

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2014.01686

施氮期对小麦茎秆木质素合成的影响及其抗倒伏生理机制

卢昆丽 尹燕萍 王振林* 李 勇 彭佃亮 杨卫兵 崔正勇
杨东清 江文文

作物生物学国家重点实验室 / 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018

摘 要: 为明确氮肥施用模式对小麦茎秆木质素合成与积累及抗倒伏能力的影响, 2011—2012 和 2012—2013 生长季, 选用济麦 22 (抗倒伏) 和山农 16 (不抗倒伏) 品种, 分析不同生育期追施氮肥处理的茎秆木质素含量和木质素合成相关酶活性, 及其与抗倒伏指数和产量的关系。各处理总施氮量为 240 kg hm^{-2} , 其中 80 kg hm^{-2} 播前基施, 其余氮肥按 4 种模式追施, 分别是起身期和孕穗期各一半(N1)、拔节期全施(N2)、拔节期和开花期各一半(N3)和孕穗期全施(N4)。与 N2 和 N3 处理相比, N1 和 N4 处理的茎秆木质素含量高, 茎秆抗折力大, 茎秆抗倒能力强。各处理对木质素合成关键酶活性有显著影响, 其中 N1 的苯丙氨酸解氨酶(PAL)、酪氨酸解氨酶(TAL)和过氧化物酶(POD)活性较高; N2 处理第 2 节间形成后 0~7 d 时 PAL、TAL 和 POD 活性显著高于其他处理, 但第 2 节间形成后 21 d 时迅速下降; N3 处理第 2 节间形成后 0~21 d 时 PAL、TAL 和 POD 活性低, 但开花期(21 d)追氮延缓了 3 种酶活性的降低; N4 处理显著提高了第 2 节间形成 14 d 后的酶活性。在乳熟期和蜡熟期, 两品种的基部茎秆抗折力和抗倒伏指数均以 N1 和 N4 处理显著优于其他处理, 并且 N1 和 N4 处理的籽粒产量也显著高于其他处理。试验结果表明, 孕穗期追肥的 N1 和 N4 处理有助于提高茎秆中 PAL、TAL、POD 活性及木质素含量, 提高小麦茎秆的机械强度及抗倒伏能力, 降低小麦倒伏面积和倒伏程度。

关键词: 小麦; 氮肥管理; 酶活性; 木质素; 抗倒伏; 产量

Effect of Nitrogen Fertilization Timing on Lignin Synthesis of Stem and Physiological Mechanism of Lodging Resistance in Wheat

LU Kun-Li, YIN Yan-Ping, WANG Zhen-Lin*, LI Yong, PENG Dian-Liang, YANG Wei-Bing, CUI Zheng-Yong, YANG Dong-Qing, and JIANG Wen-Wen

National Key Laboratory of crop Biology / College of Agriculture, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

Abstract: For understanding the effects of nitrogen management on lignin synthesis in wheat stem and plant lodging resistance, a field experiment was conducted, using the lodging resistant cultivar Jimai 22 and the lodging sensitive cultivar Shannong 16, in 2011–2012 and 2012–2013 growing seasons. The lignin accumulation in stem, activities of enzymes related to lignin synthesis, lodging resistance index, and grain yield were evaluated under four nitrogen treatments. All treatments received 240 kg ha^{-1} nitrogen during the whole growth period, in which 80 kg ha^{-1} was applied before sowing. The remaining nitrogen was applied at pseudo stem erection and booting stages (1:1) for N1, at jointing stage for N2, at jointing and anthesis stages (1:1) for N3, and at booting stage for N4 treatment. Compared with N2 and N3, N1 and N4 were superior in lignin content, stem mechanical strength, and lodging resistance. Nitrogen fertilization timing had significant effects on activities of phenylalanine ammonia-lyase (PAL), tyrosine ammonia-lyase (TAL), and peroxidase (POD). Under N1 condition, the three key enzymes were in high activity. PAL, TAL and POD activities were higher in N2 treatment than in other treatments at 0–7 d after emergence of the second internode (ESI), and dropped rapidly at 21 days after ESI. Under N3 condition, the PAL, TAL and POD activities were low at 0–21 days after ESI, and the activity decline was alleviated by the nitrogen supplement at anthesis stage (21 days after ESI). Under N4 con-

本研究由山东省现代农业技术体系建设专项, 国家公益性行业(农业)科研专项经费项目(201203100, 201203029), 国家自然科学基金项目(31271661)和国家粮食丰产科技工程(2012BAD04B05)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 王振林, E-mail: zlwang@sdaa.edu.cn, Tel: 0538-8241359

第一作者联系方式: E-mail: lukunli519@126.com

Received(收稿日期): 2013-11-25; Accepted(接受日期): 2014-06-16; Published online(网络出版日期): 2014-06-27.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20140708.1145.001.html>

dition, the activities of these enzymes were increased after 14 days of ESI. At milk and dough stages, both cultivars had higher snapping resistance of the basal stem in N1 and N4 than in N2 and N3 treatments. Besides, the lodging resistance index and grain yield were also significantly higher in N1 and N4 than in N2 and N3. These results indicated that nitrogen applied at booting stage (N1 and N4 treatments) is propitious to increase PAL, TAL, POD activities and lignin content in stem, leading to the improved stem mechanical strength and decreased lodging area and lodging degree of wheat.

Keywords: Wheat; Nitrogen management; Enzyme activity; Lignin; Lodging resistance; Yield

小麦倒伏常发生于灌浆中后期, 是高产、稳产、优质生产的主要限制因素之一^[1-2]。倒伏发生的时期越早, 倒伏程度越高, 造成的产量损失就越大^[3-4]。据调查, 近10年我国黄淮冬麦区高产麦田每年约有5%~10%的面积发生倒伏, 重的年份倒伏面积达10%~20%以上, 导致减产约20%~30%, 严重者减产50%, 甚至绝收。小麦植株抗倒能力与株高和茎秆机械强度密切相关, 适度降低株高是提高抗倒性的有效措施之一^[5-6], 但植株生物量是高产的物质基础, 单纯降低株高难以同步实现高产和抗倒伏, 而增强茎秆机械强度、提高茎秆质量成为茎秆抗倒的关键因素^[7-9]。木质素是决定细胞壁强度和茎秆机械强度的主要次生代谢物之一^[10-11]。小麦茎秆中缺乏木质素易发生倒伏^[12]。对不同抗倒性品种的研究表明, 茎秆木质素含量可作为小麦品种抗倒性评价的一个重要指标^[13-14]。倒伏多发生在茎秆基部第1、第2节间, 因此, 茎秆基部节间充实度高、茎壁厚、节间短则抗倒性强^[15-16]。

施用氮肥是小麦增产的主要栽培措施之一, 但不合理施氮容易引起倒伏, 主要原因是基肥过量或拔节前追肥多, 促使小麦大量分蘖, 群体偏大使基部节间拉长变细, 茎秆木质化受阻而发育质量变差, 在风雨天气极易发生倒伏^[3,17]。前氮后移施肥技术可显著减少无效分蘖, 促使个体生长健壮, 增强植株抗倒能力^[18]。随施肥期的推迟, 穗下节间与基部节间的比值增大, 株型结构合理, 小麦植株倒伏率降低^[3]。适当降低氮肥用量, 能增加基部节间木质素含量, 提高茎秆的抗倒性能^[2], 而高施氮量处理则降低茎秆木质素合成相关酶的活性和木质素含量, 茎秆抗倒伏能力降低^[19]。目前, 已有研究报道了氮肥水平对小麦茎秆木质素合成与积累规律的影响, 关于施氮期对茎秆木质素的调控作用尚无深入研究。本研究以抗倒性不同的2个小麦品种为材料, 研究施氮期对小麦茎秆木质素合成与积累规律的影响, 以期在施氮量一定的前提下, 提高氮肥利用率, 增强茎秆质量, 为提高小麦抗倒伏能力提供理论依据与技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验设计

2011—2012 和 2012—2013 年连续 2 个生长季, 选用抗倒品种济麦 22 和非抗倒品种山农 16, 在山东农业大学泰安农学试验农场进行田间试验。试验田土壤为棕壤土, 试验地耕层(0~20 cm)土壤含有机质 12.3 g kg⁻¹、全氮 0.91 g kg⁻¹、碱解氮 87.2 mg kg⁻¹、速效磷 78.6 mg kg⁻¹ 和速效钾 57.5 mg kg⁻¹。小麦全生育期施纯 N 240 kg hm⁻²、P₂O₅ 90 kg hm⁻²、K₂O 100 kg hm⁻², 氮肥为尿素, 磷肥为过磷酸钙, 钾肥为氯化钾, 全部磷、钾肥和氮肥三分之一(80 kg hm⁻²)作基肥, 均匀撒施于各小区后翻耕入土, 剩余氮肥开沟追施, 设 4 个追施模式, 即起身期和孕穗肥 1 1 (N1)、拔节期全施(N2)、拔节期和开花期 1 1 (N3)、孕穗期全施(N4)。小区面积 3 m × 3 m = 9 m², 3 次重复随机区组排列。于 2011 年 10 月 10 日和 2012 年 10 月 7 日人工条播, 基本苗为 2.1 × 10⁶ 株 hm⁻², 行距 25 cm, 于 2012 年 6 月 10 日和 2013 年 6 月 14 日收获。其他田间管理同小麦生产田。

1.2 测定项目和方法

1.2.1 茎秆抗折力和抗倒伏指数 茎秆抗倒伏指数可作为衡量和评价小麦茎秆抗倒伏能力的一个综合指标, 抗倒伏指数越高, 作物茎秆抗倒伏能力越强^[9]。按 Zadoks 的 0~9 级生育期系统^[20], 分别于开花期、乳熟期和蜡熟期取长相一致植株 20 株, 参照李金才等^[8]的方法测定茎秆抗折力和抗倒伏指数。取基部第 2 节间, 剥除叶鞘, 置两端于高 50 cm、间隔 5 cm 的支撑木架凹槽内, 将 YYD-1 型茎秆强度测定仪(浙江托普仪器有限公司, 杭州)置茎秆中部并匀速下压, 茎秆折断时屏幕上显示的峰值即为茎秆抗折力(N)。抗倒伏指数 = 抗折力/植株重心高度。茎秆重心高度为茎秆基部至该茎(带穗、叶和鞘)平衡支点的距离(cm)。

1.2.2 木质素含量 参照 Bhaskara Reddy^[21]的方法。取茎秆加液氮于研钵中磨碎, 称取约 0.1 g 装入 10 mL 离心管; 加 95%乙醇提取叶绿素, 5000 × g 离心 10 min 后弃上清液; 沉淀加等量正己烷-乙醇(2:1)溶液, 5000 × g 离心 10 min 弃上清液。沉淀经

烘干再用 25%溴乙酰冰醋酸 2.5 mL 溶解, 70℃水浴, 并加塞保温 30 min, 然后在冷水中快速冷却, 加 2 mol L^{-1} NaOH 0.9 mL 终止反应; 再加 7.5 mol L^{-1} 盐酸羟胺 0.1 mL 和冰乙酸 4 mL, 混匀后 $5000 \times g$ 离心 5 min, 吸取上清液 0.1 mL, 加冰乙酸 3.9 mL 稀释, 测定波长 280 nm 下的 OD 值。以每克鲜样在 280 nm 处的吸光值表示木质素含量。

1.2.3 酶活性 分别于基部第 2 节间形成后 0、7、14、21 d (开花期)、28、35 (乳熟期) 和 42 d, 从每小区取典型植株 20 株, 将去除茎鞘的基部第 2 节间放入液氮速冻, -40°C 冰箱保存, 按已报道的方法分别测定苯丙氨酸解氨酶 (PAL)^[22]、酪氨酸解氨酶 (TAL)^[23] 和过氧化物酶 (POD)^[24] 的活性。

1.2.4 表观倒伏率 收获前测量实际倒伏面积, 表观倒伏率 (%) = 倒伏面积/总面积 $\times 100$ 。

1.3 数据分析

两年度结果趋势一致, 本文采用 2012—2013 年

木质素含量及 PAL、TAL 和 POD 活性, 其他指标为两年度数据。用 Microsoft Excel 2003 整理数据并作图, 用 DPS 7.05 (Data Processing System) 和 SPSS 18.0 软件统计分析, 采用 Duncan's 新复极差 (SSR) 法检验差异显著性。

2 结果与分析

2.1 小麦不同施氮期对倒伏发生及茎秆物理特征的影响

山农 16 各处理在蜡熟期均发生不同程度倒伏, 倒伏率表现为 $N_2 > N_3 > N_4 > N_1$ 。表明施氮量相同情况下, 起身期或孕穗期追氮显著降低小麦实际倒伏率, 而拔节期或开花期追氮显著增加小麦实际倒伏率; 济麦 22 仅 N_2 处理在 2011—2012 年的蜡熟末期倒伏, 其余 3 个处理未倒伏 (表 1)。表明拔节期过多追施氮肥易引发小麦倒伏。倒伏分级越大, 小麦实际倒伏率越高。

表 1 山农 16 和济麦 22 的倒伏发生期、倒伏程度和倒伏率
Table 1 Lodging occurrence stage, degree, and percentage in Shannong 16 and Jimai 22

处理 Treatment	发生期 Stage		分级 Grade		倒伏率 Percentage of lodging (%)	
	山农 16 SN16	济麦 22 JM22	山农 16 SN16	济麦 22 JM22	山农 16 SN16	济麦 22 JM22
2011—2012						
N1	蜡熟初期 IDS	—	1	0	4.85±1.81 d	0
N2	蜡熟初期 IDS	LDS	2	1	28.92±4.06 a	2.43
N3	蜡熟初期 IDS	—	2	0	20.39±0.84 b	0
N4	蜡熟初期 IDS	—	1	0	9.17±0.82 c	0
2012—2013						
N1	蜡熟末期 LDS	—	1	0	2.83±0.30 b	0
N2	蜡熟末期 LDS	—	2	0	15.89±1.31 a	0
N3	蜡熟末期 LDS	—	1	0	13.45±1.10 a	0
N4	蜡熟末期 LDS	—	1	0	4.63±0.45 b	0

—: 未发生倒伏。倒伏程度以倒伏分级表示, 茎秆与地面夹角 $90^\circ\sim 75^\circ$ 为 0 级, $75^\circ\sim 45^\circ$ 为 1 级, $45^\circ\sim 20^\circ$ 为 2 级, $20^\circ\sim 0^\circ$ 为 3 级。山农 16 倒伏率为 3 次重复的平均值±标准差。同一年度中, 数据后不同字母表示处理间有显著差异 ($P < 0.05$)。

SN16: Shannong 16; JM22: Jimai 22; IDS: Initial dough stage; LDS: Late dough stage; —: No lodging occurrence. Lodging degree was graded by the angle between stem and ground, i.e., $90^\circ\sim 75^\circ$ for grade 0, $75^\circ\sim 45^\circ$ for grade 1, $45^\circ\sim 20^\circ$ for grade 2, and $20^\circ\sim 0^\circ$ for grade 3. The lodging percentage of Shannong 16 was the average \pm standard deviation of three replicates. In each growth year, values followed by different letters are significantly different at $P < 0.05$.

开花期至蜡熟期, 两品种小麦茎秆机械强度先增高后降低, 乳熟期达最大值。同一生育时期, 济麦 22 的茎秆抗折力显著高于山农 16。2012—2013 年度开花期, 两品种各处理的茎秆抗折力均呈 $N_2 > N_1 > N_3 > N_4$ 。与开花期相比, 山农 16 乳熟期 N_1 、 N_2 、 N_3 和 N_4 处理的茎秆抗折力分别高 26.2%、9.5%、18.5% 和 41.9%, 而济麦 22 高 32.2%、13.3%、

25.6% 和 39.7% (表 2)。表明济麦 22 具有较强的自身调节能力, 抗倒伏能力更强, 与 N_2 、 N_3 处理相比, N_1 、 N_4 处理的茎秆抗折力增加显著, 即乳熟期茎秆机械强度较大。拔节期追肥量过多或追肥时期较晚, 均不利于茎秆强度的提高, 但孕穗期追氮使乳熟期茎秆机械强度提高。

同一生育期, 济麦 22 的茎秆抗倒伏指数显著高

表 2 不同生育期山农 16 和济麦 22 的基部茎秆抗折力
Table 2 Snapping resistance of basal stem of Shannong 16 and Jimai 22 at different growth stages

处理 Treatment	山农 16 Shannong 16			济麦 22 Jimai 22		
	开花期 Anthesis	乳熟期 Milk	蜡熟期 Dough	开花期 Anthesis	乳熟期 Milk	蜡熟期 Dough
2011–2012						
N1	3.354±0.217 a	4.198±0.364 a	3.035±0.177 a	3.386±0.184 b	4.556±0.221 a	3.339±0.197 a
N2	3.498±0.227 a	3.799±0.143 c	2.456±0.239 b	3.725±0.179 a	4.311±0.161 b	2.801±0.219 b
N3	3.201±0.186 c	3.993±0.191 b	2.535±0.208 b	3.480±0.114 b	4.257±0.194 b	2.842±0.188 b
N4	3.062±0.120 d	4.099±0.183 ab	2.928±0.237 a	3.277±0.176 c	4.498±0.249 a	3.214±0.182 a
2012–2013						
N1	3.369±0.302 b	4.250±0.308 a	3.058±0.268 a	3.519±0.241 b	4.651±0.269 a	3.431±0.346 a
N2	3.551±0.257 a	3.889±0.277 b	2.231±0.274 c	3.760±0.250 a	4.260±0.277 b	2.707±0.217 b
N3	3.159±0.227 c	3.743±0.222 b	2.441±0.209 b	3.413±0.233 b	4.286±0.368 b	2.802±0.179 b
N4	2.926±0.211 d	4.153±0.253 a	2.972±0.247 a	3.240±0.295 c	4.527±0.314 a	3.333±0.285 a

数据为 20 次重复的平均值±标准差。同一年度中数据后不同字母表示处理间达显著差异($P < 0.05$)。

Data are the means ± standard deviation of 20 replicates. In each growth year, values followed by different letters are significantly different at $P < 0.05$.

于山农 16。仅山农 16 N2 处理的茎秆抗倒伏指数在乳熟期显著降低,其余各处理的茎秆抗倒伏指数均呈先上升后下降的趋势,蜡熟期降至最低值。2012—2013 年度乳熟期山农 16 的 N1、N3 和 N4 处理的茎秆抗倒伏指数分别比开花期提高 3.4%、1.5%和 11.9%,N2 处理抗倒伏指数降低 5.5%;而济麦 22 4 个处理分别提高 13.5%、1.7%、13.6%和 19.2% (表 3)。表明拔节期追施过量氮肥不利于茎秆抗倒能力的提高,而孕穗期追施氮肥可提高乳熟期茎秆的机械强度,及抗倒伏能力。

2.2 小麦不同施氮期对茎秆木质素含量变化的影响

两品种茎秆木质素含量呈 S 曲线变化,且济麦 22 节间木质素含量显著高于山农 16。成熟期 N1 处

理茎秆中木质素含量显著高于 N2、N3 和 N4 处理(除济麦 22 的 N4 与 N1 无显著差异外)。茎秆木质素积累量,第 2 节间形成后 0~14 d, N2 显著高于其他处理,但 14 d 后差异不显著;第 2 节间形成后 28 d 内 N3 低于 N2,但开花期追施氮肥对积累速度的降低起到缓冲作用,使 N3 成熟期茎秆中的木质素含量显著高于 N2; N4 比其他处理延迟了木质素的快速积累,但提高了第 2 节间形成 14 d 之后的积累速度,延长了木质素的快速积累期,使成熟期木质素含量显著提高(图 1)。表明追肥时期后移至孕穗期有利于第 2 节间形成 14 d 之后茎秆中木质素的积累,有利于增强茎秆的抗倒伏能力,而拔节期追肥量过多或开花期追肥不利于成熟期茎秆中木质素含量的提高。

表 3 不同生育期山农 16 和济麦 22 的茎秆抗倒伏指数
Table 3 Stem lodging resistance index of Shannong 16 and Jimai 22 at different growth stages

处理 Treatment	山农 16 Shannong 16			济麦 22 Jimai 22		
	开花期 Anthesis	乳熟期 Milk	蜡熟期 Dough	开花期 Anthesis	乳熟期 Milk	蜡熟期 Dough
2011–2012						
N1	0.901±0.025 a	0.930±0.056 a	0.553±0.020 b	0.921±0.032 c	1.081±0.019 b	0.647±0.028 a
N2	0.899±0.026 a	0.830±0.015 c	0.455±0.031 d	0.978±0.016 a	0.987±0.024 d	0.546±0.025 b
N3	0.880±0.024 b	0.907±0.030 b	0.474±0.033 c	0.963±0.009 b	1.034±0.017 c	0.558±0.033 b
N4	0.851±0.026 c	0.946±0.015 a	0.577±0.032 a	0.925±0.026 c	1.098±0.026 a	0.655±0.030 a
2012–2013						
N1	0.904±0.048 a	0.935±0.041 a	0.547±0.045 b	0.960±0.046 a	1.090±0.024 a	0.649±0.044 a
N2	0.900±0.050 a	0.850±0.044 c	0.416±0.035 d	0.966±0.034 a	0.982±0.037 c	0.524±0.035 b
N3	0.887±0.041 a	0.900±0.035 b	0.465±0.034 c	0.926±0.042 b	1.052±0.053 b	0.547±0.026 b
N4	0.851±0.039 b	0.952±0.034 a	0.602±0.043 a	0.932±0.053 b	1.112±0.043 a	0.664±0.045 a

数据为 20 次重复的平均值±标准差。同一年度中数据后不同字母表示处理间达显著差异($P < 0.05$)。

Data are the means ± standard deviation of 20 replicates. In each growth year, values followed by different letters are significantly different at $P < 0.05$.

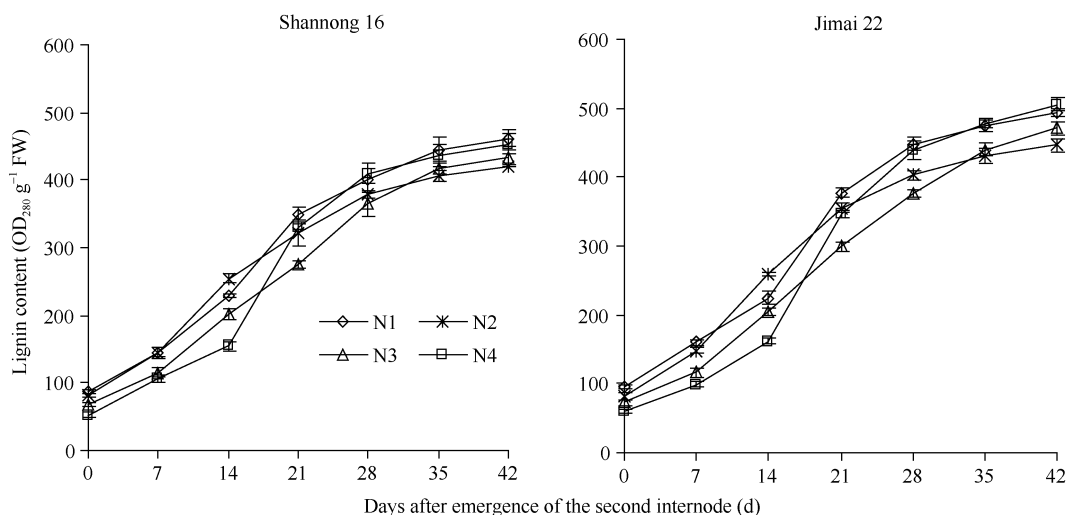


图 1 不同施氮处理小麦茎秆木质素含量的变化(2012–2013)
Fig. 1 Changes of lignin content of wheat stem in different nitrogen treatments (2012–2013)

2.3 小麦不同施氮期对茎秆木质素合成关键酶活性的影响

随茎秆基部第 2 节间生长发育进程, 各处理 PAL 活性呈下降趋势, 第 2 节间形成后 0~21 d 是 PAL 的活跃期, 济麦 22 茎秆的 PAL 活性显著高于山农 16 (图 2-A, B)。第 2 节间形成后 14~21 d, N1 的 PAL 活性显著高于其他处理; 第 2 节间形成后 0~7 d, N2 的 PAL 活性明显高于其他处理, 此后呈缓慢下降再迅速下降; 与 N2 处理相比, N3 的 PAL 活性降低, 但开花期施开花肥对第 2 节间形成后 35~42 d PAL 活性的降低有缓冲作用; 第 2 节间形成后 0~14 d, 两品种 N4 处理的 PAL 活性显著低于其他处理, 此后 PAL 活性缓慢下降, 说明酶活性高活跃期被延长。PAL 活性的高活跃期与木质素的快速积累期同步, 追氮时期后移有利于提高第 2 节间形成 14 d 后茎秆中 PAL 的活性。

两品种各处理茎秆基部第 2 节间 TAL 活性均呈单峰曲线变化, 第 2 节间形成后 14 d 达活性高峰, 而后迅速下降。济麦 22 第 2 节间形成后 0~7 d 的 TAL 活性上升迅速, 且高峰显著高于山农 16。第 2 节间形成后 0~14 d, 两品种 N1 的 TAL 活性显著高于 N4, N2 的 TAL 活性显著高于 N3, N3 的 TAL 活性显著高于 N4 (图 2-C, D)。

两品种各处理茎秆基部第 2 节间 POD 活性亦呈先上升再降低的趋势, 第 2 节间形成后 14 d 达活性高峰, 且 $N1 > N2 > N4 > N3$ 。济麦 22 的 POD 活性显著高于山农 16。第 2 节间形成后 0~7 d, 山农 16 各氮肥处理 POD 活性为 $N2 > N1 > N3 > N4$, 而济麦 22 各处理 POD 活性为 $N1 > N2 > N3 > N4$ 。第 2 节间形成后

14~21 d, 两品种 POD 活性为 $N1 > N2 > N3$ (图 2-E, F)。

2.4 小麦不同施氮期对小麦产量及构成因素的影响

山农 16 的籽粒产量呈 $N1 > N4 > N2 > N3$ 的规律; 而济麦 22 的籽粒产量, 以 N1 处理最高, N3 处理最低, N2 和 N4 处理相近, 差异不显著。两品种穗数均有 $N1 > N2 > N3 > N4$ 的趋势, 但济麦 22 处理间的差异明显大于山农 16。总体来看, 千粒重以 N4 处理最高 (济麦 22 2011—2012 年度 N1 较 N4 略高, 但差异不显著), 且显著优于其他处理; 穗粒数以 N1 处理显著高于 N3 处理; N4 处理有较高的单穗结实粒数和千粒重, 但由于受成穗数的限制, N4 处理产量低于 N1 处理 (表 4)。可见, 过晚追肥或重施孕穗肥均不利于高产。

2.5 乳熟期茎秆木质素含量及相关酶活性与抗倒伏能力相关分析

茎秆基部第 2 节间木质素含量与茎秆抗折力、抗倒伏指数均呈极显著正相关, 表明茎秆木质素含量高, 小麦茎秆抗倒伏能力强; 同时木质素含量与 3 种木质素合成相关酶的活性也显著正相关, 说明提高茎秆中 PAL、TAL 和 POD 活性可增加木质素含量 (表 5)。

2.6 PAL、TAL、POD 活性与木质素含量的逐步回归分析

为明确影响茎秆基部第 2 节间木质素含量的关键酶及其差别, 建立了茎秆基部第 2 节间中 PAL (x_1)、TAL (x_2) 和 POD (x_3) 活性对木质素含量 (y) 的回归方程 $y = 1.569x_1 - 1.635x_2 + 8.962x_3 + 237.670$ ($R^2 = 0.870$)。可见, 对木质素含量的影响表现为 $POD > TAL > PAL$ 。

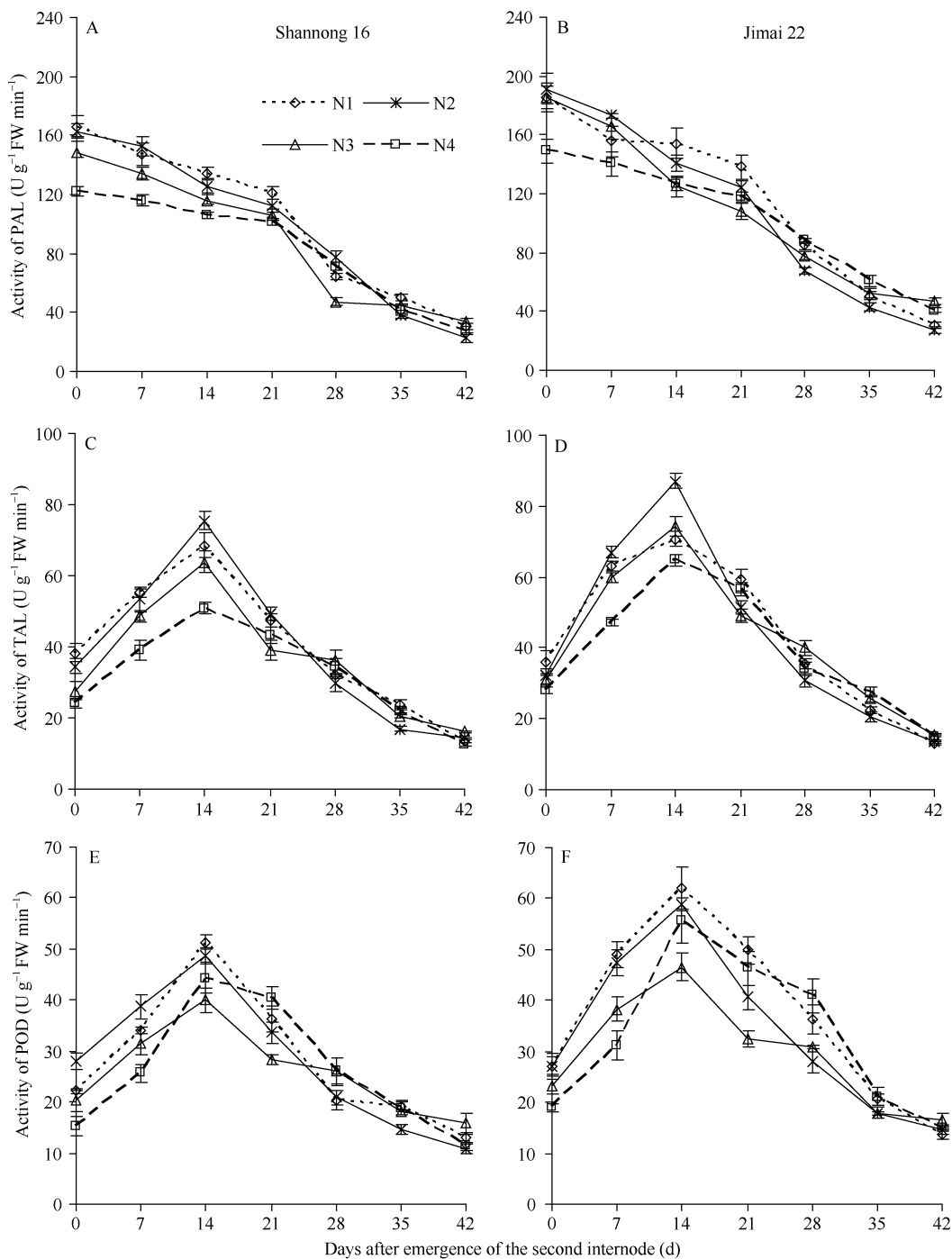


图2 不同施氮处理对苯丙氨酸解氨酶(PAL)、酪氨酸解氨酶(TAL)和过氧化物酶(POD)活性的影响(2012–2013)
Fig. 2 Effects of different nitrogen treatments on activities of phenylalanine ammonia-lyase (PAL), tyrosine ammonia-lyase (TAL), and peroxidase (POD) (2012–2013)

3 讨论

3.1 木质素含量及其合成关键酶活性与抗倒伏性的关系

木质素是植物苯丙烷代谢途径的主要终产物之一, 是维管植物细胞壁的重要组成成分。木质素与

半纤维素以共价键结合, 具有加固细胞壁机械强度和增强植物抗倒伏性的生物学功能^[25]。研究表明, 抗倒伏能力越强的品种, 其木质素含量越高^[12,14,26], 但也有学者研究发现, 倒伏品种中茎秆木质素占干物质的百分率总是高于不倒伏品种^[27-28], 或者不同抗倒性品种的茎秆木质素含量无明显差异^[29]。本研

表 4 不同施氮处理的籽粒产量及产量构成因素
Table 4 Grain yield and yield components in different nitrogen treatments

处理 Treatment	山农 16 Shannong 16				济麦 22 Jimai 22			
	穗数	穗粒数	千粒重	籽粒产量	穗数	穗粒数	千粒重	籽粒产量
	SN ($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)	GNS	TKW (g)	GY (kg hm^{-2})	SN ($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)	GNS	TKW (g)	GY (kg hm^{-2})
2011–2012								
N1	573.33 a	47.05 a	36.75 b	8317.80 a	696.67 a	38.65 a	40.34 a	9071.70 a
N2	555.00 a	43.20 bc	35.45 c	5179.75 c	661.67 ab	38.20 a	37.55 c	8326.70 b
N3	551.67 a	42.30 c	36.06 c	7375.05 b	645.00 ab	36.45 a	38.31 b	7888.30 c
N4	545.00 a	46.20 ab	37.90 a	8142.60 ab	633.33 b	36.90 a	40.05 a	8276.40 b
2012–2013								
N1	675.00 a	38.45 a	37.48 ab	8026.30 a	703.33 a	43.00 a	37.48 ab	8777.45 a
N2	661.67 a	38.30 a	36.62 c	7434.60 c	680.00 ab	40.35 ab	37.13 ab	8488.90 a
N3	621.67 a	33.05 b	36.95 bc	7598.20 bc	633.33 b	38.25 b	36.68 b	7858.30 b
N4	615.00 a	37.25 a	38.01 a	7856.90 ab	620.00 b	42.16 a	37.54 a	8331.40 ab

同一年度中, 数据后不同字母表示处理间达显著差异($P < 0.05$)。
In each growth year, values followed by different letters are significantly different at $P < 0.05$. SN: spike number; GNS: grain number per spike; TKW: 1000-kernel weight; GY: grain yield.

表 5 木质素含量及相关酶活性与抗倒伏能力相关分析(2012–2013)
Table 5 Lignin content and related enzyme activity and their relationships with lodging resistance (2012–2013)

倒伏抗性指标 Lodging resistance index	木质素含量 Lignin content	酶活性 Enzyme activity		
		PAL	TAL	POD
木质素含量 Lignin content		0.824**	0.779*	0.914**
抗折力 Snapping resistance	0.934**	0.660	0.663	0.753*
抗倒伏指数 Lodging resistance index	0.907**	0.817**	0.820**	0.800**

$n = 24$. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

究表明, 木质素含量与茎秆抗倒伏指数呈极显著正相关。山农 16 的倒伏率显著高于济麦 22, 且倒伏面积大, 茎秆中木质素的含量也较低。本研究支持抗倒性品种茎秆木质素含量高的论点。

PAL、TAL 和 POD 是禾本科植物木质素合成的关键酶。相关分析表明, 小麦茎秆木质素含量与 PAL 和 POD 活性均呈极显著正相关, 与 TAL 活性呈显著正相关(表 5), 表明较高的 PAL、TAL 和 POD 活性有利于木质素的合成与积累。PAL 催化 L-苯丙氨酸脱氨生成反式肉桂酸, 是苯丙烷类代谢途径的关键酶和限速酶, 其表达及其丰度直接影响木质素生物合成的整个过程^[30]。Sewalt 等^[31]报道, PAL 活性下降时, 植物体中的木质素含量下降 2 倍。本研究中, PAL 的高活性期与木质素含量的快速增长期(快速拔节期)基本同步, PAL 活性降低, 木质素的增加量也降低。TAL 催化酪氨酸生成香豆酸, 仅存在于禾本科植物中^[32]。我们观察到 TAL 活性在小麦生长发育过程中呈单峰曲线变化, 第 2 节间形成后 14 d 达到峰值, 此时正值木质素含量的快速增长期; 抗倒能力强的处理, 其植株 TAL 活性高。这与陈晓光等^[14]

的研究结果一致。TAL 活性高为小麦茎秆基部第 2 节间的物质充实提供了保障。茎秆的 PAL、TAL 活性能在一定程度上反映茎秆的抗倒伏能力^[14]。POD 是植物活性氧代谢中活性氧清除系统的一种重要酶类, 同时也是木质素生物合成中最后一步的关键酶。POD 在 H_2O_2 参与下催化木质素单体聚合成木质素, 提高组织木质化程度, 从而增强茎秆的抗倒伏能力^[32–33]。与薛应钰等^[34]的试验结果一致, 本研究中 POD 活性与木质素含量之间也呈极显著正相关。茎秆生长发育过程中, 除个别时期外(0 d), 济麦 22 中 PAL、TAL 和 POD 酶活性均高于山农 16。说明无论是木质素合成特异途径, 还是木质素单体合成阶段, 济麦 22 茎秆中酶催化木质素相关反应的能力总体高于山农 16。3 种酶中 POD 对茎秆基部第 2 节间木质素合成的影响最大, 其活性高是小麦抗倒伏能力强的原因之一。

3.2 小麦不同施氮期对木质素含量和抗倒伏性的影响

合理的氮肥运筹模式能显著增加茎秆木质素含量, 改善其抗倒伏性^[9]。适当减少氮肥用量, 能够增

加基部节间木质素含量, 提高茎秆的抗倒性能^[2]。高施氮量处理则降低了茎秆木质素合成相关酶的活性和木质素含量, 茎秆抗倒伏能力降低^[19]。地力条件较好的情况下, 实施氮肥后移技术, 增加小麦生育中后期的追肥比例, 有利于优化群体结构, 增强抗倒伏能力^[35]。徐本生等^[17]发现拔节、孕穗期施用等量的氮肥, 倒伏程度以孕穗期施肥的较轻, 推测其原因是此时茎节细胞的分生组织活动能力减弱, 机械组织已进入稳定状态。随施肥期的推迟, 尤其推迟至药隔期和四分母期, 穗下节间与基部节间的比值增大, 株型结构合理, 小麦植株倒伏率降低, 产量高^[3]。在黄淮海区小麦基施氮肥过多, 造成冬前小麦叶蘖生长旺盛, 甚至徒长, 分蘖多, 群体过大, 传统的春季麦田采用与返青水“一炮轰”的追肥法, 氮肥施用偏早, 增加了春季无效分蘖, 刺激小麦底部茎节的生长, 使基部茎节细长、脆弱, 易倒伏。因此, 需要通过合理氮肥运筹等措施提高小麦茎秆强度, 以增强其抗倒性。

4 种氮肥追施模式下, N1 处理(起身期和孕穗期各一半)中持续的氮肥供应可以满足植株对氮的需求, 整个生长发育过程中 PAL、TAL 和 POD 活性及木质素含量较其他处理处于较高的水平; N2 处理拔节期一次性追施氮肥, 在第 2 节间形成初期氮肥供应充足, 其 PAL、TAL 和 POD 活性及木质素积累速度显著高于其他处理, 但第 2 节间形成 21 d 后, 可能由于开花后营养器官的物质大量运往生殖器官, 用于籽粒的形成和灌浆, 又无外源的氮肥补充, 茎秆中氮含量低, PAL、TAL 和 POD 活性迅速下降, 木质素积累量降低, 茎秆抗倒伏能力下降; N3 处理(拔节期和开花期各一半)因拔节期氮肥施用量降低, PAL、TAL 和 POD 活性及木质素积累量明显降低, 而开花期追氮后充足的氮肥供应对第 2 节间形成 28 d 后 3 种酶活性及木质素积累速度的降低起到缓冲作用, 成熟期茎秆中木质素含量较低, 茎秆抗倒伏能力较差; N4 处理全部追施氮肥后移至孕穗期, 虽然第 2 节间形成初期 PAL、TAL 和 POD 酶活性低且木质素含量积累慢, 但显著提高了第 2 节间形成 14 d 后的酶活性及木质素的积累量, 提高了茎秆机械强度和抗倒伏指数。说明孕穗期追肥的 N1 和 N4 模式有助于提高 PAL、TAL 及 POD 活性, 有利于小麦茎秆中木质素的积累, 从而提高茎秆的抗倒伏能力。

4 结论

在总施氮量 240 kg hm^{-2} 、基施 80 kg hm^{-2} 条件

下, 起身期和孕穗期按 1:1 追施其余氮肥有助于提高茎秆中木质素含量和茎秆抗倒伏指数。氮肥施用模式通过调控茎秆 PAL、TAL 和 POD 活性及木质素含量, 影响小麦的抗倒伏能力。在本试验区的小麦生产中, 建议适当减少氮肥基施量, 中、后期追施各占总氮量的 30% 左右, 可以满足小麦生长氮需求, 同时有利于提高茎秆中的木质素含量, 增强抗倒能力, 为高产打下基础。

References

- [1] 罗茂春, 田翠婷, 李晓娟, 林金星. 水稻茎秆形态结构特征和化学成分与抗倒伏关系综述. 西北植物学报, 2007, 27: 2346–2353
- [2] Luo M C, Tian C T, Li X J, Lin J X. Relationship between morpho-anatomical traits together with chemical components and lodging resistance of stem in rice. *Acta Bot. Boreali-Occident Sin*, 2007, 27: 2346–2353 (in Chinese with English abstract)
- [3] 杨世民, 谢力, 郑顺林, 李静, 袁继超. 氮肥水平和栽插密度对杂交稻茎秆理化特性与抗倒伏性的影响. 作物学报, 2009, 35: 93–103
- [4] Yang S M, Xie L, Zheng S L, Li J, Yuan J C. Effects of nitrogen rate and transplanting density on physical and chemical characteristics and lodging resistance of culms in hybrid rice. *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 93–103 (in Chinese with English abstract)
- [5] 井长勤, 周忠, 张永. 氮肥运筹对小麦倒伏影响的研究. 徐州师范大学学报, 2003, 21(4): 46–49
- [6] Jing C Q, Zhou Z, Zhang Y. Effects of Nitrogenous fertilizer application lodging on winter wheat. *J Xuzhou Normal Univ*, 2003, 21(4): 46–49 (in Chinese)
- [7] 张睿, 黄历. 小麦生产中倒伏原因分析及解决对策. 陕西农业科学, 2001, (5): 39
- [8] Zhang R, Huang L. Analysis of lodging cause and counter measures in wheat production. *Shaanxi J Agric Sci*, 2001, (5): 39 (in Chinese)
- [9] Zahour A, Rasmusson D C, Gallagher L W. Effects of semi-dwarf stature, head number, and kernel number on grain yield in barley in morocco. *Crop Sci*, 1987, 27: 161–165
- [6] Wiersma D W, Oplinger E S, Guy S O. Environment and cultivar effects on winter wheat response to ethephon plant growth regulator. *Agron J*, 1986, 78: 761–764
- [7] 肖世和, 张秀英, 闫长生, 张文祥, 海林, 郭慧君. 小麦茎秆强度的鉴定方法研究. 中国农业科学, 2002, 35: 7–11
- [8] Xiao S H, Zhang X Y, Yan C S, Zhang W X, Hai L, Guo H J. Determination of resistance to lodging by stem strength in wheat. *Sci Agric Sin*, 2002, 35: 7–11 (in Chinese with English abstract)
- [8] 李金才, 尹钧, 魏凤珍. 播种密度对冬小麦茎秆形态特征和抗倒指数的影响. 作物学报, 2005, 31: 662–666
- [9] Li J C, Yin J, Wei F Z. Effects of planting density on characters of culm and culm lodging resistant index in winter wheat. *Acta Agron Sin*, 2005, 31: 662–666 (in Chinese with English abstract)
- [9] 魏凤珍, 李金才, 王成雨, 屈会娟, 沈学善. 氮肥运筹模式对小麦茎秆抗倒性能的影响. 作物学报, 2008, 34: 1080–1085
- [9] Wei F Z, Li J C, Wang C Y, Qu H J, Shen X S. Effects of nitrogenous fertilizer application model on culm lodging resistance

- in winter wheat. *Acta Agron Sin*, 2008, 34: 1080–1085 (in Chinese with English abstract)
- [10] Turner S R, Somerville C R. Collapsed xylem phenotype of *Arabidopsis* identifies mutants deficient in cellulose deposition in the secondary cell wall. *Plant Cell*, 1997, 9: 689–701
- [11] Lewis N G, Yamamoto E. Lignin: occurrence, biogenesis and biodegradation. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1990, 41: 455–496
- [12] Welton F A. Lodging in oats and wheat. *Bot Gazatte*, 1928, 85: 121
- [13] Tripathi S C, Sayre K D, Kaul J N. Growth and morphology of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) culms and their association with lodging: effects of genotypes, N levels and ethephon. *Field Crops Res*, 2003, 84: 271–290
- [14] 陈晓光, 史春余, 尹燕桦, 王振林, 石玉华, 彭佃亮, 倪英丽, 蔡铁. 小麦茎秆木质素代谢及其与抗倒性的关系. 作物学报, 2011, 37: 1616–1622
Chen X G, Shi C Y, Yin Y P, Wang Z L, Shi Y H, Peng D L, Ni Y L, Cai T. Relationship between lignin metabolism and lodging resistance in Wheat. *Acta Agron Sin*, 2011, 37: 1616–1622 (in Chinese with English abstract)
- [15] 董琦, 王爱萍, 梁素明. 小麦基部茎节形态结构特征与抗倒性的研究. 山西农业大学学报, 2003, 23: 188–191
Dong Q, Wang A P, Liang S M. Study on the architectural characteristics of wheat stalks. *J Shanxi Agric Univ*, 2003, 23: 188–191 (in Chinese with English abstract)
- [16] 马跃芳, 金晓平, 龚辉. 大麦倒伏原因的初步研究. 作物研究, 1990, 4(4): 22–25
Ma Y F, Jin X P, Gong H. Preliminary study of barley lodging. *Crop Res*, 1990, 4(4): 22–25 (in Chinese)
- [17] 徐本生. 施用氮肥与小麦倒伏的关系. 土壤, 1961, (8): 53–54
Xu B S. The relationship between nitrogen application and wheat lodging. *Soils*, 1961, (8): 53–54 (in Chinese)
- [18] 李友军, 傅国占, 王绍中, 郭天财. 高产小麦前氮后移施肥技术. 作物杂志, 1997, (3): 15–16
Li Y J, Fu G Z, Wang S Z, Guo T C. Nitrogenous fertilizer retro-position technology in high yielding fields. *Crops*, 1997, (3): 15–16 (in Chinese)
- [19] 陈晓光, 石玉华, 王成雨, 尹燕桦, 宁堂原, 史春余, 李勇, 王振林. 氮肥和多效唑对小麦茎秆木质素合成的影响及其与抗倒性的关系. 中国农业科学, 2011, 44: 3529–3536
Chen X G, Shi Y H, Wang C Y, Yin Y P, Ning T Y, Shi C Y, Li Y, Wang Z L. Effects of nitrogen and PP₃₃₃ application on the lignin synthesis of stem in relation to lodging resistance of Wheat. *Sci Agric Sin*, 2011, 44: 3529–3536 (in Chinese with English abstract)
- [20] Zadoks J C, Chang T T, Konzak C F. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res*, 1974, 14: 415–421
- [21] Bhaskara Reddy M V, Arul J, Angers P, Couture L. Chitosan treatment of wheat seeds induces resistance to *Fusarium graminearum* and improves seed quality. *J Agric Food Chem*, 1999, 47: 1208–1216
- [22] 张志良, 瞿伟. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2003. pp 277–278
Zhang Z L, Qu W. Experimental Guide for Plant Physiology. Beijing: Higher Education Press, 2003. pp 277–278 (in Chinese)
- [23] Kofalvi S A, Nassuth A. Influence of wheat streak mosaic virus infection on phenylpropanoid metabolism and the accumulation of phenolics and lignin in wheat. *Physiol Mol Plant P*, 1995, 47: 365–377
- [24] Klapheck S, Zimmer I, Cosse H. Scavenging of hydrogen peroxide in the endosperm of ricinus communis by ascorbate peroxidase. *Plant Cell Physiol*, 1990, 31: 1005–1013
- [25] 石海燕, 张玉星. 木质素生物合成途径中关键酶基因的分子特征. 中国农学通报, 2011, 27(5): 288–291
Shi H Y, Zhang Y X. Molecular characterization of key enzyme genes related to the pathway of lignin biosynthesis. *Chin Agric Sci Bull*, 2011, 27(5): 288–291 (in Chinese with English abstract)
- [26] Ookawa T, Ishihara K V. Difference of the cell wall components affecting the ding stress of the culm in relating to the lodging resistance in paddy rice. *Jpn J Crop Sci*, 1993, 62: 378–384
- [27] Strivastava L M. Histochemical studies on lignin. *Methods Enzymol*, 1996, 49: 173–183
- [28] Kokubo A, Sakurai N, Kuraishi S, Takeda K. Culm brittleness of barley (*Hordeum vulgare* L.) mutants is caused by smaller number of cellulose molecules in cell wall. *Plant Physiol*, 1991, 97: 509–514
- [29] Updegraff D M. Semimicro determination of cellulose in biological materials. *Anal Biochem*, 1969, 32: 420–424
- [30] 解新明, 赵燕慧, 霍松, 陈慧. 象草不同品种木质素合成关键酶活性的动态变化. 草地学报, 2010, 18: 523–527
Xie X M, Zhao Y H, Huo S, Chen H. Dynamic changes of Enzyme activities related to lignin biosynthesis for elephant grass cultivars. *Acta Agrestia Sin*, 2010, 18: 523–527 (in Chinese with English abstract)
- [31] Sewalt V J H, Ni W, Blount J W, Jung H G, Masoud S A, Howles P A, Lamb C, Dixon R A. Reduced lignin content and altered lignin composition in transgenic tobacco down-regulated in expression of L-phenylalanine ammonialyase or cinnamate 4-hydroxylase. *Plant Physiol*, 1997, 115: 41–50
- [32] 刘晓燕, 金继运, 何萍, 高伟, 李文娟. 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. 中国农业科学, 2007, 40: 2780–2787
Liu X Y, Jin J Y, He P, Gao W, Li W J. Effect of potassium chloride on lignin metabolism and its relation to resistance of corn to stalk rot. *Sci Agric Sin*, 2007, 40: 2780–2787 (in Chinese with English abstract)
- [33] 王群瑛, 胡昌浩. 玉米茎秆抗倒特性的解剖研究. 作物学报, 1991, 17: 70–75
Wang Q Y, Hu C H. Studies on the anatomical structures of the stalks of maize with different resistance to lodging. *Acta Agron Sin*, 1991, 17: 70–75 (in Chinese)
- [34] 薛应钰, 师桂英, 徐秉良, 陈荣贤. 美洲南瓜(*Cucurbita pepo*)种皮发育形态观察及其相关酶活性测定. 草业学报, 2011, 20(2): 23–30
Xue Y Y, Shi G Y, Xu B L, Chen R X. Morphological observations on episperm development and related enzyme activity determination in *Cucurbita pepo*. *Acta Pratac Sin*, 2011, 20(2): 23–30 (in Chinese)
- [35] 王晨阳, 朱云集, 夏国军, 宋家永, 李九星, 王永华, 罗毅. 氮肥后移对超高产小麦产量及生理特性的影响. 作物学报, 1998, 24: 978–983
Wang C Y, Zhu Y J, Xia G J, Song J Y, Li J X, Wang Y H, Luo Y. Influence of Nitrogen retroposition on wheat yield and physiological characteristics. *Acta Agron Sin*, 1998, 24: 978–983 (in Chinese)