

# 高产夏玉米褐斑病产量损失模型及损失机理\*

吴淑华<sup>1,3</sup> 姜兴印<sup>1,3\*\*</sup> 聂乐兴<sup>1,3</sup> 李俊虎<sup>1,3</sup> 张吉旺<sup>2,3</sup> 刘 鹏<sup>2,3</sup>

(<sup>1</sup> 山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018; <sup>2</sup> 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018; <sup>3</sup> 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

**摘 要** 采用田间自然发病、定点标记不同褐斑病病级植株的方法, 形成玉米褐斑病不同发病程度的 21 个小组, 利用 DPS 统计分析软件, 采用逐步回归法构建了玉米单穗质量和百粒重的损失估计模型. 结果表明: 玉米百粒重损失模型为  $Y = -4.012 + 0.377X_1 - 0.228X_2 + 0.694X_3 - 0.144X_4$ , 穗粒质量损失模型为  $Y = -4.536 + 0.173X_1 + 0.188X_2 + 0.248X_3 - 0.034X_4$  ( $Y$  为损失率,  $X_1$  为开花期病情指数,  $X_2$  为授粉期病情指数,  $X_3$  为灌浆期病情指数,  $X_4$  为蜡熟期病情指数). 玉米不同生育期的褐斑病病情指数与单穗质量和百粒重损失之间的实测关系与模型模拟结果相符; 褐斑病直接影响玉米穗位叶的净光合速率、RuBP 羧化酶和 PEP 羧化酶活性, 病级越高, 净光合速率及两种酶的活性越低.

**关键词** 玉米褐斑病 产量损失 模型构建 光合速率 光合羧化酶

**文章编号** 1001-9332(2011)03-0720-07 **中图分类号** S435.131 **文献标识码** A

**Yield loss model and yield loss mechanism of high-yielding summer maize infected by *Physo-derma maydis*.** WU Shu-hua<sup>1,3</sup>, JIANG Xing-yin<sup>1,3</sup>, NIE Le-xing<sup>1,3</sup>, LI Jun-hu<sup>1,3</sup>, ZHANG Ji-wang<sup>2,3</sup>, LIU Peng<sup>2,3</sup> (<sup>1</sup>College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China; <sup>2</sup>College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China; <sup>3</sup>State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, Shandong, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2011, 22(3): 720-726.

**Abstract:** A total of 21 different disease-grading summer maize groups were formed by fixed-point natural infection of maize brown spot in the field, and mass loss estimation models of single ear mass and 100-grain mass were constructed by stepwise regression with DPS software. The mass loss estimation models of single ear and 100-grain were  $Y = -4.012 + 0.377X_1 - 0.228X_2 + 0.694X_3 - 0.144X_4$  and  $Y = -4.536 + 0.173X_1 + 0.188X_2 + 0.248X_3 - 0.034X_4$ , respectively, where  $Y$  was yield loss rate,  $X_1$  was the disease index at flowering stage,  $X_2$  was the disease index at pollination stage,  $X_3$  was the disease index at filling stage, and  $X_4$  was the disease index at dough stage. The measured relationships between the disease indices at different growth stages and the mass loss for single ear and 100-grain coincided well with the modeling results. Maize brown spot directly affected the net photosynthetic rate of ear height leaf and the activities of RuBP carboxylase and PEP carboxylase. The higher the disease-grade, the lower the net photosynthetic rate and the activities of the two enzymes were.

**Key words:** maize brown spot (*Physo-derma maydis*); yield loss; model construction; photosynthesis rate; photosynthetic carboxylase.

玉米褐斑病原是玉米生产上的次要病害, 在国内外均有发生, 一般损失不大. 近年来, 由于大量种植抗性单一的玉米品种、农业耕作制度的变革以及气候等原因, 其已由过去的次要病害上升为现在的

主要病害<sup>[1-3]</sup>. 该病在我国玉米产区普遍发生, 造成大面积流行, 危害十分严重, 在华北地区和黄淮流域的河南、河北、北京、山东、安徽、江苏等省市的危害更重<sup>[1-3]</sup>. 目前尚未发现对玉米褐斑病的免疫和高抗品种. 据调查, 双亲中含有塘四平头成分的玉米品种易感病, 如沈单 16 号、陕单 911、豫玉 26、济单 7 号、农大 108、郑单 958 和浚单 20 等<sup>[1-2]</sup>.

\* 国家科技支撑计划项目 (2007BAD31B04)、山东现代农业产业体系项目和公益性行业 (农业) 科研专项 (200903003) 资助.

\*\* 通讯作者. E-mail: xyjiang@sdaa.edu.cn

2010-06-25 收稿, 2010-12-09 接受.

目前,已有学者对玉米病害(如弯孢菌叶斑病和纹枯病)引起的产量损失估计模型<sup>[4-5]</sup>以及对玉米褐斑病菌休眠孢子囊萌发及其侵染后体内寄生和减数分裂等超微结构<sup>[6-8]</sup>进行研究,但玉米褐斑病引起的产量损失估计模型和造成产量损失的原因尚未见报道。为此,本研究以高产夏玉米为试材,采用田间自然发病、定期调查(2008 年)的方法,基于病情指数与产量构成因子之间的相关分析,利用 DPS 统计分析软件构建了玉米褐斑病产量损失估计模型,并于 2009 年田间人工定量梯度接种玉米褐斑病菌,对模型进行验证,初步探讨了玉米褐斑病引起产量损失的原因,旨在为正确判断玉米褐斑病造成的产量损失和科学防治玉米褐斑病提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试玉米品种:登海 661,由莱州登海种业有限公司育成。该品种为矮秆、中晚熟、大穗紧凑型高产夏玉米杂交种。田间调查表明,该品种对褐斑病的感病程度与生产中大面积推广应用的郑单 958、浚单 20 和农大 108 等品种相似。

接菌菌种(褐斑病休眠孢子囊):从上年感染玉米褐斑病的植株上摘取感病叶片和叶鞘,晾干打磨成含有休眠孢子囊的粉状物,依照柯赫氏法则<sup>[9]</sup>鉴定为玉米褐斑病病原。

### 1.2 试验方法

**1.2.1 试验地基本情况** 试验地设在山东农业大学黄淮海区域玉米技术创新中心试验基地。试验地地势平坦,肥力均匀,土质为中性沙壤土,有机质含量  $8.40 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、全氮  $0.79 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效氮  $67.02 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效磷  $64.11 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效钾  $105.36 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。播种前基施 45% 复合肥(N:P:K=15:15:15,总养分 $\geq 45\%$ )  $375 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ,拔节期追施尿素  $150 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。等倍行距种植,行距 60 cm,密度  $90000 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。前茬作物为冬小麦,小麦收获后先耕地造墒,然后播种玉米,墒情良好。其他按照高产田标准正常管理。

**1.2.2 褐斑病分级和调查方法** 玉米褐斑病分级标准(参照方中达<sup>[9]</sup>关于玉米大小斑病分级的方法)如下:0 级,无病;1 级,病斑面积占总叶面积的 10% 以下;2 级,病斑面积占总叶面积的 11% ~ 25%;3 级,病斑面积占总叶面积的 26% ~ 50%;4 级,病斑面积占总叶面积的 51% ~ 75%;5 级,病斑面积占总叶面积的 76% 以上至完全枯死。

自玉米开花之日起,按 6 级分级标准,根据玉米生育期(开花期、授粉期、灌浆期和蜡熟期)对玉米褐斑病田间发病情况共进行 4 次系统调查,记录感病植株叶片的感病程度,计算病情指数,并记载玉米生育期及相关气象因素。

$$\text{病情指数} = \frac{\sum (\text{病级叶数} \times \text{该病级值})}{\text{检查总叶数} \times \text{最高级数}} \times 100$$

2008 年,采用田间自然发病、定点挂牌标记的方法对感病的玉米植株进行标记。选择地势均匀、玉米长势一致、生长期严格控制虫害和杂草发生的地块,选取 0 ~ 5 级病株,将发病程度相同的植株编为一组,挂牌标记,共 21 组,每组分别调查 30 株,共调查 630 株,收获时,分别进行测产,以不发病健壮植株为对照,组建不同病情指数与产量损失率之间的关系模型。2009 年,采用田间小区随机设计、按菌量梯度人工接种的方法接种玉米褐斑病病菌。设立 15 种菌原梯度接种小区(小区面积  $30 \text{ m}^2$ ),将打磨好的感染玉米褐斑病的玉米叶粉与细土混匀在玉米播种后第二天撒于田间,每小区撒施菌土  $1 \text{ kg}$ ,含病原菌的叶粉量为土量的 0.1% ~ 1.5%,菌量梯度为 0.1% (称取  $1 \text{ g}$  混匀叶粉用  $100 \text{ ml}$  蒸馏水配制制成悬浮液,休眠孢子囊悬浮液浓度为光学显微镜  $10 \times 10$  倍下每个视野约 300 个休眠孢子囊),每种菌原梯度接种小区重复 3 次,共 45 个小区。种植密度为  $90000 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ ,试验区外围设有 4 垄保护行。玉米开花后每个小区随机抽取 30 株感病植株,挂牌标记,按 6 级分级标准调查记录病情指数。

### 1.3 收获考种

玉米完熟后,2008 年按编组收获,2009 年按小区进行收获。每个编组(小区)分别随机选择 30 个果穗,完全干燥后进行考种,记载玉米穗数、百粒重、单穗质量,按  $L_y = (1 - L/a) \times 100\%$  计算产量损失率。式中: $L_y$  为产量损失率(%); $L$  为玉米产量; $a$  为对照产量。

### 1.4 产量损失估计模型的构建

在分析各期植株病情指数与产量相关性的基础上,利用 DPS 统计分析软件,采用逐步回归法分别拟合多期病情损失估计模型。根据各模型决定系数的大小,选用最佳产量损失估计模型。

### 1.5 净光合速率的测定

在玉米开花期、授粉期、灌浆期和蜡熟期测定穗位叶的净光合速率。晴天的 9:30-13:00 (该时段光照充足且相对稳定),使用美国 Li-Cor 公司生产的 Li-6400 型便携式光合测定系统测定玉米活体穗位叶

的净光合速率,测定部位为穗位叶叶片中部,各小区分别测定挂牌标记植株相同部位的叶片,每棵植株测定1片,每个小区共计30片穗位叶,结果取3次重复的平均值.采用Excel 2003 软件进行数据处理.

1.6 玉米穗位叶片 RuBP 羧化酶 (RuBPCase) 和 PEP 羧化酶 (PEPCase) 活性的测定

测定叶片的采集:开花期、授粉期、灌浆期和蜡熟期分别随机选取定点标记植株相同部位的无病和不同发病级别的穗位叶片,每个小区同一发病级别叶片各选取10片,放在保温冰盒带回实验室,立即用液氮冷冻后放置在-30℃冰箱中备用.

酶液的制备:将无病叶片和不同发病级别的冷冻叶片均剪取相同部位,发病叶片剪取没有病斑的叶片组织,将叶片剪碎后混合均匀,各取剪碎的待测叶片1.5g,分3份,置于预冷过的研钵中,加入3ml预冷的100mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl 缓冲液[内含7mmol·L<sup>-1</sup>的巯基乙醇,10mmol·L<sup>-1</sup>的MgCl<sub>2</sub>,1mmol·L<sup>-1</sup> EDTA,5%甘油(V/V)和1%PVP(W/V),pH 8.2],冰浴研磨,匀浆液于4℃、15000×g离心10min,取上清液备用.

参照 Lilley 等<sup>[10]</sup>提出的方法测定 RuBPCase 活性.反应液总体积为3ml,内含1mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl 缓冲液(pH 8.0)、20mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>、10mmol·L<sup>-1</sup> KCl、50mmol·L<sup>-1</sup> ATP、5mmol·L<sup>-1</sup> DTT、2mmol·L<sup>-1</sup> NADH、1mmol·L<sup>-1</sup> EDTA 各0.3ml以及0.5ml水、3-磷酸甘油酸激酶/3-磷酸甘油醛脱氢酶(15U/15U)0.1ml,于30℃恒温水浴10min后加入9mmol·L<sup>-1</sup>的RuBP溶液0.1ml,最后加入酶提取液0.1ml启动反应,迅速测定反应混合液在340nm下吸光值的下降.

参照施教耐等<sup>[11]</sup>和 Anozis 等<sup>[12]</sup>的方法测定 PEPCase 活性.反应液总体积为3ml,内含100mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl 缓冲液(pH 9.2)1ml、10mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub> 溶液0.1ml、10mmol·L<sup>-1</sup> NaHCO<sub>3</sub> 溶液0.1ml、1mg·ml<sup>-1</sup> NADH 溶液0.3ml、0.5ml水、0.5ml酶提取液、50U·ml<sup>-1</sup>苹果酸脱氢酶(MDH)0.3ml,于28℃恒温水浴10min,加入200μl PEP (40mmol·L<sup>-1</sup>)溶液启动反应,迅速测定反应混合液在340nm下吸光值的下降.

1.7 数据处理

采用 DPS (v6.55 版) 统计软件的 Duncan 新复极差法进行方差分析.采用 Microsoft Excel 2003 软件进行图表绘制.

2 结果与分析

2.1 褐斑病对夏玉米产量的影响

在田间自然发病的情况下,玉米开花期、授粉期、灌浆期和蜡熟期的褐斑病病情指数逐渐增大,而且各个病情组之间能形成比较理想的病情梯度.玉米开花期,各组病情指数在0~61.8,至蜡熟期,最重的病情指数高达78.3.

从表1可以看出,玉米各生育期,各处理组之间的病情指数差异显著,且玉米褐斑病对产量的影响随着植株叶片病情指数的增高而加重,病情指数越高,玉米百粒重和单穗质量的损失率越大,发病较迟的玉米植株只有病情指数达到一定程度时才能引起较大的产量损失.不同病情组的百粒重在19.7~37.5g,损失率为1.1%~46.2%;单穗质量在128.6~204.0g,损失率为0.4%~37.0%;褐斑病对小区穗数没有直接影响,其对夏玉米产量的影响是通过降低百粒重、单穗质量而体现出来.

2.2 夏玉米产量损失估计模型的构建

根据逐步回归法,逐步加入和剔除对玉米产量造成影响的因素,使相关系数达到最大,从而建立夏玉米产量损失模型.构建的2个回归方程均达到极显著水平( $P<0.001$ ),相关系数分别为0.948和0.919(表2),说明这2个回归方程能较准确地体现出玉米褐斑病的发病情况对产量损失的影响.由回归方程可以知道,开花期和灌浆期病情指数每增加1个单位,玉米百粒重产量损失分别增加0.4%和0.7%;开花期、授粉期和灌浆期病情指数每增加1个单位,玉米单穗质量分别损失0.2%、0.2%和0.2%.回归方程的偏回归系数显著性检验结果表明,各项偏回归系数均达到显著水平,说明方程模拟效果较好,能较好地解释开花期、授粉期、灌浆期和蜡熟期的褐斑病发病程度对玉米产量损失的影响(表3).

2.3 褐斑病病情指数与夏玉米产量的通径分析

通径分析可以更清楚地了解各性状与其他性状之间的相关程度和方向.灌浆期病情指数对玉米百粒重损失的影响最大,直接通径系数为0.942,其次是开花期,授粉期和蜡熟期较小且为负值(表4),灌浆期与开花期病情指数对百粒重的联合影响更大,此时,开花期的病情指数每升高1个单位,将使百粒重的损失在降低0.942个单位的基础上再降低0.543个单位.由表5可以看出,褐斑病病情指数对灌浆期玉米单穗质量损失的影响最大,直接通径系数为0.401,灌浆期、开花期、授粉期病情指数的共同作用将使单穗质量的损失更大(表5).



表 1 不同生育期褐斑病病情指数梯度对玉米单穗质量和百粒重的影响

Table 1 Effect of disease index gradient at various stages on corn mass of single ear and 100-grain at different growing stages

分组编号 Group No.	病情指数 Disease index				单穗 Single ear		百粒 100-grain	
	开花期 Flowering stage	授粉期 Pollination stage	灌浆期 Filling stage	蜡熟期 Dough stage	质量 Mass (g)	损失率 Loss rate (%)	质量 Mass (g)	损失率 Loss rate (%)
1	0m	0m	0m	3. 3m	203. 1	0. 4	36. 1	1. 1
2	0l	0l	8. 7l	13. 3l	202. 7	0. 6	35. 5	2. 8
3	0kl	0kl	18. 3kl	29. 3kl	201. 4	1. 3	34. 8	4. 7
4	0jk	0jk	30. 5jk	38. 3jk	199. 7	2. 1	30. 5	16. 5
5	8. 2ijk	14. 6ijk	13. 33ijk	17. 5ijk	199. 6	2. 1	34. 7	4. 9
6	13. 6hij	23. 0hij	22. 9hij	27. 8hij	189. 8	7. 0	33. 7	7. 8
7	17. 4hi	22. 2hi	29. 3hi	30. 3hi	185. 2	9. 2	31. 7	13. 3
8	20. 9gh	29. 4g	29. 9gh	33. 0gh	182. 9	10. 4	31. 8	12. 8
9	24. 6g	29. 4g	33. 5g	35. 7g	178. 6	12. 5	31. 0	15. 1
10	27. 6fg	32. 1fg	34. 8fg	37. 8fg	176. 2	13. 6	29. 9	18. 2
11	30. 7f	36. 4ef	42. 2e	42. 6ef	170. 0	16. 7	28. 1	22. 9
12	35. 5e	37. 9e	40. 8ef	42. 8ef	169. 4	16. 9	27. 8	23. 9
13	38. 1ef	39. 2e	39. 2e	40. 0ef	165. 9	18. 7	27. 7	24. 2
14	40. 0def	44. 8def	45. 6def	41. 8def	163. 7	19. 7	27. 3	25. 2
15	43. 3de	46. 0de	49. 9de	51. 2de	162. 1	20. 5	26. 8	26. 6
16	46. 2cd	44. 1d	45. 2d	53. 2cd	161. 3	21. 0	26. 5	27. 4
17	47. 3cd	48. 3cd	53. 3cd	55. 0cd	156. 5	23. 3	26. 2	28. 2
18	49. 1cd	48. 3cd	47. 8cd	53. 0cd	160. 8	21. 2	25. 6	29. 9
19	52. 7c	51. 7c	53. 0c	55. 0c	151. 6	25. 7	24. 5	33. 0
20	56. 4b	56. 7b	56. 4b	60. 0b	143. 9	29. 5	23. 0	37. 1
21	61. 8a	66. 7a	75. 0a	78. 3a	128. 6	37. 0	19. 7	46. 2
CK	0m	0m	0m	0 m	204. 0	—	36. 5	—

同列不同字母表示处理间差异显著 ( $P<0.05$ ) Different letters in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level.

表 2 褐斑病病情指数与玉米产量损失的回归方程

Table 2 Regression equations of the disease index and corn yield loss

模型 Model	回归方程 Regression equation	相关系数 $r$	$P$
A	$Y = -4.012 + 0.377X_1 - 0.228X_2 + 0.694X_3 - 0.144X_4$	0.948	<0.001
B	$Y = -4.536 + 0.173X_1 + 0.188X_2 + 0.248X_3 - 0.034X_4$	0.919	<0.001

A：百粒重损失模型 Loss estimation model of 100-grain mass；B：单穗质量损失模型 Loss estimation model of the ear mass.  $X_1$ ：开花期病情指数 Disease index at the flowering stage； $X_2$ ：授粉期病情指数 Disease index at pollination stage； $X_3$ ：灌浆期病情指数 Disease index at filling stage； $X_4$ ：蜡熟期病情指数 Disease index at the dough stage； $Y$ ：质量损失率 Mass yield loss rate. 下同 The same below.

表 3 模型的偏回归系数及其显著性

Table 3 Partial regression coefficient and significance of the model

病情指数 Disease index	百粒重 100-grain mass			单穗质量 Single ear mass		
	偏回归系数 Partial regression coefficient	$t$	$P$	偏回归系数 Partial regression coefficient	$t$	$P$
$X_1$	0.433	1.920	<0.001	0.406	1.775	<0.001
$X_2$	-0.261	1.081	<0.005	0.409	1.793	<0.001
$X_3$	0.527	2.481	<0.001	0.408	1.785	<0.001
$X_4$	-0.149	0.605	<0.005	-0.071	0.286	<0.005

从通径分析可以得出,蜡熟期病情指数对玉米产量的影响较小,灌浆期病情指数对玉米产量的影响较大.产量损失是这4个不同生育期病情指数相互作用的最终反映.因而,玉米褐斑病引起的产量损失并不仅取决于某一生育期的发病程度,而是各生育期发病程度相互作用的结果.

2.4 模型验证

经人工接种后,15个接种小区形成较理想的病情梯度;且随着褐斑病病情的增加,玉米单穗质量(表6)和百粒重(表7)损失逐渐增大.单穗质量损失在2.0%~43.7%,百粒重损失率在4.0%~45.6%.

表 4 不同生育期褐斑病病情指数与玉米百粒重损失的通径系数

Table 4 Path coefficient of the 100-grain mass loss and disease index at different growing stages

因子 Factor	直接系数 Direct coefficient	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$
$X_1$	0.584		-0.344	0.878	-0.169
$X_2$	-0.349	0.576		0.874	-0.166
$X_3$	0.942	0.544	-0.323		-0.185
$X_4$	-0.188	0.524	-0.308	0.928	

表 6 玉米单穗质量损失模型的验证结果

Table 6 Validation result of the single ear mass loss model

小区编号 Plot No.	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$	单穗质量 Single ear mass (g)	实际损失率 Actual loss rate (%)	理论损失率 Theoretical loss rate (%)	$\chi^2$	$P$
1	8.5	17.1	18.3	21.5	163.7	3.9	4.1	11.2	>0.1
2	10.5	14.7	15.3	18.7	167.0	2.0	3.3		
3	15.6	19.1	23.0	24.2	155.5	8.8	6.8		
4	18.6	21.2	27.9	31.9	149.7	12.1	8.7		
5	23.1	27.8	38.2	38.1	140.4	17.6	13.1		
6	27.2	32.3	34.5	37.5	138.4	18.8	13.7		
7	30.5	36.1	45.3	48.1	132.3	22.4	17.4		
8	35.4	39.1	39.9	46.0	135.1	20.7	17.5		
9	38.5	31.7	37.9	36.0	134.8	20.9	16.4		
10	41.4	45.3	50.0	49.5	131.6	22.8	22.1		
11	45.2	51.5	55.4	60.2	127.5	25.2	25.0		
12	48.3	53.5	55.1	63.6	121.2	28.9	25.7		
13	54.1	57.6	63.3	66.9	115.8	32.1	29.4		
14	58.8	63.8	68.5	68.2	109.3	35.9	32.7		
15	72.0	82.7	84.0	88.7	95.9	43.7	41.8		

表 7 玉米百粒重损失模型的验证结果

Table 7 Validation result of the 100-grain mass loss model

小区编号 Plot No.	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$	百粒重 100-grain mass (g)	实际损失率 Actual loss rate (%)	理论损失率 Theoretical loss rate (%)	$\chi^2$	$P$
1	8.5	17.1	18.3	21.5	35.9	4.0	4.9	15.1	>0.1
2	10.5	14.7	15.3	18.7	36.2	3.3	4.5		
3	15.6	19.1	23.0	24.2	33.9	9.4	10.0		
4	18.6	21.2	27.9	31.9	32.4	13.5	12.9		
5	23.1	27.8	38.3	38.1	30.5	18.4	19.4		
6	27.2	32.3	34.5	37.5	31.3	16.4	17.4		
7	30.5	36.1	45.3	48.1	28.6	23.7	23.8		
8	35.4	39.1	39.9	46.0	29.2	22.1	21.5		
9	38.5	31.7	37.9	36.0	30.3	19.1	24.4		
10	41.4	45.3	50.0	49.5	28.2	24.7	28.9		
11	45.2	51.4	55.4	60.2	27.2	27.3	31.2		
12	48.3	53.5	55.1	63.6	27.0	27.8	31.2		
13	54.1	57.6	63.3	66.9	25.4	32.1	37.6		
14	58.8	63.8	68.5	68.2	23.2	38.0	41.4		
15	72.0	82.7	84.0	88.7	20.3	45.6	49.9		

表 5 不同生育期褐斑病病情指数与单穗质量损失的通径系数

Table 5 Path coefficient of the single ear mass loss and disease index at different growing stages

因子 Factor	直接系数 Direct coefficient	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$
$X_1$	0.319		0.338	0.374	-0.047
$X_2$	0.342	0.315		0.372	-0.046
$X_3$	0.401	0.298	0.318		-0.052
$X_4$	-0.053	0.287	0.302	0.395	

经卡方检验, $P$ 值均大于0.1,说明理论产量与实际产量之间的差异不显著.可见本文所建模型能够较准确地通过玉米褐斑病的发病程度计算出玉米产量的损失.

2.5 褐斑病对玉米穗位叶净光合速率的影响

穗位叶对玉米产量的贡献最突出,它是光合产物输向穗部的主要供应者,其净光合速率( $P_n$ )和生理生化指标更能体现对玉米产量的影响.玉米开花后的 $P_n$ 表现出随生育进程逐渐降低的趋势.未感病穗位叶和1级感病穗位叶光合速率的差异并不明显.开花期没有感病的穗位叶 $P_n$ 为 $38.88\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,5级病叶 $P_n$ 为 $16.49\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,降幅达53.4%;授粉期、灌浆期、蜡熟期无病穗位叶 $P_n$ 分别为33.21、28.97、28.81  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,5级病叶 $P_n$ 分别为14.63、11.93、7.69  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,其降幅分别为56.0%、58.8%和73.3%.可见玉米穗位叶的感病程度对 $P_n$ 的影响显著,且随着穗位叶感病程度的加重,玉米叶片 $P_n$ 逐渐降低(图1).

2.6 褐斑病对玉米穗位叶光合碳代谢关键酶的影响

RuBP羧化酶(RuBPCase)和PEP羧化酶(PEPCase)是玉米光合作用的关键酶,前者主要分布于维管束鞘细胞,后者则存在于叶肉细胞,二者共同协作可完成叶片的光合作用过程.在玉米的不同生育期,褐斑病不同发病程度对RuBPCase和PEPCase的活性均有显著影响(图2).在4个生育期中,随着感病级别的加重,RuBPCase和PEPCase活性均逐渐降低. RuBPCase活性在授粉期和灌浆期最高,其次为

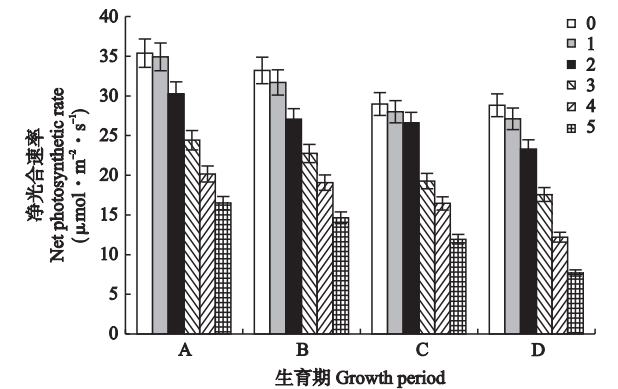


图1 玉米褐斑病对穗位叶净光合速率的影响  
Fig. 1 Effect of corn brown spot on the net photosynthetic rate of ear height leaf (mean±SE).

A:开花期 Flowering stage; B:授粉期 Pollination stage; C:灌浆期 Filling stage; D:蜡熟期 Dough stage. 下同 The same below. 0~5:感病级别 Disease grade.

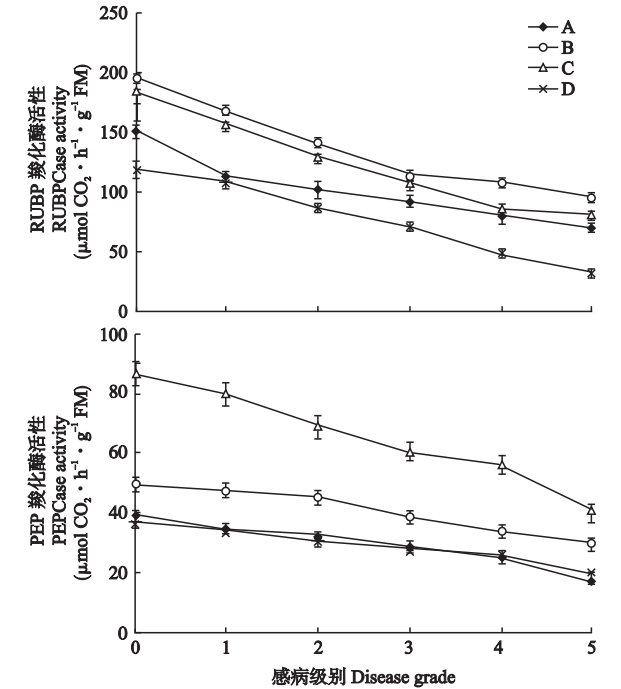


图2 玉米褐斑病对穗位叶 RuBP 羧化酶和 PEP 羧化酶的影响  
Fig. 2 Effect of corn brown spot on the RuBPCase and PEPCase of ear height leaf (mean±SE).

开花期,在蜡熟期最低.无病穗位叶的 RuBPCase 活性在授粉期和灌浆期分别为 194.4 和 183.6  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{ FM}$ ,感病 5 级穗位叶的 RuBPCase 活性在授粉期和灌浆期分别为 97.2 和 81.0  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{ FM}$ ,其活性分别降低 50.0% 和 55.9%.

PEPCase 活性在灌浆期最高,其次为授粉期,在开花期和蜡熟期最低.无病穗位叶的 PEPCase 活性在开花期、授粉期、灌浆期和蜡熟期分别为 38.88、49.68、86.40 和 36.72  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{ FM}$ ,叶片感病达到 5 级时的 PEPCase 活性分别降为 17.28、30.24、41.04 和 19.44  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{ FM}$ .

由此可见,玉米褐斑病可显著影响对光合作用起关键作用的酶的活性,从而影响叶片的光合作用,进而影响产量.

3 讨 论

目前,玉米褐斑病在我国玉米产区迅速蔓延,局部地区损失严重.本研究中玉米褐斑病愈严重,玉米产量损失愈大,百粒重和单穗质量的损失最高达 45.6% 和 43.7%,这与金晓华等<sup>[2]</sup>和李石初<sup>[3]</sup>田间测产的结果相似.但并不是植株发病,就会对产量造

成损失,只有当玉米植株发病达到一定程度后,才会影响玉米产量。因此,在研究玉米产量损失估计模型时,应利用整个生长过程中不同生育期的病情指数进行拟合,采用逐步回归法,逐步加入和剔除相关因素构建损失模型,从而准确表达出各生育期的发病程度对产量损失的影响。本研究提出的损失估计模型是基于高产夏玉米登海 661,通过接种试验得出的产量损失与模型模拟的理论产量损失基本相符,但对其他玉米品种的适用性有待进一步探究。

禾谷类作物经济产量的 60% ~ 100% 来自开花后到成熟期的光合代谢产物,生育后期的光合功能会直接影响到籽粒产量<sup>[13-14]</sup>。RuBPCase 和 PEPCase 是 C<sub>4</sub> 植物光合作用过程中最重要的 2 个酶,RuBPCase 活性反映了 PS II 的光化学效率,最终限制 CO<sub>2</sub> 的固定<sup>[15]</sup>。PEPCase 在 C<sub>4</sub> 植物的光合过程中起 CO<sub>2</sub> “泵”的作用。本研究表明,玉米褐斑病的发病程度显著影响玉米穗位叶的净光合速率以及 RuBPCase 和 PEPCase 活性,从而影响了同化物的积累而导致玉米产量降低。玉米进行光合作用的主要器官是叶片,干物质积累全部来自于叶片,吐丝前光合作用对产量的贡献低于 10%,吐丝后的光合作用对产量的形成具有决定作用<sup>[16-19]</sup>,而穗位叶对玉米产量的贡献更突出,它是光合产物输向穗部的主要供应者,其净光合速率和生理生化指标更能体现对玉米产量的影响。因此,在研究玉米褐斑病对光合作用以及光合关键酶活性的影响时,本文选择的是穗位叶,而未选择整株。但在研究过程中发现,并不是病情延伸到穗位叶才对玉米产量造成损失,而当达到一定发病程度时就会对产量造成损失,故在构建损失模型时,应选用整株玉米的发病情况作为模型的一个变量因子。

## 参考文献

- [1] Hao W (郝伟). Occurrence cause and countermeasures of corn brown spot. *Bulletin of Agricultural Science and Technology* (农业科技通讯), 2008(4): 113-116 (in Chinese)
- [2] Jin X-H (金晓华), He Q-M (何其明), Xu Z-H (徐泽海), et al. Occurrence and harm of corn brown spot in summer maize in Beijing. *Plant Protection* (植物保护), 1994(6): 46-47 (in Chinese)
- [3] Li S-C (李石初). Investigation of corn brown spot. *Crops* (作物杂志), 2003(2): 45-46 (in Chinese)
- [4] Fu J-F (傅俊范), Bai Y-J (白元俊), Meng F-X (孟凡祥), et al. The yield loss models of maize leaf spot caused by *Curvularia lunata*. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 2000, 31(5): 468-471 (in Chinese)
- [5] Liang J-N (梁继农), Chen H-D (陈厚德), Zhu H (朱华), et al. Yield loss caused by corn sheath blight and its outbreak regularity. *Journal of Plant Protection* (植物保护学报), 1997, 24(2): 101-106 (in Chinese)
- [6] Lange L, Olson LW. Germination of the resting sporangia of *Physoderma maydis*, the causal agent of *Physoderma* disease of maize. *Protoplasma*, 1980, 102: 323-342
- [7] Olson LW, Eden M, Lange L. The endobiotic thallus of *Physoderma maydis*, the causal agent of *physoderma* disease of maize. *Protoplasma*, 1980, 103: 1-16
- [8] Olson LW, Lange L. The meiospore of *Physoderma maydis*: The causal agent of *Physoderma* disease of maize. *Protoplasma*, 1978, 97: 275-290
- [9] Fang Z-D (方中达). *Research Methods of Plant Disease*. 3rd Ed. Beijing: China Agriculture Press, 1979 (in Chinese)
- [10] Lilley RM, Walker DA. An improved spectrophotometric assay for ribulosebispophosphate carboxylase. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1974, 358: 226-229
- [11] Shi J-N (施教耐), Wu M-X (吴敏贤), Zha J-J (查静娟). The study on PEPCase of plant. I. Comparison of PEPCase separating and aberrance structure characteristics. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 1979, 5(3): 225-236 (in Chinese)
- [12] Anozis PA, Nelemans JA, Fittdetegg GR. Phosphoenolpyruvate carboxylase activity in plants grown with either NO<sub>3</sub><sup>-</sup> or NH<sub>4</sub><sup>+</sup> as inorganic nitrogen source. *Journal of Plant Physiology*, 1988, 132: 23-27
- [13] Khan MNA, Murayama S, Ishimine Y, et al. Physio-morphological studies of Fl hybrids in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science*, 1998, 1: 231-239
- [14] Von CS, Millgate A, Farquhar GD, et al. Reduction of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase by antisense RNA in the C<sub>4</sub> plant *Flaveia bidentis* leads to reduced assimilation rates and increased carbon isotope discrimination. *Plant Physiology*, 1997, 113: 469-477
- [15] Song F-M (宋凤鸣), Zheng Z (郑重), Ge X-C (葛秀春). Role of active oxygen and membrane lipid peroxidation in plant-pathogen interactions. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1996, 32(5): 377-385 (in Chinese)
- [16] Simmons SR, Jones RJ. Contribution of presilking assimilate to grain yield in maize. *Crop Science*, 1985, 25: 1004-1006
- [17] Hao M-B (郝梦波), Wang K-J (王空军), Dong S-T (董树亭), et al. Leaf redundancy of high-yielding maize (*Zea may* L.) and its effects on maize yield and photosynthesis. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, 21(2): 344-350 (in Chinese)
- [18] Zhang J-W (张吉旺), Dong S-T (董树亭), Wang K-J (王空军), et al. Effects of shading on the growth, development and grain yield of summer maize. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, 17(4): 657-662 (in Chinese)
- [19] Han C-M (韩春明), Wu J-J (吴建军), Wang F (王芬). Redundancy theory and its application in agroecosystem management. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, 16(2): 375-378 (in Chinese)

作者简介 吴淑华,男,1982年生,硕士研究生。主要从事玉米褐斑病研究,发表论文4篇。E-mail: wsh\_0309@163.com

责任编辑 杨弘