

不同施肥方式对夏玉米碳水化合物代谢 关键酶活性的影响

张超男¹, 赵会杰^{2*}, 王俊忠³, 付晓记²

(1 河南农业大学资源与环境学院, 河南郑州 450002; 2 河南农业大学生命科学学院, 河南郑州 450002;

3 河南省农学会, 河南郑州 450000)

摘要:以郑单 958 为材料, 研究了 4 种不同施肥方式(种沟施肥(T1)、种沟施肥+小口期追氮(T2)、种沟施肥+拔节期追氮+大喇叭口期追氮(T3)、控释肥(T4))对夏玉米碳水化合物代谢中几种关键酶活性及产量性状的影响。结果表明, 在本试验所采用的施肥方式中, T3 处理不仅有利于提高植株地上部干重、叶面积指数、叶片中蔗糖磷酸合成酶活性, 使源端保持较强的同化物供应能力; 而且可以提高子粒蔗糖合成酶和酸性转化酶的活性, 有利于库端保持较高的同化物转化能力。该处理产量性状得到改善, 获得较高的穗粒数、千粒重和单位面积产量。

关键词:夏玉米; 施肥方式; 碳水化合物代谢; 产量

中图分类号: S513.06

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2008)01-0054-05

Effect of different fertilization methods on activities of key enzymes in carbohydrate metabolism of summer maize

ZHANG Chao-nan¹, ZHAO Hui-jie^{2*}, WANG Jun-zhong³, FU Xiao-ji²

(1 College of Resources and Environment, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2 College of Life Science, Henan

Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 3 Agronomy Institute of Henan Province, Zhengzhou 450000, China)

Abstract: A field experiment using hybrid Zhengdan 958 was conducted to study the effect of different fertilization methods on activities of several key enzymes in carbohydrate metabolism and grain yield of summer maize. The fertilization methods used in the study were fertilizing in seed furrow (T1), fertilizing in seed furrow + topdressing nitrogen at small bugle stage (T2), fertilizing in seed furrow + topdressing nitrogen at jointing stage + topdressing nitrogen at big bugle stage (T3) and using controlled-release fertilizer (T4). The results showed that T3 not only increased shoot dry weight, leaf area index (LAI) and activity of sucrose phosphate synthase (SPS) in leaves, but also enhanced activities of sucrose synthase (SS) and acid invertase (AI) in seeds, indicating that T3 treatment could enhance both carbohydrate supply ability of leaves and conversion ability of seeds. Therefore, yield parameters were improved and higher grain number per ear and grain yield per unit area were obtained by the fertilization method of T3 treatment.

Key words: summer maize; fertilizing methods; carbohydrate metabolism; yield

随着生产和栽培条件的改善, 人们对玉米产量增长提出了新的要求。尤其是目前我国农村劳动力大量向城市转移, 如何寻找既能保证高产, 又能简化田间操作的施肥方式, 已成为研究者关注的问题。玉米产量形成的物质基础, 一方面取决于叶片的碳

水化合物供应能力, 另一方面取决于子粒对碳水化合物的转化与积累能力。有关施肥对玉米产量的影响报道很多^[1-2], 认为施肥能显著提高玉米产量, 但多侧重于不同施肥量对玉米产量的影响, 很少涉及同一施肥量条件下不同施肥方式对其的影响。在叶

收稿日期: 2007-01-31 接受日期: 2007-05-24

基金项目: 国家粮食丰产科技工程项目(2004BA520A06-2)资助。

作者简介: 张超男(1983—), 女, 河南睢县人, 硕士研究生, 主要从事作物营养生理研究。Tel: 13693714319, E-mail: zcn1024@163.com

* 通讯作者 Tel: 0371-63555790, E-mail: zhaohj303@163.com

肉细胞中,卡尔文循环产生的磷酸丙糖(TP)有两种命运,其一是在叶绿体中形成淀粉,其二是通过磷酸运转器进入细胞质合成蔗糖(Suc)^[3]。将玉米SPS的cDNA转入番茄,转基因番茄叶片中SPS活性增加6倍,淀粉合成显著下降。可见通过提高SPS活性,可以明显改变淀粉和蔗糖之间的平衡,调节叶片的蔗糖供应能力^[4]。蔗糖由源叶运到库(胚乳)细胞后,在那里转化为淀粉积累起来,其代谢途径已基本清楚^[5]。蔗糖在从韧皮部向胚乳细胞的运输期间并不发生分解,到达胚乳细胞后,首先在细胞质中由蔗糖合成酶(SS)将其分解,形成果糖(Fru)和尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG),此步反应中虽然不排除转化酶的作用,但相比之下其活性是较小的。UDPG在UDPG焦磷酸化酶(UDPGPPase)的作用下转化为1-磷酸葡萄糖(G-1-P),G-1-P进入淀粉体后,在ADPG焦磷酸化酶(ADPGPPase)和淀粉合成酶的作用下,形成淀粉。然而,关于不同施肥方式对高产夏玉米碳水化合物代谢的调节效应研究较少,对不同施肥方式的增产机理了解不够深入,致使在指导施肥中还存在一定的盲目性。本试验研究了不同施肥方式对高产夏玉米碳水化合物代谢中几种关键酶活性及产量的影响,旨在为寻找既高产又高效的施肥方式提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

田间试验于2006年在河南省温县祥云镇试验田进行。土壤为中壤质潮土,耕层(0—20 cm)有机质含量19.09 g/kg、碱解氮121.81 mg/kg、速效磷37.22 mg/kg、速效钾89.67 mg/kg。供试夏玉米(*Zea mays*)品种为郑单958。

试验设5个处理:1)不施肥对照(CK);2)种沟施肥,随播种开沟施入磷酸二铵300 kg/hm²、氯化钾300 kg/hm²和尿素750 kg/hm²(T1);3)种沟施肥+小喇叭期追氮,随播种开沟施入磷酸二铵300 kg/hm²、氯化钾300 kg/hm²,小喇叭口期追施尿素750 kg/hm²(T2);4)种沟施肥+拔节期追氮+大喇叭口期追氮,随播种开沟施入磷酸二铵300 kg/hm²、氯化钾300 kg/hm²,拔节期追施尿素300 kg/hm²,大喇叭口期追施尿素450 kg/hm²(T3);5)施控释肥,随播种开沟施入1333 kg/hm²控释肥(N:P₂O₅:K₂O=22:9:9)尿素232 kg/hm²,氯化钾100.05 kg/hm²(T4)。除对照外,每个处理的施肥量相同,均为N 400 kg/hm²、P₂O₅ 120 kg/hm²、K₂O 180 kg/hm²。采用随即

区组排列,重复4次。小区面积21.42 m²,5行区,行长7 m,行距76.5 cm(平均),株距20 cm,种植密度84000株/hm²。

播种前拔除播种带麦茬,2006年6月3日开沟均匀摆播,每穴2粒,肥料随播种施入沟内(种子之间),播种深度5—6 cm。足墒下种,5至6叶期定苗。生长期内浇水两次。田间除草及植保措施等统一按超高产管理要求进行。9月16日收获,生育期105 d。

1.2 测定项目及方法

从播种后第35 d起,每隔10 d取样1次,进行相关生理指标测定。前期取最新完全展开叶,孕穗后取穗位叶,授粉后取雌穗中部子粒作为样品。同时测定各处理的叶面积指数和植株地上部干重。

1.2.1 蔗糖合成酶(SS)、蔗糖磷酸合成酶(PPase)活性 参照於新建^[6]的方法并稍加改进。酶液提取:取1 g左右预冷的玉米子粒(SS取0.5 g左右预冷剪碎的去主叶脉的玉米叶片),加4 mL缓冲液(A(50 mmol/L Tris-HCl, pH 7.0、10 mmol/L MgCl₂、2 mmol/L EDTA-Na₂、20 mmol/L 巯基乙醇、2%乙二醇)于预冷的研钵中冰浴快速研磨成糊状,倒入离心管中,在低温冷冻离心机上4℃ 10000 r/min离心30 min,得上清液用于酶活性测定。

SS活性的测定:在总体积0.15 mL的反应介质(含50 mmol/L Tris-HCl, pH 7.0、10 mmol/L MgCl₂、10 mmol/L 果糖、3 mmol/L UDPG)中,加入100 μL酶液,30℃水浴中反应10 min,加入2 mol/L NaOH 0.05 mL,沸水煮10 min,流水冷却。再加入1.5 mL浓盐酸和0.5 mL 0.1%的间苯二酚,摇匀后置于80℃水浴保温10 min,冷却后于480 nm处比色测定蔗糖的生成。活性单位以(蔗糖 nmol/(g·min)),FW表示。

SPS活性的测定:在蔗糖合成酶反应体系中用10 mmol/L 果糖-6-磷酸取代10 mmol/L 果糖,其余均按蔗糖合成酶的方法。活性单位以(蔗糖 μmol/(g·h)),FW表示。

1.2.2 子粒酸性转化酶(AI)活性测定 参照赵智中的方法^[7]并稍加改进。酶液提取:取3粒玉米子粒,用预冷的蒸馏水在冰浴中研磨成匀浆,定容至100 mL,在冰箱中浸提3 h,4℃下4000 r/min离心15 min,上清液即为酶的粗提液。吸酶液2 mL,放入试管中(以煮沸酶液10 min钝化酶的试管作对照),加入pH 6.0的磷酸缓冲液5 mL及10%蔗糖溶液1 mL,在37℃水浴中保温30 min,取出后立即吸取2 mL加入1.5 mL 3,5-二硝基水杨酸试剂,沸水浴中

煮沸 5 min,冷却定容至 20 mL,测定 540 nm 波长下的 OD 值。活性单位以[葡萄糖 nmol/(g·min)]FW]表示。

以上所有测定均重复 3 次。数据处理采用 EXCEL 和 DPS 数据处理系统,并用 LSD 法进行方差分析和多重比较。

2 结果与分析

表 1 不同施肥方式对夏玉米地上部干重的影响

Table 1 Effect of different fertilization methods on shoot dry weight of summer maize

处理 Treat.	播种后天数 Days after sowing (d)					
	35	45	55	65	75	85
CK	4.60 ± 0.07 a	57.89 ± 1.34 a	153.85 ± 20.49 a	283.96 ± 9.41 a	405.81 ± 4.77 a	445.70 ± 4.41 a
T1	6.43 ± 0.14 b	86.73 ± 1.74 b	178.97 ± 13.67 ab	312.94 ± 10.27 b	414.60 ± 8.43 ab	457.68 ± 9.22 ab
T2	5.50 ± 0.14 c	93.67 ± 1.66 c	191.13 ± 11.28 ab	313.06 ± 3.79 b	415.80 ± 4.24 ab	469.40 ± 11.14 abc
T3	8.09 ± 0.26 e	111.49 ± 3.99 e	251.85 ± 8.36 c	329.24 ± 10.91 b	459.06 ± 6.15 c	498.71 ± 17.59 d
T4	6.92 ± 0.22 d	102.78 ± 3.59 d	249.27 ± 18.44 c	318.49 ± 17.72 b	455.44 ± 9.50 c	487.69 ± 2.47 cd

注 (Note): 不同字母表示差异达 5% 显著水平,下同。Different letters means significant at 5% level, and the same symbol is used for other tables.

2.2 不同施肥方式对夏玉米叶面积指数的影响

表 2 表明,除播后 35 d,叶面积指数(LAI)T1 > T2 外,其他时期各处理叶面积指数均表现出基本一致的变化趋势,即:T3 > T4 > T2 > T1 > CK。从整个生育期来看,叶面积指数前期随着生育进程不断增加,当进入吐丝期(播后 65 d)叶面积指数达最大。

2.1 不同施肥方式对夏玉米地上部干重的影响

各个处理夏玉米地上部干重均随着生育进程不断增加,其中播后 45~75 d 增加较快。不同处理间有差异,各施肥处理均是 T3 最高,其次为 T4。方差分析表明,播后 35、45 和 65 d 施肥处理均显著高于对照(表 1)。而播后 35 d T1 > T2,这可能是由于播后 35 d T2 处理还没有施氮肥所致。

其中 T3 处理 LAI 值最大,为 7.09,其次 T4 处理为 6.83。随后又开始下降,整个生育期叶面积指数的变化呈单峰曲线。播后 35 d, T1 > T2,说明施氮可以增加叶面积指数。同一生育期,各施肥处理的叶面积指数均高于对照,其中 T3 处理显著高于对照(播后 65 d 除外)。

表 2 不同施肥方式对夏玉米叶面积指数的影响

Table 2 Effect of different fertilization methods on leaf area index of summer maize

处理 Treat.	播种后天数 Days after sowing (d)					
	35	45	55	65	75	85
CK	0.72 ± 0.04 c	2.4 ± 0.17 b	4.03 ± 0.33 b	6.15 ± 0.33 a	5.29 ± 0.69 b	3.79 ± 0.27 b
T1	0.86 ± 0.06 bc	2.54 ± 0.11 b	4.39 ± 0.51 ab	6.37 ± 0.57 a	6.17 ± 0.31 ab	5.09 ± 0.52 a
T2	0.83 ± 0.03 bc	2.8 ± 0.21 ab	4.61 ± 0.49 ab	6.68 ± 0.41 a	6.35 ± 0.55 ab	5.14 ± 0.30 a
T3	1.05 ± 0.13 a	3.23 ± 0.18 a	5.15 ± 0.31 a	7.09 ± 0.37 a	6.75 ± 0.57 a	5.8 ± 0.64 a
T4	0.95 ± 0.07 ab	3.04 ± 0.16 a	4.68 ± 0.48 ab	6.83 ± 0.24 a	6.46 ± 0.54 ab	5.35 ± 0.41 a

2.3 不同施肥方式对夏玉米叶片蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性的影响

如图 1 所示,SPS 活性在整个生育期内持续下降,授粉后 5~25 d 下降缓慢,之后快速下降。经统计分析表明,除授粉后 15 d 外,其他时期 T3 和 T4 处理的 SPS 活性均显著高于对照。同一时期,SPS 活性大小为 T3 > T4 > T2 > T1 > CK。授粉后 15 d, T3 与 T1、T2 达到了显著差异水平,授粉后 25 d, T3 与 T1、T2 和 T4 均差异显著。

2.4 不同施肥方式对夏玉米子粒蔗糖合成酶(SS)和酸性转化酶(AI)活性的影响

授粉后 15 d,玉米子粒 SS 活性较第 5 d 略有升高,并维持较高水平,之后持续下降,且前期急剧下降,35 d 后下降缓慢(图 2A)。经统计分析看出,除授粉后 45 d 外,其他时期 T3 处理的子粒 SS 活性均与对照达到了显著差异水平。授粉后 15 d, T2、T3 和 T4 处理的活性显著高于对照。授粉后 45 d 各个处理差异不显著,但从 SS 活性的绝对值看,以 T3 处

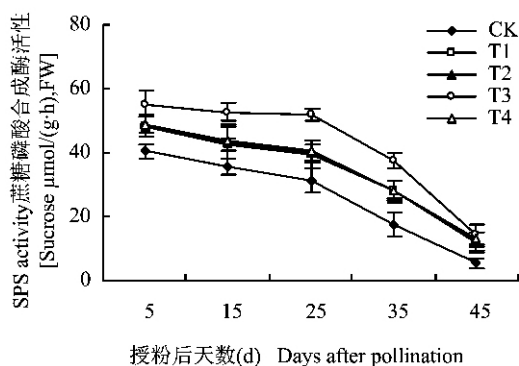


图 1 不同施肥方式对夏玉米叶片 SPS 活性的影响

Fig.1 Effect of different fertilization methods on SPS activity of summer maize leaves

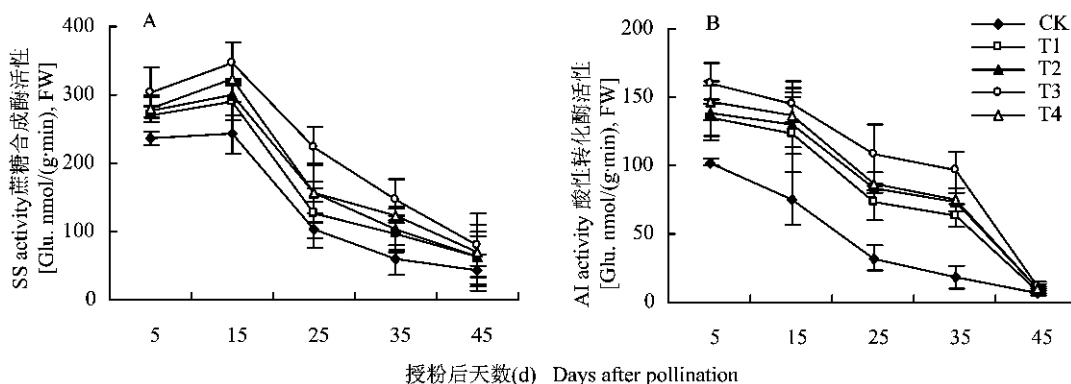


图 2 不同施肥方式对夏玉米子粒蔗糖合成酶(A)和酸性转化酶(B)活性的影响

Fig.2 Effects of different fertilization methods on SS(A) and AI(B) activities in grains of summer maize

表 3 不同施肥方式对玉米产量及产量构成因素的影响

Table 3 Effect of different fertilization methods on yield and its components of summer maize

处理 Treat.	穗行数 Rows per ear (No.)	行粒数 Grains per row (No.)	千粒重 1000- grain wt. (g)	产量 Yield (kg/hm ²)
CK	13.6 a	32.30 a	272.63 a	7457.92 a
T1	14.67 b	35.13 b	300.5 b	10010.40 b
T2	14.87 bc	35.90 c	303.37 b	10346.66 bc
T3	15.73 e	37.93 e	312.33 d	13464.59 d
T4	15.00 cd	36.57 cd	320.87 c	10750.00 c

3 讨论与结论

蔗糖是植物体内碳水化合物的主要运输形式,因而,在叶片中将光合作用的直接产物尽快转化为蔗糖,并输送出去,将有利于库端(如子粒)物质的积累。蔗糖的合成主要依靠 SPS/Suc-6-Pase(蔗糖磷酸酯酶)系统,而 SS 主要是将输入子粒的蔗糖降解

理的最大。从图 2B 可以看出,授粉后子粒的酸性转化酶(AI)活性一直呈下降趋势,授粉后 45 d 降至最低。经统计分析知,除授粉后 45 d 外,其他时期各施肥处理的 AI 活性均与对照达到了显著差异水平。授粉后 35 d, T3 处理显著高于 T1 处理。

2.5 不同施肥方式对夏玉米产量性状的影响

各施肥处理中, T3 处理的穗行数、行粒数和产量均显著高于 T1、T2 和 T4 处理,但是 T4 处理的千粒重显著高于 T1、T2 和 T3 处理。各处理产量高低依次为 T3 > T4 > T2 > T1 > CK, 其中 T3 处理显著高于其他处理, T2 和 T1 差异不显著(表 3)。

为尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)去合成淀粉^[8-9]。SPS 是一种糖基转移酶,它以 UDPG 为供体,以 6-磷酸果糖为受体,催化合成蔗糖磷酸,后者在蔗糖磷酸酯酶的作用下脱去磷酸,形成蔗糖。由于 SPS 调节着叶片中光合产物在淀粉和蔗糖之间的分配,其活性高低直接影响源叶中的可溶性糖含量和对库端的供应能力^[10-11]。本试验看出, SPS 活性的大小依次为 T3 > T4 > T2 > T1 > CK, 说明 T3 处理的施肥方式更有利于叶片中蔗糖的积累,增大了源的同化物供应能力,为高产奠定了基础。

从叶片运往子粒的蔗糖,首先由蔗糖合成酶(SS)和酸性转化酶(AI)将其分解,形成果糖(Fru)和尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG),才能进一步合成淀粉积累起来,促进子粒生长发育。因而,有人认为,库器官中 SS 和 AI 活性可作为库强的指标^[12-13]。本试验表明,不同处理间 SS 活性和 AI 活性变化规律一致,均是 T3 相对较高,其次是 T4。

在本试验采用的施肥方式中,由于 T3 处理(随

播种开沟施入磷酸二铵 300 kg/hm²、氯化钾 300 kg/hm²、拔节期追施尿素 300 kg/hm²、大喇叭口期追施尿素 450 kg/hm²有利于提高叶片中 SPS 及子粒中 SS 和 AI 的活性,从而促进碳氮代谢,因此产量性状得到明显改善,穗行数、行粒数、千粒重和子粒产量显著提高。

参考文献:

- [1] 郑若良,宋志荣.施肥对玉米产量及品质的影响研究[J]. 杂粮作物, 2003, 23(4): 239-241.
Zheng R L, Song Z R. Effects of different fertilizer on output and quality of maize[J]. Rain Fed Crops, 2003, 23(4): 239-241.
- [2] 李建奇,黄高宝,牛俊义.氮磷营养对覆膜春玉米产量和品质的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(5): 62-67.
Li J Q, Huang G B, Niu J Y. Effect of nitrogen and phosphorus on yield and quality of spring maize mulched with plastic film[J]. Agric. Res. Arid Areas, 2005, 23(5): 62-67.
- [3] 李立人.核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶的结构、功能及组装[A].余叔文,汤章成.植物生理与分子生物学(第二版)[M].北京:科学出版社,1998. 223-224.
Li L R. Structural, function and assembly of Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase[A]. Yu S W, Tang Z C (Eds.). Plant physiology and molecular biology (Second version) [M]. Beijing: Science Press, 1998. 223-224.
- [4] 许智宏,刘春明.植物的遗传转化和基因工程[A].余叔文,汤章成.植物生理与分子生物学(第二版)[M].北京:科学出版社,1998. 54-76.
Xu Z H, Liu C M. Plant genetic transformation and genetic engineering[A]. Yu S W, Tang Z C (Eds.). Plant physiology and molecular biology (Second version) [M]. Beijing: Science Press, 1998. 54-76.
- [5] 黄琴,王志敏.禾谷类作物胚乳中淀粉的生物合成[J]. 中国农业大学学报, 1999, (4)增刊): 8-15.
Huang Q, Wang Z M. Starch biosynthesis synthesis in the cereal endosperm[J]. J. China Agric. Univ., 1999, (4) Suppl.): 8-15.
- [6] 中国科学院上海植物生理研究所,上海植物生理学会.现代植物生理学实验指南[M].北京:科学出版社,1999.
Shanghai Plant Physiol. Inst., CAS, Shanghai Plant Physiol. Association. Introduction to model plant physiological experiments[M]. Beijing: Science Press, 1999.
- [7] 赵智中,张上隆,徐昌杰.蔗糖代谢相关酶在温州蜜柑果实糖积累中的作用[J].园艺学报, 2001, 28(2): 112-118.
Zhao Z Z, Zhang S L, Xu C J. Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in satsuma mandarin fruit[J]. Acta Hort. Sin., 2001, 28(2): 112-118.
- [8] Kazawa A T, Okamoto K. Biosynthesis and metabolism of sucrose [A]. Preiss J (ed). Biochemistry of plant (Vol.3) [C]. New York, USA: Academic Press, 1980. 199-220.
- [9] Whittingham C P, Keys A J, Bird I F. The enzymology of sucrose synthesis in leaves[A]. Gibbs M, Latzko E (ed). Encyclopedia of plant physiology (New series Vol.6) [C]. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1979. 313-326.
- [10] Huber S C. Role of sucrose-phosphate synthetase in partition of carbon in leaves[J]. Plant Physiol. 1983, 71: 818-821.
- [11] Geiger D R. Control partitioning and export of carbon in leaves of higher plant[J]. Bot. Gaz., 1979, 140: 421-248.
- [12] Wang F, Smith A G, Brenner M L. Temporal and spatial expression pattern of sucrose synthase during tomato fruit development[J]. Plant Physiol., 1994, 104: 535-540.
- [13] 吕英民,张大鹏.果实发育过程中糖的积累[J].植物生理学通讯, 2000, 36(3): 258-265.
Lü Y M, Zhang D P. Accumulation of sugars in developing fruits [J]. Plant Physiol. Commun., 2000, 36(3): 258-265.