		0.97**	0.85*	0.96**	0.78*
400 mg/L	抗倒伏指数		0.94**	0.96**	0.85*	0.95**	0.83*
	木质素含量	0.94**		0.94**	0.81*	0.79*	0.69

注:PAL为苯丙氨酸转氨酶;CAD为肉桂醇脱氢酶;4CL为4-香豆酸:CoA连接酶。
Note: PAL, phenylalanine ammonia-lyase; CAD, cinnamyl alcohol dehydrogenase; 4CL, 4-coumarate: CoA ligase.

相关分析表明,玉米茎秆木质素含量与抗折力呈极显著正相关,与抗倒伏指数呈显著正相关关系(表5),说明玉米茎秆木质素含量与茎秆抗倒伏能力

密切相关,木质素含量高,抗倒伏指数越大,玉米抗倒伏能力越强。在乙烯利调控下,PAL、CAD、4CL活性均与茎秆木质素含量、抗倒伏指数呈显著正相

关关系,表明玉米茎秆中PAL、4CL和CAD活性作为木质素合成的关键酶,其活性影响木质素含量的高低,是影响玉米抗倒伏能力的重要因素。

3 结论与讨论

3.1 乙烯利对玉米茎秆抗倒伏的影响

已有研究表明,玉米的抗倒性与株高、穗位高^[23]、茎秆强度^[24]等密切相关。抗倒伏能力强的品种,表现为茎秆强度大,基部节间短而粗,机械组织发达,可见,品种的抗倒伏能力与其特性有关,株高较矮、穗位高较低、基部节间长粗的品种抗倒伏能力较强^[25]。乙烯利作为抗倒剂,在谷类作物中的作用尤为显著,如在大麦中,能够显著抑制茎秆伸长,降低倒伏率^[26]。研究表明,大麦和小麦旗叶期使用或茎秆伸长期与旗叶期同时使用乙烯利,产量显著下降,其主要原因是穗粒数的减少^[27~29]。水稻分蘖末期、扬花后7 d各施用40%乙烯利900、3 000 mL/hm²,水稻结实率和千粒重均下降,减产幅度达4.1%^[30]。Shekoofa和Emam研究表明,两种种植密度下,乙烯利处理株高都有所降低,减少了节间长度,且主要体现在1、2、3节间上。随着乙烯利施用量的增加,株高降低更为明显^[31,32]。Norberg等^[33]和卫晓轶等研究表明,施用植物生长调节剂乙烯利抑制了玉米株高、穗位高和重心高度,使茎节缩短变粗、茎秆强度增大并提高抗倒伏性^[34]。

本试验表明,施用乙烯利后,拔节期玉米茎秆节间长变短,茎秆变粗,其节间穿刺强度增加,茎秆抗折力提高,田间倒伏率降低。在玉米拔节期,郑单958的抗倒伏性要高于先玉335,而在生育后期,郑单958的抗倒伏能力低于先玉335的抗倒能力。这可能是由于先玉335在苗期生长较慢且弱,抗倒伏性较弱,而后期植株健壮,抗倒能力增强。郑单958则在生育后期由于光合产物大量向子粒库转移,茎秆强度不够,容易发生倒伏。但在施用乙烯利后,玉米产量降低,可能是乙烯利降低了玉米穗粒数,导致减产,因此市场上乙烯利也常与增产剂DA-6等搭配使用。

本试验中,节间长、节间粗、穿刺强度、木质素含量、PAL活性、CAD活性、4CL活性、抗折力、株高、穗位高、重心高和抗倒伏指数等指标均能够反映出玉米在乙烯利处理下的抗倒伏性能,且品种和乙烯利处理间互作对穿刺强度、木质素含量、PAL活性、4CL活性、抗折力、株高、穗位高、重心高和抗倒伏指数等指标有显著影响。

3.2 乙烯利对玉米茎秆木质素含量的影响及其相关酶活性与抗倒伏能力的关系

木质素在细胞壁中存在于纤维素构架中,作为疏导组织进行水分运输和抵抗外界不良环境的侵袭,具有提高茎秆机械强度的功能^[35]。木质素含量增加可显著提高茎秆机械强度^[36],茎秆木质素含量高的品种抗倒伏能力强,不易倒伏^[37]。本研究表明,茎秆木质素含量与抗折力呈极显著正相关($r=0.930$, $P<0.01$),与抗倒伏指数显著正相关,PAL、CAD、4CL活性与抗倒伏指数呈极显著正相关($r=0.890$, $P<0.01$)。施用乙烯利调控后,茎秆木质素含量升高,其抗折强度及抗倒伏指数增加,说明乙烯利调控可能是通过增加茎秆中木质素含量提高了茎秆强度,从而提高玉米抗倒伏能力。

PAL、CAD和4CL是木质素合成过程中的3个重要调控酶,其中,PAL是木质素生物合成途径中的第一个限速酶^[38],催化苯丙氨酸脱氨形成肉桂酸,其表达及丰度直接影响木质素合成的整个过程^[39]。CAD是木质素合成过程中关键酶之一,是木质素合成途径中第一个被研究的酶^[40]。4CL在木质化程度较高的植物茎木质部中其活性较高,是苯丙烷类代谢向形成不同类型产物的转折点,在木质素的生物合成中有着重要作用^[41,42]。本试验结果表明,PAL、CAD和4CL活性与木质素含量、抗倒伏指数呈显著正相关关系。PAL、4CL、CAD活性对玉米茎秆中木质素合成起重要的调节作用,是玉米抗倒伏能力差异形成的酶学基础,并且乙烯利调控对PAL、CAD活性影响主要在玉米第3节茎秆变化幅度较大,差异显著^[43]。乙烯利调控对4CL活性影响在第4节茎秆上变化幅度较大。可见,乙烯利调控引起玉米茎秆木质素合成相关酶活性的变化是引起玉米茎秆抗倒伏能力差异的重要原因。通过乙烯利对玉米抗倒性相关形态指标、木质素及其相关合成酶等变化的研究,表明乙烯利处理能够提高玉米茎秆抗倒性。

参考文献:

- [1] Zuber M S, Grogan C O. A New technique for measuring stalk strength in corn[J]. Crop Science, 1961, 1(5): 378-380.
- [2] Tripathi P, Dubey N K. Exploitation of natural products as an alternative strategy to control postharvest fungal rotting of fruit and vegetables[J]. Postharvest Biology & Technology, 2004, 32(3): 235-245.
- [3] Kato A. Relationship between root lodging and five nondestructively-determined traits in maize[J]. Maydica(Italy), 1998.
- [4] 李得孝, 员海燕, 周联东. 玉米抗倒伏性指标及其模拟研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2004, 32(5): 53-56.
Li D X, Yuan H Y, Zhou L D. Selection and estimation of indices of stem-lodging resistance in corn[J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry(Natural Science Edition), 2004, 32(5): 53-56. (in Chinese)
- [5] Xiang D, Yu X, Wan Y, et al. Responses of soybean lodging and

- lodging-related traits to potassium under shading by maize in relay strip intercropping system[J]. African Journal of Agricultural Research, 2013, 8(49): 6499–6508.
- [6] Appenzeller L, Doblin M, Barreiro R, et al. Cellulose synthesis in maize: isolation and expression analysis of the cellulose synthase(CesA) gene family [J]. Cellulose, 2004, 11(3–4): 287–299.
- [7] Barrière Y, Chavigneau H, Delaunay S, et al. Different mutations in the *ZmCAD2* gene underlie the maize brown-midrib1(bm1) phenotype with similar effects on lignin characteristics and have potential interest for bioenergy production [J]. Maydica, 2013, 58(1): 6–20.
- [8] Baldoni A, Von Pinho E V R, Fernandes J S, et al. Gene expression in the lignin biosynthesis pathway during soybean seed development [J]. Genet Mol Res, 2013, 12: 2618–2624.
- [9] Jiang Y, Xia B, Liang L, et al. Molecular and analysis of a phenylalanine ammonia-lyase gene(*LrPAL2*) from *Lycoris radiata*[J]. Molecular Biology Reports, 2013, 40(3): 2293–2300.
- [10] Dong C, Cao N, Zhang Z, et al. Phenylalanine ammonia-lyase gene families in cucurbit species: Structure, evolution, and expression [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15(6): 1256–1272.
- [11] 范丽. 桑树木质素合成基因的生物信息和功能分析[D]. 重庆: 西南大学, 2013.
- [12] Wang Y, Chen J Y, Jiang Y M, et al. Cloning and expression analysis of phenylalanine ammonia-lyase in relation to chilling tolerance in harvested banana fruit[J]. Postharvest biology and technology, 2007, 44(1): 34–41.
- [13] Heredia J B, Cisneros-Zevallos L. The effect of exogenous ethylene and methyl jasmonate on pal activity, phenolic profiles and antioxidant capacity of carrots(*Daucus carota*) under different wounding intensities[J]. Postharvest Biology and Technology, 2009, 51(2): 242–249.
- [14] Kumar G N, Knowles N R. Wound induced superoxide production and PAL activity decline with potato tuber age and wound healing ability[J]. Physiologia Plantarum, 2003, 117(1): 108–117.
- [15] 卫晓轶, 张明才, 李召虎, 等. 不同基因型玉米对乙烯利调控反应敏感性的差异[J]. 作物学报, 2011, 37(10): 1819–1827.
- Wei X Y, Zhang M C, Li Z H, et al. Differences in responding sensitivity to ethephon among different maize genotypes[J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(10): 1819–1827. (in Chinese)
- [16] 石云素. 玉米种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [17] Bhaskara-Reddy M V, Arul J, Angers P, et al. Chitosan treatment of wheat seeds induces resistance to *Fusarium graminearum* and improve seed quality[J]. J Agric Food Chem, 1999, 47: 1208–1216.
- [18] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [19] Knobloch K H, Hahlbrock K. Isoenzymes of p-Coumarate: CoA ligase from cell suspension cultures of glycine max[J]. European Journal of Biochemistry, 1975, 52(2): 311–320.
- [20] Morrison T A, Kessler J R, Hatfield R D, et al. Activity of two lignin biosynthesis enzymes during development of a maize internode [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 1994, 65(2): 133–139.
- [21] 魏凤珍, 李金才, 王成雨, 等. 氮肥运筹模式对小麦茎秆抗倒性能的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(6): 1080–1085.
- Wei F Z, Li J C, Wang C Y, et al. Effects of nitrogenous fertilizer application model on culm lodging resistance in winter wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(6): 1080–1085. (in Chinese)
- [22] 沈学善, 李金才, 屈会娟, 等. 砂姜黑土区小麦玉米秸秆全量还田对玉米抗倒性能的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(10): 2005–2012.
- Shen X S, Li J C, Qu H J, et al. Effects of wheat and maize straw returned to the field on lodging resistance of maize in lime concretion black soil region[J]. Sci Agric Sin, 2011, 44(10): 2005–2012. (in Chinese)
- [23] 王群瑛, 胡昌浩. 玉米茎秆抗倒特性的解剖研究[J]. 作物学报, 1991, 17(1): 70–75.
- Wang Q Y, Hu C H. Studies on the anatomical structures of the stalks of maize with different resistance to lodging[J]. Acta Agronomica Sinica, 1991, 17(1): 70–75. (in Chinese)
- [24] 丰光, 刘志芳, 李妍妍, 等. 玉米茎秆耐穿刺强度的倒伏遗传研究[J]. 作物学报, 2009, 35(11): 2133–2138.
- Feng G, Liu Z F, Li Y Y, et al. Genetic research about maize stem lodging of durable thorn strength[J]. Acta Agron Sin, 2009, 35: 2133–2138. (in Chinese)
- [25] Stojšin R, Ivanović M, Kojic L, et al. Inheritance of grain yield and several stalk characteristics significant in resistance to stalk lodging maize(*Zea mays* L.)[J]. Maydica (Italy), 1991.
- [26] Foster K R, Taylor J S. Response of barley to ethephon: effects of rate, nitrogen, and irrigation[J]. Crop Science, 1993, 33(1): 123–131.
- [27] Ramburan S, Greenfield P. Use of ethephon and chlormequat chloride to manage plant height and lodging of irrigated barley(cv. Puma) when high rates of N-fertiliser are applied[J]. South African Journal of Plant & Soil, 2007, 24(4): 181–187.
- [28] Ramburan S, Greenfield P L. The effects of chlormequat chloride and ethephon on agronomic and quality characteristics of South African irrigated wheat[J]. South African Journal of Plant & Soil, 2007, 24(2): 106–113.
- [29] Tripathi S C, Sayre K D, Kaul J N, et al. Lodging behavior and yield potential of spring wheat(*Triticum aestivum* L.): effects of ethephon and genotypes[J]. Field Crops Research, 2004, 87(2): 207–220.
- [30] 孙万纯, 吴建中, 仇广灿, 等. 乙烯利等生长调节剂在直播水稻上的应用效果研究[J]. 安徽农学通报, 2011, 17(4): 70–72.
- Sun W C, Wu J Z, Qiu G C, et al. Study on the effects of plant growth regulator of ethrelon direct seeding rice[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2011, 17(4): 70–72. (in Chinese)
- [31] Shekoofa A. Maize(*Zea Mays* L.) Growth and yield response to ethephon application under water stress conditions[J]. Iran Agric. Res., 2007.
- [32] Shekoofa A, Emam Y. Plant growth regulator(Ethephon) alters maize (*Zea mays* L.)growth,water use and grain yield under water stress [J]. Journal of Agronomy, 2008, 7(1): 160–174.
- [33] Norberg O S, Mason S C, Lowry S R. Ethephon influence on harvestable yield, grain quality, and lodging of corn[J]. Agronomy Journal, 1988, 80(5): 768–772.

- [34] Mi C, Zhang X, Li S, et al. Assessment of environment lodging stress for maize using fuzzy synthetic evaluation[J]. *Mathematical and Computer Modelling*, 2011, 54(3): 1053–1060.
- [35] Baucher M, Christensen J H, Meyermans H, et al. Applications of molecular genetics for biosynthesis of novel lignins[J]. *Polymer Degradation & Stability*, 1998, 59(1): 47–52.
- [36] 邹俊林, 刘卫国, 袁晋, 等. 套作大豆苗期茎秆木质素合成与抗倒性的关系[J]. *作物学报*, 2015, 41(7): 1098–1104.
- Zou J L, Liu W G, Yuan J, et al. Relationship between lignin synthesis and lodging resistance at seedlings stage in soybean intercropping system[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(7): 1098–1104. (in Chinese)
- [37] Berry P M, Sterling M, Baker C J, et al. SparkesA calibrated model of wheat lodging compared with field measurements[J]. *Agr. Forest. Meteorol.*, 2003, 119(3): 167–180.
- [38] Eudes A, Liang Y, Mitra P, et al. Lignin bioengineering[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2014, 26: 189–198.
- [39] Lin Q. Differentiability of stochastic differential equations driven by the G-Brownian motion[J]. *Science China Mathematics*, 2013, 56(5): 923–942.
- [40] 朱海英, 李人圭. 丝瓜果实发育中木质素代谢及有关导管分化的生理生化研究[J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 1997(1): 87–94.
- Zhu H Y, Li R G. Physiological and biochemical studies on lignin metabolism and its treachary element differentiation of fruit of *Luffa cylindrica*[J]. *Journal of East China Normal University: Natural Science Edition*, 1997(1): 87–94. (in Chinese)
- [41] Boerjan W, Ralph J, Baucher M. Lignin biosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 54(1): 519–546.
- [42] Grand C, Boudet A, Boudet A M. Isoenzymes of hydroxycinnamate: CoA ligase from poplar stems properties and tissue distribution[J]. *Planta*, 1983, 158(3): 225–229.
- [43] 丰光, 刘志芳, 吴宇锦, 等. 玉米抗倒性与茎秆穿刺力和拉力关系的初步研究[J]. *玉米科学*, 2010, 18(6): 19–23.
- Feng G, Liu Z F, Wu Y J, et al. Primary study on correlation between corn variety lodging resistances and its stem puncture-pull strength[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2010, 18(6): 19–23. (in Chinese)

(责任编辑: 朴红梅)

(上接第 62 页)

- Zhou Z Q, Lan S Y, Zhu X T, et al. Ultrastructure and its function of phloem cell in abdominal vascular bundle of wheat caryopsis[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(2): 163–168. (in Chinese)
- [15] 熊飞, 孔好, 孟秀荣, 等. 小麦穗部和颖果维管束系统的发育解剖学研究[J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(1): 93–99.
- Xiong F, Kong Y, Meng X R, et al. Study on vascular bundle system in spikes and caryopsis of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2009, 29(1): 93–99. (in Chinese)
- [16] 孟剑霞, 杨晓玲, 郭金耀, 等. 玉米果穗发育的维管束特性研究[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(7): 216–219.
- Meng J X, Yang X L, Guo J Y, et al. A study on the vascular characteristics of the ear development in maize[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(7): 216–219. (in Chinese)
- [17] 张凤路, 崔彦宏, 王志敏, 等. 玉米子粒小穗槽维管束发育状况与子粒败育关系研究[J]. *河北农业大学学报*, 1999, 22(1): 16–19.
- Zhang F L, Cui Y H, Wang Z M, et al. Studies on the relation between pedicel vascular development and maize kernel abortion[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 1999, 22(1): 16–19. (in Chinese)
- [18] 何启平. 密度对不同玉米品种果穗维管束结构的影响[J]. *菏泽师专学报*, 2002, 24(2): 30–32.
- He Q P. The influence of plant density on the ear vascular bundle of different types of maize[J]. *Journal of Heze Teachers College*, 2002, 24(2): 30–32. (in Chinese)

(责任编辑: 朴红梅)