

玉米高产施肥营养生理研究进展*

何 萍 金继运 林 葆

(中国农业科学院土壤肥料研究所,北京 100081)

提 要 本文综述了玉米高产施肥营养生理研究最新进展,内容包括:受施肥调控的玉米源库动态与养分吸收;受施肥调控的玉米光合特性;受施肥调控的玉米氮素代谢;施肥与玉米衰老的关系等。最后评述了玉米高产施肥研究中有待进一步解决的问题。

关键词 玉米 高产施肥 营养生理

当前,高产研究正在兴起。由于在现代高产品种基础上进一步提高收获指数难度较大,生物产量潜力引起广泛重视,而高产施肥则是充分发挥生物产量潜力,促进营养物质向子粒转移的重要举措。玉米是高光效 C_4 植物,其产量形成与源库动态、养分吸收、光合作用、氮代谢及衰老等过程关系密切。高产施肥条件下玉米营养生理特点与机制既不同于 C_3 植物,也有别于常规施肥,研究高产施肥的营养生理是实现高产超高产的重要基础。为此,本文重点论述十几年来该方面研究的最新进展。

1 受施肥调控的玉米源库动态与养分吸收

1.1 受施肥调控的玉米源库动态

植物的源(Source)是指能进行光合作用或能合成有机物质,为其它器官提供营养的部位(如成熟叶片)。表示玉米源特性的指标包括叶面积指数、光合势和净化率等;库(Sink)则是指消耗和贮存光合产物和有机物的部位(如根、茎、种子和果实等)。玉米库的组分则包括每穗花数、每穗行数、每行粒数、结实率和千粒重等。

玉米源库动态受到施肥调控。缺氮导致植物叶细胞较小,水分传导率下降及展开叶缺水,叶面积减少;缺磷引起根细胞壁弹性减少,根系水分传导率降低,抑制叶的生长;氮、硫等养分缺乏直接影响蛋白质和叶绿素的合成,导致叶绿体功能减弱,光合效率下降。玉米叶龄追肥(分4次施氮)其叶面积系数、干物质积累、光合势、净同化率、产量性状、实际库容、库源比、经济系数、光能利用率及能量积累状况显著优于常规施肥(2次施氮)。子粒灌浆期土壤缺氮不仅导致前期光合速率降低,影响干物质积累,而且还限制源供应氨基酸,减少碳水化合物进入子粒。曹敏建认为,玉米适量施用钾肥提高了叶片中可溶性糖、淀粉、蛋白质和氨基酸的含量,从而增加了库容量(包括穗长、穗粗、行粒数和百粒重)。饶立华研究了钾营养对水稻光合器官功能的效应与谷粒产量的影响。结果表明供钾处理叶片乳突大而多,硅化程度增强,故叶片更直立,增加了光合面积,从而提高了产量。

源库状况变化最直接的反映莫过于干物质积累动态。佟屏亚等研究认为,夏玉米干物质积累遵循双 Logistic 方程 $y = k/(1 + ab^{ln(kt-t)/t})$ (y 代表干物质重, t 为时间变量, a 和 b 为参数, k

为最大生长量),我们的研究表明,不同氮用量下,玉米总生物量及粒重的增长均符合 Logistic 方程 $y = k/(1 + a \cdot e^{-bt})$ (y 代表干物质重, t 为时间变量, a, b 为参数, k 为最大生长量)。适量施用氮可使生物产量、子粒产量最大,总生物量及粒重积累的最大增长速率相对较高,最大增长速率出现日期较早;营养体干重依出苗后天数变化符合 $y = axe^{bt}$ (y 代表营养体干重, t 为时间变量, a, b 为参数),适量施用氮可使得营养体干重增长期相对较短,且最大值较高,营养体干重下降期较长,下降速率较快;生物产量依子粒产量和营养体干重动态符合回归方程 $y = e^{(a+b_1x_1+b_2x_2)}$ (y 代表生物产量, X_1, X_2 分别为子粒和营养体产量, a, b_1, b_2 为参数),表明子粒产量和营养体干重对生物产量均有显著作用,施肥中应注意使得较大的粒重增长速率与较大的营养体干重下降速率相结合。

1.2 受施肥调控的玉米养分吸收模式

胡昌浩对夏玉米全生育期各器官的养分含量进行了测定分析,结果表明,各器官氮平均百分含量为叶片 > 茎秆 > 子粒 > 叶鞘;磷平均百分含量为子粒 > 叶片 > 茎秆 > 叶鞘;钾平均百分含量为叶片 > 叶鞘 > 茎秆 > 子粒。不同生育期叶、鞘、茎中氮磷钾百分含量均表现为前期高后期低的趋势,子粒均为灌浆期 > 蜡熟期 > 完熟期。张智猛对高产夏玉米的研究显示,其子粒氮磷钾百分含量表现相反的趋势,即自吐丝后 15 d 始氮磷钾百分含量逐渐增加,直至成熟。张颖分析了北方春玉米不同器官的养分含量,氮为叶片 > 子粒 > 茎秆,磷为子粒 > 叶片 > 茎秆,钾为茎秆 > 叶片 > 子粒。根据我们的研究,不同氮磷钾用量下,玉米对氮磷钾绝对量的积累均符合 Logistic 方程 $y = k/(1 + a \cdot e^{-bt})$ (y 代表氮、磷、钾养分总吸收量, t 为时间变量, a, b 为参数, k 为最大吸收量)。养分用量合理可获得最高的氮磷钾最大吸收速率及最早的最大速率出现日期,施肥量可通过调控这两个参数而影响到植株对养分的积累。不同氮磷钾用量下,玉米吸收氮磷钾比例相对较为稳定,为 1:0.27 ~ 0.28:0.62 ~ 0.74,合理施肥可提高钾素利用效率。

2 受施肥调控的玉米光合特性

2.1 玉米光合途径的特异性

玉米属 C_4 植物,其光合途径与 C_3 植物有明显差异,主要表现为:①叶片结构特点不同。 C_3 植物叶脉没有明显的维管束鞘或细胞极小,且不含叶绿体,而玉米叶脉周围有一层排列紧密的且富含叶绿体的维管束鞘细胞;② C_3 植物中催化 C_3 途径的酶系仅存在于叶肉细胞中,玉米叶肉细胞叶绿体不含 RuBP 羧化酶,却含有活跃的 PEP 羧化酶,而在维管束鞘细胞的叶绿体内,则含有催化 C_3 途径的全部酶系;③ C_3 植物同化 CO_2 只在叶肉细胞中进行,属 C_3 循环,其包括 RuBP 羧化、PGA 还原和 RuBP 再生三个过程,而玉米的光合过程则包括两个相互联系的循环,即在叶肉细胞中发生 PEP 羧化反应后,生成 4 个碳原子的草酰乙酸,然后草酰乙酸从叶肉细胞进入维管束鞘细胞,发生脱羧反应,释放 CO_2 并形成 C_3 化合物,释放的 CO_2 在鞘细胞中进行 C_3 循环,而形成的 C_3 化合物则从鞘细胞回到叶肉细胞,并在转化为 CO_2 受体 PEP,形成一个循环。

玉米光合作用最突出的特点是净光合强度较高,这是由于:①两种光合细胞能够满足同化 CO_2 对能量的需求;②玉米的 PEP 羧化酶活性显著高于 RuBP 羧化酶,对 CO_2 亲和力大,有利于将 CO_2 集中到鞘细胞中去;③ C_4 植物的光呼吸低,损失碳源少;④鞘细胞中合成的蔗糖可以就近输入维管束,使光合作用大大提高。对玉米不同层次叶片进行电镜观察和叶绿素含量测定,结果发现,叶绿体的光合膜系随叶位上升而愈加发达和增高,直至穗叶达到顶峰。张振清等研究表明,玉米叶肉细胞和维管束鞘细胞大量积累淀粉和可溶性糖(包括蔗糖),其中淀粉 95%

以上存在于维管束鞘细胞中,在玉米叶片中,参与蔗糖合成的UDPG焦磷酸化酶和蔗糖磷脂合成酶大部分分布在叶肉细胞中。离体玉米叶肉原生质体饲喂 $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 光照后,90%以上的 ^{14}C 参入到有机酸和氨基酸中,3%~10%参入糖和淀粉中,表明玉米叶肉原生质体具有直接用 CO_2 合成碳水化合物化合物的能力。Sugiyama得出,玉米生物产量与PEP羧化酶活性高度相关。

2.2 受施肥调控的玉米光合特性

施用氮肥可增加玉米叶绿素含量,甚至有人提出利用叶片叶绿素含量预测玉米氮素需求,但Costa认为,施氮对叶绿素的影响仅能维持28 d,其主要通过增加叶面积来提高产量。Greef指出,在叶片含氮量 $0.2 \sim 1.0\text{mgN}/\text{cm}^2$ 范围,叶绿体含量及 CO_2 通量与叶片含氮量呈正相关,PEP羧化酶和RuBP羧化酶活性随施氮量增加而增加,气孔指数则与之无关。Osaki得出,成熟期施氮并不影响叶片RuBP羧化酶活性和叶绿素含量,但增加了PEP羧化酶活性。Palani指出施氮减少了玉米叶片碳水化合物化合物的积累,Tsenova则认为硝酸根可激活碳水化合物及苹果酸合成酶。Shadchina发现缺氮导致玉米叶绿体蛋白复合体LHC1和LHC3分别减少32%和9%,其吸收波长为663.666和678nm的组分减少,吸收波长为672和674nm组分增加。

磷直接参与了光合作用过程,包括光反应和暗反应。光合强度与叶片含磷量成正比,含磷量在0.3%~0.4%范围内光合强度最大,超过0.4%以后光合强度反而下降。叶片含磷量与叶片厚度和呼吸强度成正相关,但对叶绿素无明显作用。缺磷导致玉米叶片RuBP加氧/羧化酶活性下降。

饶立华研究表明,施钾使叶绿体内基粒增多,Hill反应及光合磷酸化活力增强。分蘖末期在叶绿体反应液中添加KCl也可提高非环式光合磷酸化活力,Taiji和Susumu认为施钾有利于叶绿体中类囊体的形成。 K^+ 的存在有利于保持光照下叶绿体及类囊体的跨膜质子梯度,并使叶绿体间质保持 CO_2 同化所需的较高的pH值,因而促进了光合磷酸化及 CO_2 的同化,缺钾导致玉米叶片RuBP加氧/羧化酶含量降低。

3 受施肥调控的玉米氮素代谢

3.1 玉米氮素代谢的特异性

Martin用谷酰胺合成酶抑制剂—蛋氨酸磺基胍处理大麦和玉米叶片时,发现玉米具有较高的转化 NO_3^- 为可溶蛋白质的能力,液泡中积累 NO_3^- 的能力较小。 C_4 植物在叶肉细胞中利用光能进行 NO_3^- 的还原,而在维管束鞘薄壁细胞中进行 CO_2 的还原,但 C_3 植物却在同一种叶肉细胞中进行 NO_3^- 还原和 CO_2 还原。Moore研究指出,玉米铵的同化既可在叶肉细胞又可在维管束鞘细胞中进行,而 C_3 植物铵的同化只在叶肉细胞中进行。业已证明, C_3 植物中80%以上的谷氨酰胺合成酶存在于叶肉细胞的叶绿体中,而玉米谷氨酰胺合成酶几乎是对半地分布在叶肉细胞和维管束鞘细胞中。何新华得出,外源低浓度硝酸根条件下,玉米较大麦能更有效吸收硝酸根,而高浓度硝酸根条件下大麦显著吸收较高量的硝酸根,大麦硝酸还原酶蛋白随硝酸根含量的增加而增加,而玉米则基本保持稳定。

3.2 受施肥调控的玉米氮素代谢

Tsenova比较了硝酸根、铵离子及混合氮源(硝酸根+铵离子)对玉米氮同化的影响,表明所有氮源都增加了谷氨酰胺合成酶活性,其效果为铵离子>混合氮源>硝酸根,该酶活性与叶片可溶蛋白含量呈正相关。Cramer认为铵态氮的施用可导致玉米根部天门冬氨酸累积。Li发现,当玉米根系供应含谷酰胺的硝酸根溶液时,根部硝酸还原酶活性仅为对照的34%,硝酸还原酶蛋白及其mRNA累积,但对地上部该酶活性及其蛋白含量影响很小,采用蛋氨酸磺基胍作

谷酰胺合成酶抑制剂,则引起根及地上部谷酰胺水平下降,对根硝酸还原酶及其 mRNA 含量无影响,但导致地上部该酶活性和该酶蛋白显著下降,而对其 mRNA 无影响。Li 研究表明, NO_3^- 通过调控 NR 蛋白合成而调控 NR 活性,而不是通过抑制或激活 NR 蛋白而起作用。Randall 研究指出,外源 NO_3^- 通过增加稳态硝酸还原酶蛋白水平而增加硝酸还原酶活性,而谷酰胺则通过降低稳态硝酸还原酶蛋白及胞内 NO_3^- 水平而降低硝酸还原酶活性,其它氨基酸的效应与谷酰胺相似,但其它代谢产物则对蛋白质合成影响不大。

4 玉米叶片衰老与调控

4.1 叶片衰老机制假说

叶片衰老最明显的特征是叶绿素含量下降及蛋白质分解,其还表现为光合速率下降及脱落酸含量增加。研究叶片衰老的意义在于:第一,在作物生育后期直接用生长调节物质进行叶面处理,以防止或延缓叶片的衰老;第二,通过栽培方法改善作物生育中后期的水肥管理,使根系维持较长时间的生活力,提高叶片的同化功能;第三,培育延缓叶片衰老的新品种。

叶片衰老机理目前仍很不清楚,主要有以下四种假说:

Molisch 第一个提出衰老的理论,他认为花和果实对营养物的竞争是叶片衰老的原因,这个理论虽然还不尽完善,但在整体植株上是适用的。对离体叶片衰老的解释至今还没有完整的理论。

多数研究认为,叶片衰老受细胞分裂素和脱落酸调控,外源 CTK 具有抑制器官衰老及改变物质流向的作用,ABA 有加速叶片衰老的作用,衰老发生时,ABA 累积。Thimann 等提出植物激素 KT、ABA 等通过影响气孔开闭,进而影响光合作用而影响到叶片的衰老。鉴于气孔的张开与 K^+ 的进入保卫细胞有关, K^+ 的移动是一个需能的过程,因此,光合磷酸化、气孔的开闭和衰老有一定的联系。卢敏华等研究表明,气孔的关闭不是衰老的原因,也不是衰老的结果,在一定条件下,二者可彼此独立地同时并存,即离体叶片的衰老与气孔开闭之间并不存在简单的相关性。

Fridovich 等提出的生物自由基伤害假说,已经在植物衰老和抗逆性机理研究中受到广泛的关注。大量研究表明,植物在衰老过程中以及多种逆境条件下,细胞内活性氧产生与清除之间的平衡会遭受破坏,积累起来的活性氧就会对细胞造成伤害。氧自由基的危害主要在于引发膜质过氧化,造成膜质脱脂和引起膜渗漏。膜质过氧化物丙二醛可使蛋白质分子交联而变性失活。

目前, Ca^{2+} 与衰老的关系已受到重视。Legge 研究指出, Ca^{2+} 可作为膜的稳定剂,抑制乙烯合成酶的活性,从而减少乙烯的生物合成,延缓衰老。Leshem 指出,钙是促进还是抑制乙烯的合成取决于钙在细胞中存在的位置。胞外高浓度的 Ca^{2+} 可稳定原生质膜,延缓膜的衰老过程,因而降低乙烯的生成;而进入细胞内的 Ca^{2+} 则会激活 $\text{Ca}-\text{CaM}$ 第二信使系统,促进一系列酶的活化和细胞膜的膜质过氧化作用,加速乙烯的合成。

4.2 受施肥调控的玉米叶片衰老

Marschner 认为,氮素营养通过影响 GA、CYT 水平来影响叶片衰老。缺氮引起叶片 ABA 水平增加,促进衰老发生。我们的研究结果显示,氮肥用量不足或过量,均加速了生长后期叶面积系数及穗叶叶绿素含量的下降进程,使叶片衰老提早。氮肥用量不足导致玉米穗叶叶肉细胞叶绿体结构性差,维管束鞘细胞碳水化合物累积减少,营养体氮素再分配率过大。而过量供氮则导致生长后期硝酸还原酶活性过高,氮素代谢旺盛,消耗了大量碳水化合物,以至下位叶

不能得到充足的碳水化合物供应而提早脱落,叶肉细胞叶绿体片层结构膨胀,呈“肉汁化”特征,维管束鞘细胞淀粉粒大量消耗,无核淀粉粒出现。Muchow 也得出了与之相似的研究结果。

研究表明,增加供钾水平可延长玉米的灌浆期,从而可增加子粒的千粒重,缺钾则使叶片衰老提早。Huang 等研究了 Ca^{2+} 跨膜运输对黑暗诱导的离体叶片衰老的影响。结果表明,外源 Ca^{2+} 及离子载体 A_{23187} 不影响叶片的衰老过程,专性络合剂 EGTA 显著阻碍叶片的衰老,钙通道阻断剂异博定及离子拮抗剂化镧,钙离子拮抗剂苕红也可阻碍叶片的衰老过程。这进一步表明 Ca^{2+} 跨膜运输是黑暗诱导的玉米离体叶片衰老发生的关键。缺镁条件下,植物的生长变慢,叶绿素含量下降,而超氧化物歧化酶、过氧化物酶的酶活性大幅度增强。自由基清除酶系统活性的增加表明缺镁时自由基(特别是 O_2^- 和 H_2O_2)的大量产生和累积。Cakmak 等(1988)研究表明锌能够稳定膜蛋白的结构和功能,降低 NADPH 氧化酶和过氧化物酶的活性而提高超氧化物歧化酶的活性,最终减少 O_2^- 的数量,从而间接影响乙烯的含量。

5 总评

近 20 年来,玉米营养生理研究十分活跃,进展迅速。研究热点集中在环境胁迫(如干旱、缺素、盐化等)下玉米的生理变化,且属纯基础性的研究较多,如 C_3 、 C_4 植物营养比较学,光合作用和氮素代谢中酶区隔化及其定位等。而从高产更高产的角度出发,探索施肥条件下玉米生理响应如根际和根系特性、碳氮代谢响应及其二者协调机制以及叶片衰老机理与施肥调控等则很少报导;对玉米源库动态和养分吸收的研究仅作描述性的研究,很少深入到量化模拟水平。这些问题的研究,是对高产理论和植物营养研究的进一步丰富,实践上为实现三高农业、指导玉米高产施肥奠定理论基础。