

江苏科学技术出版社

农业生产中 钾氮的 交互作用

书号: 16196•192

定价: 1.35 元

中国科学院南京土壤研究所 第一次钾素讨论会论文集
国际钾肥研究所(瑞士)

农业生产中钾氮的交互作用

谢建昌 范钦桢 等编译
郑文钦

江苏科学技术出版社

内 容 简 介

本论文集共收集、编译了“土壤钾素讨论会”论文8篇。文章的主题是“农业生产中钾氮的交互作用”，分别从植物生理、土壤、田间试验和施肥对比等方面进行了论述。这些文章具有一定的理论水平和实践意义，可供从事有关科研、教学、肥料推广和肥料计划工作者参考。

农业生产中钾氮的交互作用

范钦桢等编译
谢建昌 郑文钦

出版：江苏科学技术出版社

印刷：南京化工学院印刷厂

开本787×1092毫米 1/16 印张6.25 字数145,100

1985年7月第1版 1985年7月第1次印刷

印数1—5,170册

书号 16196.192 定价 1.35元

责任编辑 陆宝珠

前 言

随着氮磷肥料用量的增加,复种指数和单位面积产量的提高,在中国南方地区,不少作物已不同程度地显现出营养失调的症状,而氮、钾平衡失调则是较为突出的问题之一。通常植物生长组织内的氮钾比在 $1:0.5\sim 2$ 之间。国际上施用的化肥的氮钾比为 $1:0.4$,而中国只有 $1:0.04$ 。尽管土壤和农家肥向作物提供了一些钾,但在总的供应方面,仍然是普遍亏损,以致缺钾日益严重,使作物产量和质量受到很大影响。

为了从植物生理、土壤、田间试验以及施肥对比等多方面来论述钾氮之间的相互关系,从而有利于纠正作物的钾氮养分不平衡现象,中国科学院南京土壤研究所,邀请国际钾肥研究所有关专家来南京举行“作物生产中钾氮的相互作用”学术讨论会。正如报告后的讨论和在各地的大田考察所表明的那样,这样的学术讨论会是深受欢迎的,它为科学家、技术人员提供了进行相互交流的好机会。

我们希望此论文集能为科研、教学、推广和肥料计划工作者提供参考,有助于他们去研究建立土壤肥力的原则和方法。

中国科学院南京土壤研究所
国际钾肥研究所(瑞士)

1984年10月

目 录

钾在作物的氮素新陈代谢中的作用·····	H. Baringer (1)
钾在改善作物氮素吸收、同化方面的作用·····	S. H. Lips (14)
氮肥对植物体内钾素临界水平的影响·····	G. de Beaucorps (24)
钾与氮的相互作用($N \times K$ 双因子试验: $N \times K$ 相互作用的意义和测定)·····	A. Loue (32)
钾氮配合的效用和配比问题·····	谢建昌 马茂桐 (49)
集约种植条件下的土壤氮钾平衡·····	E. Mutert (59)
氮肥投入量和产量水平对钾肥管理的影响·····	H. R. von Uexkull (72)
在集约和粗放农业中氮钾的水平·····	A. von Peter (82)

钾在作物的氮素新陈代谢中的作用

H. Beringer

(Buntehof Agricultural Research Station of
Kali und Salz AG, Fed. Rep. of Germany)

一、引言

作物所吸收的各种养分的量, 这些养分间的平衡以及相互作用都会对作物的生长和产量有影响。氮对酶蛋白质、膜蛋白质和贮藏蛋白质的合成等方面是最为重要的, 钾的供应对细胞渗透压和许多酶的活性方面也是必不可少的。氮和钾的相互关系, 人们早已有所了解, 并在 Loue 和 de Beaucorps 的论文里已有记载。本文的目的是从生化和植物生理的角度来解释他们的相互作用。

二、谷物的产量 事例研究

如果一个作物缺乏某一营养, 譬如说氮, 作物就会过早地成熟。若此时, 另一养分很充分或过于充分, 则甚至会加快作物早熟的过程。反之, 所有的养分都很充足, 成熟过程就会推迟。养分间的相互作用会促使作物高产。如表 1—1 所示, 在有机质和全氮含量不同的土壤上种冬小麦, 氮有 2 级水平, 钾有 3 级水平。不施钾肥时产量很低, 因为这两种土壤的交换性钾含量只有 40~60 ppm。在施肥量为 $N_4 K_{1.5}$ 时, 可获得最高产量。可是在氮肥最低水平时, 每盆 0.75 克钾已足以生产每盆分别为 76 和 85 克的小麦。有趣的是, 在次生黑色石灰土上施双倍的氮, 改善了 K_0 和 $K_{0.75}$ 的效益, 而沉积土上增施氮肥却不见效益, 这是因为在 K_0 和 $K_{0.75}$ 时, 钾的有效性明显地限制了产量。

土壤氮和氮、钾肥对冬小麦产量的影响

表 1—1

(Nemeth, 1984)

土 壤	氮 肥 (克/盆)	钾 肥 (克/盆)		
		0	0.75	1.5
黑色石灰土 (全氮450ppm)	2	37	76	77
	4	60	92	99
冲 积 土 (全氮2500ppm)	2	37	85	86
	4	39	78	100

在表 1—2 的产量组成中表明,改善氮的供应会促进分蘖,也就是增加穗数,但几乎对每穗粒数和单粒重没有什么影响。恰恰相反,钾的主要作用是提高谷物的单粒重。在施肥量 N_4 $K_{1.5}$ 时,由于植株长势良好,光合作用充分,灌浆充足,因而获得高产。在这样情况下,植物生理学家探讨了源和库的关系,并试图找出影响产量的是叶的光合作用的能力还是种子的贮藏能力。

土壤氮对小麦产量组成的影响

表 1—2 (Nemeth,1984)

	氮 肥 (克/盆)	电超滤提取		穗 / 盆		粒 / 穗		单 粒 重	
		NO ₃ (ppm)	有机氮 (ppm)	K _{0.75}	K _{1.5}	K _{0.75}	K _{1.5}	K _{0.75}	K _{1.5}
黑色石灰土	2	8	14	41	36	46	47	40	45
	4	138	20	47	47	46	47	43	46
冲 积 土	2	13	23	48	45	46	46	39	42
	4	115	39	53	53	39	46	38	42

三、作物中氮的生物化学

NH_4^+ 和 K^+ 会相互争夺吸收位置,而 NO_3^- 的吸收却会因有 K^+ 离子伴随而加快,这似乎主要是增加了 NO_3^- 向木质部的分泌量 (Touraine 和 Grignon,1982)。 NO_3^- 在合成氨基酸之前必须先进行耗能的还原反应,而 NH_4^+ 被吸收后就能直接同化。

(一) NO_3^- 的还原 硝酸盐的还原,是靠硝酸盐还原酶的作用。这种酶会受 NO_3^- 的诱发和光照的促进。 NO_3^- 能在根和枝叶中进行还原,但在根部进行还原的比例是取决于不同的作物种类和 NO_3^- 由根向枝叶的迁移率。而 NO_3^- 的迁移率是靠 K^+ 促进的 (Ruffy et al,1981)。由于能量的原因,枝叶是 NO_3^- 更为重要的还原区 (图 1—1)。

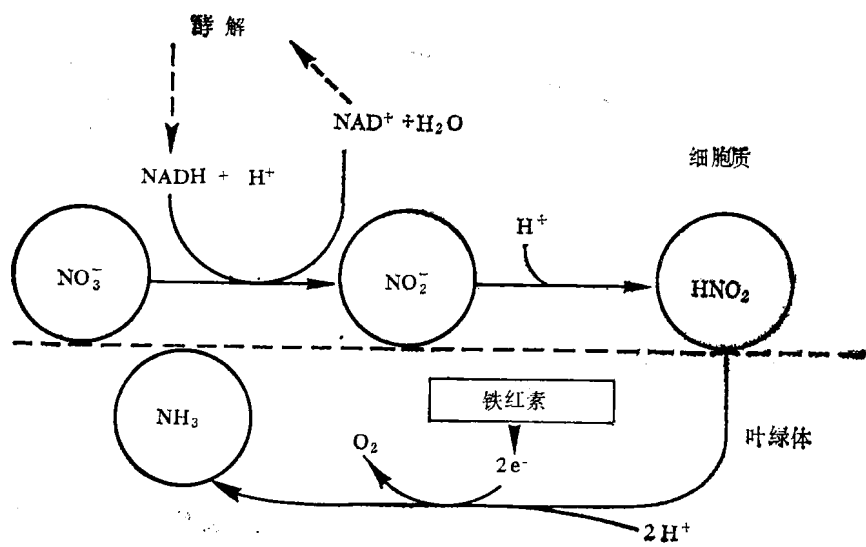


图 1—1 硝酸盐和亚硝酸盐 (亚硝酸) 还原反应图解

NO_3^- 的还原反应有两步, 先在细胞质内由 NO_3^- 还原成 NO_2^- , 然后, 在叶绿体内进一步还原。硝酸盐还原酶有三种辅基: FAD, 细胞色素 b 和 M_0 。通过辅基, 还原当量由还原型辅酶 I (NADPH) 最后传到 NO_3^- 。另一方面, 硝酸盐还原酶是单个多肽束组成的, 附带有一个铁硫络合物和一个链珠血红素 (Sirohaem)。链珠血红素联结 NO_2^- , 而电子是通过铁氧还原蛋白传送的光合电子。

因此硝酸盐还原酶的活力取决于光照度。低光照度以及高量施用硝态氮肥会引起作物内 NO_3^- 过量贮积, 譬如 NO_3^- 在牧草和蔬菜内贮积就会影响反刍动物和人类婴儿的营养 (Kemp, 1982), 硝酸盐还原酶也需要 K^+ (图 1—2, 1—3), 但钾的活动方式还不甚明瞭。

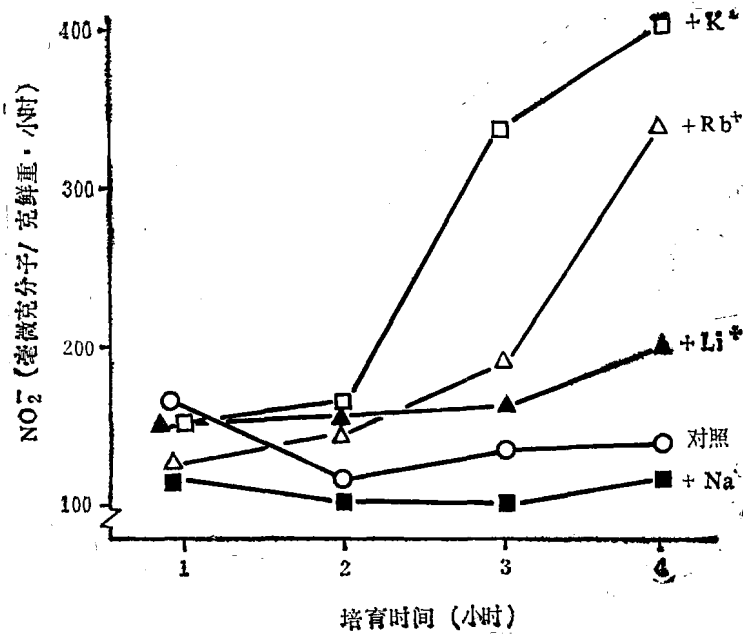


图 1—2 碱离子对硝酸盐还原酶的活化作用 (Pfluger 和 Wiedemann, 1977)

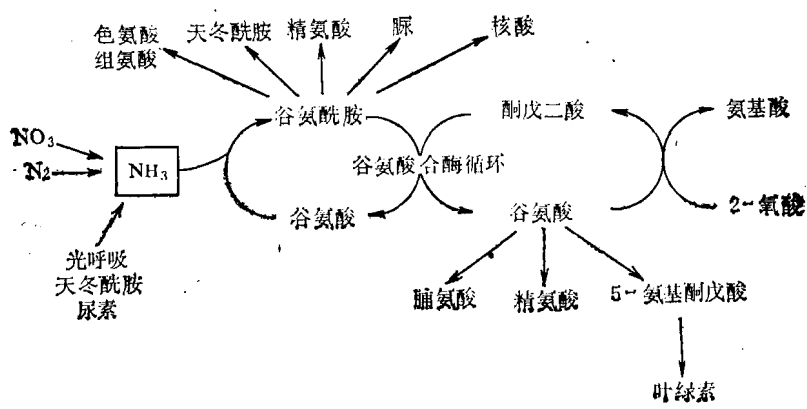


图 1—3 氮在高等植物里的新陈代谢

(二) 氨基酸的合成 来自于直接吸收的 $\text{NH}_4\text{-N}$, 或来自 $\text{NO}_3\text{-N}$ 还原反应或生物固氮的氮均会转化成谷氨酸, 其途径有二: 一是由谷氨酸脱氢酶(GDH)催化而进行的 2-酮戊二酸的还原胺化作用。这种酶与 NH_3 (K_m 5~70 毫克分子) 的亲合力相当低。或许更多地起着 NH_3 的解毒酶作用, 在 NH_3 浓度大于 2 毫克分子时它裂解了光磷酸化作用。 NH_3 的另一个更为重要的同化途径是, GOGAT(谷氨酰胺—酮戊二酸转氨酶)反应循环 (Mifflin, 1982; 图 1—3)。

这一循环主要在叶绿体和质体以及豆科作物根瘤的胞液内进行, 即在细胞器内进行。在细胞器内分别靠 NO_2^- 还原和固氮产生 NH_3 。它是由谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合酶组合成的。GOGAT含有 $1\text{ Km}10^{-5}\sim10^{-4}$ 克分子 NH_3 , 因此是一种存在于叶、根和成熟时的籽粒内的十分有效的 NH_3 结合酶。一旦由 GS 合成了谷氨酰胺(在此过程中 GS 似乎需要有 20~50 毫克分子的 KCl 才能充分发挥活力, Oaks et al, 1979), 它的酰胺群就会转移到 2-酮戊二酸去, 这样, 随着谷氨酸分子再循环, 也就合成了戊二酸, 并为其它氨基酸, 如天冬氨酸或丙氨酸两种 2-氧化酸的合成提供了基质。谷氨酸也可用作 5-氨基酮戊酸、精氨酸和脯氨酸的基质, 特别是在受到水分胁迫时, 作为脯氨酸的基质。另一方面谷氨酰胺能为天冬酰胺合成酶利用, 在有 ATP 和 Cl^- 参加反应中合成天冬酰胺(Rognes, 1980)。谷氨酰胺也能用来合成精氨酸和脲。所有这三种复合物都能够无毒性地有效地运输和贮存 N。例如在一些热带豆科作物如大豆、豇豆中, 90% 的氮是靠脲基尿囊素和尿囊酸从根瘤中转运出来的, 而在许多温带豆科作物里, 主要的运输方式是天冬酰胺和谷氨酰胺(Pate, 1980)。

从农业的观点来看, 令人感兴趣的是, 在受胁迫的情况下, 作物的生长和蛋白质的合成都会受到抑制。因而象谷氨酰胺, 特别是天冬酰胺之类的酰胺会聚积起来 (Stewart 和 Larher, 1980), 关键性的氨基酸会转化成其它复合物, 就这样, 水分胁迫会引起脯氨酸、甘氨酸和三甲内盐的聚积(Wyn Jones 和 Gorham, 1983), 缺乏 K^+ 和 Mg^{2+} 会引起二胺、丁二胺或三胺、亚精胺的聚积(Basso 和 Smith, 1974)。近来 Galston (1983) 把细胞间“第二信使”的功能归功于多胺。多胺看来并不象植物激素来回活动于细胞间。

(三) 氮的运输方式 用以运输和分配同化了的 NH_3 的化合物, 最通常的是天冬酰胺和谷氨酰胺类的酰胺, 在一些热带豆科作物里则是脲 (Lea 和 Mifflin, 1980)。表 1—3 表明, 春小麦木质分泌物质里也可找到很高浓度的硝酸盐。随着氮肥施用量的增加, 其浓度也如预计的那样随之增加。同样氨基酸的浓度也会增加, 其中 70~80% 是谷氨酸和天冬氨酸以及它们

春小麦木质分泌物质内硝态氮和氨基酸氮与营养和生长阶段的关系

表 1—3

(Kirkman和Mifflin, 1979)

NO ₃ -N 用量 (毫克/盆)	孕 穗 期		灌 浆 期	
	NO ₃ -N 毫克分子	AA-N 毫克分子	NO ₃ -N 毫克分子	AA-N 毫克分子
0	4.0	9.7	4.0	12.9
100	11.1	10.2	5.3	20.0
200	15.1	19.4	9.3	16.9
400	15.1	21.5	23.5	37.6

的酰胺。但在灌浆期 $\text{NO}_3\text{-N}$ 与氨基酸 N 的比率, 要比在孕穗期小得多。这表明了运输 N 的化合物的比例是变化着的。

韧皮部是不输送硝酸盐的, 它的氨基酸浓度大约高于木质部 10~20 倍 (Pate, 1980)。表 1—4 表明了在水稻和蓖麻的韧皮部里氨基酸的组成。这蓖麻是分别种在含 0.4 和 1 毫克分子 K^+ 营养液里的。天冬酰胺是在水稻内最主要的酰胺, 在蓖麻内则是谷氨酰胺了。尽管这两个钾处理间的差异很小, 较好的钾供应只稍微增加谷氨酸和天冬氨酸的量, 这表明了大部都转化成蛋白质了, 而不是酰胺。

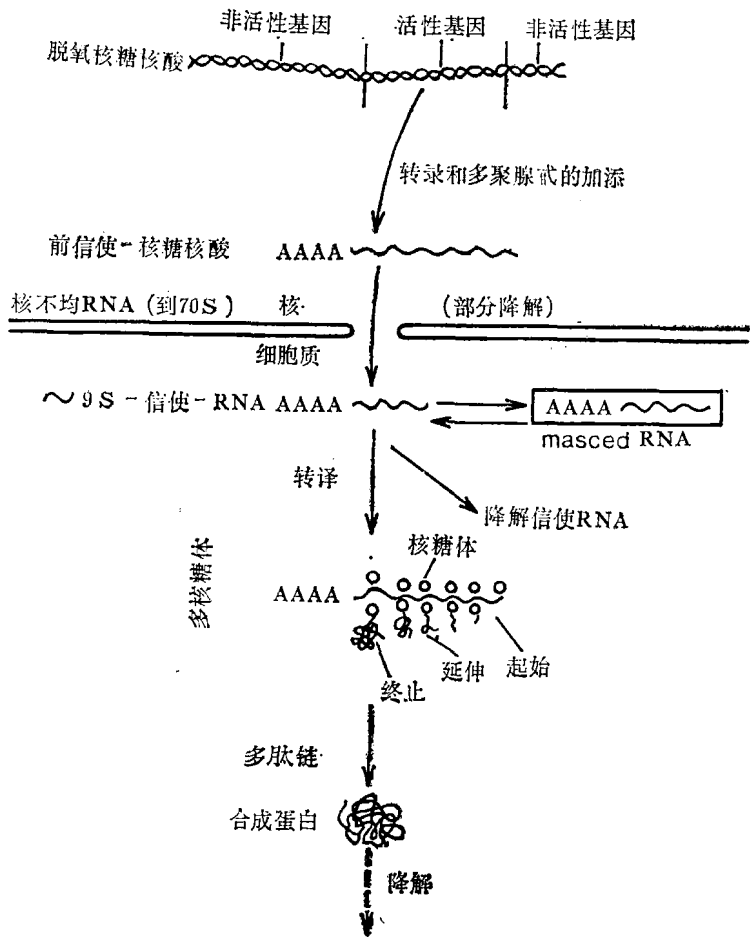


图 1—4 蛋白质合成图解
(Mohr 和 Schopfer, 1980)

水稻和蓖麻韧皮部内氨基酸的组成和含重(毫克分子)

表 1—4

(Chico, 1982; Mengel 和 Haeder, 1977)

	水 稻	蓖 麻	
		-K	+K
谷 氨 酰 胺	32	134	128*
谷 氨 酸	61	12	16*
天 冬 酰 胺	143	3	3
天 冬 氨 酸	11	2	5*
丝 氨 酸	55	12	10*
缬 氨 酸	28	4	5
苏 氨 酸	24	3	4
其 它	70	22	21
总 量	424	192	192

*达 5 % 显著水准。

(四) 库组织内氨基酸运输的循环 被输送到籽粒内或其它库组织内的天冬酰胺和谷氨酰胺,很快地发生了代谢变化(Atkins et al, 1976)。Sodek 等(1980)论证了正在成熟的豌豆中,天冬酰胺酶对 K^+ 的基本需要量大于 20 毫克分子,而且首先在种皮内发现这种酶的最高活性,然后在子叶内。在种皮和子叶内还存在有谷氨酰合成酶和谷氨酸脱氢酶。图 1—4 显示了蛋白质合成的原理。在细胞核内 DNA 束的某些活性部分首先被转换成不均一的核前信使 RNA,然后成为最终信使 RNA 并脱离了细胞核。在细胞质内,作为蛋白质合成“工厂”的核蛋白体附着在 mRNA 上, mRNA 对氨基酸的顺序进行了编码。这样的膜束缚核蛋白体,也称为多核蛋白体,在贮藏蛋白开始合成时,数量会急剧增加(Muntz, 1982)。

四、钾素营养的效用

如果在肥料试验中,人们在逐步发现 NK 的相互作用和 K 素营养对蛋白质合成的效用,那么,这些可能是由于在结构方面,酶的活性较高,或能量和氨基酸供应较好。据信当钾浓度达到 50 毫克分子时,核蛋白体和 mRNA 的联系会受到影响(Lubin, 1963)。同样对大多数酶在细胞质内只需有 20~50 毫克分子 K 就足以达到最高活力(硝酸盐还原酶和天冬酰胺酶的例子前面已例举过了)。这样的浓度即使在次最佳 K 素营养的范围内亦可能会有(Mengel 和 Kirkby, 1980; Leigh 和 Wyn Jones, 1984)。因此, K 在蛋白质和氨基酸的合成中所起的作用,基本上是在于 K 参与了 ATP 的新陈代谢和通过促进韧皮部的运输而供应碳链(Mengel 和 Haeder, 1977; Lang, 1983)。

五、钾营养对氮代谢的作用

(一)植物营养组织 表 1—5 列出了浓度为 $2N \times 2K$ 的营养液试验的数据。鉴于高氮水平低钾供应不能促进植物生长。当提供了足够的钾,作物能增长 44%。作物的增长显然是由于在 K_2 处理中有更佳的同化物和能量的供应,因为 K_2 处理的根和枝叶中,24 小时内合成

(三)在胁迫生理状态下的 NK 相互作用 由于干旱或盐渍而遭受水分胁迫的作物内会产生前面已提及的脯氨酸、多胺和甘氨酸三甲内盐等化合物的聚积。这些化合物是与氨基酸的代谢相关的。作物种类不同,对这样胁迫情况的耐性和适应性也不同。因此对适应性机理作出解释是十分有意义的。同样矿物营养对作物耐性的改进能有多大程度,对这一问题的解答也是很有意义的(Beringer 和 Trollidenier, 1978)。

盐渍打破了作物内的阳离子平衡,这样也就多方面地影响了氮的新陈代谢。表 1—7 表明 NaCl 达到 80 毫克分子时,大麦苗的生长降低 20%,如果有 10 毫克分子的钾就可以得到部分的补救。盐分胁迫的作物和对照作物 24 小时内 ^{15}N 的吸收量是差不多的。但是,在盐渍条件下,进入到氨基酸和蛋白质中的无机氮大大地减少了。尽管加上 10 毫克分子的 KCl 会使营养溶液增加盐分,但会促进 ^{15}N 的吸收和迁移,并可立即被用来合成蛋白质。从这些数据人们可以得出这样的结论,在 K 素营养良好的作物里,因水分胁迫而引起的脯氨酸聚积要少一些。但有些作者报道,钾促使了脯氨酸的聚积(Mukherjee, 1974; Huber, 1979; Hasson 和 Poljakoff et Mayber, 1983),这不是因为脯氨酸的合成增加了,而是 K^+ 妨碍了脯氨酸的氧化(Stewart et al, 1977; Huber, 1979)。据信脯氨酸是保护在细胞质内的蛋白质不至于过于脱水(Schobert, 1977; Wyn Jones 和 Gorham, 1983)。因此脯氨酸聚积的发生和程度,取决于水分胁迫的程度,以及其它有机、无机溶质的浓度和区域化(Weimberg et al, 1982; Pahlisch et al, 1983)。

盐分胁迫对大麦的生长以及 24 小时内 $^{15}\text{NH}_4$
和 $^{15}\text{NO}_3$ 的吸收和代谢的影响

表 1—7 (Helal 和 Mengel, 1979)

NaCl (毫克分子)	KCl (毫克分子)	干 重 (毫克/盆)	根			茎		
			^{15}N 总量 (微克/克湿重)	蛋白质-N (占 ^{15}N 总量的%)	无机-N	^{15}N 总量 (微克/克湿重)	蛋白质-N (占 ^{15}N 总量的%)	无机-N
—	—	497	52.2	58.2	7.1	54.4	43.9	3.0
80	—	408	49.3	50.7	18.7	55.4	28.7	20.0
80	10	447	61.0	55.3	6.5	74.5	49.0	0.9

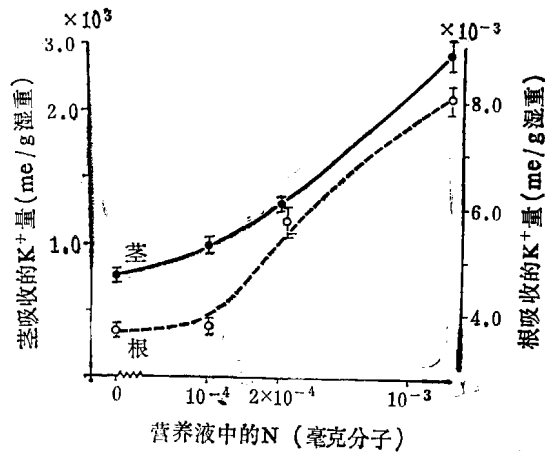


图 1—5 5 天里不同的氮供应对大麦苗钾吸收量/5 小时的影响 (Haeder 和 Mengel, 1969)

(四)氮状态对钾吸收的作用 NK 的相互作用不只局限于 K 对 N 新陈代谢所起的作用,也包括了 N 对 K 的作用。如图 1—5 所示,我们调查了 5 天内不同程度的 N 营养对大麦吸收 $^{86}\text{Rb-K}$ 的影响。如果作物种植在 N 为 1 毫克分子的营养液内,其 K 的吸收量,将是种在 N 为 0.1 毫克分子营养液内的作物 K 吸收量的两倍之多。这种较高的净吸收量,正是新陈代谢加强的结果。另外, N 状况较佳的作物,释放进入营养液中的钾要少,即作物较牢固地保持了被吸收的 K (Mengel 和 Haeder, 1971)。

(五)种籽内蛋白质的聚积 K 营养对种籽内蛋白质的含量及组成的作用,一直是许

多大田和盆栽试验的课题 (Koch, 1975; Beringer 和 Koch, 1977; Forster, 1977; Koch 和 Mengel, 1978; Vielemeyer 和 Vanselow, 1980)。

种籽蛋白质可以分为结构蛋白质, 膜蛋白质和酶蛋白质, 这是一个方面, 另一方面还有贮存蛋白质 (Muntz, 1982)。贮存蛋白质局限于蛋白体, 即细胞器, 细胞器似乎应是从液泡转化而来的。因此如图 1—6 的谷粒所示, 种籽内的蛋白质分布是十分不均一的。蛋白质最富有的组织是糊粉层, 其次是胚。胚乳和种皮只含有约 10% 的蛋白质。这些胚乳蛋白质, 特别是醇溶谷蛋白, 其赖氨酸的含量相当低。赖氨酸是衡量谷物蛋白质营养价值的尺度。

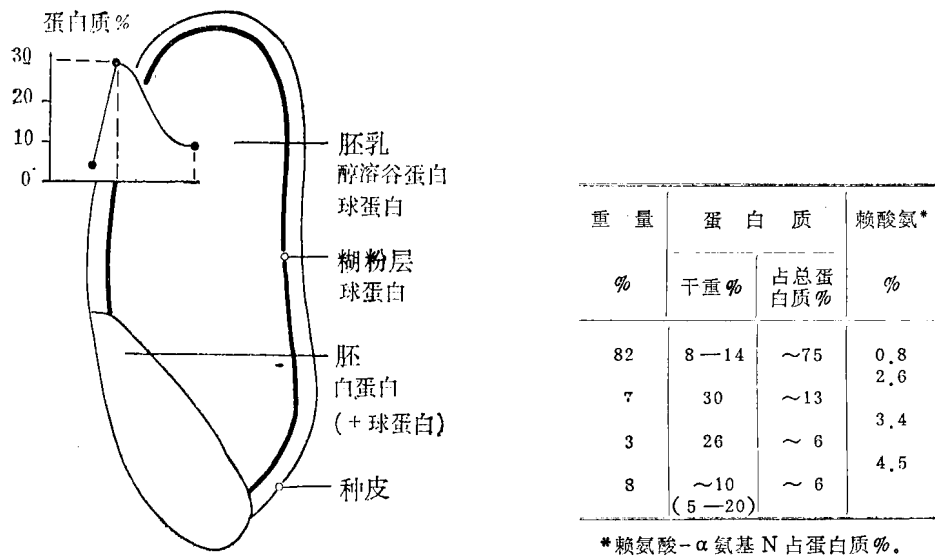


图 1—6 大麦粒的蛋白质成分
(Michael et al, 1961)

施用氮肥, 特别是在扬花期追肥, 可以刺激谷物生长和蛋白质聚积。但不是所有四类蛋白质有同样的增长率 (图 1—7)。这四种谷物内的水溶性白蛋白与谷物的 N 含量关系不大。增加氮肥使球蛋白略有增多, 这可能是因为随着谷物颗粒变大, 糊粉组织比例增大了。但在贮藏蛋白质方面随作物种类不同而有明显的差异。水稻和燕麦只含有少量的营养较差的醇溶谷蛋白 (Muntz, 1982), 随着谷物 N 含量的增加而增加的只是谷蛋白, 但在小麦、大麦以及玉米里, 醇溶谷蛋白比谷蛋白增加得快。这意味着总蛋白质含量适当的增加会使小麦、大麦的营养变差, 但烘烤质量会提高, 可是稻子和燕麦谷粒的 N 含量增加, 不会影响其蛋白质营养质量。

K 在作物内的状况也会影响谷粒内 N 的代谢。Mengel 等人 (1981) 用营养干物质 K 含量分别为 1% (K_1) 和大于 2.1% (K_2) 的作物进行对比, 以测定作物扬花两星期之后, 短期的 ^{15}N 吸收差异以及谷粒内新陈代谢的变化, 一直到谷粒成熟 (图 1—8)。两天后 K_2 植株谷粒 ^{15}N 的含量是 K_1 植株的一倍。 ^{15}N 进入了所有的蛋白质, 但稍稍有些偏爱谷蛋白, 一大部分 ^{15}N 成了可溶性氨基酸 (14 比 6 毫克 ^{15}N /100 克), 这意味着较佳的 K 状况的作用, 是提高了 ^{15}N 向谷物的输送率。在继后谷物生长的 35 天里, 由营养组织向谷物提供了 ^{15}N 。在 K_2 处理中, 这种情况延续到 37 天, 它的谷粒大小, 谷粒重量, 即谷粒的灌浆, 要更好一些。因为 K_2 处理的谷粒中含有更多的胚乳, 就有更多的 ^{15}N 进入了贮藏蛋白和醇溶谷蛋白。

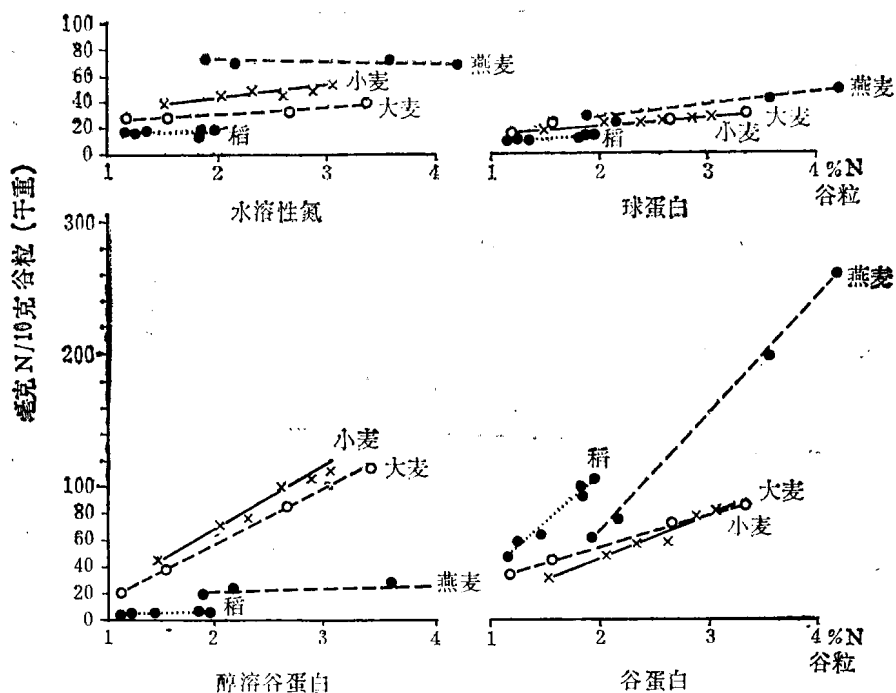


图 1—7 谷物内氮成分与氮含量的关系
(Michael et al., 1961)

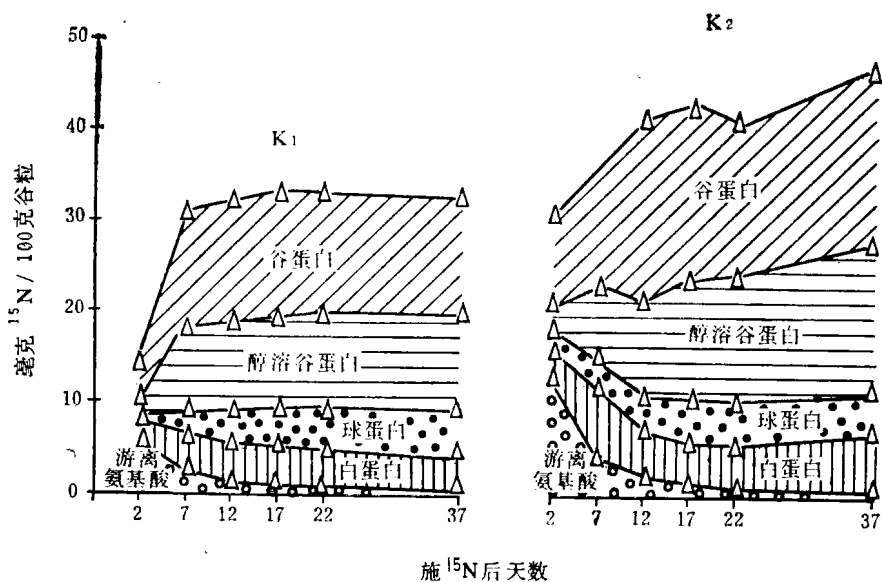


图 1—8 发育过程中谷物内各种含 ^{15}N 标记成分的浓度与钾供应量的关系
(Mengel et al., 1981)