

钾素对玉米子粒淀粉形成及产量的影响

张正珍¹, 慕瑞瑞^{1,2}, 王 佳^{1,3}, 徐 灿⁴, 陈永伟⁴, 张战胜⁵, 吴宏亮¹, 康建宏¹

(1. 宁夏大学农学院, 银川 750021; 2. 海原县农业农村局, 宁夏 海原 751800; 3. 平罗县红果子镇农技站, 宁夏 平罗 753400;

4. 宁夏农垦农林牧技术推广服务中心, 银川 750024; 5. 宁夏农业技术推广总站, 银川 750001)

摘 要: 2018–2019年在宁夏银川平吉堡开展田间试验, 设6个(0、60、120、180、240和300 kg/hm²)钾肥用量, 研究钾素用量对玉米子粒中淀粉合成酶活性、淀粉含量及产量的调控机理。结果表明, 施钾显著提高玉米子粒淀粉含量及淀粉合成酶活性, 降低直链淀粉与支链淀粉的比值, 各处理中以施钾量为180 kg/hm²时子粒淀粉含量、酶活性和产量最高。子粒中淀粉酶活性于开花后35 d达最大值, 180 kg/hm²钾肥处理比不施钾肥, 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGP)、尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UGP)、淀粉分支酶(SBE)、可溶性淀粉合成酶(SSS)和束缚态淀粉合成酶(GBSS)活性分别提高38.97%、22.63%、27.64%、36.19%和28.23%。成熟期180 kg/hm²处理比不施钾肥处理, 总淀粉含量提高29.82%, 直链淀粉与支链淀粉的比值降低11.36%, 产量增加18.14%。综合考虑玉米淀粉合成酶活性、淀粉含量及淀粉组分和产量等因素, 宁夏旱区滴灌条件下的适宜施钾量为180 kg/hm²左右。

关键词: 玉米; 施钾量; 淀粉含量; 淀粉合成酶; 产量

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Effect of Potassium on Starch Formation and Yield of Maize Kernel

ZHANG Zheng-zhen¹, MU Rui-rui^{1,2}, WANG Jia^{1,3}, XU Can⁴, CHEN Yong-wei⁴,

ZHANG Zhan-sheng⁵, WU Hong-liang¹, KANG Jian-hong¹

(1. College of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021; 2. Haiyuan County Agriculture and Rural Bureau, Haiyuan 751800; 3. Agricultural Technology Station of Hongguozi Town, Pingluo 753400; 4. Ningxia Agricultural Technology Extension General Station, Yinchuan 750024; 5. Ningxia Agricultural Technology Extension Station, Yinchuan 750001, China)

Abstract: To illustrate the control mechanism of potassium application rate to starch synthase activity, starch content and yield in maize kernel, which provided a theoretical basis for increasing yield, high efficiency and saving fertilizer technology of maize in the arid region of Ningxia. A field experiment was conducted in Pingjipu, Yinchuan, Ningxia from 2018 to 2019. Six potassium application rates were set, which were 0, 60, 120, 180, 240 and 300 kg/ha in turn. Potassium application significantly increased the maize kernel starch content and starch synthase activity, and decreased the ratio of amylose to amylopectin. Among all treatments, the kernel starch content, enzyme activity and yield were the highest when potassium application was 180 kg/ha. The amylase activity in kernel reached the maximum at 35 days after flowering. Compared with 0 kg/ha treatment, the activities of AGP, UGP, SBE, SSS and GBSS in 180 kg/ha treatment increased by 38.97%, 22.63%, 27.64%, 36.19% and 28.23% respectively. Compared with 0 kg/ha treatment, the total starch content of 180 kg/ha treatment in mature stage increased by 29.82%, the ratio of amylose to amylopectin decreased by 11.36%, and the yield increased by 18.14%. Considering the factors including starch synthase activity, starch content, starch composition and yield of maize, the suitable potassium application rate under drip irrigation in Ningxia is 180 kg/ha.

Key words: Maize; Potassium application rate; Starch content; Starch synthase; Yield

录用日期: 2022-08-30

基金项目: 宁夏自然科学基金(2021AAC03072)、宁夏区重点研发项目(2019BBF02003)、宁夏高质量发展与生态保护科技创新示范项目(NCSB-2021-3-02)

作者简介: 张正珍(1997-), 女, 硕士, 主要从事作物生态生理研究。E-mail: 2082581902@qq.com

康建宏为本文通信作者。E-mail: kangjianhong@163.com

玉米(*Zea mays* L.)是我国第一大粮食作物,2020年玉米种植面积达到4 500万 hm^2 ,总产达2.65亿t,生产面积和总产量均列农作物第一位,在保障国家粮食安全中占有重要地位^[1]。淀粉是玉米子粒中主要的贮藏物质,约占子粒的70%左右,淀粉的生物合成与子粒品质和产量的形成有直接关系^[2]。淀粉合成主要是光合作用过程中产生的蔗糖从叶片输送到子粒,在子粒中经蔗糖合酶或蔗糖转化酶水解生成果糖和葡萄糖,再经淀粉合成酶的催化转化为淀粉的过程^[3]。钾是作物体内多种酶的激活剂,可直接作用于作物体内多种代谢过程,并促进有机物质的转运^[4]。玉米生长发育中需要较多钾素,宁夏地区实际施肥注重氮肥和磷肥的施用,忽略钾肥的施用,导致玉米后期缺钾,基部易倒折,进一步影响到玉米品质。因此,了解钾素对宁夏玉米子粒淀粉积累动态及其酶活性的影响具有重要理论和实践意义。

淀粉的形成和积累主要发生在子粒灌浆期,钾素有利于提高灌浆期间子粒中可溶性糖和蔗糖的供应,加速淀粉的积累速率^[5]。淀粉的生物合成主要由腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGP)、尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UGP)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、束缚态淀粉合成酶(GBSS)、淀粉分支酶(SBE)等关键酶催化形成^[6-9]。AGP的主要功能是催化1-磷酸葡萄糖与无机焦磷酸生成ADPG,ADPG是淀粉合成中葡萄糖的直接供体,被认为是淀粉生物合成过程中

的限速酶。AGP的活性随玉米灌浆过程的推进呈单峰曲线变化,峰值随施钾量的增加而增大,当钾供应不足时,淀粉合成酶活性降低,淀粉合成量减少^[10]。增施钾肥使淀粉合成关键酶的活性增强,促进块根作物所需糖分的合成和积累,提高淀粉含量和块根产量^[11]。

目前,关于玉米高产栽培模式下钾素对养分积累、转运及分配研究较多^[12,13],针对宁夏水肥一体化条件下不同施钾量对玉米子粒淀粉含量及酶活性的研究尚少,且长期缺钾和钾素用量对玉米子粒淀粉含量及酶活性的调控机理并不清楚。因此,本文通过研究不同施钾量对宁夏春玉米淀粉形成和淀粉合成关键酶活性的调控机理,提出高产春玉米的最佳施钾量,为宁夏玉米的增产增效及节水节肥提供理论基础及技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验于2018-2019年宁夏银川平吉堡农场六队进行,地处东经106°01',北纬38°24',平均海拔1 170 m,年平均气温8.5℃,年平均降雨量200 mm左右,年平均蒸发量2 000 mm以上,属于干旱区,土壤类型为淡灰钙土。试验地土壤(0~20 cm)基本理化性状见表1。

表1 2018-2019年试验地耕层土壤基本理化性质

Table 1 Basic physical and chemical properties of plough soil in experimental land from 2018 to 2019

年 份 Year	pH 值 pH value	有机质(g/kg) Organic matter	碱解氮(mg/kg) Available N	全氮(g/kg) Available P	速效钾(mg/kg) Available K
2018	7.68	11.86	49	0.80	147.5
2019	7.71	12.56	34	0.63	84.31

1.2 供试材料

试验品种为先玉1225,该品种出苗至成熟期一般为137 d左右,属中晚熟普通玉米品种。

试验肥料为氮肥为尿素(含N \geq 46%),磷肥为磷酸一铵(含 P_2O_5 \geq 61%、N \geq 12%),钾肥为硫酸钾(含 K_2O \geq 52%),3种肥料均为水溶性肥料。

1.3 试验设计

采用随机区组设计,设6个钾肥处理(0、60、120、180、240、300 kg/hm^2),依次标记为K0、K60、K120、K180、K240、K300,每个处理3次重复,共18个小区,小区面积为88 m^2 (长20 m、宽4.4 m)。种植方式采用宽窄行种植,宽行70 cm,窄行40 cm,株距

为20 cm,种植密度为90 000株/ hm^2 。各处理氮肥和磷肥用量一致,分别为300 kg/hm^2 和138 kg/hm^2 ,所有肥料均随水施入。钾肥和磷肥的施肥比例为苗期30%(1次性施入)、拔节期40%(分2次施入)和大喇叭口期30%(分2次施入)。氮肥的施肥比例为苗期10%(1次性施入)、拔节期30%(分2次施入)、大喇叭口期30%(分2次施入)、抽雄期20%(1次性施入)、灌浆期10%(1次性施入)。2018年和2019年玉米种植日期分别为4月18日和4月20日,收获日期分别为9月15日和9月18日。玉米整个生育期灌水11次,用水比例依次为播种期8%(1次)、苗期7%(1次)、拔节-抽雄26%(3次)、抽雄-吐丝19%(2次)、吐丝-灌浆

30%(3次)、成熟10%(1次),共用水量3 300 m³/hm²。

1.4 测定项目与方法

分别于玉米开花后15、25、35、45、55 d采集各处理中具有代表性玉米雌穗3穗,将雌穗从穗头到穗尾方向一劈为二,一部分烘干粉碎后用于测定淀粉含量,另一部于-80℃冰箱保存,用于酶活性测定。

参照张卫东等^[14]双波长比色法测定玉米子粒中直链淀粉和支链淀粉含量,总淀粉含量是直链淀粉和支链淀粉含量的总和,用子粒干重中直链淀粉含量除以子粒干重中支链淀粉含量,计算得到淀粉直支比。

采用李太贵等^[15]方法测定SBE的活性变化,酶活性以OD₆₆₀每下降0.001为1个活性单位(U);采用Nakamura等^[16,17]方法测定ADP、APG、SSS、GBSS,将OD₃₄₀每增加0.001定义为1个酶活力单位。

淀粉组分积累动态分析,以开花后天数 t 为自变量,以淀粉积累量 W 为因变量,采用Logistic方程进行淀粉积累动态拟合,方程为 $W=a/(1+be^{-kt})$,式中, a 为淀粉积累的终值量(mg/g); b 为初值参数; k 为淀粉积累速率参数;采用判断系数 R^2 表示其拟合度。对公式求一阶导数可得淀粉最大积累速率时期 $T_{\max}=\ln b/k$;淀粉最大积累速率 $V_{\max}=ak/4$;淀粉积累活跃生长期(约完成总积累量的90%) $P=\ln 9b/k$ ^[18]。

玉米成熟期,取每个小区中间2行,测其每个小

区产量,经自然风干后人工脱粒,采用谷物水分测定仪测定子粒含水量,以标准含水量14%计算产量,按测产面积折算成单位面积产量。收获时随机选取10个果穗,测定穗粒重和百粒重。

1.5 数据处理与分析

采用Microsoft Excel 2016进行数据整合,采用SPSS 23.0进行数据分析,采用Origin 2021作图。

2 结果与分析

2.1 不同施钾量对玉米子粒淀粉含量的影响

2.1.1 不同施钾量对子粒直链淀粉的影响

由图1可知,2年玉米子粒中直链淀粉含量呈单峰曲线变化,在开花后15~35 d积累迅速,开花后45 d左右达最大值,随后直链淀粉含量逐渐降低。从淀粉积累动态来看,施钾显著提高直链淀粉的积累量($P<0.05$),随施钾水平的增加呈先增后降趋势,以K180处理直链淀粉含量最高。K180处理与K0、K60、K120、K240和K300处理相比,2018年直链淀粉含量平均增加25.14%、16.51%、10.55%、2.89%和5.73%;2019年直链淀粉含量平均增加28.66%、19.10%、11.82%、3.34%和7.52%。由此可知,各处理中以施钾量为180 kg/hm²时淀粉含量最高,不施钾或过量施加均会导致直链淀粉降低。

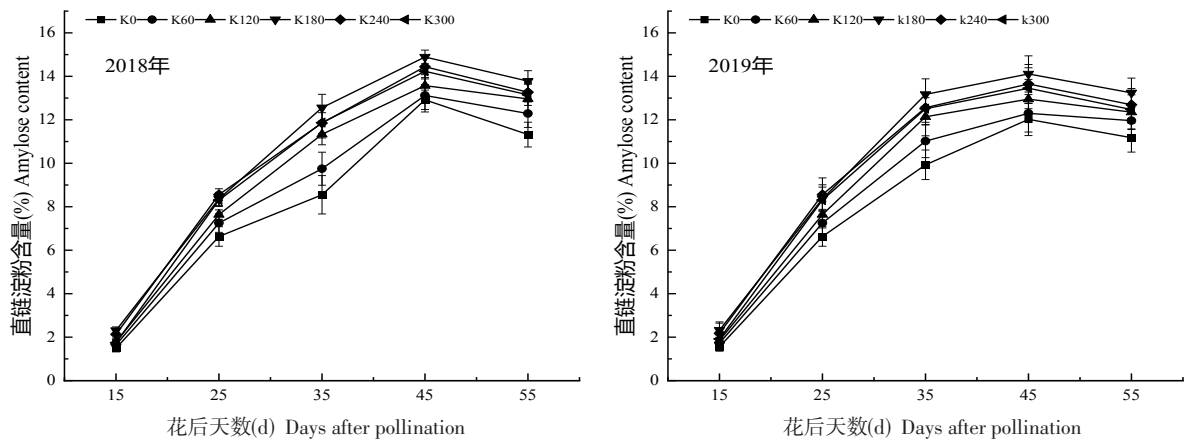


图1 不同施钾量对玉米子粒直链淀粉的影响

Fig.1 Effect of different potassium application rates on amylose of maize kernel

2.1.2 不同施钾量对子粒支链淀粉的影响

由图2可知,2年玉米子粒中支链淀粉含量均在开花后15~25 d积累缓慢,花后25~45 d积累迅速,花后45~55 d积累缓慢。从子粒中支链淀粉积累动态可看出,施钾提高支链淀粉的积累量,随施钾量的增加呈先增后降趋势,以K180处理结果较好,且与K0、K60和K300处理均具有显著差异($P<0.05$)。

K180处理与K0、K60、K120、K240和K300处理相比,2018年支链淀粉含量平均增加25.62%、15.28%、10.55%、5.47%和8.29%;2019年支链淀粉含量平均增加54.15%、27.97%、15.93%、11.15%和11.59%。由此说明,不同施钾量对玉米子粒淀粉含量影响不同,适宜钾素用量促进支链淀粉的快速积累,以施钾量为180 kg/hm²处理结果较好。

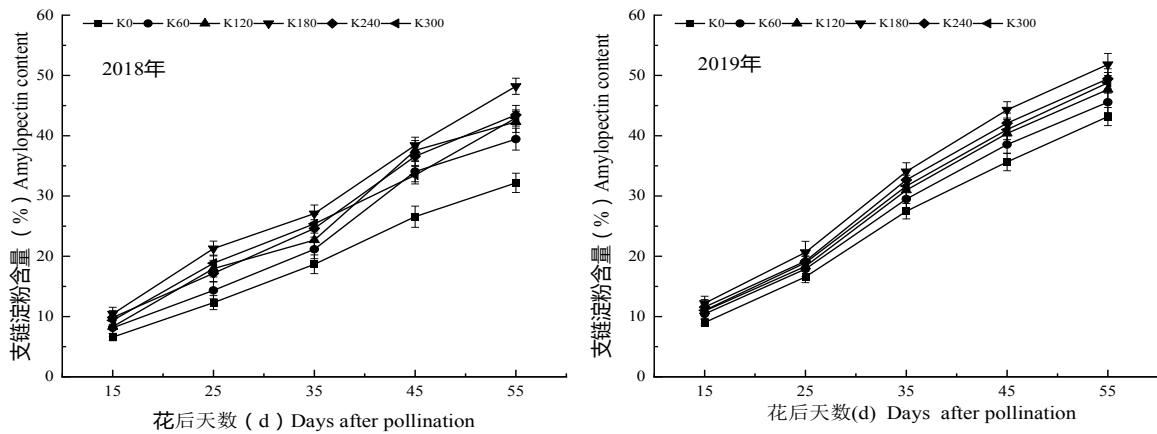


图2 不同施钾量对玉米子粒支链淀粉的影响

Fig.2 Effect of different potassium application rates on amylopectin of maize kernel

2.1.3 不同施钾量下子粒总淀粉的积累动态

2年数据表明,随着生育进程的推进,总淀粉含量均快速增加,以花后25~45 d淀粉积累速率最快(图3)。施用钾肥显著提高了总淀粉含量($P<0.05$),表现为 $K180>K240>K300>K120>K60>K0$, K180 与

K0、K60、K120、K240 和 K300 处理相比,2年平均分别提高 36.82%、20.83%、12.76%、6.81%和 9.15%。从施钾水平对子粒总淀粉积累动态可看出,施钾显著提高总淀粉积累量,随施钾水平的增加呈先增后降趋势,以施钾量为 180 kg/hm^2 处理总淀粉含量最高。

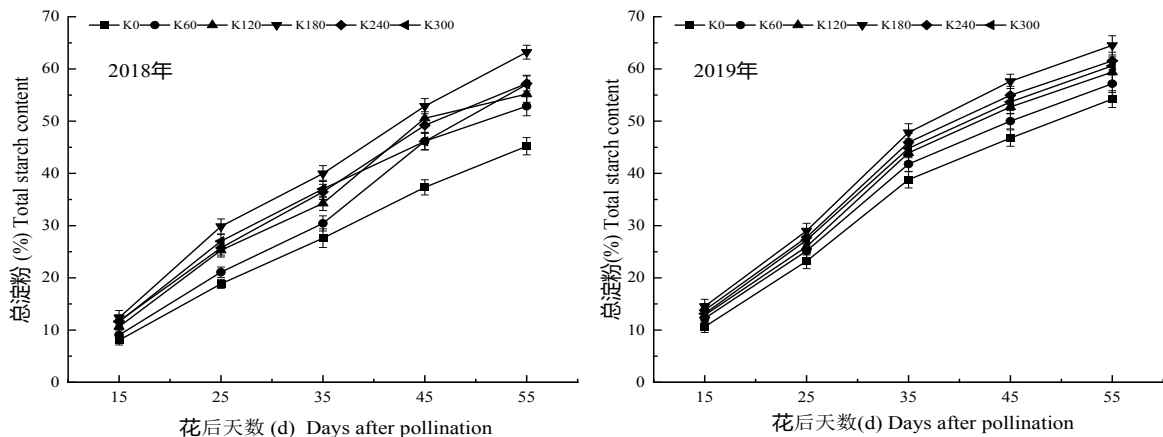


图3 不同施钾量对玉米子粒总淀粉的影响

Fig.3 Effect of different potassium application rates on total starch in maize kernel

2.1.4 不同施钾量对子粒淀粉直支比的影响

由图4可知,2018、2019年玉米淀粉直支比随着生育进程的推进呈单峰曲线变化,开花后15~25 d,淀粉直支比迅速增加,开花后25~35 d淀粉直支比达最大,开花后35 d直支比缓慢降低。从不同钾素用量来看,开花后15 d各处理间直支比变化无明显规律,但开花后25~55 d施钾可显著降低生育后期淀粉直支比($P<0.05$),并随施钾水平的增加呈先降后增趋势,以 K180 处理直支比最低。K180 处理与 K0、K60、K120、K240 和 K300 处理相比,2年平均分别降低 25.08%、15.05%、10.39%、5.31%和 8.16%。由此表明,适宜的钾素用量通过增加支链淀粉含量,

降低直链淀粉含量,从而降低淀粉直支比,且淀粉直支比随施钾水平的增加呈先增后降趋势。

2.1.5 基于 logistic 模型的淀粉生物合成拟合及参数分析

采用 logistic 方程对不同施钾量下2年淀粉积累动态的平均值进行拟合(表2),结果表明,各处理拟合方程决定系数均在 0.95 以上,拟合效果较好。由特征参数可知,施钾可以显著提高玉米子粒淀粉组分最大累积速率,有效延长淀粉积累持续期(T)和淀粉积累活跃期(P),且随施加钾量的增加呈先升高后降低趋势。各处理中以 K180 处理结果较好,与其他处理均具有显著差异($P<0.05$)。K180 处理下的支链

淀粉、直链淀粉和总淀粉与相比对照(K0),最大积累速率提高 32.35%、28.09%和 22.72%,淀粉积累持续期延长 12.93%、6.79%和 13.80%,淀粉积累活跃期

(P)延长 8.60%、3.42%和 9.91%。由此可知,一定范围内增施钾肥可有效提高玉米子粒淀粉最大积累速率、延长淀粉积累持续期和淀粉积累活跃期。

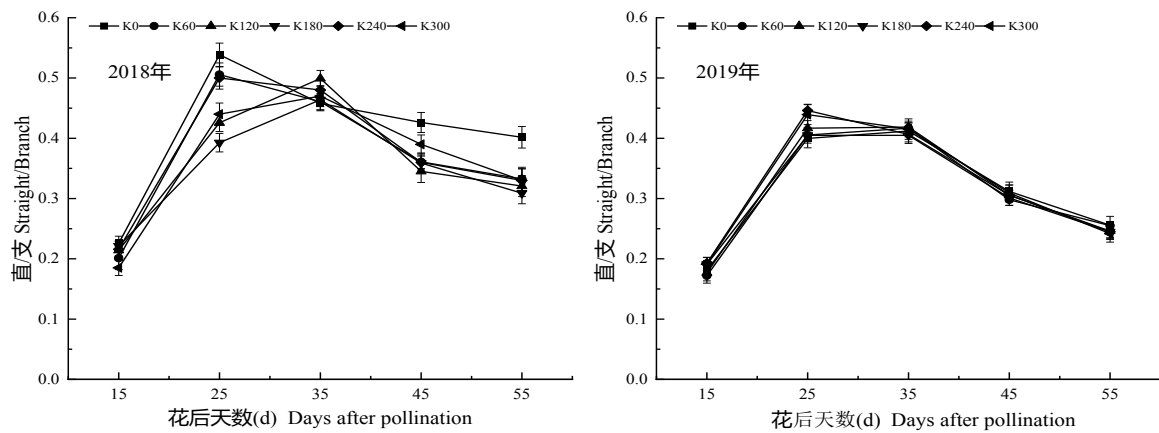


图4 不同施钾量对玉米子粒直支比的影响

Fig.4 Effect of different potassium application rates on the ratio of amylose to amylopectin in maize kernel

表2 不同钾素用量下2年玉米子粒淀粉组分积累特征参数

Table 2 Characteristic parameters of starch component accumulation in maize kernel in two year under different potassium levels

淀粉 Starch	处理 Treatment	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>k</i>	<i>R</i> ²	<i>T</i> _{max} (d)	<i>V</i> _{max} [mg/(g·d)]	<i>P</i> (d)
支链淀粉	K0	450.619	12.390	0.142	0.996	17.725 c	15.997 e	33.198 d
	K60	517.088	12.572	0.139	0.987	18.212 c	17.969 d	34.019 c
	K120	539.254	15.160	0.141	0.980	19.281 ab	19.009 c	34.864 b
	K180	618.167	15.520	0.137	0.990	20.016 a	21.172 a	36.054 a
	K240	562.206	15.381	0.140	0.099	19.522 a	19.677 b	35.217 b
	K300	561.499	13.875	0.141	0.987	18.522 bc	19.793 b	33.995 c
直链淀粉	K0	116.068	88.569	0.197	0.957	22.760 c	5.716 c	33.914 bc
	K60	123.368	107.867	0.205	0.955	22.834 c	6.323 b	33.552 bc
	K120	129.536	111.527	0.202	0.979	23.338 b	6.542 b	34.215 ab
	K180	140.585	142.331	0.204	0.970	24.305 a	7.170 a	35.075 a
	K240	134.382	133.315	0.210	0.963	23.299 b	7.055 a	33.762 bc
	K300	132.573	124.056	0.212	0.967	22.739 c	7.026 a	33.104 c
总淀粉	K0	531.131	15.301	0.145	0.986	18.813 d	19.253	33.967 e
	K60	600.934	16.438	0.143	0.985	19.578 c	21.483 d	34.943 cd
	K120	623.649	18.084	0.143	0.982	20.245 b	22.295 c	35.610 bc
	K180	684.852	19.193	0.138	0.985	21.410 a	23.627 a	37.332 a
	K240	641.503	18.433	0.142	0.992	20.508 b	22.789 b	35.970 b
	K300	622.204	16.595	0.145	0.981	19.373 c	22.555 b	34.526 de

2.2 不同施钾量对玉米子粒淀粉合成酶的影响

2.2.1 不同施钾量对子粒AGP活性影响

由图5可以看出,2018和2019年子粒AGP均呈单峰曲线变化,在开花后35 d左右活性最高。施钾显著提高AGP活性,并随施钾水平的增加呈先增后降趋势,整个灌浆过程K180处理均显著高于K0和K60处理。K60、K120、K180、K240和K300处理相

比K0处理AGP活性分别增加10.67%、19.55%、40.03%、28.15%和23.43%。由此说明,适宜的施钾量能显著提高子粒AGP活性,提高前体物质转化为淀粉的能力,从而提高玉米子粒淀粉积累库的强度;过量施钾会降低子粒中AGP活性,从而影响子粒淀粉积累。

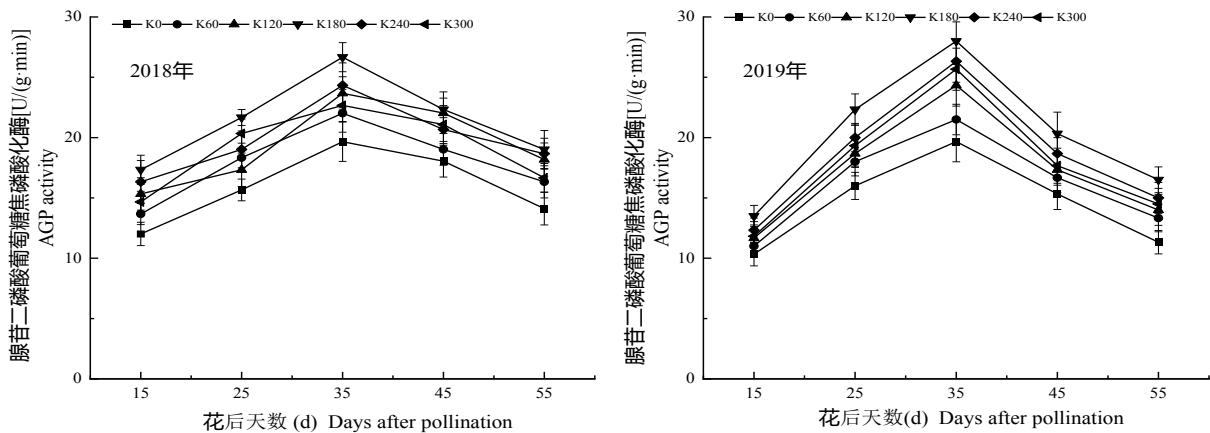


图5 不同施钾量下AGP活性变化

Fig.5 Changes of AGP activity under different potassium application rates

2.2.2 不同施钾量对子粒UGP活性影响

由图6可知,2018年和2019年不同施钾处理对玉米子粒UGP活性变化与AGP活性变化趋势相似,均呈单峰曲线变化,且在开花后35 d左右活性最高。施钾显著提高子粒UGP的活性($P<0.05$),以

K180处理UGP活性最高。K180处理与K0、K60、K120、K240和K300处理相比,2年平均提高38.29%、17.40%、12.00%、7.61%和9.26%。由此说明,适宜的施钾量可以获得较高的UGP活性,从而提高玉米子粒淀粉的形成能力,以施钾量为180 kg/hm²较好。

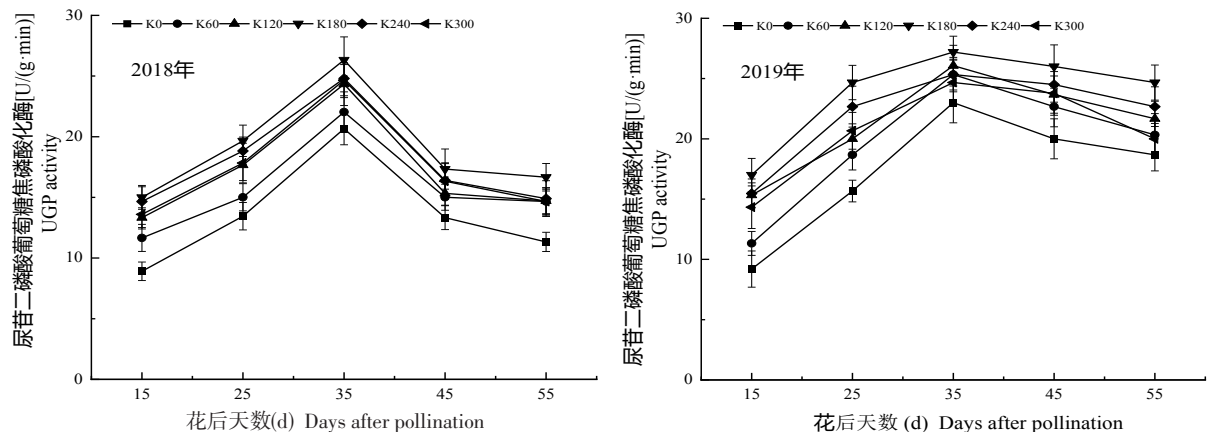


图6 不同施钾量下UGP活性变化

Fig.6 Changes of UGP activity under different potassium application rates

2.2.3 不同施钾量对子粒SSS活性影响

由图7可知,随着玉米生育期的推进,2018年和2019年不同施钾量下子粒SSS活性呈先升后降趋势,于开花后35 d左右活性最高。玉米子粒中SSS活性随施钾量的变化而变化,K180处理在花后35 d显著高于其他处理,且其他处理与对照相比均具有显著差异($P<0.05$)。2年数据表明,K180处理较K0、K60、K120、K240和K300处理SSS活性平均提高44.91%、27.47%、15.47%、14.63%和24.50%。由此可知,各处理中以K180处理下SSS活性较高,过少或过量施钾均会降低子粒中SSS活性,从而抑制玉米子粒中支链淀粉的合成。

2.2.4 不同施钾量对子粒GBSS活性影响

由图8可知,随着生育进程的推进,子粒GBSS均呈单峰曲线变化,在开花后35 d左右活性最高。2018年K180处理下的GBSS活性显著高于K0和K60和K300处理($P<0.05$),2019年K180处理下的GBSS活性显著高于K0和K60和K120处理($P<0.05$)。K180处理较K0、K60、K120、K240和K300处理,2年平均提高42.88%、28.95%、14.85%、9.09%和20.95%,表现为K180>K240>K120>K300>K60>K0。结果表明,施钾显著提高子粒中GBSS活性,并随施钾水平的增加呈先增后降趋势,以施钾量为180 kg/hm²下GBSS活性最高。

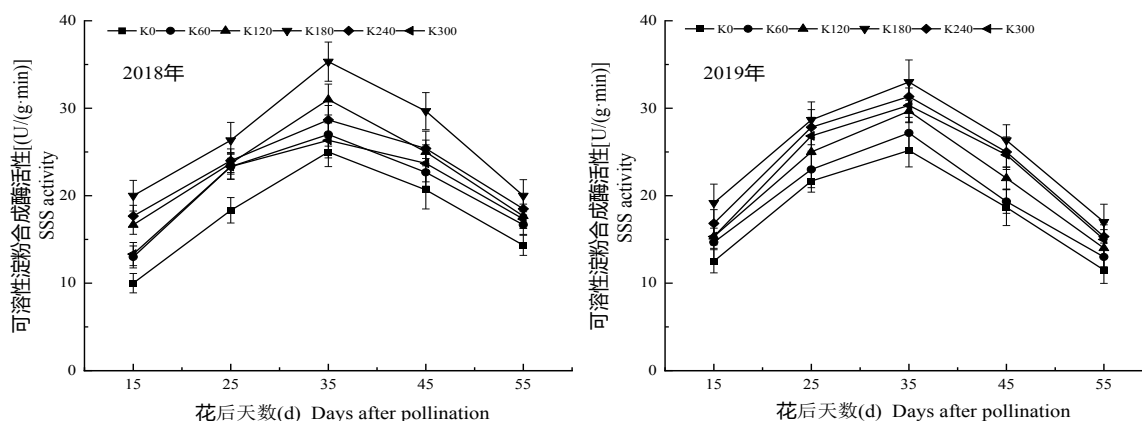


图7 不同施钾量下SSS活性变化

Fig.7 Changes of SSS activity under different potassium application rates

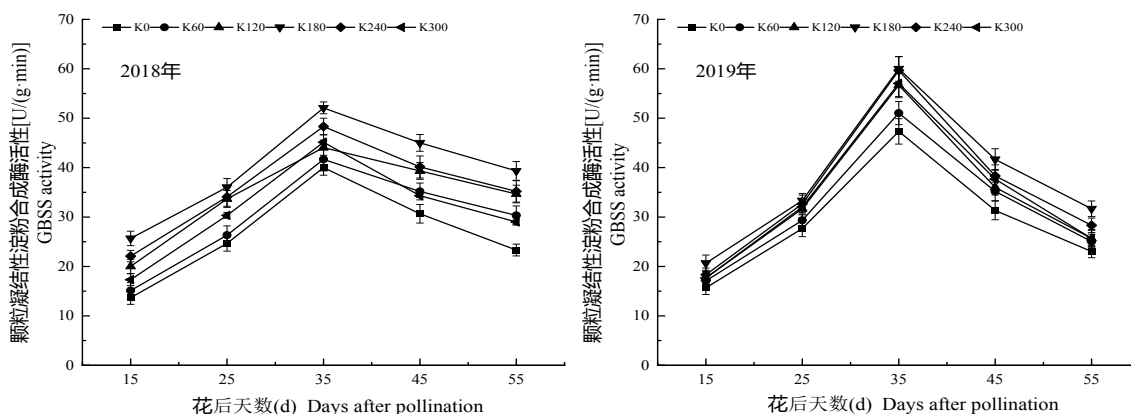


图8 不同施钾量下GBSS活性变化

Fig.8 Changes of GBSS activity under different potassium application rates

2.2.5 不同施钾量对子粒SBE活性影响

由图9可知,2018、2019年不同处理下玉米子粒SBE活性变化随生育进程的推进呈先升后降趋势,在开花后35 d左右达最大值。在整个灌浆过程,K180处理下的SBE活性显著高于其他处理($P<0.05$),K180处理较K0、K60、K120、K240和K300处理,2年

平均提高48.29%、27.91%、15.34%、9.23%和24.86%,表现为K180>K240>K120>K300>K60>K0。由此可知,一定范围内增施钾肥可有效提高子粒中SBE活性,进而促进支链淀粉的积累,不施钾或过量施钾均会显著降低SBE活性。

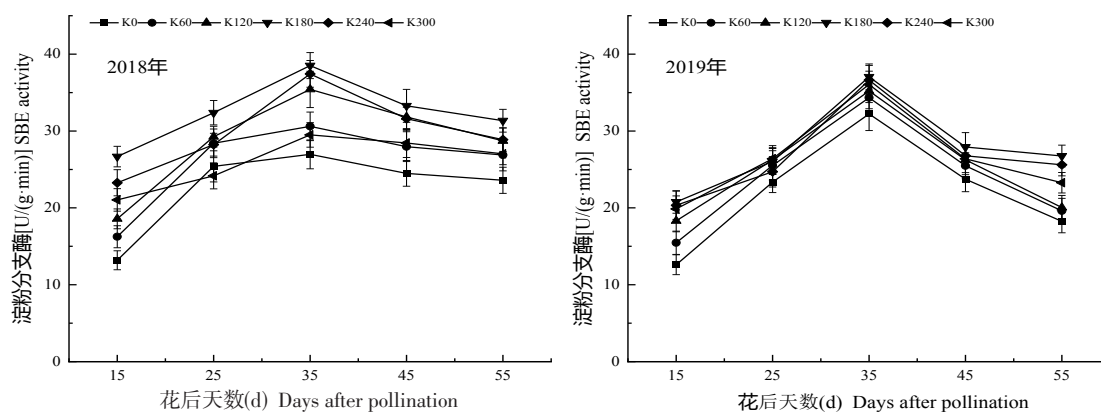


图9 不同施钾量下SBE活性变化

Fig.9 Changes of SBE activity under different potassium application rates

2.3 淀粉含量与淀粉合成关键酶活性的通径分析

通径系数的绝对值大小代表淀粉合成关键酶对淀粉合成的作用大小。取酶活性最高的时期(花后 35 d)对 2 年淀粉组分和淀粉合成关键酶的平均值进行通径分析。由表 3 可知,淀粉合成关键酶与淀粉含量密切相关。淀粉合成关键酶与总淀粉含量的相关系数表现为 AGP=UGP>SSS>GBSS>SBE,直接影响表现为 AGP(0.664)>UGP(0.150)>SBE(0.124)>SSS(0.038)=GBSS(0.038),淀粉合成关键酶对总淀粉的直接贡献均为正效应,SSS 对总淀粉的间接作用最大,其主要是通过 AGP 作用于总淀粉。淀粉合成关键酶与支链淀粉含量的相关系数表现为 SBE>UGP>AGP>SSS>GBSS,直接影响表现为 SBE(0.588)>AGP

(0.299)>GBSS(0.049)>SSS(0.048)>UGP(0.021),淀粉合成酶对支链淀粉的直接贡献均为正效应,间接影响最大的是 UGP,其主要是通过 SBE 作用于支链淀粉。淀粉合成关键酶与直链淀粉含量的相关系数表现为 UGP>AGP>GBSS>SBE>SSS,直接影响表现为 GBSS(0.596)>AGP(0.548)>UGP(0.535)>SSS(-0.350)>SBE(-0.146),AGP、UGP 和 GBSS 对直链淀粉的直接贡献为正效应,SSS 和 SBE 直接贡献为负效应,间接影响最大的是 SSS,其主要是通过 GBSS 作用于直链淀粉。由此可知,AGP、UGP、SSS、GBSS 和 SBE 对淀粉含量均具有显著影响;AGP、UGP、SSS 和 SBE 对支链淀粉的影响较大;AGP、UGP、SBE 和 GBSS 对直链淀粉的影响较大。

表 3 2018–2019 年玉米花后 35 d 淀粉含量和淀粉合成关键酶的通径分析

Table 3 Path analysis of starch content and key enzymes of starch synthesis after 35 days of maize pollination in 2018 and 2019

变 量 Variable	作用因子 Effect of factors	相关系数 Correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient					
				合 计 Total	SBE	AGP	UGP	SSS	GBSS
总淀粉	SBE	0.941	0.124	0.817		0.603	0.142	0.036	0.036
	AGP	0.996	0.664	0.332	0.113		0.148	0.036	0.035
	UGP	0.996	0.150	0.846	0.117	0.655		0.037	0.036
	SSS	0.970	0.038	0.932	0.119	0.635	0.143		0.035
	GBSS	0.943	0.038	0.905	0.116	0.611	0.143	0.035	
	SBE	0.999	0.588	0.410		0.296	0.021	0.047	0.047
支链淀粉	AGP	0.995	0.299	0.695	0.582		0.021	0.047	0.046
	UGP	0.996	0.021	0.974	0.585	0.296		0.047	0.047
	SSS	0.982	0.048	0.933	0.573	0.295	0.020		0.044
	GBSS	0.953	0.049	0.904	0.562	0.278	0.020	0.044	
直链淀粉	SBE	0.953	-0.146	1.100		0.526	0.347	-0.340	0.567
	AGP	0.969	0.548	0.773	-0.140		0.348	-0.335	0.899
	UGP	0.983	0.353	0.630	-0.144	0.541		-0.337	0.570
	SSS	0.917	-0.350	1.268	-0.142	0.524	0.340		0.546
	GBSS	0.977	0.596	0.382	-0.139	0.504	0.337	-0.321	

2.4 不同施钾量对玉米产量及构成因素的影响

由表 4 可知,随着施钾量的增加,2018 年和 2019 年玉米产量均呈先增后降趋势,其产量表现为 K180>K240>K120>K300>K60>K0,以 K180 处理产量最高,2 年产量分别达 15 883.35 kg/hm² 和 15 501.73 kg/hm²,均显著高于其他处理,K180 处理相比 K0、K60、K120、K240 和 K300 处理,2 年产量平均增加 18.14%、9.75%、6.99%、8.49% 和 10.86%,其余处理与对照均有显著差异,除对照外,各处理间差异不显著。从产量构成因素来看,施钾可显著提高百粒重和穗粒重,对穗长、穗粗和秃尖长的影响并不显著,均对其有促进作用,并随施钾量的增加呈先升

后降趋势。百粒重和穗粒重是决定玉米产量最主要的影响因素,各处理中以 K180 处理下的百粒重和穗粒重表现最好,百粒重较其他处理平均 2 年增加 5.87%、5.82%、3.43%、5.11%、5.39%,穗粒重较其他处理平均 2 年增加 12.19%、7.47%、5.83%、2.66%、11.54%。由此可知,一定范围内增施钾肥可有效提高玉米百粒重和穗粒重,进而提高玉米产量。本研究基于不同施钾水平对产量进行回归拟合,方程 $Y=-0.064\ 5X^2+22.137X+13\ 211$, $R^2=0.820\ 5$,求得极值 $X=171.60\text{ kg/hm}^2$,当施钾量为 171.60 kg/hm²,产量达到最大值 15 125.13 kg/hm²。

表4 施钾量对玉米产量及构成因素的影响

Table 4 Effect of potassium application on maize yield and its components

年 份 Year	处 理 Treatment	穗长(cm) Ear length	穗粗(mm) Ear coarse	百粒重(g) 100-grain weight	秃尖长(cm) Bald tip length	穗粒重(g) Grain weight	产量(kg/hm ²) Yield
2018	K0	16.57 b	49.84 ab	37.22 c	0.98 a	171.24 c	12 801.15 d
	K60	17.18 ab	48.34 b	37.26 c	0.073 a	179.54 b	14 330.25 bc
	K120	17.57 ab	52.16 a	38.49 b	1.33 a	180.55 b	14 826.00 b
	K180	18.28 a	51.31 ab	39.69 a	1.24 a	191.95 a	15 833.35 a
	K240	17.46 ab	48.34 b	37.32 c	1.03 a	191.08 a	14 481.90 bc
	K300	16.12 b	50.08 ab	37.23 c	0.76 a	164.72 d	13 892.70 c
2019	K0	18.0 b	49.27 a	37.71 c	1.40 a	182.87 c	13 721.65 d
	K60	19.78 a	49.93 a	37.71 c	2.03 a	190.10 b	14 222.36 c
	K120	20.01 a	50.73 a	38.21 b	2.10 a	194.77 b	14 462.43 b
	K180	20.07 a	50.82 a	39.64 a	2.00 a	205.32 a	15 501.73 a
	K240	20.04 a	50.58 a	38.15 b	1.90 a	195.90 b	14 401.28 b
	K300	18.98 ab	50.12 a	38.04 bc	2.06 a	191.44 b	14 371.76 b

3 结论与讨论

AGP、GBSS、UGP、SSS 和 SBE 在淀粉合成过程中起着关键作用。AGP 是玉米淀粉合成的限速酶, SSS 主要参与支链淀粉的合成, GBSS 主要参与直链淀粉的合成, 同时发现 GBSS 不仅对直链淀粉的合成有关, 且对支链淀粉的合成也有一定的作用^[19]。李勇^[20]通过施氮量处理马铃薯研究发现, 直链淀粉积累速率与 AGPP 和 GBSS 酶活性呈正相关, 支链淀粉积累速率与 AGP、SSS 和 SBE 酶活性呈正相关, 总淀粉积累速率与 AGP、GBSS、SSS 和 SBE 酶活性均呈正相关。合理的钾肥用量不仅可以提高植株的抗逆性, 调节气孔运动, 提高叶片光合能力^[21], 促进同化物质向子粒的转运, 且显著提高子粒中 AGP、SSS、SBE 和 GBSS 达到峰值时的活性, 从而促进淀粉的积累^[22]。适宜的施钾量可显著激活马铃薯块茎中淀粉酶活性, 进而提高淀粉的积累速率; 过量施钾会降低淀粉酶的活性, 淀粉含量随施钾量的增加呈先升后降趋势^[23]。钾肥用量对淀粉组分有一定的响应, 在适宜的施钾条件下, 施钾会降低淀粉直支比^[24]。本研究表明, AGP、GBSS、UGP、SSS 和 SBE 活性随生育进程的推进均呈单峰曲线变化, 在开花后 35 d 左右达最大值, 且随施钾量的增加呈先增后降趋势, 适宜的施钾量可促进淀粉积累, 降低直链淀粉和支链淀粉的比值。由此说明, 一定范围内增施钾肥有利于淀粉酶活性的激活, 从而促进淀粉积累。基于 logistic 模型对玉米子粒淀粉合成积量动态进行拟合表明, 不同钾素水平下玉米子粒淀粉积累过程均呈慢-快-慢的“S”型变化趋势, 适宜的施钾量可有效

提高玉米子粒淀粉最大累积速率、延长淀粉积累持续期和淀粉积累活跃期。由此可以推测, 玉米施用钾肥可通过提高玉米子粒淀粉组分最大累积速率、延长淀粉积累持续期和淀粉积累活跃期来增加子粒淀粉含量。对淀粉含量与淀粉合成关键酶进行途径分析发现, 总淀粉含量与 AGP、UGP、SSS、GBSS 和 SBE 显著正相关, 支链淀粉与 AGP、UGP、SSS 和 SBE 显著正相关, 直链淀粉与 AGP、UGP 和 GBSS 显著正相关。

施钾可促进玉米对钾素的吸收, 提高玉米的含钾量和钾素积累量, 当钾素用量超过玉米所需时, 会导致玉米体内叶绿素含量以及荧光作用减弱, 从而影响玉米光合作用, 使得光合产物积累较少, 最终影响产量。钾肥施用量与玉米干物质积累具有显著相关性, 当超过一定范围后, 干物质积累量随施钾量增加而下降, 从而导致产量降低。有研究指出, 有效穗数、结实率、穗粒数、千粒重在一定的范围内随钾肥用量的增加而增加^[25]。本研究表明, 随着施钾量的增加, 玉米产量及产量构成因素均呈先增加后降低趋势。本研究基于不同施钾水平对产量进行回归拟合表明, 当施钾量为 171.60 kg/hm², 产量达到最大值 15 125.13 kg/hm²。当施钾量过多或过少时, 玉米百粒重和穗粒重呈显著下降趋势, 导致产量下降。因此, 通过合理的施用钾肥, 调节子粒灌浆期淀粉酶活性, 提高淀粉含量, 对提高玉米产量具有重要意义。

参考文献:

- [1] 路子显. 近六十年我国玉米产业发展、贸易变化与未来展望[J]. 黑龙江粮食, 2021(9): 9-14.
- LU Z X. Development trade changes and future prospects of China's

- maize industry in recent sixty years[J]. *Journal of Heilongjiang Grain*, 2021(9): 9–14. (in Chinese)
- [2] 王锐璞,董振营,高悦欣,等. 玉米子粒淀粉含量遗传基础与调控机制[J]. *中国生物工程杂志*, 2021, 41(12): 47–60. WANG R P, DONG Z Y, GAO Y X, et al. Genetic basis and regulation mechanism of maize starch content[J]. *China Biotechnology*, 2021, 41(12): 47–60. (in Chinese)
- [3] DOUGUS C D, TSUNG M K, FREDERICK C F. Enzymes of sucrose and hexose metabolism in developing kernels of two inbreds of maize[J]. *Plant Physiology*, 1988, 86: 1013–1019.
- [4] 刘淑霞,吴海燕,赵兰坡,等. 不同施钾量对玉米钾素吸收利用的影响研究[J]. *玉米科学*, 2008(4): 172–175. LIU S X, WU H Y, ZHAO L P, et al. Effects of different potassium application rates on potassium absorption and utilization in maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2008(4): 172–175. (in Chinese)
- [5] 曹玉军,赵宏伟,王晓慧,等. 施钾对甜玉米产量、品质及蔗糖代谢的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(4): 881–887. CAO Y J, ZHAO H W, WANG X H, et al. Effects of potassium application on yield, quality and sucrose metabolism of sweet maize[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2011, 17(4): 881–887. (in Chinese)
- [6] CHEN M, HARN C, KO Y T, et al. Association of a 76 ku polypeptide with soluble starch synthase I activity in maize(cvB73) endosperm[J]. *Plant Journal*, 2010, 6(2): 151–159.
- [7] DOBO M, AYRES N, WALKER G, et al. Polymorphism in the GBSS gene affects amylose content in US and European rice germplasm[J]. *Journal of Cereal Science*, 2010, 52(3): 450–456.
- [8] MILLER M S, HENRIKSEN A, SVENSSON B. Structure and function of glucan debranching enzymes[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2016, 73(14): 2619–2641.
- [9] CARPENTER M A, JOYCE N I, GENET R A, et al. Starch phosphorylation in potato tubers is influenced by allelic variation in the genes encoding glucan water dikinase, starch branching enzymes I and II, and starch synthase III[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 143.
- [10] 赵宏伟,赵景云. 钾素用量对春玉米淀粉合成酶活性及产量的影响[J]. *玉米科学*, 2010, 18(3): 140–143. ZHAO H W, ZHAO J Y. Effect of potassium dosage on starch synthase activity and yield of spring maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2010, 18(3): 140–143. (in Chinese)
- [11] 罗兴录,吴美艳,陶林. 木薯不同时期施钾对淀粉合成关键酶活性和淀粉积累的影响[J]. *江苏农业科学*, 2020, 48(16): 115–119. LUO X L, WU M Y, TAO L. Effects of potassium application in different periods on key enzyme activities and starch accumulation of cassava[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 48(16): 115–119. (in Chinese)
- [12] 伊彩侠,李前,孔丽丽,等. 覆膜滴灌施肥条件下钾肥运筹对玉米产量及钾素吸收利用的影响[J]. *东北农业科学*, 2020(3): 35–40. YI C X, LI Q, KONG L L, et al. Effect of potassium fertilizer application on maize yield and potassium absorption and utilization under mulched drip irrigation[J]. *Journal of Northeast Agricultural Sciences*, 2020(3): 35–40. (in Chinese)
- [13] 姚培清,王意琼,彭正萍,等. 钾肥用量对夏玉米干物质和钾素积累、分配及抗倒性的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2016(4): 113–117. YAO P Q, WANG Y Q, PENG Z P, et al. Effects of potassium fertilizer dosage on dry matter and potassium accumulation and distribution and lodging resistance of summer maize[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2016(4): 113–117. (in Chinese)
- [14] 张卫东,徐长鹏,冯小龙,等. 双波长法测定玉米微孔淀粉的直链淀粉、支链淀粉含量[J]. *食品工业*, 2013, 34(2): 177–179. ZHANG W D, XU C P, FENG X L, et al. Determination of amylose and amylopectin content of maize microporous starch by dual-wavelength method[J]. *Food Engineering*, 2013, 4(2): 177–179. (in Chinese)
- [15] 李太贵,沈波,陈能,等. Q酶在水稻子粒垩白形成中作用的研究[J]. *作物学报*, 1997(3): 338–344. LI T G, SHEN B, CHEN N, et al. Study on the role of Q enzyme in chalkiness formation of rice grains[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1997, 23(3): 338–344. (in Chinese)
- [16] NAKAMURA Y, YUKI K. Changes in enzyme activities associated with carbohydrate metabolism during the development of rice endosperm[J]. *Plant Science*, 1992, 82: 5–20.
- [17] NAKAMURA Y, YUKI K, PARK S Y. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains[J]. *Plant Cell Physiology*, 1989, 56: 833–839.
- [18] YIN S, LI P, XU Y, et al. Logistic model-based genetic analysis for kernel filling in a maize RIL population[J]. *Euphytica*, 2018, 214(5): 86–89.
- [19] KEELING P L, MYERS A M. Biochemistry and genetics of starch synthesis[J]. *Annual Review Food Science and Technology*, 2010, 1(1): 271–303.
- [20] 李勇. 氮肥施用量对不同淀粉型马铃薯块茎淀粉积累及淀粉合成关键酶基因表达的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018.
- [21] 王佳,慕瑞瑞,贾彪,等. 滴灌水肥一体化不同施氮量对玉米光合特性及产量的影响[J]. *西南农业学报*, 2021, 34(3): 558–565. WANG J, MU R R, JIA B, et al. Effects of different nitrogen application rates on photosynthetic characteristics and yield of maize by drip irrigation and water fertiliser integration[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 34(3): 558–565. (in Chinese)
- [22] 隋晓东. 氮钾肥不同用量对水稻淀粉合成的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2020.
- [23] 殷文,孙春明,马晓燕,等. 钾肥不同用量对马铃薯产量及品质的效应[J]. *土壤肥料*, 2005(4): 44–47. YIN W, SUN C M, MA X Y, et al. Effects of different amounts of potassium fertilizer on potato yield and quality[J]. *Soil and Fertilizer*, 2005(4): 44–47. (in Chinese)
- [24] 慕瑞瑞. 不同施钾量对滴灌水肥一体化春玉米产量和淀粉形成的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2019.
- [25] 王朋,刘洪伏,孙杰. 不同钾肥用量和运筹方式对水稻产量及其构成因素的影响[J]. *安徽农学通报*, 2018, 24(18): 79–82. WANG P, LIU H F, SUN J. Effects of different potassium fertilizer rates and operation methods on rice yield and its components[J]. *Anhui Agricultural Bulletin*, 2018, 24(18): 79–82. (in Chinese)

(责任编辑:姜媛媛)