



• 译 文 集 •

玉米的矿质营养和杂种优势

戴俊英 沈秀瑛 胡安畅 肖祖荫译
顾 慰 连 董 钻 校
上 海 科 学 技 术 出 版 社

玉米的矿质营养和杂种优势

(译文集)

戴俊英	沈秀瑛	译
胡安畅	萧祖荫	
顾慰连	董 钻	校

玉米的矿质营养和杂种优势

(译文集)

戴俊英 沈秀瑛 译

胡安畅 萧祖荫

顾慰连 董 钻 校

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

本书由上海发行所发行 上海市印刷四厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 7.75 字数 168,000

1983年6月第1版 1983年6月第1次印刷

印数: 1—3,000

统一书号: 16119·773 定价: (科五) 0.69 元

译者的话

玉米是需肥量较多的作物，施肥不足，常会影响产量，但如果肥料虽多而配合不当，也会导致玉米异常生长；玉米又是最早和最广泛利用杂种优势的作物之一，利用杂种优势已成为增加玉米产量和改善品质的一项重要措施。

近年来，国外在玉米矿质营养和杂种优势利用方面开展了不少研究工作，并已有专著出版。为了推动我国玉米生产和科研的发展，我们从中选译了若干篇章，作为译文集，供有关方面参考。

本书的第一部分为“玉米的矿质营养”。内容包括玉米对养分的需要，土壤的供肥能力，养分吸收动态及其在植株体内的分布，以及肥料对玉米干物质产量、植株生长形态的影响等。第二部分为“玉米杂种优势及其生理生化和生物物理基础”，内容包括研究B族维生素，叶绿体希尔反应，细胞核染色质成分和组蛋白变异，营养器官过氧化物酶和硝酸还原酶同工酶及生物电等生理生化和生物物理指标与玉米杂种优势的关系。同时还报道了生理生化和生物物理方法在玉米杂交育种中的应用。

本译文集可供高校和中专作物栽培、作物育种、生理生化和生物物理方面的教师、高年级学生、研究生，和科研工作者参考。

本书在翻译过程中，某些章节承蒙郭鹏程、陈瑞清、曹淡君等同志校阅，特此致谢。

目 录

第 一 部 分

- 一、玉米对养分的要求..... 1
- 二、土壤对玉米的供肥能力.....15
- 三、养分吸收动态及其在玉米植株内的分布.....35
- 四、肥料对玉米干物质产量、植株生长和形态的影响.....67

第 二 部 分

- 五、玉米杂种优势的生理生化观点..... 113
- 六、玉米和向日葵亲本及其杂种内 B 族维生素含量与
自交系配合力的关系..... 125
- 七、玉米自交系及其原始类型种子内的 B 族生理活性
物质..... 131
- 八、杂种玉米及其亲本叶绿体的希尔反应活性和超微
结构..... 136
- 九、优势杂种玉米细胞核的染色质成分和组蛋白的变
异..... 141
- 十、玉米优势杂种及其亲本营养器官中过氧化物酶和
硝酸还原酶的同工酶谱..... 147
- 十一、玉米优势杂种的异养营养作用和光合作用..... 154
- 十二、改善生物化学特性的早熟杂种玉米育种..... 160
- 十三、通过玉米与大刍草杂交改善杂种的生物化学特
性..... 166
- 十四、近亲繁殖对玉米自交系过氧化物酶活性的影响... 173

十五、杂种优势的结构和调节机制·····	182
十六、玉米恢复系和保持系选择的生理生化前提·····	190
十七、研究杂种优势现象的新的生物物理途径·····	198
十八、高配合力的玉米突变体在个体发育过程中生物 电参数的动态特性·····	207
十九、玉米杂种及其亲本的生理-生物物理特性的研 究·····	221
二十、生物电位与玉米杂种优势关系的研究·····	229
二十一、研究农作物杂种优势现象的电物理学方法·····	234

一、玉米对养分的要求

(一) 大量营养元素和中量营养元素

有关植物养分对各种作物相同的一般作用，在本书中不拟详述，读者可参考 Barber 和 Olson (1968), Cooke (1967), Linser (1969) 以及 Tisdale 和 Nelson (1966) 的新作。

这里，仅说明大量营养元素和微量营养元素对玉米的特殊作用。

1. 氮

玉米大量地吸收氮，因此，施用氮素的主要形态会对植株体内阴、阳离子的平衡产生显著影响。当玉米吸收铵态氮时，对其他阳离子如钾、钙和镁的吸收减少；而对阴离子的吸收，特别是对磷的吸收反而增加。当玉米吸收硝态氮时，则出现相反的情况(Mengel, 1968)。

玉米植株对铵态氮和硝态氮吸收的相对比例取决于植株的年龄。玉米幼苗吸收铵态氮比硝态氮更迅速，而较大的植株以吸收硝态氮为主，通常硝态氮可占氮吸收总量的 90% (Coic, 1964)。

氮过多能促进蛋白质的合成，以至于大部分碳水化合物用于形成氨基酸和蛋白质，而形成机械组织的碳水化合物则减少。这便产生海绵状柔软组织，使玉米植株容易倒伏，对不利的天气条件和病害的抵抗能力减弱 (Jacob 和 von Uex-

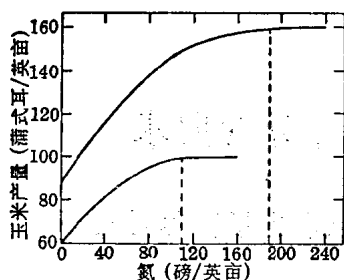


图 1 在两个产量水平上氮肥用量和玉米产量之间的关系 (Barber和Olson, 1968)。图表明, 两个曲线中最高产量是受其他生产因子而不是受氮支配。由美国土壤学会提供。

küll, 1963)。

由于玉米能利用土壤中全部的有效氮, 所以当氮充足时, 玉米高产受其他因子所支配(图 1)。

2. 磷

大多数植物组织的含磷量比其他两种大量营养元素——氮和钾的含量少得多, 约为氮的十分之一, 钾的五分之一。

生长初期适当供给速效磷是非常重要的。这时根系较弱, 还不能充分吸收土壤

中贮存的磷, 还不能同土壤微生物有力地争夺有效磷。这个阶段缺磷不利于穗原始体的形成。玉米幼苗期供给足量的有效磷, 可增进氮代谢的速度(Pleshkov, 1958), 而后期供给足够的磷, 已不能补救临界初期缺磷的不利影响。

不论土壤溶液中磷酸离子的浓度怎样低, 植株仍能在其组织内累积大量的无机磷酸盐。玉米细胞液中磷酸盐的浓度常常比被浸提出的土壤溶液中的磷酸盐浓度高几千倍(Pierre 和 Pohlman, 1933)。

3. 钾

钾是一价阳离子, 各种生物通常是不可缺少的。植物组织中, 钾的浓度超过任何其他阳离子的浓度 (Evans 和 Sorger, 1968)。植物最适含钾量取决于它的生理年龄, 幼株中的含钾量可占植株干重的 4~6% (Mengel, 1968); 在接近生

长盛期的植株，其适宜含钾量为 2% (Nelson 和 Stanford, 1958)。

虽然钾不是植株重要物质如原生质、脂肪和纤维素的组分，但它在植株生育时期的每个重要生理过程中起着必需的作用 (Mulder, 1950)；因此，钾直接决定生长速度和产量。在缺钾的情况下，光合作用可能降低，呼吸作用增强。尤其重要的是，在光照强度低的情况下，钾能提高光合作用；在光照强度较高时，则能使光能利用更有效 (Kick, 1969)，钾的这种作用是现代玉米生产特点——密植的一个重要因素。钾也有助于厚壁纤维机械组织的形成，因此钾能增强抗倒伏性 (Jacob 和 von Uexküll, 1963)。

钾肥对玉米集约生产的最重要作用，是在一定程度上抵消为了高产而大量施用氮肥所造成的不利影响。

4. 钠

玉米显然属于在任何情况下对钠反应不敏感的作物。

当玉米种植在两种不同钠量的土壤上时，人们发现玉米每 100 克干物质吸收不到 1 毫克当量的钠。产量对钠没有反应。除了钾的含量最低时，钠能稍微增加钾的吸收外，施钠对阳离子吸收没有影响 (Larson 和 Pierre, 1953)。

当把玉米栽植在通气的培养液中时（这些培养液所含钾和钠的量不同，而其他养分含量适当平衡），发现钠通过根大量进入植株，但没能达到植株顶部。这种现象大概是由于钠不能自由地通过节部，而在节位累积的缘故。因此，在玉米上通过追加钠盐不出现任何明显的钠代替钾，或明显地增加生长的可能性 (Truog 等, 1953)。

Cope 等 (1953) 得到的结果稍有不同。抽雄期收获玉米时，发现往土壤里施钠，使干物质产量明显增加；而施钾引起

干物质的增加更为显著。钾的增产效果高于钠。往土壤里施钠并不导致玉米大量吸收钠，但是由于施钠使钾的含量增加了。因此，我们可以设想，产量所以随施钠而增加，可能是由于改善了钾的吸收所致。

5. 钙

玉米生长在 pH 值低于 4.5 和每 100 克土壤含代换性钙少于 2 毫克当量的砂土上，发现有缺钙症。但在粉砂壤土上缺钙症是少见的(Melsted, 1953)。有趣的是，当通过大量施用可溶性肥料克服其他养分不足时，缺钙也变得不明显。植株出现典型缺钙症时，整个体内钙的含量不到 0.2% (出处同上)。

6. 硫

玉米和诸如蔬菜、三叶草、苜蓿和棉花等作物相比，需硫量较少。当玉米生长在中等含氮量的土壤上时，田间施硫往往不会引起玉米生长量的增加 (Jordan 和 Ensminger, 1958)。

生长在缺硫土壤上的玉米，在施用氮肥而不施硫时，出苗后 30 天内呈现黄化。当每 30 ppm 的氮中加入 1 ppm 的硫时，缺硫症出现较慢(Stewart 和 Porter, 1969)。

(二) 养分的净需要量

一种养分元素的净需要量就是该作物累积这种元素的总量。而这又取决于成熟植株的成分和生产的干物质总量。实际需要量是净需要量，它少于作物能从土壤里吸收的养分数量。由于养分淋失，固定成无效态以及侵蚀等造成养分的损失，因而必须进一步调整。

因此，为了估计玉米的需肥量，需要以下几方面的资料：
成熟时玉米植株各器官的成分；与干物质生产总量有关的植株各器官的相对比例；干物质总产量以及土壤养分供应的状况。

1. 成熟时玉米植株的成分

成熟时玉米植株的成分变化相当大，因为它显著地受土壤水分和养分状况、植株的遗传组成及获得的实际产量的影响。因此，各研究工作者所得结果未必一致，但是这些结果确实使人们知道在不同条件下植株成分是有变化的。遗憾的是，有关玉米养分含量的大量早期研究工作是在当时产量远低于目前先进生产者所获得的产量时完成的，因此，这些资料一般说来已不很确切。

在美国俄亥俄州工作的 Sayre (1955) 调查了玉米刚成

表 1 刚成熟前玉米组织中成分的估算百分率
(以干重计)(Sayre, 1955)

	氮	磷	钾	钙	镁
叶 ^a	2.0	0.25	1.6	0.3	0.25
鞘	0.4	0.10	1.2	0.3	0.20
茎 ^b	0.7	0.11	1.2	0.1	0.09
雄穗	0.7°	0.10	1.0	0.1	0.08
果穗					
籽粒	1.5	0.29	0.35	0.01	0.08
穗轴	0.2	0.12	0.40	0.09	0.06
苞叶	0.4	0.11	1.10	0.09	0.07
穗柄	0.5	0.12	1.10	0.09	0.07

a: 叶组织的 78% 是叶片(叶片边缘 = 12%), 22% 是叶的中脉。

b: 茎组织的 78% 由节间组成, 25% 由节组成。

c: 散粉前为 2.4%。

熟前,或生长停止后,在组织发生解体前玉米组织成分的百分率。调查结果见表 1。表 1 结果不包括根;根据其他研究,玉米植株平均根重约 30 克。

以法国种植的几百个玉米样品为依据,Soubiès 和 Gadet (1953)得到如下结果:

氮 籽粒中氮的百分率变化很大,同一品种变动在 1.10~2.21% 之间,其高低取决于栽培条件和产量水平。当把玉米种植在未施氮肥的贫瘠土壤上时,在冷凉多雨季节,一般谷粒中氮的浓度最低;而在温暖的夏季,有灌溉条件和重施氮肥时,其籽粒中的浓度最高。

穗轴、苞叶和穗柄中氮的浓度较低,大致为 0.35%。即使高产,这些植株器官中带走的氮不多于 3~4 公斤/公顷。种植在肥沃土壤上的杂交种,其叶子和茎的含氮量约为 0.6%,种植在同一土壤上的自由授粉的地方品种,其叶子和茎的含氮量接近 0.7~0.8%。

由于营养器官含氮量低和籽粒在总产量中占的比例高,因此,植株吸收的总氮量中至少有四分之三存在于穗中。

就收获的每 100 公斤籽粒来说,作物吸收的总氮量为 2 公斤,但是在施肥充足的玉米田中,可达 2.5~3 公斤。

磷 种植在不同条件下的玉米,其籽粒的含磷量是非常稳定的,仅变动在 0.6~0.8% 之间。穗轴、苞叶和穗柄仅含 0.15%,叶子含 0.16~0.40%。总吸收量实际与籽粒产量成正比:每收获 100 公斤籽粒带走磷 0.85~1.0 公斤。

钾 籽粒含钾量变动在 0.36~0.52% 之间,但是一般是在 0.4% 左右。穗轴、苞叶和穗柄含钾较丰富,其含量在 0.5~1.0% 之间,多数在 0.8% 左右。果穗含钾量占总吸收量的 25~45%。

依据在法国不同施肥条件下生长的几百个玉米样品的资料, Soubiès 和 Gadet (1953) 得出如下结论:

- (1) 需磷量大致同收获量成正比。
- (2) 由于营养器官的成分往往最易变化, 因此只有籽粒中消耗的钾同产量成正比。
- (3) 需氮量不但取决于产量, 而且与籽粒中的蛋白质含量有关。

2. 成熟时玉米植株各器官的干物质分配

成熟时植株各器官的干物质的相对比例见表 2。

表 2 成熟时植株各器官中的干物质分配

	Sayre (1955)	Depardon-Meauvisseau (1952)
叶	12	22
鞘	6	
茎	22	16
雄穗	1	
果穗	(59)	(62)
穗轴	8	
苞叶	5	17
穗柄	1	
籽粒	45	45

3. 玉米养分的总积累量

产量水平是确定玉米养分需要量的一个主要因子。由于农民一般不能准确地预测他将获得的产量, 所以通常的做法是确定一个在一定条件下能指望实现的产量水平, 在这个基础上确定应该供给玉米的植物养分数量。

然而, 并非所有养分都同产量成比例地增加, 这在计算高产作物的养分需要量时, 若根据已知低产资料去推算, 就往往

容易忽略这一点。这方面有以下几个原因:

(a) 在产量与某些养分有关的情况下, 植株体内这些养分的浓度也会增加, 故计算时需要予以调整。

(b) 玉米植株体内每一种养分都有一个临界水平。在临界水平以下, 植株不能达到它的潜在产量。当一种养分的供应和吸收超过临界水平时, 便造成过度消耗, 并没有增加产量的作用。由于稀释的缘故, 产量增加有时也会引起养分含量的降低。

(c) 成熟前会发生养分的某些损失。

表 3 不同产量水平玉米养分的总积累量

产量水平 (公斤/公顷)	地 点	养分积累量 (公斤/公顷)					注
		N	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO	MgO	
1700~2600	肯尼亚	38~68	13~22	34~63	—	—	Drysdale(1965)
4400~5500	肯尼亚	130~140	44~53	130~162	—	—	Drysdale(1965)
5000	法国	125	50	75~100	—	—	Soubières 和 Gadet (1953)
5000~6000	德国	100~180	40~70	100~150	40~50	—	Zscheischler 和 Gross(1965)
5600	罗得西亚	100	44	77	—	—	V.Burkersroda (1965)
6000	法国	135	55	90~120	33	30	Loué (1963)
6250	美国	154	55	110	—	—	Krantz 和 Ch- andler(1954)
6270	美国	167~241	50~90	101~196	—	—	Smith(1952)
6750	美国	153	75	130	13	23	Sayre(1955)
7400	美国	232	79	271	—	—	Benne 等(1964)
8000	法国	175	75	150	42	35	Loué (1963)
9200	法国	200	80	131	—	—	Soubières 和 Gadet(1953)
9500	美国	137	85	230	35	40	Barber 和 Olson(1963)
9600	美国	225	60	283	43	35	Benne等(1958)

下面列举大量实例，说明在不同条件和产量水平下得到的玉米净养分需要量。

表3中数据没有计算生长期发生的养分损失。生产干物质总量为15吨/公顷的玉米作物，其中籽粒占干重的45%。事实表明，在成熟前，由于淋洗或组织解体而造成的氮损失很少，而钾的损失量约20公斤 K_2O /公顷，钙的损失量约1.5公斤/公顷，磷和镁没有损失(Sayre, 1955)。

4. 微量营养元素

大多数微量营养元素是植株物质代谢中主要的物质成分，或对酶作用系统是必不可少的。因此，同大量营养元素比较，尽管植株正常生长所需要的必需微量元素极少，但缺乏微量元素会极度扰乱植株的生命过程。

当出现微量元素不足时，极少量含微量元素的化学药品足以恢复植株的正常生长；可是，过量施用某些微量元素，甚至会比微量元素不足对植株更有害。就几种微量元素来说，如铁、锰、铜和锌，它们在植株体内的浓度和其他金属的比例要比它们的绝对量更为重要(Tisdale 和 Nelson, 1966)。

硼 玉米适宜生长的最低需硼量是在土壤的热水提取液中含量为0.1 ppm(Berger, 1949)。

当用含硼量高的水灌溉时，硼中毒问题有很大的实际意义。玉米被认为是半耐硼性的，但是玉米最适生长要求土壤溶液提取液中硼的浓度不超过1 ppm(美国盐渍实验室同人，1954)。

玉米植株各器官中分布着少量硼。每公顷8.7吨干物质产量中，硼的总量仅0.126公斤/公顷。用摘穗脱粒机收获籽粒，仅带走总量中0.034公斤；青贮收获带走0.113公斤，留在土壤里0.013公斤(Benne 等, 1964)。

一般干旱土壤中缺硼的情况是少见的，有效硼充分分布于整个最干燥的土壤剖面(Berger 和 Pratt, 1963)。当缺硼现象确实出现时，通过施用硼肥^①能补救硼的不足，按 0.7~1.0 公斤硼/公顷的施用量施入土壤(Olson 和 Lucas, 1966)。但是当硼施入碱性土壤时，将迅速被固定；因此，对缺硼土壤上生长的作物每年必须追施少量硼肥 (Cook 和 Davis, 1957)。

铁 同其他作物相比，玉米需铁量很低。对高粱会引起严重缺铁症的土壤含铁量，对玉米却是十分适宜的(Olson 和 Lucas, 1966)。

在玉米水培试验中，往每升营养液中加入 6~7 毫克 Fe，发现每 100 厘米² 叶子的叶绿素 a 和 b 的含量，未施铁的植株为 5~7 毫克，施铁的植株增加到 28~32 毫克。较高剂量的铁和锰使叶绿素含量增加较少(Godnev 等, 1969)。

铁在维管束周围的厚壁细胞中累积得特别多。在玉米节内发现有铁的累积，含铁量从最老的节到最幼嫩的节逐渐减少(Kliman, 1937)。在植株根内铁的浓度最高，而在果穗和果穗以上的茎秆部分的组分中，铁的浓度最低 (Benne 等, 1964)。

具有 18.7 吨/公顷干物质产量的成熟玉米植株积累了 6.24 公斤/公顷的铁。用摘穗脱粒机收获含有 7.4 吨/公顷干物质的玉米籽粒，从田间带走 0.143 公斤/公顷的铁；收获青贮玉米移走 2.74 公斤/公顷的铁，占积累量一半以上的铁留在田间(Benne 等, 1964)。

铜 业已发现，玉米在含铜量为 11 ppm 的有机质土壤

^① 硼酸盐：含 20% 硼的无水硼砂($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$)

上能够生长成熟，可是在同一条件下小麦完全减产。株高约60~70厘米时的缺铜玉米植株其顶叶未能展开。在出现缺铜症状后两周左右植株恢复正常，并能成熟。

由显示缺铜症的植株所产生的种子，播种后长出的黄化病幼苗，其根系发育不良，节间未能伸长。即使在施铜后，黄化症叶片也不能恢复正常叶色。但是施铜后展开的所有叶片都具有正常颜色(Brown 和 Harmer, 1950)。显然，第一代种子贮备了充足的铜，使玉米能部分地克服铜的不足；种植在缺铜土壤上的第二代玉米的情形则不是这样。

少量的铜通常分布于整个植株体内。生产18.7吨/公顷干物质的成熟玉米植株仅含0.199公斤/公顷的铜。用摘穗脱粒机收获具有7.4吨干物质的玉米，籽粒从田间移走总量的0.172公斤/公顷的铜；收获青贮玉米，则从田间带走0.037公斤/公顷的铜，其余0.027公斤/公顷的铜留在田间(Benne 等, 1964)。

锰 同其他作物相比，玉米需锰量较低。缺锰植株的正常植株组织一般含有不到25 ppm的锰(Olson 和 Lucas, 1966)。

接近成熟的玉米植株，其高于和低于果穗的叶片内锰的浓度最高。生产18.7吨/公顷干物质的成熟玉米植株积累0.483公斤/公顷的锰。用摘穗脱粒机收获干物质达7.4吨/公顷的玉米，从田间带走0.037公斤/公顷的锰；收获青贮玉米带走0.385公斤/公顷的锰，在田间仅留下0.098公斤/公顷的锰(Benne 等, 1964)。

玉米组织中锰的水平超过400 ppm是有毒的(Olson 和 Lucas, 1966)。在许多不同条件下锰对作物可能引起毒害。锰的溶解度随pH的降低而增加，在还原条件下，二价锰的量