



玉米茎秆强度形成与木质素积累关系的研究

朱丽斌, 祁炳琴, 李碧霞, 胡 静, 李晓鹏, 勾 玲*

(石河子大学 农学院/石河子大学 新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室, 新疆石河子 832003)

摘 要:为探究玉米基部节间质量性状与茎秆强度形成的内在关系,该研究选用不同耐密性玉米品种为材料,采用随机区组设计,在田间条件下研究玉米基部节间形态特征、干物质积累的变化特点,分析茎秆内部木质素积累动态变化及其相关合成酶活性对茎秆强度形成的影响。结果表明:(1)耐密品种‘先玉 335’基部节间单位长度干重(DWUL)和直径均较高,不同品种的茎秆强度快速形成时期有一定差异,与木质素的积累密切相关。(2)耐密品种茎秆穿刺强度(RPS)和木质素积累快速形成时期较不耐密品种‘新玉 41’长 5~7 d,穿刺强度高于不耐密品种 24.9%~36.6%,其木质素积累量高于不耐密品种 12.5%~47.0%,且 RPS 和木质素积累速率较不耐密品种快。(3)玉米抽雄期(VT)前是基部节间木质素快速积累的关键时期,玉米大喇叭口期(V12~V15)酶活性与抽雄期木质素积累量呈显著或极显著正相关,对茎秆强度形成至关重要。(4)在玉米 12 叶期耐密品种‘先玉 335’的木质素合成相关酶均显著高于不耐密品种‘新玉 41’,PAL、TAL、CAD 和 POD 分别较‘新玉 41’高 1.85、0.30、0.11 和 0.42 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 。研究认为,玉米大喇叭口期茎秆干物质积累量较高、木质素合成相关酶的活性较强,能有效促进木质素的快速积累,增加茎秆抗倒伏强度,进而提高玉米茎秆抗倒伏能力。

关键词:玉米;茎秆强度;木质素;酶活性

中图分类号:Q945.45

文献标志码:A

Study on the Relationship between Stalk Strength Formation and Lignin Accumulation in Maize

ZHU Libin, QI Bingqin, LI Bixia, HU Jing, LI Xiaopeng, GOU Ling*

(College of Agriculture, Shihezi University, Key Laboratory of Oasis Ecology Agriculture of Xinjiang Production and Construction Corps, Shihezi, Xinjiang 832003, China)

Abstract: To explore the internal relationship between stalk qualitative trait and strength of the basal internodes in maize, this experiment selected different density-tolerant maize cultivars as materials. Random block design was used in the experiment to comparing the basal internode characteristics and analyzing the internal relation between lignin accumulation, enzyme activities and the rind penetration strength (RPS) under field conditions. The results showed that: (1) the dry weight per unit length (DWUL) and diameter of ‘XY335’ was higher. The rapid formation period of stalk strength was different among different cultivars and was closely related to the lignin accumulation. (2) The RPS formation period for density-tolerant cultivars was 5–7 days longer than ‘XY41’ (a cultivar with poor density tolerance). The RPS and lignin accumulation amount were significantly higher than that of ‘XY41’ of 24.9%–36.6% and 12.5%–47.0%, respectively. (3) Before the tasseling stage (VT) is the key period for the rapid accumulation of

收稿日期:2020-05-21;修改稿收到日期:2020-08-06

基金项目:国家自然科学基金(31760361)

作者简介:朱丽斌(1995—),女,硕士研究生,研究方向为作物高产优质高效栽培理论与技术。E-mail:2350651164@qq.com

* 通信作者:勾 玲,教授,博士生导师,研究方向为作物高产抗逆栽培生理研究。E-mail:gl_agr@shzu.edu.cn

lignin. The activities of enzymes for lignin synthesis in the V12—V15 stage were significant or extremely significant correlated with the lignin accumulation in the tasseling stage (VT). (4) Especially in V12 stages, the lignin synthesis-related enzymes of ‘XY335’ were significantly higher than ‘XY41’, the PAL, TAL, CAD and POD of ‘XY335’ were 1.85, 0.30, 0.11 and 0.42 U · mg⁻¹ higher than that of ‘XY41’. Which indicating that V12—V15 stage was crucial for the formation of maize basal internode stalk strength. The higher activities of enzymes in V12—V15 stage could effectively promote the rapid accumulation of lignin, then improve the stalk strength, and thus enhance the lodging resistance of maize stalk.

Key words: maize; stalk strength; lignin; enzyme activity

在玉米大田生产过程中,增加种植密度引起的倒伏问题一直是困扰玉米产量、品质进一步提高的限制因素之一^[1-2]。玉米倒伏发生通常分根倒和茎折两种类型。其中,茎折由于多发生在吐丝期前后,破坏群体冠层结构和茎秆的输导系统,会导致叶片光合作用减弱、光合产物输送受阻,对产量造成的损失更为严重^[3]。影响玉米茎秆倒伏的原因复杂多样,包括气候、土壤、栽培管理等外界因素,也有品种自身抗倒伏能力的内在因素,它是内外因素综合作用的结果^[4-5]。从玉米茎秆倒伏发生部位来看,以基部第3茎节倒伏为主^[6-7]。茎秆强度是玉米茎秆抗倒伏能力评价最重要的指标之一^[8]。研究表明,田间倒伏率与茎秆强度呈显著负相关^[9-12]。玉米茎秆强度快速形成主要在抽雄前,表皮机械组织细胞壁为其提供主要的力学支撑^[3,13]。木质素作为次生细胞壁的主要化学组成之一,是3种木质醇(对香豆醇、松柏醇和芥子醇)的异质共聚体。以对羟基苯基木质素(H)、愈创木基木质素(G)和紫丁香基木质素(S)3种形式存在^[14]。茎秆穿刺强度(RPS)与木质素含量呈显著正相关,而木质素的合成过程是在复杂酶系统如苯丙氨酸解氨酶(PAL)、酪氨酸解氨酶(TAL)、肉桂醇脱氢酶(CAD)和过氧化物酶(POD)等的催化下合成的^[15-17]。前人对玉米茎秆农艺性状及茎秆形态对倒伏的影响研究较多,而茎秆木质素合成相关酶对茎秆木质素积累及茎秆强度的影响研究相对薄弱。本试验研究不同抗倒性玉米品种茎秆基部节间穿刺强度、木质素积累及其合成相关酶活性的变化规律,探讨茎秆木质素合成积累与茎秆强度形成的相互关系,旨在为揭示玉米茎秆抗倒伏内在机理和耐密优良品种选育提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

本研究根据薛军等^[3]、刘广周等^[18]、李健等^[19]等在新疆生态区的研究结果,选用试验材料为耐密

品种‘先玉335’(XY335,美国先锋公司培育)和‘登海618’(DH618,山东登海种业股份有限公司培育)、中等耐密品种‘郑单958’(ZD958,河南农业科学院粮食作物研究所培育)、不耐密品种‘新玉41’(XY41,新疆农业科学院粮食作物研究所培育)。分别于2018和2019年在新疆石河子大学农学院试验站进行田间试验,试验地土壤土质为灰漠土。

1.2 试验设计

试验采用单因素随机区组设计,每小区面积为18 m²,密度为9.0万株·hm⁻²(6000株/亩),种植模式为等行距(60 cm),3次重复。两年分别于4月28日和4月30日播种,9月下旬收获。播种前施入底肥尿素75 kg·hm⁻²,磷酸二氢225 kg·hm⁻²。每穴2粒点播,于三叶期进行定苗,采用膜下滴灌方式种植。保证全生育期水肥充足,严格控制田间杂草和虫害,其他管理均按一般高产田进行。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 生育期调查与取样 准确记录玉米关键生育期:拔节期(V6~V9叶展)、小喇叭口期(V10~V11叶展)、大喇叭口期(V12~V15叶展)、抽雄期(VT)、籽粒建成期(R2)、乳熟期(R3)和蜡熟期(R5)。并于小喇叭口期(V10)至乳熟期(R3)在田间随机选取长势均匀一致的代表植株3株,进行各项指标观察与测定。

1.3.2 节间形态和干物质积累 用直尺测定基部第3节间的长度;用游标卡尺测定节间1/2处短轴和长轴的直径,求其平均值。烘箱80℃下烘干至恒重称其干重,计算单位长度干重,单位长度干重(mg·cm⁻¹)=节间干重(mg)/节间长度(cm)。

1.3.3 穿刺强度 (The rind penetration strength, RPS) 根据薛军等^[3]的方法,用茎秆强度测定仪将一定横断面积(1 mm²)的测头,在基部第3节间中部短轴面垂直于茎秆方向匀速缓慢插入,读取穿透茎秆表皮的最大值,即穿刺强度(RPS)。

1.3.4 木质素积累量 参考 Vansoest 等^[20]的方法,将基部第3节间干样粉碎后过筛用于木质素的测定。

1.3.5 木质素合成相关酶活性 取基部第3节茎秆鲜样放入超低温冰箱(−70 ℃)迅速冷冻,后期测定木质素合成相关酶。PAL 参照张志良等^[21]的方法;TAL 参照彭佃亮等^[16]的方法;CAD 参照 Morri-son 等^[22]的方法;POD 参照的李合生等的方法^[23]。

1.4 数据统计及分析

采用 Excel 2010 分析处理试验数据;用 SPSS 16.0 软件统计分析数据,用 SigmaPlot 10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 茎秆基部节间特征比较

表1显示,不同耐密性玉米品种基部节间(第3节间)单位长度干重(DWUL)表现为‘XY335’、‘DH618’

表 1 不同品种玉米基部第3节间特征比较(乳熟期)
Table 1 Comparison of morphological characteristics for the 3rd internode of different maize cultivars (R3)

年份 Year	品种 Cultivar	单位长度干重 DWUL (mg·cm ⁻¹)	直径 Diameter /mm
2018	XY335	673.8±41.1a	21.1±0.3a
	DH618	664.2±54.2a	20.5±0.6ab
	ZD958	488.2±40.5b	20.5±0.5ab
	XY41	516.5±37.2b	19.5±0.4b
2019	XY335	700.1±22.5a	21.7±1.6a
	DH618	700.7±39.1a	19.7±1.9b
	ZD958	657.3±13.2ab	18.7±2.1b
	XY41	595.0±31.4b	20.1±1.5b

注:不同小写字母表示同一年品种之间 0.05 水平显著差异,下同

Note: Different normal letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between the different cultivars in same year; the same as below

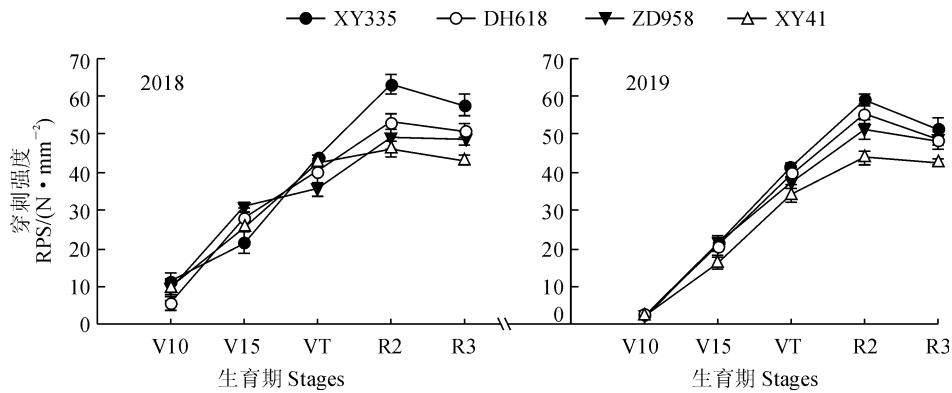
显著高于‘XY41’。直径表现为耐密品种‘XY335’显著高于其他3个品种。‘XY335’比‘DH618’、‘XY41’、‘ZD958’分别平均高出6.4%、9.2%和8.1%。说明不同耐密性玉米品种节间特征存在显著差异。耐密品种‘XY335’节间DWUL和直径显著高于不耐密品种。

2.2 基部节间穿刺强度比较

玉米抗倒伏能力与茎秆强度密切相关。随着玉米生育时期的推进,不同耐密性玉米品种基部第3节间茎秆穿刺强度均呈先上升后降低的趋势,抽雄期后(VT~R3)品种间差异达极显著水平($P < 0.01$),在籽粒建成期达到峰值且品种间差异最大(图1),此时‘XY335’基部第3节间穿刺强度显著高于其它品种,较‘DH618’、‘ZD958’和‘XY41’分别平均高7.3%~13.0%、21.9%~28.6%和35.6%~36.6%,表现出较强的抗倒伏能力。不同耐密性品种茎秆强度快速形成期均在10叶展至籽粒建成期,且品种间存在差异。耐密品种‘XY335’、‘DH618’的茎秆强度快速形成期较不耐密品种‘XY41’延长5~7 d。穿刺强度增强速率也有不同,‘XY335’最快,为 $2.1 \sim 2.2 \text{ N} \cdot \text{mm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,较‘DH618’、‘ZD958’和‘XY41’分别平均高3.4%~8.3%、17.9%~21.4%和15.5%~27.1%。

2.3 基部节间木质素积累比较

玉米基部节间木质素积累量在籽粒建成期前均呈快速增长阶段,到乳熟期达峰值(图2)。不同品种基部节间木质素积累量均在籽粒建成期前(V15~R2)呈显著差异($P < 0.05$),‘XY335’平均最高为 $45.2 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-1}$,较木质素积累量最低的品种‘XY41’高48.1%。耐密品种‘XY335’、‘DH618’的



V10、V15、VT、R2、R3 分别表示 10 叶展、15 叶展、抽雄期、籽粒建成期、乳熟期,下同

图 1 不同品种玉米基部第3节间穿刺强度(RPS)的变化

V10, V15, VT, R2 and R3 represent 10-leaf stage, 15-leaf stage, tasseling, grain-building stage and milk, respectively; the same as below

Fig.1 Comparison of the rind penetration strength (RPS) formation for the 3rd internode in different maize cultivars

木质素快速积累期较不耐密品种‘XY41’长 5~7 d。木质素增长速度快慢在品种间也表现不同,‘XY335’木质素积累速率较快,为 $2.0 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,较‘DH618’、‘ZD958’、‘XY41’分别快 30.6%、46.0%和 18.8%。

2.4 基部节间木质素相关合成酶活性的变化

玉米基部节间苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性呈双峰变化趋势,且抽雄期的峰值显著高于大喇叭口期(图 3)。不同玉米品种表现有差异,在 15 叶展‘XY335’的 PAL 活性显著高于其他品种,抽雄期快速上升,‘XY41’显著高于其他 3 个品种。酪氨酸解氨酶(TAL)活性表现为‘XY335’和‘ZD958’先下降后升高的趋势。在大喇叭口期表现为‘XY335’显著

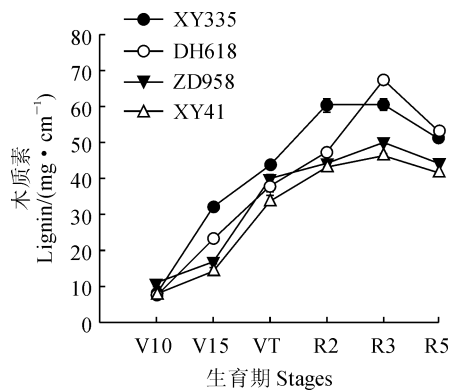


图 2 不同品种玉米基部节间木质素积累的动态变化

Fig. 2 Comparison of dynamic changes in lignin accumulation for the 3rd internode among different maize cultivars

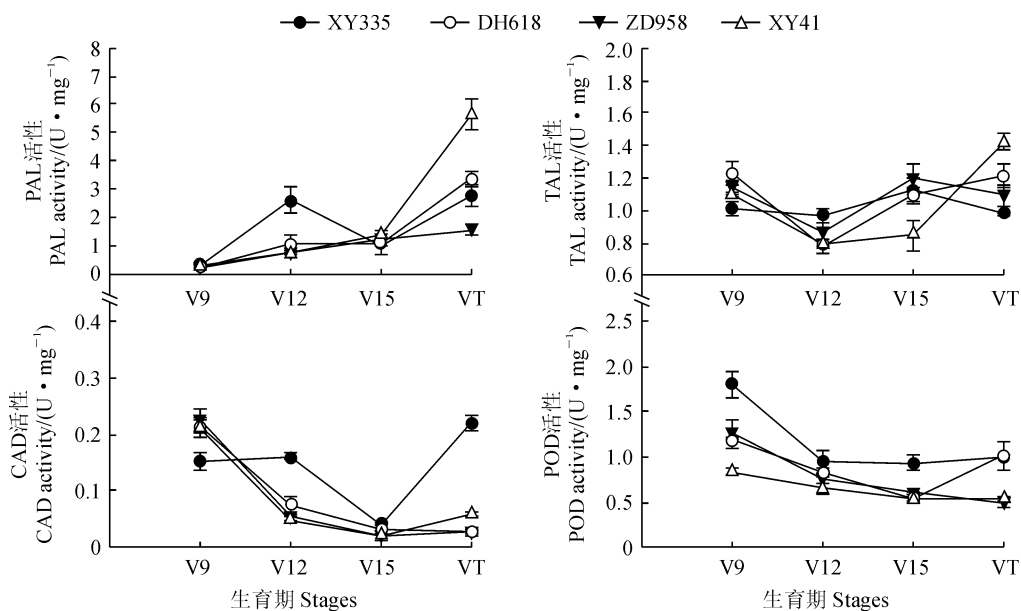


图 3 不同品种玉米茎秆中 PAL、TAL、CAD 和 POD 活性的变化

Fig. 3 Dynamic changes of enzyme activities for PAL, TAL, CAD and POD in maize stalk among different cultivars

高于‘DH618’、‘XY41’和‘ZD958’,分别高出 19.6%、18.1%和 10.1%;在抽雄期表现为‘XY41’显著高于其他品种。肉桂醇脱氢酶(CAD)均表现为先下降后升高的趋势,‘XY335’增幅较大,‘DH618’、‘ZD958’和‘XY41’变化规律相近,且在大喇叭口期和抽雄期‘XY335’均表现显著高于其他品种。过氧化物酶(POD)在生育前期拔节期至大喇叭口期表现为下降趋势,‘XY335’显著高于其他 3 个品种,抽雄期后‘XY335’和‘DH618’的 POD 活性显著高于其他 2 个品种。

2.5 相关性分析

2.5.1 茎秆木质素积累量与穿刺强度(RPS)相关性 茎秆中木质素积累量与穿刺强度呈极显著正相关关系($R^2=0.8659^{**}$,图 4),表明茎秆木质素积累

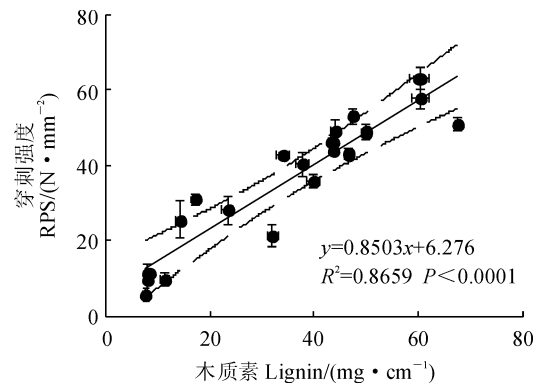


图 4 玉米茎秆穿刺强度与木质素积累量相关性分析

Fig. 4 Correlation analysis between lignin accumulation and RPS in maize stalk

表 2 玉米抽雄期茎秆木质素积累量与各生育期合成酶活性相关性分析

Table 2 Correlation analysis between lignin accumulation in tasseling period and enzyme activities among different growth stages in maize stalk

性状 Trait	生育期 Stage	PAL 活性 PAL activity (U · mg ⁻¹)	TAL 活性 TAL activity (U · mg ⁻¹)	CAD 活性 CAD activity (U · mg ⁻¹)	POD 活性 POD activity (U · mg ⁻¹)
木质素积累量 Lignin accumulation (mg · cm ⁻¹)	V9	0.535	-0.433	-0.573	0.956**
	V12	0.798**	0.871**	0.815**	0.843**
	V15	0.749**	0.703*	0.663*	0.854**
	VT	-0.674*	-0.889**	0.663*	0.413

注: * 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平显著差异
Note: * and ** indicate significance at the 0.05 and 0.01 levels of probability, respectively

量与茎秆抗倒伏能力密切相关,玉米茎秆木质素积累量越高,茎秆强度越大。玉米抽雄期木质素快速积累,可能也是决定茎秆强度强弱的关键。

2.5.2 茎秆木质素积累量与相关合成酶活性相关性 不同玉米品种茎秆基部节间木质素积累量与其合成相关酶活性存在显著或极显著相关(表 2)。分析得出,大喇叭口期茎秆中木质素合成相关酶活性与抽雄期木质素积累量的相关性最高,且在 12 叶展的相关性大于 15 叶展。以此表明,大喇叭口期是木质素合成的关键时期,其活性越高,对茎秆木质素积累量贡献越大。

3 讨 论

3.1 不同抗倒性玉米茎秆强度与木质素的关系

玉米茎秆强度是抗倒伏品种的选育中最重要的指标之一^[8]。徐彩龙等^[9]研究表明,适当的化控剂使用可以提高茎秆穿刺强度(RPS),优化冠层结构,避免高密度时的倒伏风险。Sheri A Martin 等^[24]研究表明,茎秆 RPS 与木质素含量呈极显著正相关。在玉米、小麦等禾本科作物上也发现:RPS 的快速增加与木质素的积累密切相关,木质素积累量提高可有效增强茎秆的抗倒伏性能,进而降低茎秆倒伏率^[15-16,25]。本试验结果表明:随着基部第 3 节间木质素的不断积累,RPS 增强,基部节间木质素积累量与 RPS 呈极显著正相关。RPS 较高的品种其木质素积累速度快且合成持续时间长。薛军等^[3]研究表明 11 叶展至抽雄期为 RPS 的快速形成时期,10 叶展至抽雄期为木质素的快速形成时期,这与本试验结果基本一致。本试验还表明,不同类型品种茎秆强度快速形成时间不同,耐密品种穿刺强度(RPS)形成更快且形成时间更长;抽雄期玉米茎秆木质素快速积累,是决定茎秆强度高低的 key 时期。

因此,在玉米抽雄期可重点考察茎秆木质素积累变化和茎秆强度形成规律,为耐密品种的早期鉴定提供有力依据。

3.2 不同抗倒性玉米茎秆木质素与其合成相关酶的关系

木质素合成从苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(PAL)作用下脱氨形成肉桂酸起始,而在禾本科植物中,酪氨酸也可通过酪氨酸途径在酪氨酸解氨酶(TAL)的作用下生成香豆酸^[26]。肉桂醇脱氢酶(CAD)参与木质素单体合成的最后一步还原反应,将 3 种醛还原成相应的醇,是木质素合成中的重要控制点^[27]。木质素生物合成途径的中间产物,木质醇及其前体均在细胞溶质(内质网)中合成,然后转运至沉积木质素的细胞壁,由于木质醇对细胞具有相对毒性,因此有人提出输出和储存形式是单木质醇—葡萄糖苷;一旦到达细胞壁中,过氧化物酶(POD)将 3 种木质素单体醇催化形成 3 种木质素单体^[28]。因此,苯丙氨酸解氨酶(PAL)、酪氨酸解氨酶(TAL)和肉桂醇脱氢酶(CAD)、过氧化物酶(POD)分别在木质素合成的起始阶段和终止阶段起重要作用。

Kofalvi 等^[29]和陈晓光等^[30]研究表明小麦基部节间形成后具有较高的 PAL 和 CAD 活性是木质素积累量高的酶学基础;彭佃亮等^[15]研究也证明小麦拔节期茎秆木质素积累与 PAL、TAL、CAD、POD 活性呈显著正相关。刘晓燕等^[31]研究发现玉米茎秆基部髓组织抽雄期 PAL、TAL、CAD、POD 活性的快速表达,增加诱导木质素的合成。马春红等^[32]研究表明玉米四叶一心期叶片中 PAL 活性的提高能够加速木质素的合成。柴孟竹等^[33]研究表明玉米 7 叶展后茎秆中 PAL、CAD 活性与木质素含量呈极显著和显著正相关。Kamran 等^[16]和樊海

潮等^[34]研究表明,在播种前拌种和6叶期化控剂的使用提高了玉米茎秆木质素合成相关酶的活性特别是CAD活性,促进了木质素的积累,增强茎秆抗折力,从而最大限度地降低倒伏的风险。本试验表明不同玉米品种木质素合成相关酶的变化趋势不同。PAL在拔节期至大喇叭口期与抽雄期木质素积累量呈正相关或极显著正相关;TAL仅在大喇叭口期与抽雄期木质素积累量呈显著或极显著正相关;而CAD和POD在大喇叭口期至抽雄期(VT)均与抽雄期木质素积累量呈显著或极显著正相关;说明木质素合成相关酶主要在大喇叭口期起合成作用。木质素合成终止阶段酶(CAD、POD)的合成作用在时间上相比起始阶段的酶(PAL、TAL)有一定向后延伸的趋势,这可能是由于在大喇叭口期木质素合成

过程中堆积的中间产物还需在后期进一步催化形成木质素。

4 结 论

不同耐密性玉米品种茎秆强度快速形成规律不同。耐密品种‘RPS’形成更快、形成时间更长,且其木质素增长速度快、合成持续时间长。抽雄期前是木质素快速积累的关键时期。在大喇叭口期有较高木质素合成相关酶的活性,能有效促进木质素的快速积累。因此,在玉米生产过程中,选用耐密性强的品种,在大喇叭口期前后采取有效的肥、水等调控措施,确保玉米茎、叶健壮发育,促进木质素快速积累和茎秆强度形成,增强玉米茎秆抗倒伏能力,为玉米大面积密植高产种植提供有力理论与技术支撑。

参考文献:

- [1] 李 峰, 闫秋艳, 鲁晋秀, 等. 种植密度对不同玉米品种茎秆性状及产量的影响[J]. 中国农业大学学报, 2019, **24**(11): 8-15.
LI F, YAN Q Y, LU J X, *et al.* Effect of planting density on the stem characteristics and yield of summer maize[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2019, **24**(11): 8-15.
- [2] 程 云, 王耘刘, 杨 静, 等. 种植密度对夏玉米基部节间性状与倒伏的影响[J]. 玉米科学, 2015, **23**(5): 112-116.
CHENG Y, WANG T L, YANG J, *et al.* Effects of planting density on characteristics of basal internodes and lodging in summer maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2015, **23**(5): 112-116.
- [3] XUE J, ZHAO Y S, GOU L, *et al.* How high plant density of maize affects basal internode development and strength formation[J]. *Crop Science*, 2016, **56**(6): 3 295-3 306.
- [4] 张丽华, 武捷春, 包玉海, 等. 基于力学模型的小麦腊熟期倒伏的风速研究[J]. 广东农业科学, 2014, **41**(15): 158-161.
ZHANG L H, WU J C, BAO Y H, *et al.* Study on lodging resistance wind speed of wheat based on mechanics model[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2014, **41**(15): 158-161.
- [5] 杨晓钦, 张仁和, 薛吉全, 等. 非生物胁迫对玉米杂交种及其亲本自交系产量性状的影响[J]. 作物学报, 2013, **39**(7): 1 325-1 329.
YANG X Q, ZHANG R H, XUE J Q, *et al.* Effects of abiotic stress on yield traits of maize hybrids and their parental inbred lines[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, **39**(7): 1 325-1 329.
- [6] 曹庆军, 曹铁华, 杨粉团, 等. 灌浆期风灾倒伏对玉米籽粒灌浆特性及品质的影响[J]. 中国生态农业学报, 2013, **21**(9): 1 107-1 113.
CAO Q J, CAO T H, YANG F T, *et al.* Effect of wind damage on grain-filling characteristics, grain quality and yield of spring maize (*Zea mays* L.) [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, **21**(9): 1 107-1 113.
- [7] 黄建军, 赵 明, 刘 娟, 等. 不同抗倒能力玉米品种物质生产与分配及产量性状研究[J]. 玉米科学, 2009, **17**(4): 82-88, 93.
HUANG J J, ZHAO M, LIU J, *et al.* Study on dry matter accumulation, distribution and yield traits of maize varieties differ in lodging resistant ability[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2009, **17**(4): 82-88, 93.
- [8] FLINT-GARCIA S A, JAMPATONG C, DARRAH L L, *et al.* Quantitative trait locus analysis of stalk strength in four maize populations[J]. *Crop Science*, 2003, **43**(1): 13.
- [9] XU C L, GAO Y B, TIAN B J, *et al.* Effects of EDAH, a novel plant growth regulator, on mechanical strength, stalk vascular bundles and grain yield of summer maize at high densities[J]. *Field Crops Research*, 2017, **200**: 71-79.
- [10] 李 波, 张吉旺, 崔海岩, 等. 施钾量对高产夏玉米抗倒伏能力的影响[J]. 作物学报, 2012, **38**(11): 2 093-2 099.
LI B, ZHANG J W, CUI H Y, *et al.* Effects of potassium application rate on stem lodging resistance of summer maize under high yield conditions[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, **38**(11): 2 093-2 099.
- [11] YE D L, ZHANG Y S, AL-KAISI M M, *et al.* Ethephon improved stalk strength associated with summer maize adaptations to environments differing in nitrogen availability in the North China Plain[J]. *The Journal of Agricultural Science*, 2016, **154**(6): 960-977.
- [12] 马晓君, 路明远, 邢春景, 等. 群体密度对夏玉米穗下茎秆性状及抗倒伏力学特性的影响[J]. 玉米科学, 2018, **26**(4): 118-125.
MA X J, LU M Y, XING C J, *et al.* Effects of planting density on stalk and lodging-resistance in summer maize[J].

- Journal of Maize Sciences*, 2018, **26**(4): 118-125.
- [13] BOERJAN W, RALPH J, BAUCHER M. Lignin biosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, **54**(1): 519-546.
- [14] ZUBER M S, COLBERT T R, DARRAH L L. Effect of recurrent selection for crushing strength on several stalk components in maize 1[J]. *Crop Science*, 1980, **20**(6): 711-717.
- [15] 彭佃亮. 小麦倒伏与茎秆木质素代谢的关系及其对籽粒产量和淀粉特征的影响[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2014.
- [16] KAMRAN M, CUI W W, AHMAD I, *et al.* Effect of paclobutrazol, a potential growth regulator on stalk mechanical strength, lignin accumulation and its relation with lodging resistance of maize[J]. *Plant Growth Regulation*, 2018, **84**(2): 317-332.
- [17] ESECHIE H A, RODRIGUEZ V, AL-ASMI H. Comparison of local and exotic maize varieties for stalk lodging components in a desert climate[J]. *European Journal of Agronomy*, 2004, **21**(1): 21-30.
- [18] LIU G Z, HOU P, XIE R Z, *et al.* Canopy characteristics of high-yield maize with yield potential of 22.5 Mg · ha⁻¹[J]. *Field Crops Research*, 2017, **213**: 221-230.
- [19] LI J, XIE R Z, WANG K R, *et al.* Variations in maize dry matter, harvest index, and grain yield with plant density[J]. *Agronomy Journal*, 2015, **107**(3): 829-834.
- [20] VAN SOEST P J, ROBERTSON J B, LEWIS B A. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition[J]. *Journal of Dairy Science*, 1991, **74**(10): 3 583-3 597.
- [21] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [22] 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.
- [23] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [24] MARTIN S A, DARRAH L L, HIBBARD B E. Divergent selection for rind penetrometer resistance and its effects on European corn borer damage and stalk traits in corn[J]. *Crop Science*, 2004, **44**(3): 711.
- [25] AHMAD I, KAMRAN M, ALI S, *et al.* Uniconazole application strategies to improve lignin biosynthesis, lodging resistance and production of maize in semiarid regions[J]. *Field Crops Research*, 2018, **222**: 66-77.
- [26] BAUCHER M, MONTIES B, MONTAGU M V, *et al.* Biosynthesis and genetic engineering of lignin[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1998, **17**(2): 125-197.
- [27] MEYERMANS H, MORREEL K, LAPIERRE C, *et al.* Modifications in lignin and accumulation of phenolic glucosides in poplar xylem upon down-regulation of caffeoyl-coenzyme AO-methyltransferase, an enzyme involved in lignin biosynthesis[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, **275**(47): 36 899-36 909.
- [28] SANTIAGO R, BARROS-RIOS J, MALVAR R. Impact of cell wall composition on maize resistance to pests and diseases[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, **14**(4): 6 960-6 980.
- [29] KOFALVI S A, NASSUTH A. Influence of wheat streak mosaic virus infection on phenylpropanoid metabolism and the accumulation of phenolics and lignin in wheat[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1995, **47**(6): 365-377.
- [30] 陈晓光, 史春余, 尹燕桦, 等. 小麦茎秆木质素代谢及其与抗倒性的关系[J]. 作物学报, 2011, **37**(9): 1 616-1 622.
- CHEN X G, SHI C Y, YIN Y P, *et al.* Relationship between lignin metabolism and lodging resistance in wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, **37**(9): 1 616-1 622.
- [31] 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): 2 780-2 787.
- 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): 2 780-2 787.
- [32] 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.
- [33] 柴孟竹, 李 钊, 秦东玲, 等. 乙烯利对玉米茎秆抗倒伏性的调控效应[J]. 玉米科学, 2017, **25**(6): 63-72.
- CHAI M Z, LI Z, QIN D L, *et al.* Effect of ethephon on lodging resistance of maize stem[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2017, **25**(6): 63-72.
- [34] 樊海潮, 顾万荣, 杨德光, 等. 化控剂对东北春玉米茎秆理化特性及抗倒伏的影响[J]. 作物学报, 2018, **44**(6): 909-919.
- FAN H C, GU W R, YANG D G, *et al.* Effect of chemical regulators on physical and chemical properties and lodging resistance of spring maize stem in northeast China[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, **44**(6): 909-919.

(编辑: 宋亚珍)