

氮磷钾不同配比对饲用稻威优 198 产量及糙米蛋白含量的影响

陈军文^{1, 2}, 刘 强¹, 荣湘民¹, 彭建伟¹, 汤桂容¹, 谢桂先¹, 廖育林¹, 于方明¹

(1. 湖南农业大学 资源环境学院, 湖南长沙 410128; 2. 中国科学院 西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303)

摘 要: 采用田间小区试验研究“推荐配比”(N: P_2O_5 : K_2O 比率为 190 90 100 $kg\ hm^{-2}$)、“高氮量配比”(N: P_2O_5 : K_2O 比率为 210 90 100 $kg\ hm^{-2}$)、“低氮量配比”(N: P_2O_5 : K_2O 比率为 170 90 100 $kg\ hm^{-2}$)以及“常规配比”(N: P_2O_5 : K_2O 比率为 216 112 5 202 5 $kg\ hm^{-2}$) 4 种氮、磷、钾配比施肥对饲用稻威优 198 蔗糖合成酶 (SUS)、腺苷二磷酸焦磷酸化酶 (AGPase)、硝酸还原酶 (NR)、谷氨酰胺合成酶 (GS) 以及产量和糙米蛋白质的影响。结果表明:“推荐配比”能提高不同生育时期水稻功能叶 (旗叶) 和籽粒中碳、氮代谢关键酶的活性, 这些关键酶活性的变化显著影响水稻产量和糙米全氮以及蛋白氮的含量。统计 (PQ 05) 结果证实“推荐配比”能提高水稻产量达到 8200 $kg\ hm^{-2}$, 与“常规配比”相比产量提高了 24.81%; “推荐配比”糙米全氮和蛋白氮含量分别达到 22.70 $g\ kg^{-1}$ 和 21.98 $g\ kg^{-1}$, 与“常规配比”相比差异显著, 并且其全氮和蛋白氮含量分别提高 17.01%, 18.38%。

关 键 词: 水稻; 蔗糖合成酶; 腺苷二磷酸焦磷酸化酶; 硝酸还原酶; 谷氨酰胺合成酶; 产量

中图分类号: s147.5

文献标识码: A

文章编号: 0564-3945(2006)03-0522-08

饲用稻是指单产高、出糙率高、粗蛋白含量高的水稻品种, 它生育期适宜抗性强^[1]。近年来, 湖南、江西、湖北等地的研究与实践表明, 饲用稻糙米完全可以取代玉米而成为南方饲料工业饲料粮的主要来源。要进一步提高饲用稻产量和糙米蛋白质含量, 当前, 除品种改良外, 科学施肥仍是有效途径。因此全面研究氮、磷、钾不同配比施肥对饲用稻糙米蛋白质含量以及产量的影响具有重要意义。国内外对水稻施用氮肥、特别是中后期施用氮肥对增加籽粒氮的积累已有不少报道^[2]。但氮、磷、钾不同配比对饲用稻糙米蛋白质含量以及产量影响的研究较少。因此, 笔者针对湖南省现有的水稻施肥状况, 在前期所进行的不同时期不同施氮量对糙米蛋白质积累影响^[2] 研究工作的基础上, 进一步研究氮、磷、钾不同配比对饲用稻威优 198 几种碳、氮代谢关键酶活性和糙米蛋白质含量以及产量的影响, 以期寻求饲用稻获得高产高蛋白合适的氮、磷、钾配比和氮肥用量, 同时探讨获得高产的生理基础, 旨在为饲用稻大面积推广和应用提供更合理、更高效的施肥方法及科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试水稻品种为饲用稻威优 198 试验于 2003 年在湖南农业大学教学实验场进行, 其水田土壤基本农

化性状为有机质 24.80 $g\ kg^{-1}$, 全氮 1.79 $g\ kg^{-1}$, 碱解氮 127.10 $mg\ kg^{-1}$, 全磷 1.26 $g\ kg^{-1}$, 速效磷 6.32 $mg\ kg^{-1}$, 全钾 15.90 $g\ kg^{-1}$, 速效钾 51.00 $mg\ kg^{-1}$, 缓效钾 413.80 $mg\ kg^{-1}$ 。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计 试验共设 4 种处理, 即 (1) 氮磷钾推荐配比施肥 (N: P_2O_5 : K_2O 比率为 190 90 100 $kg\ hm^{-2}$), (2) 高氮量氮磷钾配比施肥 (N: P_2O_5 : K_2O 比率为 210 90 100 $kg\ hm^{-2}$), (3) 低氮量氮磷钾配比施肥 (N: P_2O_5 : K_2O 比率为 170 90 100 $kg\ hm^{-2}$), (4) 常规氮磷钾配比施肥 (N: P_2O_5 : K_2O 比率为 216 112 5 202 5 $kg\ hm^{-2}$)。每个处理重复 3 次, 随机区组排列, 共 12 个小区, 每小区面积 20 m^2 。大田栽植密度为 16.7 $\times$ 20.0 cm, 每穴 2 苗。试验品种经浸种后于 6 月 22 日播种, 7 月 17 日移至大田, 10 月 18 日收获。

1.2.2 水肥管理 推荐配比施肥水肥管理: 秧田管理, 采用“半旱育秧法”, 秧苗 2~1 叶期施 187.5 $kg\ hm^{-2}$ 半旱育秧剂 (尿素: 碳酸二氢钾: 氯化钾: 钙镁磷肥 = 7.5 : 1 : 1.5 : 2.5), 施后灌水于厢面。播种后以厢沟有水厢面湿润为主, 移栽前 7 天浅水于厢面, 且保持浅水至移栽; 大田管理, 施菜饼肥 750 $kg\ hm^{-2}$ 作基肥, 化肥的施用量按试验设计方案进行; 氮肥采用

收稿日期: 2004-03-02 修订日期: 2005-04-19

基金项目: 国家“十五”攻关项目子专题 (2001BA507A) 资助

作者简介: 陈军文 (1978-), 男, 湖南沅陵人, 博士研究生, 主要从事植物营养生理生态研究。E-mail: cjh@xhbg.org.cn

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

尿素, 按基肥: 分蘖肥: 穗肥: 粒肥为 3 64: 2 73: 2 73: 0 91 的比例施用; 磷肥采用钙镁磷肥一次性作基肥施用; 钾肥用氯化钾, 60% 作基肥, 20% 作分蘖肥, 20% 作孕穗肥; 施分蘖肥同时施 300 kg hm^{-2} 的硅锰肥。施肥后灌水, 以水带肥入泥。返青期保持浅水 3~4 cm, 以后保持浅水与湿润相间灌溉, 促进分蘖, 达到所需有效苗数的 90% 开始晒田, 此外, 孕穗期和灌浆成熟期也以湿润和浅水相间灌溉, 以促进后期根系活力。高氮量和低氮量氮磷钾配比施肥按设计方案施用, 其它的水肥管理同推荐配比施肥。

常规配比施肥水肥管理: 秧田管理, 秧苗 2~1 叶期施尿素 112.5 kg hm^{-2} , 施后灌浅水于厢面, 且保持浅水至移栽。大田管理, 施菜饼肥 750 kg hm^{-2} 作基肥; 化肥的施用量按试验设计方案进行, 且插秧当天再施复混肥 (N: P_2O_5 : K_2O 为 15 15 15) 750 kg hm^{-2} 作面肥。插秧后 5 天追施尿素 150 kg hm^{-2} , 氯化钾 750 kg hm^{-2} , 晒田后追施尿素和氯化钾各 75 kg hm^{-2} , 其它管理同推荐配比施肥。

1.3 测定方法

酶活性测定: 取样在上午 9 30 进行, 每个小区随机取两兜健康的植株, 尽量少伤害根系, 从试验田取样到样品运到实验室进行分析大概需要 20 分钟, 实验室所有分析操作均在 4°C 下进行。蔗糖合成酶 (SUS) 的提取和活性测定参照《现代植物生理学实验指南》进行^[3], SUS 活力以蔗糖 $\text{mg g}^{-1} \text{FW h}^{-1}$ 表示。腺苷二磷酸焦磷酸化酶 (AGPase) 的提取和活性的测定参照 Nakanura^[4] 等方法。AGPase 活性以 1-磷酸葡萄糖 $\text{mg g}^{-1} \text{FW h}^{-1}$ 表示。硝酸还原酶 (NR) 的提取和活性的测定参照《现代植物生理学实验指南》进行^[3]; 硝酸还原酶的活力以 $\text{NO}_2^- 1 \times 10^{-3} \text{ mg g}^{-1} \text{FW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 表示。谷氨酰胺合成酶 (GS) 的提取和活性的测定采用 r-谷氨酰基羟肟酸作标准曲线^[3], GS 酶活力以 $\text{mmol r-谷氨酰基羟肟酸 gFW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 表示。蛋白水解酶提取和活性的测定参照韩雅珊编写的《食品化学试验指导》进行测定^[5], 酶活力以酪氨酸 $1 \times 10^{-2} \text{ mg gFW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 表示。糙米全氮和蛋白氮的测定 全氮用浓 H_2SO_4 混合催化剂消化, 凯氏定氮法测定, 非蛋白氮用三氯乙酸沉淀, 凯氏定氮法测定; 蛋白氮为全氮减去非蛋白氮的差值。可溶性糖和淀粉的测定参照《现代植物生理学实验指南》进行^[3], 采用蒽酮比色法。在收获期, 每个小区割 200 兜, 脱粒晒干, 计算每个小区的产量, 把每个小区的产量折算成每公顷的产量。本试验部分结果进行 5% 水平的多重比较 ($P_{0.05}$)。

2 结果与分析

2.1 不同施肥配比施肥对饲料稻株高和分蘖数的影响

从图 1A 可知推荐配比施肥的分蘖数最终稳定在较高的水平, 而常规配比施肥的分蘖数显然比推荐配比施肥的分蘖数低。图 1B 反映的是分蘖数每六天增加的数的变化趋势, 相当于分蘖数变化的“加速度”, 从图可知每个处理在 8 月 25 日左右都出现分蘖旺盛期, 但推荐配比施肥的分蘖旺盛期出现得更早, 常规配比施肥分蘖旺盛期出现得较晚, 并且分蘖的“加速度”较低。从图 1C 可知前期高氮量配比施肥株高增长较快, 后期推荐配比施肥增长较快。图 1D 反映的是株高每六天增加的数值变化趋势, 相当于株高变化的“加速度”, 从图可知株高增加的旺盛期也出现在 8 月 25 日左右, 此时推荐配比施肥的株高增加最快, 从图还可知在整个生育期常规配比施肥的株高增加较慢。

2.2 不同施肥配比施肥对水稻硝酸还原酶 (NR) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 及蛋白水解酶的影响

从图 2A 可知, 在孕穗期, 推荐配比施肥和高氮量配比施肥的 NR 活性显著高于低氮量配比施肥和常规配比施肥的 NR 活性, 从图 2A 还可知 4 种配比施肥之间水稻对氮素的吸收和同化的差别主要在孕穗期前后。推荐配比施肥能够提高水稻在孕穗期对氮的吸收和利用效率。从图 2B 和图 2C 可知, 在齐穗期和乳熟期, 推荐配比施肥功能叶和籽粒 GS 活性最高, 低氮量配比施肥和常规配比施肥 GS 活性显著低于推荐配比施肥和高氮量配比施肥。从图 2D 可知在乳熟期, 常规配比施肥蛋白水解酶活性显著低于推荐配比施肥和高氮量配比施肥, 这说明推荐配比施肥具有较强的将叶片中蛋白质水解成氨基酸的能力, 从而为运送氨基酸到籽粒, 增加籽粒蛋白质含量奠定了物质基础。

2.3 不同施肥配比施肥对饲料稻蔗糖合成酶 (SUS) 和腺苷二磷酸合成酶 (AGPase) 的影响

由图 1E 可知, 在齐穗期, 推荐配比施肥和高氮量配比施肥的功能叶 SUS 活性显著高于常规配比施肥; 在黄熟期, 推荐配比施肥和高氮量配比施肥 SUS 活性显著高于低氮量配比施肥和常规配比施肥 SUS 活性。由图 1F 可知, 在乳熟期, 推荐配比施肥、高氮量配比施肥、低氮量配比施肥籽粒 SUS 酶活性显著高于常规配比施肥; 在黄熟期, 推荐配比施肥和高氮量配比施肥酶活性显著高于低氮量配比施肥和常规配比施肥。由图 1G 可知, 籽粒 AGPase 在乳熟期, 常规配比施肥酶活性较低, 与其它配比施肥之间有显著的差异; 在黄熟期, 常规配比施肥酶活性最低, 与推荐配比施肥和高氮量

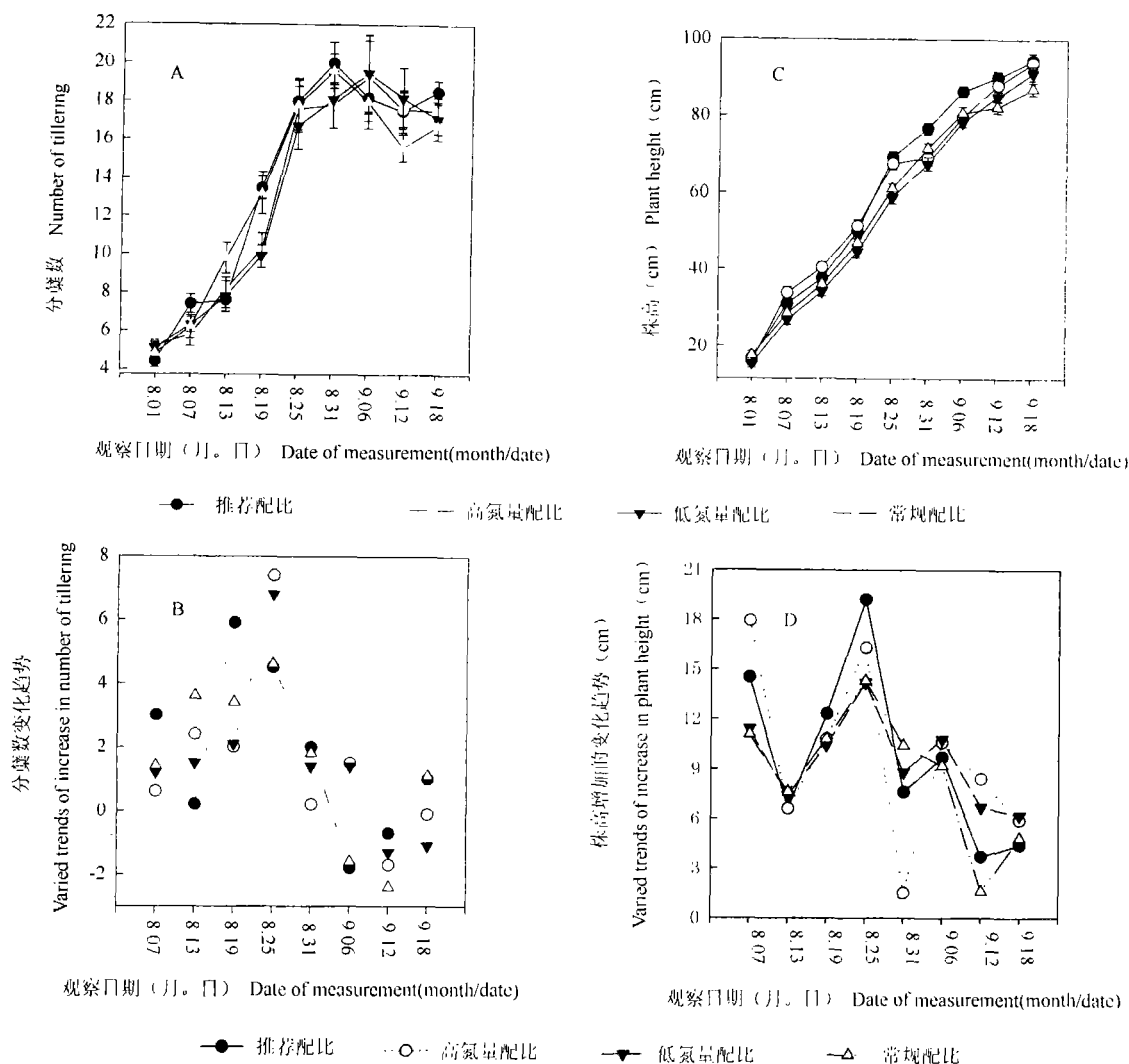


图 1 氮、磷、钾不同配比对分蘖数 (A, B) 和株高 (C, D) 的影响

Fig. 1 Effects of different ratio of nitrogen, phosphorus potassium on number of tillering (A, B) and plant height (C, D), means $\pm$ SD (A, C)

配比施肥之间差异显著。

2.4 不同施肥配比施肥对饲料稻叶和籽粒氮、可溶性糖以及淀粉的影响

从图 3A 可知在分蘖期推荐配比施肥和高氮量配比施肥与常规配比施肥和低氮量配比施肥相比显著提高了功能叶全氮含量。从分蘖期到黄熟期功能叶氮含量的相对减少量大小依次为推荐配比施肥 (23.03 g kg^{-1})、高氮量配比施肥 (22.24 g kg^{-1})、低氮量配比施肥 (14.01 g kg^{-1})、常规配比施肥 (13.09 g kg^{-1})。此结果表明推荐配比施肥和高氮量配比施肥处理不但水稻功能叶氮含量高, 而且能为籽粒转移更多的氮。从图 3B 可知, 由于常规配比施肥和低氮量配比施肥后期功能叶向籽粒转移氮的能力下降, 从乳熟期到黄熟期, 常规配比施肥和低氮量配比施肥处理籽粒全氮含量的增加量不大, 而推荐配比施肥、高氮量配比施肥

处理籽粒全氮的增加量较大, 因此, 在黄熟期推荐配比施肥和高氮量配比施肥与低氮量配比施肥和常规配比施肥相比显著提高了籽粒全氮含量。从图 3C 可知, 在齐穗期推荐配比施肥可溶性糖含量显著高于其它 3 种配比施肥; 在乳熟期, 高氮量配比施肥和低氮量配比施肥可溶性糖含量显著低于推荐配比施肥, 但显著高于常规配比施肥; 从乳熟期到黄熟期籽粒中可溶糖含量相对减少量以推荐配比施肥最高 (2.94%), 其次是高氮量配比施肥 (2.05%), 低氮量配比施肥 (2.19%), 常规配比施肥 (1.27%)。这说明从乳熟期到黄熟期推荐配比施肥可溶性糖的利用率较高。从图 3D 可知, 淀粉的含量呈上升趋势, 从齐穗期到黄熟期籽粒淀粉含量相对增加量以推荐配比施肥最高 (55.85%), 其次是高氮量配比施肥 (51.22%), 低氮量配比施肥 (45.05%), 常规配比施肥 (43.69%), 但 4

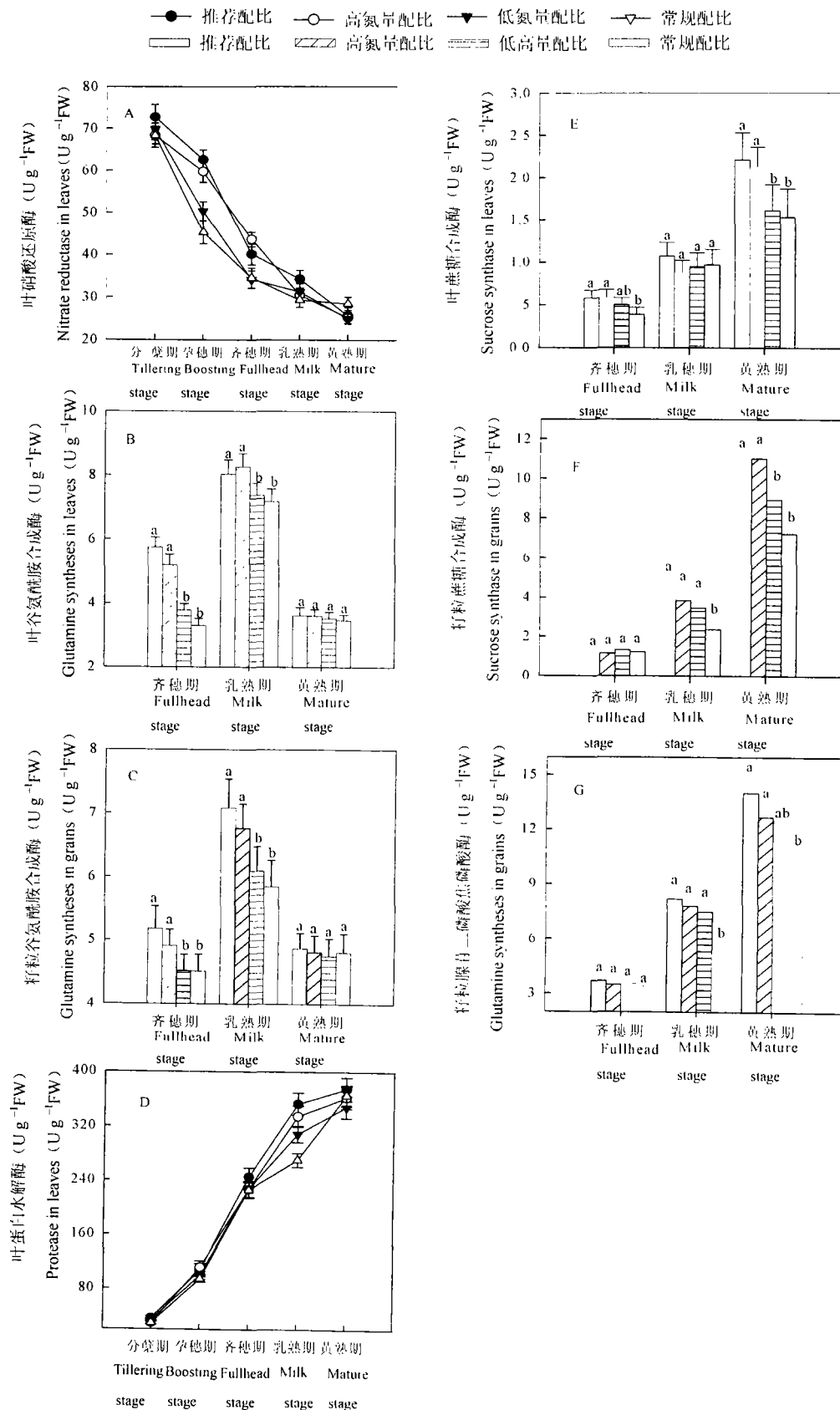


图 2 氮、磷、钾不同配比对叶硝酸还原酶 (A) 叶谷氨酰胺合成酶 (B) 籽粒谷氨酰胺合成酶 (C) 叶蛋白水解酶 (D) 叶蔗糖合成酶 (E) 籽粒蔗糖合成酶 (F) 腺苷二磷酸合成酶 (G) 活性的影响

Fig 2 Effects of different ratio of nitrogen, phosphorus and potassium on activity of NR in leaves (A) GS in leaves (B) GS in grain (C) protease in leaves (D)

DUS in leaves (E) and SUS in grain (G), (significance level $P_{0.05}$)

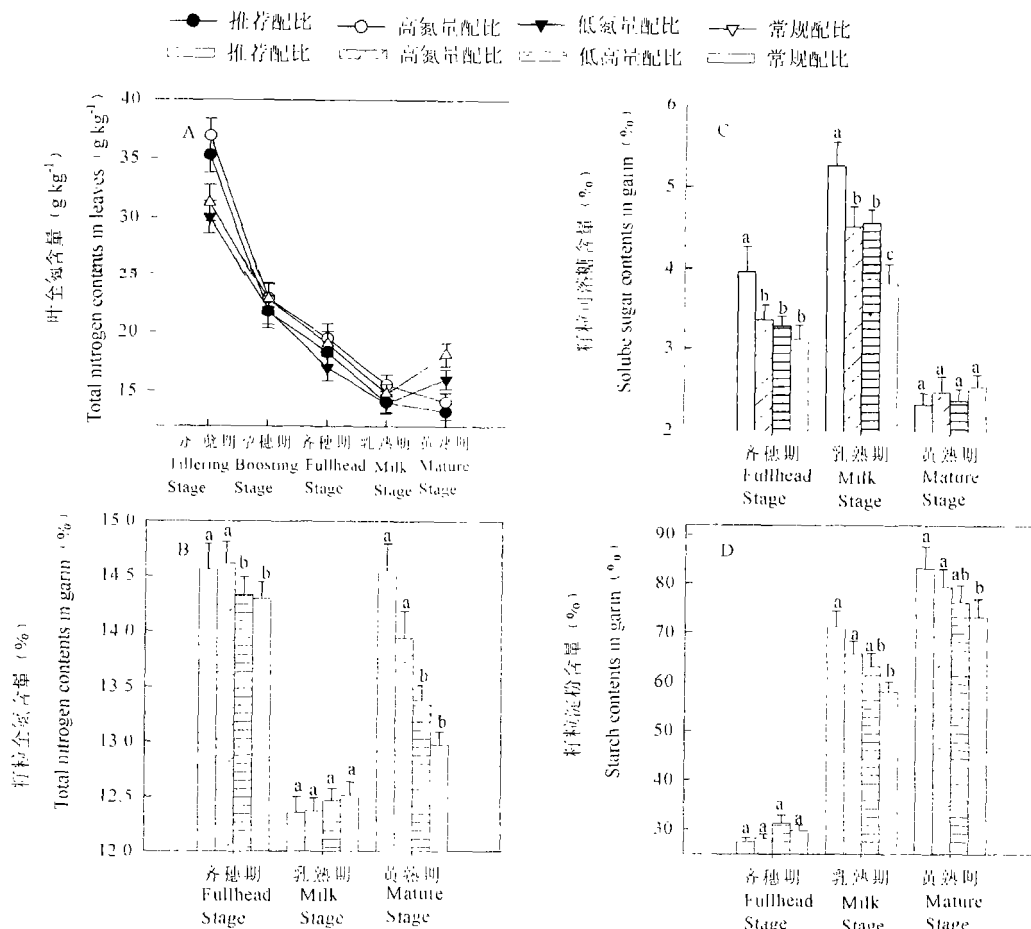


图 3 氮、磷、钾不同配比对叶全氮含量 (A) 籽粒全氮 (B) 籽粒可溶性糖 (C) 籽粒淀粉 (D) 含量影响

Fig. 3 Effects of different ratio of nitrogen, phosphorus and potassium on contents of Total nitrogen in leaves (A) total nitrogen in grain (B) soluble sugar in grain and (D) starch in grain

种配比施肥的糙米淀粉含量没有显著差异 (未给相关图表)。这说明推荐配比施肥籽粒灌浆速度较快, 有利于更多实粒数的形成。

2.5 不同施肥配比施肥对饲料稻产量和糙米蛋白质含量的影响

方差分析与多重比较结果表明 (从图 4A), 推荐配比施肥和高氮量配比施肥与低氮量配比施肥和常规配比施肥之间差异显著, 而前两者之间和后两者之间糙米全氮和蛋白氮含量差异不显著。推荐配比施肥与低氮量配比施肥和常规配比施肥相比全氮含量提高了 3.25 g kg^{-1} 、 3.30 g kg^{-1} , 相当于提高了粗蛋白 19.34 g kg^{-1} 、 19.64 g kg^{-1} ; 蛋白氮含量分别提高了 3.33 g kg^{-1} 、 3.40 g kg^{-1} , 相当于提高了蛋白质 19.81 g kg^{-1} 、 20.23 g kg^{-1} 。从图 4B 可知, 常规配比施肥的水稻产量显著低于其它 3 种配比施肥的产量。推荐配比施肥与常规配比施肥相比产量提高了 24.81%。

3 结论

氮素对提高作物产量和改善作物品质具有重要作用, 因此氮肥施用量越来越多^[6, 7, 8]。但氮素过多或过少都会对作物产量和品质造成不良影响^[9]。氮素影响作物各种生理代谢的正常进行和代谢物的合理分配以及生长发育^[10, 11, 12]。NR 是氮素吸收途径的第一个酶, 它以 NADH 或 NADPH 作为电子供体把 NO_3^- 还原成 NO_2^- ^[13], NO_2^- 在亚硝酸酶的作用下还原生成 NH_4^+ , 因此可以认为 NR 是氮素吸收的限速酶。

NR 活性与籽粒蛋白质含量的关系, 前人的研究结论很不一致。有研究认为高产高蛋白小麦品种叶片 NR 活性和叶片氮含量能维持较高水平且衰退缓慢^[14]。还有研究发现 NR 活性与籽粒产量和蛋白质含量呈正相关^[15], 并认为 NR 活性是反映籽粒蛋白质含量高低的一项重要指标^[16]。但是, 也有研究认为 NR 与籽粒蛋白质含量相关性不显著, 并认为高蛋白

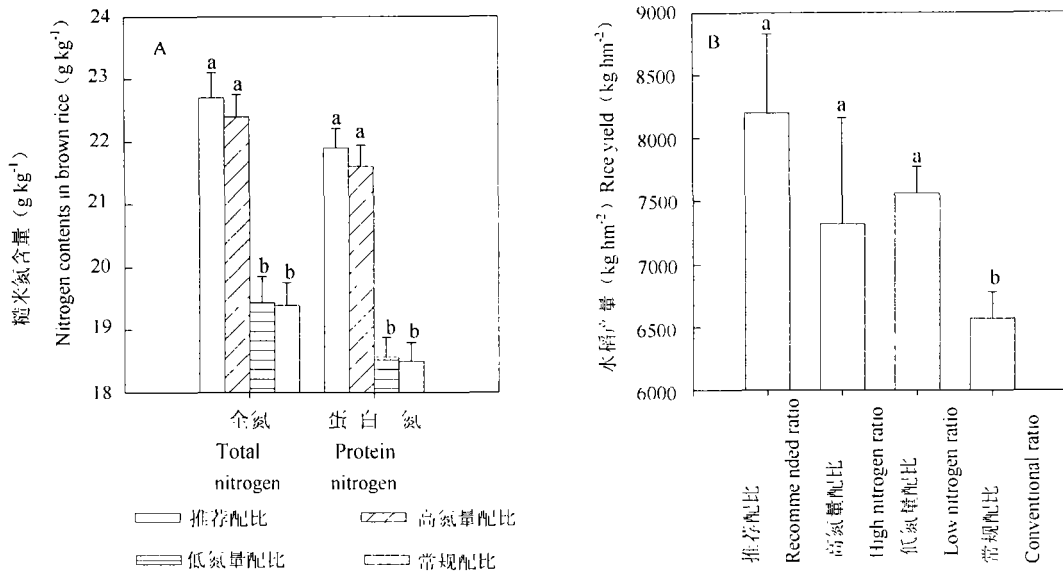


图 4 氮、磷、钾不同配比对糙米氮含量 (A) 和水稻产量 (B) 的影响

Fig 4 Effects of different ratio of nitrogen, phosphorus and potassium on N content in brown rice (A) and rice yield (B) (significance level $P_{0.05}$)

品种一般具有高的 NR 活性, 但并非 NR 活性高的品种一定蛋白质含量高^[17]。本研究结果证实合适的氮肥用量和合理的施肥方法(推荐配比施肥)能提高 NR 的活性, NR 活性的提高, 氮素吸收和同化效率较高, 从而为籽粒蛋白质的合成储备了充足的氮源, 最终提高了籽粒蛋白质含量(图 2A, 图 3A, 图 4A)。

高等植物体内 95% 以上的 NH_4^+ 通过 GS/GOGAT (谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶) 循环同化^[19]。GS 是处于氮代谢中心的多功能酶。有研究证实, GS 活性的提高有利于植物铵的同化和氮素的转化^[18, 19]。还有研究表明, GS/GOGAT 途径除了参与氨的初级同化外, 还参与叶片中与氨有关的代谢过程^[20]。但目前还没有研究证实 GS 的活性与籽粒蛋白质含量有直接的联系, 本研究也不能把 GS 活性的变化直接地与籽粒的蛋白质含量联系起来, 因为 GS 活性变化的趋势与籽粒氮的积累变化趋势似乎没有规律可寻(图 2B, 图 2C, 图 3B)。

蛋白水解酶与蛋白的降解关系较为复杂, 有研究证实蛋白质的降解与蛋白水解酶活性上升相关^[21, 22]。总蛋白水解酶活性与总蛋白质损失相关, 但在另外一些研究却没有发现相关性或存在负相关^[23]。有研究证明, 随着叶片的衰老, 蛋白水解酶活性逐渐增加。但是, 倒 2 叶和倒 3 叶蛋白水解酶的活性并不与蛋白质含量下降成比例^[24]。这说明蛋白质含量下降不仅仅决定于蛋白水解酶活性一个因素, 在蛋白质合成速率下降时, 即使蛋白水解酶活性不增加, 蛋白质含量也可能下降。但本研究表明叶片蛋白水解酶活性的变化趋势与叶片中氮含量的变化趋势相反(图 2D, 图 3A)。

即蛋白水解酶活性上升, 而氮含量下降。合适的氮、磷、钾(推荐配比施肥)能显著提高乳熟期前后蛋白水解酶活性(图 2D)。

SUS 催化蔗糖分解, 形成鸟苷二磷酸葡萄糖和果糖, 这个反应被认为是蔗糖向淀粉转变的第一步^[25], 研究证实 SUS 活性与水稻籽粒的库强有关^[26, 27, 28], 因为 SUS 分解库器官中的蔗糖, 所以有人把 SUS 活力看作库强的标志^[27, 29]。本研究结果表明, 推荐配比施肥有增加库强的作用, 有加速蔗糖向籽粒运输加强籽粒灌浆进程的功能, 因为推荐配比施肥籽粒 SUS 活性与其它配比施肥相比较高(图 2F)。在谷类植物籽粒中, 库器官碳水化合物积累和催化蔗糖向淀粉转化过程中, SUS 都起决定性作用^[28, 30], 因此加强蔗糖合成酶活性就有利于碳水化合物的积累和催化蔗糖向淀粉转化。

籽粒灌浆期是淀粉合成和积累的主要时期, 在淀粉合成过程中 SUS、AGPase、淀粉合成酶(SS)以及淀粉分支酶(SBE)扮演着重要的角色^[31, 32, 33], AGPase 是淀粉合成途径中的关键酶, 它催化淀粉合成系列反应的第一步^[34]。AGPase 调控碳源在蔗糖和淀粉之间分配^[35]。研究证实马铃薯和玉米以及水稻 AGPase 活性的提高能增加淀粉合成, 结果导致产量的增加^[36, 37], 有研究表明提高 AGPase 活性能够增加淀粉的合成, 因此增加籽粒重和产量^[34, 38]。本研究也证实, AGPase 活性与水稻产量有关, 推荐配比施肥 AGPase 活性较高, 其产量与其它配比施肥相比较高。(图 2G, 图 4B), 有研究还证实 AGPase 活性与淀粉积累速率呈显著正相关^[39, 40]。本试验表明 AGPase 活性变化趋势

与淀粉积累变化趋势相一致(图 2G, 图 3D)。合适的氮、磷、钾配比(推荐配比施肥)能提高 AGPase 活性, 加快籽粒灌浆进程, 增加籽粒的淀粉含量和充实度。

氮素在水稻体内移动性较大, 再利用率较高。叶片中的氮素大部分以蛋白质形态存在, 蛋白质水解为氨基酸向穗部转移。叶片和茎鞘是籽粒氮素的重要来源, 两者对籽粒氮的贡献率都达到 30% 以上^[41]。在水稻灌浆的整个时期叶片、茎鞘氮素转运量大小直接影响水稻籽粒蛋白质含量和蛋白质产量。在水稻生育后期, 营养器官氮素的减少量可在一定程度上反映水稻叶、茎鞘中氮向籽粒转运的能力。水稻开花前贮藏的氮在生殖生长期的转运对籽粒产量和品质形成有很大的影响。本研究证实合适的氮用量和合理的施肥方式不仅有利于提高营养生长期叶片中氮的含量, 而且有利于加强生殖生长期氮素向籽粒转移(图 2A)。

有研究表明小麦籽粒蛋白质含量与籽粒产量常呈负相关^[42], 提高籽粒产量和蛋白质含量似乎是相互矛盾的, 但又有许多研究证实, 籽粒蛋白质含量的增加并不一定伴随产量的下降, 籽粒淀粉和蛋白质积累可能是相互独立的性状, 分别受不同的因素调控^[43, 44]。本研究结果表明, 在合适的氮肥用量和合理的施肥方法作用下, 水稻产量和糙米蛋白质含量同时得到提高(图 4A, 图 4B), 这说明要达到水稻高产高蛋白, 除了加快选育高产高蛋白品种外, 关键在于氮、磷、钾的合理搭配施用以及科学的施肥方法。

参考文献:

- [1] 李科, 卢向阳, 彭丽莎. 饲料稻氮代谢特性研究[J]. 湖南农业大学学报. 27: (5): 331-334.
- [2] 刘强, 罗泽民, 荣湘民, 等. 不同时期不同施氮量对糙米蛋白质积累影响的初探[J]. 土壤学报. 2000, 37 (4): 529-535.
- [3] 中国科学院上海植物生理研究所. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社. 1999.
- [4] Nakamura Y, Yuki K. Changes in enzyme activities associated with carbohydrate metabolism during development of rice endosperm[J]. Plant Sci, 1992, 82: 15-20.
- [5] 韩雅珊. 食品化学试验指导[M]. 北京: 中国农业出版社. 1995.
- [6] Sisson VA, Ruffy TW, Williamson RE. Nitrogen-use efficiency among flue-cured tobacco genotypes[J]. Crop Sci, 1991, 31: 1615-1620.
- [7] Gastal F, Lemaire E. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective[J]. J. Exp. Bot, 2002, 53: 789-799.
- [8] Wang ZH, Zong ZQ, Li SX, Chen BM. Nitrate accumulation in vegetables and its residual in vegetable fields[J]. Environ. Sci, 2002, 23: 79-83.
- [9] 莫良玉, 吴良欢, 陶勤南. 高等植物 GS/GOGAT 循环研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7 (2): 223-231.
- [10] Crawford N M. Nitrate: nutrient and signal for plant growth[J]. Plant Cell 1995, 7: 859-868.
- [11] Marschner M. Mineral Nutrition of Higher Plants (Ed2). [M].

Academic Press Limited 1995. L.

- [12] Stitt M, Krapp A. The molecular physiological basis for the interaction between elevated carbon dioxide and nutrients[J]. Plant Cell Environ., 1999, 22: 583-622.
- [13] Campbell W H. Nitrate reductase and its role in nitrate assimilation in plants[J]. Physiol Plant 1988, 74: 214-219.
- [14] 朱德群, 朱遐领, 王雁. 与冬小麦籽粒蛋白质有关的几项生理参数[J]. 作物学报, 1991, 17 (2): 135-144.
- [15] Dechard EL. Nitrate reductase assays as prediction test for crosses and lines in spring wheat[J]. Crop Sci, 1978, 18: 289-294.
- [16] 王宪泽, 张树芹. 不同蛋白质含量小麦品种 NRA 与氮素积累关系的研究[J]. 西北植物学报, 1999, 19 (2): 315-320.
- [17] Dalling M J, Boland G, Willson J H. Relation between acid proteinase activity and redistribution of nitrogen during grain development in wheat[J]. Aust J Plant Physiol, 1976, 3: 721-730.
- [18] Beckett T W, Camayol E, Hiesl B. Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase isoforms in maize leaves: localization, relative proportion and their role in ammonium assimilation or nitrogen transport[J]. Planta 2000, 211: 800-806.
- [19] Gonzalez-Moro B, Menu-Petite A, Lacuesta M. Glutamine synthetase from mesophyll and bundle sheath maize cells: isoenzyme complements and different sensitivities to phosphinothricin[J]. Plant Cell Reports 2000, 19(11): 1127-1134.
- [20] 杨肖娥, 孙曦. 杂交稻氮代谢特征[J]. 浙江农业大学学报, 1989, 15 (1): 87-96.
- [21] 王月福, 于振文, 李尚霞. 氮素营养水平对冬小麦氮代谢关键酶活性变化和籽粒蛋白质含量的影响[J]. 作物学报, 2002, 28 (6): 743-748.
- [22] 高玲, 叶茂炳, 张荣銎. 小麦旗叶老化期间的内肽酶[J]. 植物生理学报, 1998, 24 (2): 183-188.
- [23] 宋纯鹏. 植物衰老生物学[M]. 北京: 北京大学出版社. 1998.
- [24] 孙曦. 作物营养与施肥[M]. 北京: 北京农业出版社. 1990.
- [25] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling[J]. Plant Physiol, 2004, 135: 1621-1629.
- [26] Sun J, Loboda T, Sung S-J, et al. Sucrose synthase in wild tomato, *Lycopersicon esculentum*, and tomato fruit sink strength[J]. Plant Physiol, 1992, 98: 1163-1169.
- [27] Wang F, Sanz A, Brenner M L, et al. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength[J]. Plant Physiol, 1993, 101: 321-327.
- [28] Kato T. Change of sucrose synthase activity in temperature reduces starch deposition in wheat endosperm of rice cultivars[J]. Crop Sci, 1995, 35: 827-831.
- [29] Ramwala A P, Miller W B. Sucrose-cleaving enzymes and carbohydrate pools in Lilium longiflorum organs[J]. Physiol Plant 1998, 10: 290-300.
- [30] Dale E M, Housley T L. Sucrose synthase activity in developing wheat endosperms differing in maximum weight[J]. Plant Physiol, 1986, 82: 7-10.
- [31] Hawker J S, Jenner C J. High temperature affects the activity of enzymes in the committed pathway of starch synthesis in developing wheat endosperm[J]. Aust J Plant Physiol, 1993, 20: 197-209.
- [32] Ahmadi A, Baker D A. The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat[J]. Plant Growth Regul, 2001, 35: 81-91.
- [33] Hukman W J M, Cue K F, Altenbach S B, et al. Effect of temperature on expression of genes encoding enzymes for starch biosynthesis in developing wheat endosperm[J]. Plant Sci, 2003, 164: 873-881.

- [34] Sikka V. K., Choi S - B, Kavakli H, et al Subcelluar compartmentation and allosteric regulation of the rice endosper ADPGlucose pyrophosphorylase[J]. Plant Sci., 2001, 161: 461-468.
- [35] Heklt H W, Chon C J, Maronde D, Herold A, et al Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch fomation in leaves and isolated chloroplasts[J]. Plant Physiol., 1977, 59: 1146- 1155.
- [36] Stark D M, Timmerman K P, Barry G F, et al Regulation of the amount of starch in plant tissues by ADPGlucose pyrophosphorylase [J]. Science, 1992, 258: 287- 292.
- [37] Sakulsingharoj C, Choi S - B, Hwang S - K, et al Engineering starch biosynthesis for increasing rice seed weight: the role of the cytoplasmic ADPGlucose pyrophosphorylase[J]. Plant Sci., 2004, 167: 1323- 1333.
- [38] 赵步洪, 张文杰, 常二华, 等. 水稻灌浆期籽粒中淀粉合成关键酶的活性变化及其于灌浆速率和蒸煮品质的关系[J]. 中国农业科学, 2004, 37 (8): 1123- 1129.
- [39] 杨建昌, 彭少兵, 顾世梁. 水稻灌浆期籽粒中 3 个与淀粉合成有关的酶活性变化[J]. 作物学报, 2001, 27 (2): 157- 164.
- [40] 程方民, 蒋德安, 吴 平. 早籼稻籽粒灌浆过程中淀粉合成酶的变化及温度效应特征[J]. 作物学报, 2001, 27 (2): 201- 206.
- [41] 沈成国. 植物衰老生理与分子生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [42] 王月福, 姜 东, 于振文, 等. 氮素水平对小麦籽粒产量和蛋白质含量的影响及其生理基础[J]. 中国农业科学, 2003, 36 (5): 513- 520.
- [43] 宋建民, 田纪春, 赵世杰. 植物光合碳和氮代谢之间的关系及其调节[J]. 植物生理学通讯, 1998, 34 (3): 230- 238.
- [44] 苏祖芳, 许乃霞, 孙成明, 等. 水稻抽穗后株型指标与产量形成关系的研究[J]. 中国农业科学, 2003, 26 (1): 115- 120.

Effect of Different Ratio of Nitrogen, Phosphorus and Potassium on Yield and Protein Contents in Brown Rice of Fodder (*Weiyou198*)

CHEN Jun- wen^{1, 2}, LU Q iang¹, RONG X iang- m in¹, PENG Jian- wei¹,

TANG Gu i- rong¹, X IE Gu i- xian¹, LIAO Yu- lin¹, YU Fang- m ing¹

(1 College of Resource and Environment, Hunan Agricultural University, Changsha 410128)

2 X ihuangbanna Tropical Botanic Garden, the Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303)

Abstract Four different treatments were compared relative to their effects on the protein content in brown rice (variety “weiyou198”), the crop yield and the activity of the four enzymes sucrose synthase (SUS), ADP - glucose pyrophosphorylase (AGPase), nitrate reductase (NR), and glutamine synthase (GS). The fertilizer ratio (N: P₂O₅: K₂O) in the four different treatments were the “Recommended Ratio” (i e., the ratio of N: P₂O₅: K₂O is 190: 90: 100 kg ha⁻¹), the “High Nitrogen Ratio” (N: P₂O₅: K₂O is 210: 90: 100 kg ha⁻¹), the “Low Nitrogen Ratio” (N: P₂O₅: K₂O is 170: 90: 100 kg ha⁻¹), and the “Conventional Ratio” (N: P₂O₅: K₂O is 216: 112. 5: 202. 5 kg ha⁻¹). Within our field experiments the “Recommended Ratio” resulted in the highest rice yield of 8200 kg ha⁻¹, the highest total nitrogen content of 22. 70 g kg⁻¹ and the highest protein nitrogen content of 21. 98 g kg⁻¹ in brown rice, and increased 24. 81%, 17. 01% and 18. 38%, respectively, compared with the “Conventional Ratio”. The above results may be mainly due to a significant increase in the activity of several enzymes assayed because our experimental result demonstrated that the “Recommended Ratio” achieved increase in the activity of NR, GS, AGPase and SUS as compared with other treatment. In most cases the “Recommended Ratio” achieved better results than the “Conventional Ratio” control such as the starch content and the soluble in grain and nitrogen content in leaves and grain.

Key words Rice; Sucrose synthase (SUS); ADP - glucose pyrophosphorylase (AGPase); Glutamine synthase (GS); Nitrate reductase (NR); Protein; Yield