

## 综述 Reviews

## 观赏植物茎秆强度形成及其调控

夏星, 汤寓涵, 陶俊, 赵大球\*

扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏扬州225009

**摘要:** 茎秆强度不足引起的弯茎等问题在一定程度上影响了观赏植物的观赏价值与商品价格。本文围绕观赏植物的茎秆强度, 从形态特征、解剖结构、理化特性以及分子水平研究等方面阐述其形成机理, 并对其调控措施进行归纳, 为观赏植物茎秆品质的改良奠定基础。

**关键词:** 观赏植物; 茎秆强度; 调控

植物的茎秆强度是指茎秆通过针刺、压碎、折断等方式瞬间产生的最大力, 它是影响植物茎秆弯曲、折断和倒伏的关键因素。人们在水稻(陈桂华等2016)、玉米(谷利敏等2017)、小麦(冯素伟等2012)、苦荞(韦爽2015)等农作物的茎秆强度方面已进行了大量研究, 并从影响茎秆强度的形态结构、理化特性、转录调控等因素做了大量总结(韦爽等2015; Zhang等2015; 许作鹏等2017), 而在其他类型的植物上的研究相对较少。

观赏植物是指具有一定观赏价值且适用于室内外布置、美化环境并丰富人们生活的一类植物, 根据性状及生长型, 可将其分为乔木类、灌木类、藤木类和草本类。然而, 茎秆强度不足引起的弯茎等问题在一定程度上影响了观赏植物的观赏功能和生长发育。例如, 花序大而重、花茎细弱的非洲菊采后常出现“弯脖”与“折茎”现象(Perik等2012); 花梗的硬度也是决定切花小菊品质的一个关键指标(Lü等2011)。盆栽彩色马蹄莲通常出现花茎过长而折断、茎秆细弱而倒伏的现象(彭峰等2004); 此外, 直杆型观赏树木鹅掌楸的茎秆易因外部环境发生倾斜、弯曲, 并产生应拉木, 这严重影响其作为行道树的观赏价值(石江涛等2015)。由此可见, 研究观赏植物茎秆强度形成机理以及通过相关措施对其进行调控尤为重要。本文通过从形态特征、解剖结构、理化特性以及分子水平研究等方面综述了观赏植物茎秆强度形成机理的研究进展, 并对其调控措施进行总结, 旨在为选育茎秆直立的观赏植物优良品种并在生产上应用有效手段提高茎秆直立性提供参考。

## 1 观赏植物茎秆强度形成机理

## 1.1 形态特征

目前, 关于植株形态特征与茎秆强度关系的研究主要集中于农作物上, 已明确株高、茎粗、节间长度、茎秆鲜(干)重等形态特征是影响水稻、玉米、甜高粱、油菜等茎秆强度的关键因子(陈桂华等2016; 谷利敏等2017; 李金梅等2014; 马霓等2010)。与其相比, 观赏植物在这方面的报道相对较少。就株高而言, 其与茎秆强度的相关性没有定论。李成忠(2013)通过对芍药高、中、低3种类型茎秆强度与株高相关性研究, 发现两者之间关系并不密切; 而对宫灯百合的研究则发现茎秆强度与株高呈负相关(Davies等2002), 表明不同种类观赏植物的茎秆强度形成具有差异, 株高并不能作为所有观赏植物选育茎秆直立品种的判定指标。而就茎粗而言, 在不同观赏植物上得到的结论相对统一, 除了芍药茎粗与茎秆强度成极显著正相关外(李成忠2013), 用于观赏的柳枝稷和芒草在纵向和横向上的拉伸、压缩和剪切强度也都随茎粗的减小而减小(Liu和Koc 2017)。此外, 赵琳等(2015)通过比较芍药易弯茎和不易弯茎品种的茎秆形态, 发现易弯茎品种的茎秆节间数更少、基部节间比例更大。Zhao等(2012)还发现花径、花重与芍药茎秆强度同样成显著正相关。由此可

收稿 2018-01-22 修定 2018-03-05

资助 国家自然科学基金(31572148、31772341)、扬州市优秀青年基金项目(YZ2017097)和江苏省大学生创新创业训练计划项目(201711117028Z)。

\* 通讯作者(dqzhao@yzu.edu.cn)。

见, 观赏植物的茎秆强度与植株的株高、茎粗、花径、花重、节间数、基部节间比等形态特征或多或少存在着一定的相关性, 对这些性状的改良, 尤其是对茎粗的改良可以作为将来培育茎秆直立品种的目标。

## 1.2 解剖结构

不同观赏植物茎秆的解剖结构并不相同, 即使是同一观赏植物不同直立性的茎秆, 它们的解剖结构也存在着较大差异。因此, 前人通过对茎秆解剖结构的观察来直观地比较不同直立性茎秆之间的差异, 其解剖结构主要取决于机械组织和输导组织的形态与分布以及木质部的发达程度。

### 1.2.1 机械组织

机械组织是细胞壁明显增厚的一类细胞, 是对植物起主要支持作用的组织, 具有抗压、抗张、抗弯曲的能力。根据细胞结构的不同, 机械组织可以分为厚角组织和厚壁组织。大量研究表明, 茎秆中厚角组织和厚壁组织的发达程度与茎秆强度密切相关。例如, 姚珺(2013)通过对5类芒草茎秆解剖结构观察发现, 芒草茎秆强度与厚壁组织壁厚成正比, 且随着厚壁组织壁厚增加, 茎秆的刚度、强度和稳定性越好。非洲菊易弯茎品种的皮肤较薄、厚角组织少(吕长平等2011)、厚壁组织不发达; 同时在茎秆顶端以下0~20 cm区域几乎不能发现或出现较少的厚壁组织, 而20 cm以下不发生弯曲的区域开始出现完整的圆柱体状的厚壁组织(Perik等2012)。此外, 在芍药茎秆发育的过程中, 随着茎秆强度的增加, 厚壁组织的次生细胞壁逐渐增厚(Zhao等2012)。这些研究都充分表明机械组织, 尤其厚壁组织的发达程度影响了茎秆强度, 进而影响着观赏植物茎秆的直立性。

### 1.2.2 输导组织

植物的输导组织由木质部和韧皮部组成, 在茎秆中主要起维持茎秆膨压和支撑力的作用。其中, 木质部是具有支撑植物体作用的复合组织, 木质部的木纤维具有较大的硬度(蒋坤云等2013), 管胞则担负了输导与支撑的双重功能, 因此具有支撑植物抵抗外力及抗倒伏的能力。李晓荣(2009)将东方百合‘索蚌’和‘西伯利亚’2个品种的茎秆进行比较后发现, 木质部占茎秆横截面积的比值与茎秆强度成正相关。许多研究还发现输导组织中维管束及维管束中导管的数量和大小都会影响茎

秆强度。通过比较非洲菊易弯和不易弯茎品种的茎秆结构后发现, 易弯茎品种的维管束面积、导管直径和导管穿孔数均小于不易弯曲品种(冯会2006), 也有研究认为导管上有附物存在有利于增加导管的支撑力(Ookawa等2014)。在对百合(李晓荣2009)和芍药(赵琳等2015)不同强度茎秆的解剖结构对比后发现, 维管束的数量与茎秆强度成正相关, 而维管束的密度和结构似乎对茎秆强度影响不大。

## 1.3 理化特性

植物茎秆的化学构成, 特别是细胞壁的组分及其含量与茎秆强度之间有着紧密联系。植物细胞壁主要由纤维素、半纤维素、木质素和果胶质组成, 它们以各种化学键交联在一起(尹增芳和樊汝汶1999)。这些细胞壁成分与联接键构成了细胞壁机械性能的物质基础, 也是茎秆强度的重要物质基础。此外, 一些矿质元素作为植物体的组成成分, 积累在细胞壁内, 也可增加组织结构的硬度与保护功能。

### 1.3.1 纤维素

对于非木质化的细胞壁, 其机械强度主要来自于纤维素分子所组成的微纤丝。廖立新等(2003)研究了非洲菊弯茎区域及其上、下区域中的粗纤维素含量, 发现弯茎区域和上部茎段粗纤维含量无显著差异, 但都远低于下部, 这表明该区域易发生弯茎与其较低的粗纤维含量具有一定关系。此外, 吸附在细胞壁内纤维之间的吸附水含量变化通过影响着纤维强度及韧性来对茎秆强度产生较大影响。在自然条件下到纤维饱和点含水率之间, 随着含水率增加(吸附水含量增加), 茎秆纤维强度及韧性也随之增加, 因而茎秆所需的切割阻力也增大(姚珺2013)。从物理特性发现, 纤维素的结晶度对强度有一定影响。纤维素的结晶度是指纤维素构成的结晶区占纤维素整体的百分率。纤维素中非结晶区的大分子排列比较紊乱, 堆砌比较疏松, 结晶区中的大分子整齐有规律地排列, 因此纤维素的结晶度越高, 强度越高, 形变越小(范文秀等2012); 在香根草不同部位相对结晶度含量不同, 皮部的结晶度比芯部高, 定向性越好, 强度越大(王欣和吴燕2009)。此外, 还发现棉中纤维素的螺旋角大小对纤维素强度的影响很大(刘继华等1994), 但其在观赏植物中少见报道。

### 1.3.2 木质素

木质素是影响观赏植物茎秆强度的另一类重要物质。李晓荣(2009)认为东方百合茎秆中木质素含量可能是影响其茎秆硬度的一个重要指标。非洲菊上的研究也同样表明了茎秆强度与茎木质素含量密切相关(Perik等2012)。在黄杨茎形成的应拉木中,木质素含量比正常材中含量低,其木质素的紫丁香基单体和愈创木基单体显著降低(Pramod等2013)。此外,不同种类观赏植物中木质素的组成和结构并不相同,紫丁香基木质素(S-木质素)、愈创木基木质素(G-木质素)和对羟基苯基木质素(H-木质素)3种类型的木质素单体组成和比例同样影响着茎秆强度。其中,木质素S/G的比率表示着聚合物交联的性质和程度,S/G的比例越小,表明木质素的结构交联越为致密,茎秆的抗折强度越高(魏丽娟2016)。模式植物拟南芥*caffeoyl coenzyme A ester O-methyltransferase 1 (CCoAOMT1)*突变体的茎秆变细、木质部塌陷,其S/G比例就呈现了增加状态(Do等2007)。

### 1.3.3 矿质元素

矿质元素作为植物维持正常生理活动的必需物质,在植物体细胞的建构、生理生化调控等方面起着极其重要的作用,其在植物体内的含量也影响着植株茎秆的品质,尤其是Ca、Si、K(张洁2008; Collin等2012; Yoshida等2000),这与李成忠等(2016)得出的芍药花茎中Ca、Si、K可作为花茎机械强度预测指标结论相一致。

植物细胞壁的形成与 $Ca^{2+}$ 有关, $Ca^{2+}$ 是植物细胞壁胞间层中果胶钙的关键成分。通过对非洲菊茎秆的 $Ca^{2+}$ 进行化学定位观察后发现, $Ca^{2+}$ 在易弯茎细胞壁中很少沉淀,而在其他部位大量分布(张洁2008)。在植物中, Si-纤维素结构90%是通过吸收和转化无定形 $SiO_2$ 形成的(黄宗鸿等2017)。通过细胞壁中的Si沉积可促使厚壁细胞硅质化,并使厚角组织细胞加厚,进而增强了植物组织强度(林熊2010)。在木质纤维素含量丰富的竹和麻类植物茎秆细胞壁中含有大量的Si元素(Collin等2012),并且发现由大麻茎秆芯衍生的起机械支撑作用的木质化物质含有 $SiO_2$ (Guerrero等2014)。植物中的K元素同样也参与了厚壁组织的增厚,此外,K还可以促进光能利用,加快植株干物质积累,有利

于细胞木质化(王立凤等2012);而缺K植株茎秆的节间长度及株高均减少。Yoshida等(2000)发现,在日本柳杉枝条细胞壁内表面检测到高浓度的K元素,这与半纤维素和木质素单体的基质相关,因此,改善K元素营养能增强细胞壁和组织结构的强度。

### 1.4 分子水平研究

观赏植物茎秆强度形成方面的分子水平研究主要集中转录调控水平,尤其是木质素和纤维素的代谢。首先从木质素代谢上,Zhao等(2012)从芍药中分离出苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)和咖啡酰辅酶A-O-甲基转移酶(caffeoyl-CoA O-methyltransferase, CCoAOMT)2个调控木质素代谢相关的结构基因,并根据它们在花茎发育过程中的表达模式及花茎中木质素含量分析确定了PAL和CCoAOMT调控花茎茎秆强度的重要作用。其次Lü等(2011)从菊花中发现了咖啡酸3-O-甲基转移酶(caffeic acid-3-omethyltransferase, COMT)基因,并且随着花茎中CgCOMT的转录水平的提高,其茎秆的强度也随之增大。此外,Jin和Kwon(2009)在鹅掌楸产生的应拉木中发现,参与木质素单体聚合形成木质素大分子的漆酶(laccase, LAC)编码基因显著下调。大量研究也发现纤维素代谢参与茎秆强度的形成。纤维素合酶亚基A (cellulose synthase, Cesa)家族和类纤维素合酶(cellulose synthase-like protein, Csl)家族分别负责纤维素和半纤维素的合成。在欧洲颤杨中克隆到Cesa基因,并发现其主要在植物茎部表达,在次生壁形成时期出现表达高峰(Wu等2000)。类纤维合酶Csl基因同样参与纤维素合成,含CslD3突变体的拟南芥中细胞壁厚度会出现不同程度的缺陷,主要是突变体会影响纤维素在细胞壁内的不正常分布导致的(Galway等2011)。而在蛋白水平上,李成忠(2013)通过对芍药2种茎秆强度不同的品种‘桃李艳妆’和‘粉地滴脂’的花茎差异蛋白质进行质谱鉴定并按功能分类,发现花茎差异表达蛋白参与了糖类和能量代谢、蛋白质合成代谢和加工修饰、信号转导、防御与应激响应等生命活动过程,芍药茎秆强度调控相关的蛋白包括木质素合成关键酶肉桂醇脱氢酶(cinnamyl alcohol dehydrogenase, CAD)、细胞壁重构关键酶木葡聚糖内转糖苷酶/水解酶



(xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase, XTH) 以及木质素和异黄酮合成的关键酶异黄酮还原酶(isoflavone reductase, IFR)。

## 2 观赏植物茎秆强度调控措施

### 2.1 矿质肥料

外源施加含矿质元素(Ca、B、Si、N、P、K)的肥料是调控观赏植物茎秆强度的一个重要手段。矿质肥料在农作物抗倒伏措施中已广泛应用,而用来调控观赏植物茎秆强度的研究还处于起步阶段。

Ca和Si是茎秆机械组织中成分最显著的矿质元素。李成忠等(2012)在研究喷CaCl<sub>2</sub>对芍药茎秆强度影响时发现,喷Ca后花茎中纤维素、半纤维素、木质素及果胶含量较对照显著增加,茎秆强度随之增加。将月季在含有一定浓度B和Ca营养液中进行无土栽培时,发现B和Ca能促进花茎增粗且花枝数量增多(Shams等2012),从而增强花枝硬度。对芍药外施Si后发现,茎秆的鲜重和直径、花朵的鲜重和直径均增大,同时厚壁组织细胞壁的厚度和细胞层数增加、木质素含量上升,最终茎秆强度增强(Zhao等2013)。在百合中也发现硅肥促进茎秆增粗、花朵数增加、花苞增大(何春梅等2007)。此外, N、P、K是植物生长需要量最多的3种元素,但在调控茎秆强度上的效果却不相同。万寿菊施钾肥后,其株高、茎粗、株冠直径、分枝数目、单株干重都显著增加,从而增加了茎秆组织结构的机械强度(王立凤等2012)。对大丽花施氮后发现,随着施氮量的增加茎粗也随之增加,在一定程度上增加了茎秆强度,增加抗倒伏能力(丁雪梅等2012)。相反,施氮过量反而会降低茎秆中木质素合成相关酶的活性和木质素含量,降低植株的茎秆强度(卢昆丽等2014)。同时,对切花百合进行缺磷处理,也使得百合茎秆的坚硬程度降低,植株难以竖直生长,大大降低了切花的应用价值(郭友红2004)。

### 2.2 植物激素

植物激素是影响植物生长发育的重要调节因子,可以通过调控木质素的合成来控制植物茎秆的强度。前人的研究表明,植物激素可以通过木质素合成途径中一些关键酶的调控影响木质素的

含量,也可以影响木质素单体的组成和比例。高浓度的IAA和低浓度的GA<sub>3</sub>可以增加紫锦苏S-木质素单体的含量,提高S/G值,同时增加了慈竹4-香豆酰辅酶A连接酶(4-coumarate: CoA ligase, 4CL)的酶活性,而低浓度的IAA和高浓度的GA<sub>3</sub>对木质素合成的调控作用与之相反(Aloni等1990; 胡尚连等2009)。另一方面在慈竹中还发现,外源IAA和GA<sub>3</sub>主要是通过增加内源激素的含量,抑制PAL活性的上升,促进CAD活性的提高,进而调控木质素的含量,影响木质化的进程(胡尚连等2009)。用激素调控石刁柏即绿芦笋木质化进程发现,ABA、乙烯会刺激PAL、CAD、过氧化酶(peroxidase, POD)活性升高,进而促进粗纤维和木质素含量的增加;GA<sub>3</sub>在一定程度上降低了PAL、CAD和POD中的一种或几种酶的活性并推迟了酶活性峰值出现的时间,从而抑制了粗纤维、细胞壁多糖和木质素含量的上升,延缓了木质化进程(刘尊英2003)。

### 2.3 转录调控

目前大量研究发现植物体中存在复杂的多级转录网络作用于纤维素、半纤维素和木质素合成基因,从而调控次生细胞壁的加厚来调节植物茎秆的强度。在模式植物拟南芥中转录开关因子VND1-5 (vascular-related NAC domain 1-5)在茎木质部中特异表达,且过表达能激活次生壁合成途径酶基因表达,引起薄壁细胞显著加厚(Zhou等2014)。在杨树STTM164转基因植株中发现次生壁合成途径中的关键酶表达水平明显上调,同时韧皮部早于野生型出现木质素的多圈层沉积,木质部细胞层数、细胞壁厚度明显增加,从而使得木质部显著加厚(梁澜2017);敲除杨树中位于PtoVNS11下游的负调控因子PtoMYB156基因导致木质素合成关键酶基因表达显著上升,从而使得木质部导管和纤维细胞次生壁厚度增加(杨立2016)。同时, Kubo等(2005)在百日草中发现过表达VND6和VND7后,薄壁细胞转分化成细胞壁加厚的原生导管细胞和后生导管细胞。因此在转录水平上通过相关基因对次生壁组成成分的调控来提高植物的茎秆强度至关重要。

## 3 结语

本文从形态特征、解剖结构、理化特性以及

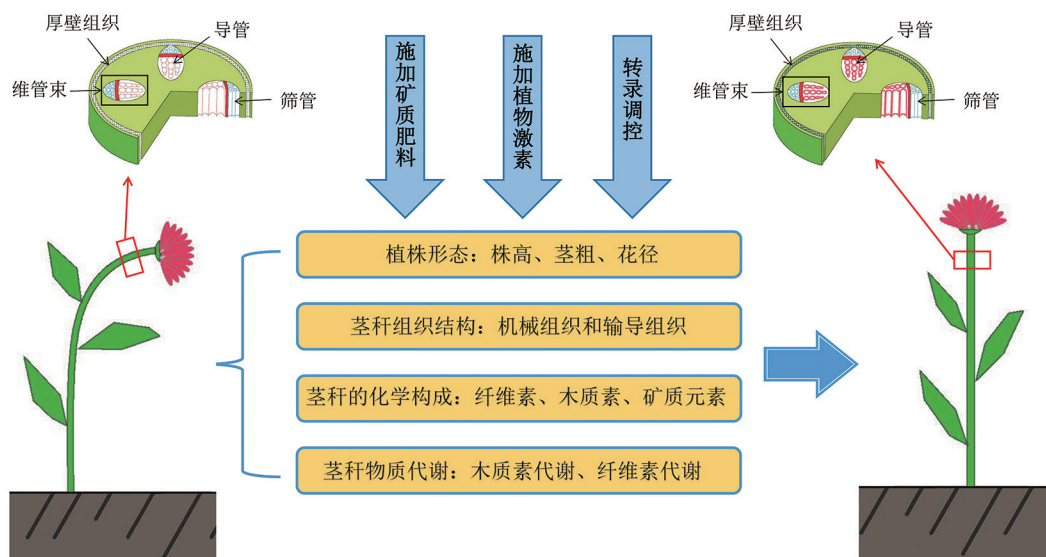


图1 观赏植物茎秆强度调控模式图

Fig.1 Regulation pattern of ornamental plants stem strength

分子水平研究等方面对观赏植物茎秆强度形成机理进行了阐述, 并从矿质肥料、植物激素、转录等角度对调控观赏植物茎秆强度的措施进行了归纳, 如图1。虽然目前这方面的研究已取得了很大的进展, 但与在农作物中的研究相比依然存在很多不足: (1)观赏植物茎秆强度的研究大多选择不同品种或不同发育时期的材料进行对比, 而在农作物上却使用更具有针对性的突变体作为材料进行研究, 今后在观赏植物茎秆强度的研究上应着力于突变体材料的筛选, 并在此基础上开展研究; (2) Ca、Si等元素在观赏植物茎秆强度调控方面取得了很好的效果, 但内在的分子机理仍不清楚, 今后可以从转录组、蛋白组、代谢组等角度进行多组学联合分析, 最终准确阐释其分子调控网络; (3)观赏植物茎秆强度的分子水平研究主要集中于关键调控基因和蛋白的筛选, 而在基因和蛋白功能验证方面远远落后于农作物, 今后应加强观赏植物遗传再生体系的构建, 为通过转基因手段调控观赏植物茎秆强度奠定基础。

### 参考文献(References)

Aloni R, Tollier MT, Monties B (1990). The role of auxin and gibberellin in controlling lignin formation in primary phloem fibers and in xylem of *Coleus blumei* stems. *Plant Physiol*, 94: 1743-1747

Chen GH, Deng HB, Zhang GL, et al (2016). The correlation

of stem characters and lodging resistance and combining ability analysis in rice. *Sci Agric Sin*, 49: 407-417 (in Chinese with English abstract) [陈桂华, 邓化冰, 张桂莲等(2016). 水稻茎秆性状与抗倒性的关系及配合力分析. *中国农业科学*, 49: 407-417]

Collin B, Doelsch E, Keller C, et al (2012). Distribution and variability of silicon, copper and zinc in different bamboo species. *Plant Soil*, 351: 377-387

Davies LJ, Brooking IR, Catley JL, et al (2002). Effects of day/night temperature differential and irradiance on the flower stem quality of *Sandersonia aurantiaca*. *Sci Hortic*, 95: 85-98

Ding XM, Yuan ZH, Feng LJ, et al (2012). Effects of different nitrogen fertilizer on the morphological indexes and physiological characteristics of *Dahlia pinnata*. *Pratac Sci*, 29: 592-598 (in Chinese with English abstract) [丁雪梅, 苑兆和, 冯立娟等(2012). 不同氮素水平对大丽花形态指标及生理特性的影响. *草业科学*, 29: 592-598]

Do CT, Pollet B, Thevenin J, et al (2007). Both caffeoyl Coenzyme A 3-O-methyltransferase 1 and caffeic acid O-methyltransferase 1 are involved in redundant functions for lignin, flavonoids and sinapoyl malate biosynthesis in *Arabidopsis*. *Planta*, 226: 1117-1129

Fan WX, Hou YX, Feng SW, et al (2012). Study on cellulose and lodging resistance of wheat straw. *J Henan Agric Sci*, 41: 31-34 (in Chinese with English abstract) [范文秀, 侯玉霞, 冯素伟等(2012). 小麦茎秆抗倒伏性能研究. *河南农业科学*, 41: 31-34]

Feng H (2006). Study on bending mechanism and fresh-keeping technological of cut gerbera flower (dissertation). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in

- Chinese with English abstract) [冯会(2006). 非洲菊弯茎机理及保鲜技术研究(学位论文). 福州: 福建农林大学]
- Feng SW, Jiang XL, Hu TZ, et al (2012). Study on relationship between the stem microstructure and lodging resistance with different wheat varieties. *Chin Agric Sci Bull*, 28: 57–62 (in Chinese with English abstract) [冯素伟, 姜小苓, 胡铁柱等(2012). 不同小麦品种茎秆显微结构与抗倒强度关系研究. *中国农学通报*, 28: 57–62]
- Galway ME, Eng RC, Schiefelbein JW, et al (2011). Root hair-specific disruption of cellulose and xyloglucan in *AtCSLD3* mutants, and factors affecting the post-rupture resumption of mutant root hair growth. *Planta*, 233: 985–999
- Gu LM, Qiao JF, Zhang MW, et al (2017). Effect of planting density on stalk characteristics and lodging-resistant capacity of different density-resistant summer maize varieties. *J Maize Sci*, 25: 91–97 (in Chinese with English abstract) [谷利敏, 乔江方, 张美微等(2017). 种植密度对不同耐密夏玉米品种茎秆性状与抗倒伏能力的影响. *玉米科学*, 25: 91–97]
- Guerriero G, Sergeant K, Hausman JF (2014). Wood biosynthesis and typologies: a molecular rhapsody. *Tree Physiol*, 34: 839–855
- Guo YH (2004). Studies on nutrient uptake and distribution in cut-flower lily (dissertation). Baoding, Hebei: Agricultural University of Hebei Province (in Chinese with English abstract) [郭友红(2004). 切花百合养分吸收规律和分配特点的研究(学位论文). 河北保定: 河北农业大学]
- Hang ZH, Gao LK, Wang P, et al (2017). The main mechanism of silicon relieving the plants stressed by heavy metal. *Hunan Agric Sci*, (6): 122–126 (in Chinese with English abstract) [黄宗鸿, 高利坤, 王鹏等(2017). 硅缓解植物重金属胁迫的主要机理. *湖南农业科学*, (6): 122–126]
- He CM, He Y, Luo T, et al (2007). Effects of silicon and trace elements on the growth of lily. *Fujian J Agric Sci*, 22: 401–405 (in Chinese with English abstract) [何春梅, 何盈, 罗涛等(2007). 硅和微量元素对百合鲜切花生长影响的研究. *福建农业学报*, 22: 401–405]
- Hu SL, Jia JQ, Chen HC, et al (2009). Effects of GA<sub>3</sub> and IAA spraying on the correlated enzyme activities in the lignin biosynthesis of *Neosinocalamus affinis* and its relationships with the lignin content and S/G. *Bull Bot Res*, 29: 571–576 (in Chinese with English abstract) [胡尚连, 贾举庆, 陈红春等(2009). GA<sub>3</sub>和IAA对慈竹木质素生物合成相关酶活性调控及与木质素含量和S/G的关系. *植物研究*, 29: 571–576]
- Jiang KY, Chen LH, Gai XG, et al (2013). Relationship between tensile properties and microstructures of three different broadleaf tree roots in North China. *Trans Chin Soc Agric Eng*, 29: 115–123 (in Chinese) [蒋坤云, 陈丽华, 盖小刚等(2013). 华北护坡阔叶树种根系抗拉性能与其微观结构的关系. *农业工程学报*, 29: 115–123]
- Jin H, Kwon M (2009). Mechanical bending-induced tension wood formation with reduced lignin biosynthesis in *Liriodendron tulipifera*. *J Wood Sci*, 55: 401–408
- Kubo M, Udagawa M, Nishikubo N, et al (2005). Transcription switches for protoxylem and metaxylem vessel formation. *Genes Dev*, 19: 1855–1860
- Li CZ, Tao J, Sun Y, et al (2012). Effects of spraying calcium on the inflorescence stem quality and leaf photosynthesis of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *Chin J Ecol*, 31: 2817–2822 (in Chinese with English abstract) [李成忠, 陶俊, 孙燕等(2012). 喷钙对芍药花茎品质及叶片光合特性的影响. *生态学杂志*, 31: 2817–2822]
- Li CZ (2013). Studies on physiological mechanism affecting the mechanical strength of inflorescence stem in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) (dissertation). Yangzhou, Jiangsu: Yangzhou University (in Chinese with English abstract) [李成忠(2013). 影响芍药花茎机械强度的生理机制研究(学位论文). 江苏扬州: 扬州大学]
- Li CZ, Sun Y, Zhao DQ, et al (2016). Relationship between inflorescence stem mechanical strength and some elements contents of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *Southwest China J Agric Sci*, 29: 1214–1121 (in Chinese with English abstract) [李成忠, 孙燕, 赵大球等(2016). 芍药花茎矿质元素含量与机械强度的关系. *西南农业学报*, 29: 1214–1121]
- Li JM, Zhao WJ, Zhang FY, et al (2014). Combining ability and genetic parameter analysis of lodging-related traits in sweet sorghum. *Crops*, (2): 56–60 (in Chinese) [李金梅, 赵威军, 张福耀等(2014). 甜高粱抗倒伏性相关性状的配合力和遗传参数分析. *作物杂志*, (2): 56–60]
- Li XR (2009). Cloning and functional analysis of *LsCCRI* and *Ls4CL* genes related with lignin synthesis in *Lilium* oriental hybrids (dissertation). Nanjing: Nanjing Forestry University (in Chinese with English abstract) [李晓荣(2009). 东方百合木质素合成相关基因的克隆及功能分析(学位论文). 南京: 南京林业大学]
- Liang L (2017). Functional characterization of *PtrmiR164a* involved in the regulation of secondary cell wall in *Populus* (dissertation). Chongqing: Southwest University (in Chinese with English abstract) [梁澜(2017). *PtrmiR164a*在杨树次生细胞壁合成过程中的功能研究(学位论文). 重庆: 西南大学]
- Liao LX, Peng YH, Ye QS (2003). Neck-bending phenomena in cut gerbera flower. *Acta Horti Sin*, 30: 110–112 (in Chinese with English abstract) [廖立新, 彭永宏, 叶庆生(2003). 非洲菊鲜切花弯颈部位及有关原因. *园艺学报*, 30: 110–112]
- Liu B, Koc AB (2017). Mechanical properties of switchgrass and miscanthus. *Trans ASABE*, 60: 581–590
- Liu JH, Yi CY, Yu FY, et al (1994). Formation mechanism and improvent approach of cotton (*Gossypium*) fiber strength.



- Sci Agric Sin, 27: 10–16 (in Chinese with English abstract) [刘继华, 尹承侑, 于凤英等(1994). 棉花纤维强度的形成机理与改良途径. 中国农业科学, 27: 10–16]
- Lin X (2010). Effects of silicon on the strength of rice stem (dissertation). Ya'an, Sichuan: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [林熊(2010). 硅对水稻茎秆强度的影响(学位论文). 四川雅安: 四川农业大学]
- Liu ZY (2003). Studies on physiological and biochemical foundations and control technology of lignification in asparagus (*Asparagus officinalis* L.) (dissertation). Beijing: China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [刘尊英(2003). 绿芦笋(*Asparagus officinalis* L.)木质化的生理生化基础及其调控技术研究(学位论文). 北京: 中国农业大学]
- Lu KL, Yi YP, Wang ZL, et al (2014). Effect of nitrogen fertilization timing on lignin synthesis of stem and physiological mechanism of lodging resistance in wheat. Acta Agron Sin, 40: 1686–1694 (in Chinese with English abstract) [卢昆丽, 尹燕桦, 王振林等(2014). 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. 作物学报, 40: 1686–1694]
- Lü CP, Chen HX, Chen CT (2011). The influence of anatomical structure of stem on vase life of cut *Gerbera* flower. Chin Agric Sci Bull, 27: 99–104 (in Chinese with English abstract) [吕长平, 陈海霞, 陈晨甜(2011). 切花非洲菊花茎解剖构造对瓶插寿命的影响研究. 中国农学通报, 27: 99–104]
- Lü GS, Tang DJ, Chen FD, et al (2011). The anatomy and physiology of spray cut chrysanthemum pedicels, and expression of caffeic acid 3-O-methyltransferase homologue. Postharvest Biol Technol, 60: 244–250
- Ma N, Li L, Xu J, et al (2010). Study on lodging resistance and agronomic traits of *Brassica napus* L. Crops, (6): 36–41 (in Chinese) [马霓, 李玲, 徐军等(2010). 甘蓝型油菜抗倒伏性及农艺性状研究. 作物杂志, (6): 36–41]
- Ookawa T, Inoue K, Matsuoka M, et al (2014). Increased lodging resistance in long-culm, low-lignin *gh2* rice for improved feed and bioenergy production. Sci Rep, 4: 6567
- Peng F, Chen YY, Hao RM, et al (2004). Dwarfing experiment with paclobutrazol and chlorocholine chloride on potted *Zanteeschaia antedeschia*. J Plant Resour Environ, 13: 32–34 (in Chinese with English abstract) [彭峰, 陈嫣嫣, 郝日明等(2004). 多效唑和矮壮素对盆栽彩色马蹄莲的矮化实验. 植物资源与环境学报, 13: 32–34]
- Perik RRJ, Raze D, Harkema H, et al (2012). Bending in cut *Gerbera jamesonii* flowers relates to adverse water relations and lack of stem sclerenchyma development, not to expansion of the stem central cavity or stem elongation. Postharvest Biol Technol, 74: 11–18
- Pramod S, Rao KS, Sundberg A (2013). Structural, histochemical and chemical characterization of normal, tension and opposite wood of Subabul (*Leucaena leucocephala* (lam.) De wit.). Wood Sci Technol, 47: 777–796
- Shams M, Etemadi N, Baninasab B, et al (2012). Effect of boron and calcium on growth and quality of 'Easy Lover' cut rose. J Plant Nutr, 35: 1303–1313
- Shi JT, Wang F, Luo JY (2015). Anatomical feature and spectroscopy of reaction wood in *Liriodendron chinense* × *L. tulipifera*. J Nanjing For Univ (Natural Sciences Edition), 39: 125–129 (in Chinese with English abstract) [石江涛, 王丰, 骆嘉言(2015). 杂交鹅掌楸应力木解剖特征及光谱分析. 南京林业大学学报(自然科学版), 39: 125–129]
- Wang LF, Jiang M, Jiang SJ, et al (2012). Effect of potassium fertilizer application on biology character and yield of *Tagetes recta*. Northern Hortic, (22): 69–71 (in Chinese with English abstract) [王立凤, 姜明, 姜述君等(2012). 施钾对万寿菊生物学性状及产量的影响. 北方园艺, (22): 69–71]
- Wang X, Wu Y (2009). Research on structure and basic characteristics of *Vetiveria zizanioides* L. J Southwest For Univ, 29: 67–71 (in Chinese with English abstract) [王欣, 吴燕(2009). 香根草构造与基本特性研究. 西南林学院学报, 29: 67–71]
- Wei LJ (2016). The relationship study and genome-wide association analysis of lignin content, the resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* and lodging in *Brassica napus* (dissertation). Chongqing: Southwest University (in Chinese with English abstract) [魏丽娟(2016). 甘蓝型油菜茎秆木质素与抗性性状的相关性研究及全基因组关联分析(学位论文). 重庆: 西南大学]
- Wei S (2015). Study on the relationship between lodging resistance and plant characters of different tartary buckwheat (dissertation). Guiyang: Guizhou Normal University (in Chinese with English abstract) [韦爽(2015). 不同苦荞品种植株性状与抗倒伏的关系研究(学位论文). 贵阳: 贵州师范大学]
- Wei S, Wan Y, Yan L, et al (2015). Difference and correlation of different tartary buckwheat cultivars in stem strength and plant characters. Crops, (2): 59–63 (in Chinese with English abstract) [韦爽, 万燕, 晏林等(2015). 不同苦荞品种茎秆强度和植株性状的差异及其相关性. 作物杂志, (2): 59–63]
- Wu L, Joshi CP, Chiang VL (2000). A xylem-specific cellulose synthase gene from aspen (*Populus tremuloides*) is responsive to mechanical stress. Plant J, 22: 495–502
- Xu ZP, Zhong CY, Zhang LJ, et al (2017). Identification and gene cloning of the brittle culm mutant *bc1-wu3* in rice. Chin J Rice Sci, 31: 157–165 (in Chinese with English abstract) [许作鹏, 仲崇元, 张丽佳等(2017). 水稻脆秆突变体 $bc1-wu3$ 的鉴定与基因克隆. 中国水稻科学, 31: 157–165]
- Yang L (2016). Functional analysis of *PtoVNS11* and *Pto-*

- MYB156* transcription factors involved in secondary wall formation and flavonoid biosynthetic pathway in poplar (dissertation). Chongqing: southwest university (in Chinese with English abstract) [杨立(2016). 杨树*PtoVNS11*和*PtoMYB156*转录因子在次生壁形成及类黄酮代谢途径中的功能分析. 重庆: 西南大学]
- Yao J (2013). Experiment study of the performance on the miscanthus cutting (dissertation). Changsha: Hunan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [姚珺(2013). 芒草茎秆切割性能试验研究(学位论文). 长沙: 湖南农业大学]
- Yin ZF, Fan RW (1999). The study progress on the cell wall. Bull Bot Res, 19: 407–414 (in Chinese with English abstract) [尹增芳, 樊汝汶(1999). 植物细胞壁的研究进展. 植物研究, 19: 407–414]
- Yoshida M, Hosoo Y, Okuyama T (2000). Periodicity as a factor in the generation of isotropic compressive growth stress between microfibrils in cell wall formation during a twenty-four hour period. Holzforschung, 54: 469–473
- Zhang J (2008). Effect of calcium and calmodulin on neck-bending of gerbera cut-flower (dissertation). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese with English abstract) [张洁(2008).  $Ca^{2+}$ 和CaM对非洲菊切花弯茎的影响(学位论文). 福州: 福建农林大学]
- Zhang J, Zou WH, Li Y, et al (2015). Silica distinctively affects cell wall features and lignocellulosic saccharification with large enhancement on biomass production in rice. Plant Sci, 239: 84–91
- Zhao DQ, Han CX, Tao J, et al (2012). Effects of inflorescence stem structure and cell wall components on the mechanical strength of inflorescence stem in herbaceous peony. Int J Mol Sci, 13: 4993–5009
- Zhao DQ, Hao ZJ, Tao J, et al (2013). Silicon application enhances the mechanical strength of inflorescence stem in herbaceous peony (*Paeonia Lactiflora* Pall.). Sci Hortic, 151: 165–172
- Zhao L, Liu AQ, Zhang J, et al (2015). Study on the stem orthostatic performance of *Paeonia lactiflora* under facility cultivation. Acta Agric Zhejiangensis, 27: 769–775 (in Chinese with English abstract) [赵琳, 刘爱青, 张嘉等(2015). 设施栽培芍药茎秆直立性研究. 浙江农业学报, 27: 769–775]
- Zhou JL, Zhong RQ, Ye ZH (2014). Arabidopsis NAC domain proteins, *VND1* to *VND5*, are transcriptional regulators of secondary wall biosynthesis in vessels. PLoS ONE, 9: e105726

## Formation and regulation of ornamental plant stem strength

XIA Xing, TANG Yu-Han, TAO Jun, ZHAO Da-Qiu\*

Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

**Abstract:** The problems of bent stem caused by insufficient stem strength affect ornamental value and commodity price of ornamental plants to a certain extent. In this paper, the formation mechanism of ornamental plant stem was described based on their morphological characteristics, anatomical structure, physicochemical properties and molecular level. The regulation measures were summarized, which laid the foundation for the improvement of ornamental stem.

**Key words:** ornamental plants; stem strength; regulation

Received 2018-01-22 Accepted 2018-03-05

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31572148 and 31772341), Natural Science Foundation of Yangzhou City (YZ2017097), and Jiangsu Students' Platform for innovation and entrepreneurship training program (201711117028Z).

\*Corresponding author (dqzhao@yzu.edu.cn).