植物营养与肥料学报 2000,6(2):220～226
Plant Nutrition and Fertilizer Science

种子钼对冬小麦硝酸还原酶活性、干物质重及产量的影响

喻　敏,王运华,胡承孝
(华中农业大学微量元素研究室,武汉 430070)

提要:在酸性黄棕壤上,研究了种子钼对冬小麦幼苗 NRA(硝酸还原酶活性)、拔节期地上部干物质重和小麦子粒产量的影响。结果表明,不管施钼与否,苗期 NRA 与种子钼含量呈极显著正相关。拔节期地上部干物质重与种子钼含量呈极显著正相关,但施钼以后无明显相关性。小麦子粒产量与种子钼含量无显著相关性。种子钼处理(种子钼加土壤有效钼)对大多数品种的幼苗 NRA、拔节期干物质重和子粒产量,均比施钼处理极显著降低。这些表明,种子钼对植物体的生长有一定作用,但不足以保证冬小麦正常生长发育并获得高产。因此,在施钼是在缺钼土壤上矫正缺钼、促进冬小麦生长发育、获得高产的必要措施之一。

关键词:种子钼;施钼;硝酸还原酶活性(NRA);地上部干物质;产量
中图分类号:S512.1;S143.7　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1008-505X(2000)02-0220-07

钼是高等植物必需的微量元素之一。尽管植物对钼的需要量很小,钼在植物体通过钼酶发挥着重要的作用。硝酸还原酶是催化硝态氮同化限速步骤的重要钼酶[1]。缺钼抑制硝酸还原酶活性,阻碍硝态氮的同化。冬小麦缺钼出现的症状是:叶片褪绿,从中部叶向上发展,叶片中上部出现水渍状,并有排列整齐的黄白色斑点,严重时点连成片,然后叶片枯黄,分蘖少或分蘖枯死,发育延迟,导致减产[2]。由于植物对钼的需要量少,有人提出可以通过提高种子钼含量来满足植株对钼的需要并获得满意产量,不需施用钼肥[3,4]。为此,我们以缺钼土壤进行土培试验,研究了种子钼含量对冬小麦 NRA、地上部干物质累积及产量的影响,为小麦施钼提供依据。

1　材料与方法

1.1　小麦种子

选择了黄河与长江流域广泛种植的 34 个冬小麦品种,种子由华中农业大学小麦遗传育种研究室和湖北省农业科学院粮作所提供,其种子钼含量见表 1。

1.2　试验设计

试验采用土培法。土壤采自湖北省新洲县,为酸性黄棕壤,其基本农化性状为:pH(水堤)5.64,有机质 15.5g·kg^{-1},速效 N、P、K 分别为 8.51、8.11、120.6mg·kg^{-1},有效钼 0.112mg·kg^{-1}。

试验设施钼(肥料钼 0.13mg·kg^{-1} + 土壤有效钼 0.112mg·kg^{-1} + 种子含的钼)和种子钼(土壤有效钼 0.112mg·kg^{-1} + 种子含的钼)2 个处理,重复 4 次。试验用瓦氏盆,内衬聚乙烯薄膜,每盆装土 3kg,施入 N 0.2g·kg^{-1},P_2O_5 0.15g·kg^{-1},K_2O 0.2g·kg^{-1}和无钼 Arnon 微量营养元素液 1mL;在拔节期和抽穗期各

收稿日期:1999-05-21
基金项目:国家自然科学基金、国家教委博士点基金和农业部"九.五"重点项目资助
作者简介:喻敏(1971—),女,博士研究生,现在华中农业大学资源环境与农业化学系工作。

追施 N 0.05g·kg^{-1}。以$(NH_4)_2SO_4$,KH_2PO_4 和 KCl 为肥源,所有肥料均为分析纯试剂。

表 1　冬小麦品种种子钼含量(μg·g^{-1})

Table 1　Background value of seed Mo content of winter wheat cultivars

品种 Cultivar	钼含量 Mo Content	品种 Cultivar	钼含量 Mo Content	品种 Cultivar	钼含量 Mo Content	品种 Cultivar	钼含量 Mo Content
97001	0.106	97010	0.150	97019	0.112	97028	0.115
97002	0.138	97011	0.101	97020	0.172	97029	0.468
97003	0.142	97012	0.146	97021	0.057	97030	0.170
97004	0.144	97013	0.219	97022	0.118	97031	0.388
97005	0.076	97014	0.080	97023	0.063	97032	0.278
97006	0.104	97015	0.136	97024	0.070	97033	0.322
97007	0.111	97016	0.088	97025	0.130	97034	0.319
97008	0.128	97017	0.122	97026	0.094		
97009	0.107	97018	0.090	97027	0.435		

1997 年 11 月 15 日播种,整个生育期间用去离子水浇灌,活动玻璃钢防雨棚遮雨,及时间苗,定苗 6 株。

1.3　分析测定方法

植物样经 550℃灰化 10h,溶解于 2mol·L^{-1} H_2SO_4 后,采用示波极谱法测定钼含量[5]。在苗期(1998 年 1 月 19 日)取 0.5g 鲜叶于液氮速冷后低温冷藏,按陈薇和张德颐[6]、林振武、孙惠珍和陈敬祥[7]的方法测定硝酸还原酶活性。拔节期(1998 年 2 月 25 日)取地上部和干物质重,小麦成熟后收获,得到产量。采用 SAS 6.03 进行统计分析。

2　结果与分析

2.1　种子钼对冬小玫不同品种幼苗 NRA 影响

冬小麦品种种子钼含量相差很大,最少为 0.057μg·g^{-1},最多可达 0.468μg·g^{-1},相差 8.2 倍(表 1)。由于钼是硝酸还原酶的重要组成,种子钼含量的不同引起 NRA 的差异很大。

种子钼处理下,叶片 NRA(NO_2^-)在 138.4 和 1411.0 nmol·g^{-1}·h^{-1},FW 之间(表 2)。种子钼含量高的品种幼苗 NRA 有较高的趋势,种子钼含量低的品种幼苗 NRA 有较小的趋势。相关分析表明,幼苗 NRA 与种子钼含量呈极显著正相关($r=0.6697$, $n=31$, $p<0.01$)。表明种子钼对幼苗 NRA 有较大影响。

表 2 还看出,施钼后,种子钼对幼苗 NRA 仍有影响。幼苗 NRA 与种子钼含量呈极显著正相关($r=0.577$, $n=31$, $p<0.01$)。这表明外源供钼情况下,种子钼对幼苗 NRA 的作用仍然不可忽视。尽管种子钼对冬小麦 NRA 及生长发育有一定作用,但比施钼的作用相对较小。种子钼处理的大多数品种 NRA 极显著低于施钼处理,如 97031 种子钼处理 NRA 仅为施钼处理的 23.5%,有 9 个冬小麦品种种子钼处理 NRA 达不到施钼处理的一半。表明种子钼含量是很有限的,它的不足成为硝酸还原酶发挥生理功能的限制因子,使硝态氮还原受阻,氮代谢能力减弱,必然影响冬小麦的生长。需要说明的是,由于测定 NRA 是用的鲜

样,叶片含水量必然有差异,有时可能较大,这是测定误差的主要原因,加上磨样提取的先后不一,测定过程也可能产生误差。这些误差的综合,以致出现如97029种子钼含量最高,但NRA并不是最高;97021种子钼量最低,但NRA不是最低的现象。但是,31个小麦品种同时测定NRA属于大样本,其测定结果的统计处理得出的规律性,不是个别数据的波动所能动摇的。

表2 种子钼对冬小麦不同品种NRA(NO_2, nmol·g^{-1}·h^{-1}, FW)的影响(n=3)

Table 2 Effect of Mo on NRA of winter wheat cultivars under seed molybdenum and molybdenum application(NO_2, nmol·g^{-1}·h^{-1}, FW)(n=3)

品种 Culti.	种子钼 Seed Mo	施钼 Mo Appli.	品种 Culti.	种子钼 Seed Mo	施钼 Mo Appli.	品种 Culti.	种子钼 Seed Mo	施钼 Mo Appli.
97001	265.6±19.5B	714.4±83.0A	97013	583.2±3.2B	725.8±7.0A	97025	190.2±11.1B	608.6±36.5A
97002	198.2±0.2A	205.2±9.0A	97014	494.8±86.3B	1502.9±53.0A	97026	—	—
97003	—	—	97015	138.4±19.6B	262.6±19.0A	97027	1240.8±29.7B	2303.0±440.4A
97004	593.6±50.0B	808.6±90.2A	97016	207.4±4.4B	529.2±58.9A	97028	210.8±19.0B	712.6±97.8A
97005	192.8±1.8B	270.6±9.1A	97017	460.1±15.9B	1021.2±119.0A	97029	1024.8±76.3B	1532.8±10.3A
97006	246.2±44.9B	448.6±24.6A	97018	246.6±5.6B	574.9±10.5A	97030	492.4±43.7B	987.2±56.9A
97007	195.8±38.7B	386.6±28.0A	97019	183.0±8.5B	349.9±3.5A	97031	276.0±39.8B	1174.2±23.9A
97008	225.6±26.5B	563.8±60.4A	97020	518.9±17.9B	1596.0±63.8A	97032	—	—
97009	163.6±31.6B	539.8±64.5A	97021	183.2±10.6B	722.4±37.9A	97033	200.6±28.1B	513.2±67.1A
97010	218.8±15.0B	260.2±12.4A	97022	261.2±12.1B	449.8±45.7A	97034	376.2±69.7B	792.4±28.7A
97011	239.4±28.2B	258.9±57.8A	91023	370.0±28.1B	1008.6±314.6A			
97012	320.0±58.9B	578.6±58.9A	97024	228.0±76.3B	870.6±39.7A			

相同字母表示差异不显著。

Means with the same letter did not differed significantly in the treatments.

2.2 钼对冬小麦不同品种拔节期地上部干物质累积的影响

种子钼对冬小麦的生长有一定作用,在拔节期地上部干物质重与种子钼含量呈极显著正相关($r=0.4396, n=34, p<0.01$)。施钼后,种子钼的作用显得微弱,与小麦地上部干物质重二者无明显相关性,到拔节期种子钼处理的大多数品种出现缺钼症状,地上部干物质累积受到很大影响。如以施钼处理的干物质重为100,比较种子钼处理对干物重的影响,列于表3。与施钼相比,所有品种种子钼处理干物质累积量均显著降低,大多数品种呈极显著降低。有10个品种下降40%以上,品种97021下降67%,即使是种子钼含量高达0.468μg·g^{-1}的品种97029,拔节期地上部干物质累积也减少33.5%,表明仅有种子钼条件下,植株处于缺钼状态。

2.3 种子钼对冬小麦不同品种种子产量的影响

由于品种特性原因的差异,各品种绝对产量差异较大。为便于比较,特采用相对产量,以施钼产量为100,比较种子钼对产量的影响(表4)。结果表明,种子钼对小麦不同产量的影响很小,种子钼含量高的品种子粒产量不一定高,相关分析表明种子钼与小麦子粒产量之间无明显相关性。种子中钼营养的不足影响大多数品种的正常生长,供试的34个冬小麦品种,有32个品种均因施钼而增产;不施钼的小麦产量仅为施钼处理的55%~90%,其中品种97010和97014分别为施钼处理的52.3%和51.7%,有20个品种因缺钼而产量显著或极显著下降。97001和97003在施钼后呈减产趋势,可能与冬小麦品种对钼营养反应的基

3 讨论

3.1 钼与钼酶及钼辅因子紧密相关,极为重要。钼和钼嘌呤组成有活性的辅助因子,它是钼酶催化中心[8,9],对高等植物来说,钼辅因子是必需的,它的缺失将引起所有钼酶失活,造成致死效应。钼酶涉及植物体的多种代谢途径:硝酸还原酶催化无机氮同化的关键步骤[1],黄嘌呤脱氢酶催化嘌呤代谢[9,10],最近有报道醛氧化酶催化光敏色素,吲哚乙酸和脱落酸生物合成的最后一步[11~13]。因此,营养介质缺钼将导致植物因基本代谢功能的受阻而受害。

在钼酶中,研究最多的是硝酸还原酶,它是无机氮同化的限速酶,其活性中心是钼及钼辅因子。钼制约着硝酸还原酶的生物活性,硝酸还原酶活性的大小控制着氮代谢强弱。钼与硝酸还原酶及氮代谢的这种关系已得到公认。在我们的试验中,供试土壤和小麦种子含有一定钼,植株才得以生存。然而,种子钼含量毕竟有限,在作物生长条件改善和栽培技术提高,其中包括增施化学氮肥的条件下,仅靠作物种子的钼不可能维持钼酶活性的提高。正与许多研究表明的钼促进氮代谢的结果一致[12,14],此时,施钼就成为很必要的了。

3.2 如同所有作物一样,冬小麦对钼的吸收累积量是随着生育进程而增加。在初始阶段,种子钼的多少对冬小麦幼苗的作用比较明,随着生育进程的推移,因其量微逐步不能满足冬小麦生育的需求,而处于次要的地位。正如本试验表明的,在拔节期,种子钼含量的影响退居更次要地位。试以97001,97002,97001,97010,98014,97032品种为例,采用差异法,可框算出种子钼、肥料钼对小麦秸秆及种子带走的钼的贡献大小。计算的方法是:某一种冬小麦品种,在缺钼条件下(即种子钼处理)获得的生物学产量(秸秆+子粒)中的钼来自播种的种子钼和土壤有效钼,则施钼处理获得的生物学产量的钼减去种子钼处理带走的钼等于来自肥料的钼;播种种子中钼、土壤有效钼、肥料构成生物学产量中含钼的份额(%),即为供钼率或贡献率(表5)。试验中每盆留小麦6株,种子提供的钼(种子钼含量×种子重量)只有0.1μg左右,施钼处理小麦吸收的钼(生物学产量×钼含量)为4~6μg左右,种子含有的钼即使全部再利用,其供钼率只有1%左右,对满足小麦产量的需求是不足的,这就要求绝大部分(99%左右)的钼来自土壤和肥料,而非种子。那么,是否可以进一步提高种子含钼量改善冬小麦的钼营养呢?要回答这个问题,首先要考虑的是,从食品卫生学角度,小麦子粒含钼量以0.33~0.64$\mu g \cdot g^{-1}$为宜[15],即使种子含钼量提高至0.66$\mu g \cdot g^{-1}$,千粒重以40克计算,6粒冬小麦种子含有的钼也只有0.0264μg,距离高产(如本试验处理)带走钼量相差甚远,显然是不够的。故通过提高种子钼含量以大幅度改善钼营养显然是不现实的。为了提高产量,改善品质,就应该让小麦生长在含钼充足的介质中。由于酸性土壤有效钼含量低,钼肥的施用可以迅速改善土壤钼营养,满足冬小麦对钼的需求,发挥冬小麦高产优质的潜力。本盆栽试验中,钼肥提供钼0.39mg中,小麦利用1~3μg左右,尽管不到施肥量的1%,但对小麦的贡献率达15%~60%左右。而在生产中,钼酸铵的用量300$g \cdot hm^{-2}$以内,远小于盆栽试验施用量,肥料提供的这部分钼,正是冬小麦高产优质的关键之一。

3 讨论

3.1 钼与钼酶及钼辅因子紧密相关,极为重要。钼和钼嘌呤组成有活性的辅助因子,它是钼酶催化中心[8,9],对高等植物来说,钼辅因子是必需的,它的缺失将引起所有钼酶失活,造成致死效应。钼酶涉及植物体的多种代谢途径:硝酸还原酶催化无机氮同化的关键步骤[1],黄嘌呤脱氢酶催化嘌呤代谢[9,10],最近有报道醛氧化酶催化光敏色素,吲哚乙酸和脱落酸生物合成的最后一步[11~13]。因此,营养介质缺钼将导致植物因基本代谢功能的受阻而受害。

在钼酶中,研究最多的是硝酸还原酶,它是无机氮同化的限速酶,其活性中心是钼及钼辅因子。钼制约着硝酸还原酶的生物活性,硝酸还原酶活性的大小控制着氮代谢强弱。钼与硝酸还原酶及氮代谢的这种关系已得到公认。在我们的试验中,供试土壤和小麦种子含有一定钼,植株才得以生存。然而,种子钼含量毕竟有限,在作物生长条件改善和栽培技术提高,其中包括增施化学氮肥的条件下,仅靠作物种子的钼不可能维持钼酶活性的提高。正与许多研究表明的钼促进氮代谢的结果一致[12,14],此时,施钼就成为很必要的了。

3.2 如同所有作物一样,冬小麦对钼的吸收累积量是随着生育进程而增加。在初始阶段,种子钼的多少对冬小麦幼苗的作用比较明,随着生育进程的推移,因其量微逐步不能满足冬小麦生育的需求,而处于次要的地位。正如本试验表明的,在拔节期,种子钼含量的影响退居更次要地位。试以97001,97002,97001,97010,98014,97032品种为例,采用差异法,可框算出种子钼、肥料钼对小麦秸秆及种子带走的钼的贡献大小。计算的方法是:某一种冬小麦品种,在缺钼条件下(即种子钼处理)获得的生物学产量(秸秆+子粒)中的钼来自播种的种子钼和土壤有效钼,则施钼处理获得的生物学产量的钼减去种子钼处理带走的钼等于来自肥料的钼;播种种子中钼、土壤有效钼、肥料构成生物学产量中含钼的份额(%),即为供钼率或贡献率(表5)。试验中每盆留小麦6株,种子提供的钼(种子钼含量×种子重量)只有0.1μg左右,施钼处理小麦吸收的钼(生物学产量×钼含量)为4~6μg左右,种子含有的钼即使全部再利用,其供钼率只有1%左右,对满足小麦产量的需求是不足的,这就要求绝大部分(99%左右)的钼来自土壤和肥料,而非种子。那么,是否可以进一步提高种子含钼量改善冬小麦的钼营养呢?要回答这个问题,首先要考虑的是,从食品卫生学角度,小麦子粒含钼量以0.33~0.64$\mu g \cdot g^{-1}$为宜[15],即使种子含钼量提高至0.66$\mu g \cdot g^{-1}$,千粒重以40克计算,6粒冬小麦种子含有的钼也只有0.0264μg,距离高产(如本试验处理)带走钼量相差甚远,显然是不够的。故通过提高种子钼含量以大幅度改善钼营养显然是不现实的。为了提高产量,改善品质,就应该让小麦生长在含钼充足的介质中。由于酸性土壤有效钼含量低,钼肥的施用可以迅速改善土壤钼营养,满足冬小麦对钼的需求,发挥冬小麦高产优质的潜力。本盆栽试验中,钼肥提供钼0.39mg中,小麦利用1~3μg左右,尽管不到施肥量的1%,但对小麦的贡献率达15%~60%左右。而在生产中,钼酸铵的用量300$g \cdot hm^{-2}$以内,远小于盆栽试验施用量,肥料提供的这部分钼,正是冬小麦高产优质的关键之一。

表 5　冬小麦不同品种带走的钼及其平衡

Tabel 5　Estimation on supply and removal of molybdenum in winter wheat cultivars

品种 Cultiv.	处理 Treat.	植株带走的钼 Mo absorped by plant			来自种子的钼 Mo from seed				来自土壤的钼 Mo from soil		来自肥料的钼 Mo from ferti.	
		生物学产量 Weight (g/pot)	含钼量 Mo content (μg/g)	吸收钼量 Mo accumu. (μg/pot)	含钼量 Mo content (μg/g)	千粒重 Weight of kilograin (g)	供钼量 Amount of Mo supply (g/pot)	供钼率 Amount of Mo supply (%)	供钼量 Amount of Mo supply (μg/pot)	供钼率 Amount of Mo supply (%)	供钼量 Amount of Mo supply (μg/pot)	供钼率 Amount of Mo supply (%)
97001	-Mo	45.11	0.0895	4.036				0.47	4.017	99.53		
	+Mo	47.18	0.1110	5.256	0.106	30.4	0.0193	0.37	4.017	76.40	1.220	24.3
97002	-Mo	43.40	0.0824	3.577				0.95	3.543	99.05		
	+Mo	45.95	0.0942	4.327	0.138	41.4	0.0340	0.78	3.543	81.90	0.750	17.3
97003	-Mo	70.47	0.0494	3.485				1.00	3.450	99.00		
	+Mo	67.21	0.0802	5.390	0.142	41.1	0.0350	0.65	3.450	64.00	1.905	35.3
97010	-Mo	34.99	0.0620	2.171				1.14	2.150	98.86		
	+Mo	54.28	0.0909	4.934	0.150	27.4	0.0247	0.50	2.150	43.60	2.763	56.0
97014	-Mo	40.79	0.0706	2.880				0.55	2.860	99.45		
	+Mo	57.40	0.0896	5.141	0.080	32.9	0.0158	0.31	2.860	55.60	2.761	44.0
97032	-Mo	58.17	0.0558	3.247				2.53	3.165	97.47		
	+Mo	79.60	0.0757	6.025	0.278	49.2	0.0821	1.36	3.165	52.53	2.778	46.1

参 考 文 献

[1] Hageman R H. Intergration of nitrogen assimilation relation to yields[A]. *In*: Hewitt E J and Cutting C V(eds.). Nitrogen assimilation of plants[C]。Proc. 6th Long Ashton Symp., Bristol, U.K.19～22 Sept.1997,1979.591～611.

[2] 王运华,魏文学,胡承孝,谭启玲.钼肥对冬小麦的增产效果[J].土壤肥料,1997,(3):11.

[3] Gurley W H. and Giddens J. Factors affecting uptake, yield response, and carry over of molybdenum on soybean seed [J].Agron. J.,1969,61:1～9.

[4] 毛知耘.肥料学[M].北京:中国农业出版社,1997.230.

[5] 万耀星,刘雄德.土壤有效钼及植物钼的示波极谱法测定[J].土壤通报,1988,(1):43～46.

[6] 陈徽,张德颐.植物组织中硝酸还原酶的提取、分离和纯化[J].植物生理学通讯,1980,(4):45～49.

[7] 林振武,孙惠珍,陈敬祥.硝酸还原酶活力的体外测定[J].植物生理学通讯,1985,(3):33～35.

[8] Hille R. The mononuclear molybdenum enzymes[J].Chem.Rev.,1996,96:2757～2816.

[9] Pateman J A, Cove D J, Rever B M and Roberts D B. A common co-factor for nitrate reductase and xanthine dehydrogenase which also regulates the synthesis of nitrate reductase[J].Nature,1964,20:58～60.

[10] Nguyen J. Plant xanthine dehydrogenase: its distribution, properties and function[J].Physiol. Veg., 1986,24:263～281.

[11] Walker-Simmon M, Kudrna D A. Reduced accumulation of ABA during water stress in a molybdenum co-factor mutant of barley[J].Plant Physiol.,1989, 90:728～733.

[12] Taylor I B. Genetics of ABA synthesis[A]. *In*:Davies W J, Jones H G(eds).Abscisic acid, physiology and biochemistry [M].Bios Publishers,Oxford, 1991.23～27.

[13] Koshiba T, Saito E, Yamamoto N and Sato M. Purification and properties of flavin and molybdenum containing aldegyde oxidase from coleptyles of maize[J].Plant Physiol., 1996,110:781～789.

[14] 胡承孝,王运华,魏文学.黄棕壤有效钼水平对冬小麦产量结构及叶绿素,可溶性糖的影响[J].土壤肥料,1998,(1):19～22.

[15] 王夔.生命科学中的微量元素(上册)[M].北京:中国计量出版社,1991.272～293.

Influence of seed molybdenum on nitrate reductase activity, shoot dry matter and grain yield of winter wheat cultivars

YU Min, WANG Yun-hua, HU Cheng-xiao

(*Labor. of Trace Element, Dept. of Resour., Environ. and Agrochem., Huazhong AU, Wuhan* 430070)

Abstrast: The influences of seed molybdenum on nitrate reductase activity(NRA) in seedling stage, shoot dry matter in stem elongation stage and grain yields in harvesting stage were compared with molybdenum application among 34 winter wheat cultivars grown on acid yellow brown earths. Seedling NRA(Table 2) was significantly and postitively correlated with seed molybdenum content(Table 1) regardless of further molybdenum application. The correlation of shoot dry matter in stem elongation stage to seed molybdenum content were also significant under molybdenum deficiency but not after molybdenum application. No significant relationships were observed between grain yields and seed molybdenum. However, seedling NRA, shoot dry matter in stem elongation stage and grain yields for most cultivars(Table 2～4)were significantly decreased on comparing to molybdenum application. These showed that seed molybdenum has some roles in seedling growth, but it was not sufficient to complete the whole life of plant(Table 5). Therefore molybdenum must be applied in order to get satisfactory grain yields from most cultivars.

Key words: seed molybdenum; shoot dry matter; NRA; grain yields