

张蒙,张怀方,陈新,等.营养配施对木薯生长及养分吸收的影响[J].华中农业大学学报,2023,42(6):106-115.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2023.06.014

营养配施对木薯生长及养分吸收的影响

张蒙¹,张怀方²,陈新³,王文泉²,曾长英²

1. 辽宁省旱地农林研究所,朝阳 122099; 2. 海南大学南繁学院(三亚南繁研究院),三亚 572022; 3. 中国热带农业科学院热带生物技术研究所,海口 571101

摘要 为了探讨氮钾钙铁锌5种营养元素及其交互作用对木薯产量、养分含量及5种营养元素吸收转运相关基因表达量的影响,以氢氰酸含量较低的食用型木薯品种SC9为试验材料,在盆栽与田间2种栽培条件下,设计N、K、Ca、Fe、Zn五因素两水平施肥配比的正交试验。通过比较各处理间木薯产量、叶绿素含量、大中微量元素累积量的差异及5种元素吸收转运相关基因表达量的变化,筛选出木薯N、K、Ca、Fe、Zn的最佳配施范围。结果显示:综合盆栽与田间T5(N₁K₁Ca₂Zn₁Fe₂)处理均能获得较高木薯产量。其中在盆栽条件下高氮能够促进叶绿素的合成,但施用高水平的大量元素会显著降低木薯产量,施用高水平中微量元素则能提升木薯产量。在田间条件下高水平氮素既利于叶绿素的合成又能提高产量。块根养分累积量方面,盆栽下低氮、低钾处理的块根6种元素(N、P、K、Ca、Fe、Mg)平均累积量显著高于高氮、高钾处理;高钙处理的块根3种元素(P、K、Zn)平均累积量显著高于低钙处理;高锌处理的块根4种元素(N、K、Ca、Zn)平均累积量显著高于低锌处理;高铁处理的块根6种元素(P、K、Ca、Zn、Fe、Mg)平均累积量显著高于低铁处理。基因表达方面,高水平氮、钾、铁肥处理上调*MeNRT1*、*MeAKT1*、*MeVIT1*、*MeIRT1*基因表达水平;而低水平钙、锌处理上调*MeCBL7*、*MeCNGC14*、*MeZIP4*基因表达水平。综上,不同施肥配比对木薯叶片叶绿素含量的合成、块根产量、块根养分累积量及养分转运蛋白相关基因的表达量均有显著影响,元素的缺乏或过量以及相对不平衡均不利于木薯的产量与质量,应注意合理配施才能发挥元素的最大功能。最终木薯盆栽试验适宜处理为T4或T6处理即肥料施用量为氮0.280~0.560 g/kg、钾0.210 g/kg、钙0.165~0.330 g/kg、锌0.081~0.163 g/kg、铁0.111 g/kg;田间试验适宜处理为T5处理即肥料施用量为尿素150 kg/hm²、氯化钾86 kg/hm²、氯化钙20 kg/hm²、七水硫酸锌90 kg/hm²、硫酸亚铁35 kg/hm²。

关键词 木薯; 营养配施; 叶绿素含量; 产量; 养分累积量; 基因表达水平

中图分类号 S533 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2023)06-0106-10

木薯(*Manihot esculenta* Crantz)是大戟科木薯属植物,被称为“地下粮仓”和“淀粉之王”^[1]。木薯淀粉含量虽高,但蛋白质、纤维含量低下,矿物质相对缺乏,这使得以木薯为口粮的人们面临隐性饥饿的风险。合理施肥是提高作物产量与品质,也是满足人体需要的营养元素最直接、有效的农艺措施。木薯适应性广、抗逆性强、易成活的特点让农户忽视了施肥的均衡管理,尤其是中微量元素的补充,造成土壤肥力新障碍因子的产生及限制了木薯产量的进一步提升^[2]。目前世界木薯的平均产量在28 t/hm²,有报道木薯的潜在产量可达80 t/hm²^[3]。因此,大量元素

和中微量元素间的适当配比有利于释放木薯的巨大产量和营养价值潜能,探讨海南木薯的科学施肥管理措施非常重要。

氮、钾、钙、铁、锌是木薯在生长发育过程中重要的营养元素,也是人体必需的矿质营养元素。已有研究表明,大中微量元素肥料配合施用具有障碍因素少、协同性好、营养均衡、肥料利用率高和地力维持等优点^[4],同时还可同步实现高产、优质的目的^[5]。因此,本研究通过盆栽与田间试验,设置氮、钾、钙、铁、锌高低水平配比的施肥试验,明确5种营养元素(氮、钾、钙、锌、铁)对木薯产量、块根养分累积量及

收稿日期: 2023-10-25

基金项目:海南省科技专项(ZDYF2023XDNY179);海南大学科研启动费(RZ2100003186);国家自然科学基金项目(32060714,32260509)

张蒙,E-mail:1299214916@qq.com

通信作者:曾长英,E-mail:zengchangying@hainanu.edu.cn

养分吸收转运相关基因表达的影响,探索海南木薯产区适宜的大中微量元素配施方案,以期为食用木薯的营养强化构建高效生产技术体系提供理论依据和应用参考。

1 材料与方法

1.1 试验地点与试验材料

盆栽试验于2020年11月5日至2021年10月8日在中国热带农业科学院生物技术研究所(19°59'N, 110°20'E)网棚中进行;田间试验于2021年2月26日至2022年1月20日在海口市澄迈县美玉村实验基地(19°23'2N, 109°45'E)自然气候下进行。

试验田土壤类型为砖红壤生土,其基本理化性状为:pH值4.96、碱解氮57.4 mg/kg、速效磷25.40 mg/kg、速效钾106.65 mg/kg、有效钙154.43~218.47 mg/kg。为了保证盆栽介质中养分水平相对低并具备良好水气平衡等条件,盆栽供试栽培介质为砖红壤:蛭石=1:2,混合后栽培介质pH值为6.36。

供试木薯品种为‘华南9号’(SC9),种茎来自中国热带农业科学院生物技术研究所澄迈基地。以尿素(N≥46%)、氯化钾(K₂O≥60%)、氯化钙(Ca≥36%)、七水硫酸锌(Zn≥21.5%)、硫酸亚铁(Fe≥18%)为肥源。

1.2 盆栽木薯试验设计

采取五因素两水平完全随机区组设计盆栽试验,将具有2~3个健康芽眼的木薯种茎芽眼朝上植入装有9 kg土壤的盆钵中(直径35 cm),在自然温度与光照的条件下培养。整个生长期分为2次施肥,分别待木薯快速生长期(种植后100 d)、块根膨大期(种植后210 d)进行施肥(以肥料溶于水的形式稀释,3.5 L/盆施入)。

设置由氮钾钙铁锌5因素高低2个水平的8个施肥处理(表1),每个处理5个重复。盆栽试验中磷素和镁素的补充参照霍格兰配方,其他剩余微量元素的补充参照阿夫道宁营养液。

1.3 田间木薯试验设计

自然条件下,木薯田间试验与盆栽试验的材料一致、施肥水平、施肥时期均一致。田间试验施用量通过盆栽试验施用水平结合种植密度换算出氮肥(尿素46%):高水平150 kg/hm²、低水平75 kg/hm²;钾肥(氯化钾60%):高水平86 kg/hm²、低水平43 kg/hm²;钙肥(氯化钙):高水平40 kg/hm²、低水平

表1 试验各处理施肥量

Table 1 Fertilizer treatments designed

编号 No.	处理 Treatment	养分施用量/(g/kg) Nutrient application rate				
		N	K	Ca	Zn	Fe
T1	N ₁ K ₁ Ca ₁ Zn ₁ Fe ₁	0.560	0.420	0.330	0.163	0.111
T2	N ₁ K ₂ Ca ₂ Zn ₂ Fe ₂	0.560	0.210	0.165	0.081	0.055
T3	N ₂ K ₁ Ca ₁ Zn ₂ Fe ₂	0.280	0.420	0.330	0.081	0.055
T4	N ₂ K ₂ Ca ₂ Zn ₁ Fe ₁	0.280	0.210	0.165	0.163	0.111
T5	N ₁ K ₁ Ca ₂ Zn ₁ Fe ₂	0.560	0.420	0.165	0.163	0.055
T6	N ₁ K ₂ Ca ₁ Zn ₂ Fe ₁	0.560	0.210	0.330	0.081	0.111
T7	N ₂ K ₁ Ca ₂ Zn ₂ Fe ₁	0.280	0.420	0.165	0.081	0.111
T8	N ₂ K ₂ Ca ₁ Zn ₁ Fe ₂	0.280	0.210	0.330	0.163	0.055

注:处理中高水平为1,低水平为2。下同。Note: High level is 1, low level is 2. The same as below.

20 kg/hm²; 锌肥(七水硫酸锌21.5%):高水平90 kg/hm²、低水平45 kg/hm²;铁肥(硫酸亚铁18%):高铁70 kg/hm²、低铁35 kg/hm²。采用穴施方式直接施入种茎周围。小区设计为株行距1 m×0.8 m,每个处理15个重复,8个处理之间除施肥量不同外,其余如中耕、除草均按照常规田间管理。

1.4 试验方法

1)块根产量的测定。在收获时选取长势一致的木薯测量单株木薯块根的质量,盆栽木薯5个重复,田间木薯10个重复,根据种植密度(12 450 棵/hm²)换算成单位面积的鲜薯产量(t/hm²)。

2)叶片叶绿素含量的测定。使用SPAD-502便携式叶绿素测定仪在第1次施肥(木薯种茎种植后100 d)与第2次施肥(木薯种茎种植后210 d)喷施后第3天测定木薯叶片的SPAD值。每株木薯选取植株上、中、下3个部位的10片叶子,每片叶测定叶基、叶中、叶尖3个部位6个位点(注意避开叶脉部分),取6个位点数值的平均值作为该叶片的SPAD值。将2次施肥后的SPAD值一起进行方差分析。

3)块根各养分累积量的测定。盆栽木薯叶片和茎秆105℃杀青2 h后75℃烘干,块根清洗干净后切片放入烘箱中(<50℃)烘干,植物粉碎机打碎过0.5 mm筛后测定养分含量。全氮含量采用奈氏比色法测定,全钾含量采用火焰光度法测定,钙、铁、锌的测定采用原子吸收分光光度法测定。各养分累积量=块根干质量×块根养分含量。

4)基因表达分析。在木薯基因组数据库(<https://phytozome.jgi.doe.gov/>)中同源比对拟南芥

已报道的与氮钾钙铁锌吸收转运相关基因序列, MEGA-X软件上以木薯与拟南芥的氨基酸序列进行进化树分析获得同源性最高的木薯同源基因。提取不同处理后木薯盆栽苗的根、茎、叶组织的总RNA, 使用 First Strand cDNA Synthesis Mix 试剂盒合成 cDNA 第一链, 进行 qRT-PCR, 所用目的引物和内参引物见表 2。采用 Mx3005P 荧光定量 PCR 仪和

Chemo HS qPCR Mix 试剂盒进行 qRT-PCR 检测。20 μL 反应体系: 1.5 μL 模板(cDNA)、0.8 μL 特异引物、0.2 μL Low POX Dye、10 μL Taq SYBR Green PCR Master Mix, ddH₂O 补齐 20 μL 。反应程序为 95 $^{\circ}\text{C}$ 5 min; 然后 95 $^{\circ}\text{C}$ 20 s, 57 $^{\circ}\text{C}$ 20 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 40 个循环。每个处理样品设置 4 次重复。qRT-PCR 的数据采用 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 方法计算相对表达量。

表 2 试验所用引物

Table 2 Primers used in the test

基因 Genes	上游引物(5'-3') Forward primer (5'-3')	下游引物(5'-3') Reverse primer (5'-3')
<i>MeAMT1</i>	ATTACAGCTGGTTGCTCCGT	CTCTCGCAAACAAGGCTGTG
<i>MeNRT1</i>	TATGCACCTGGGAAATGCTACA	GACGGTGATGCCCATGCTT
<i>MeAKT1</i>	TATTCGCCCTGTGTCTGGTG	TTTCTCCCCCTTGTGAGCAG
<i>MeHAK5</i>	ATGATGCAGTTGAGGAGCCC	TCCCACTGTTTCAGCGTCTC
<i>MeCBL7</i>	TCATTGAGCGCCAAGAGGTT	ACGGACGAAGTTCTGCCATT
<i>MeCNGC14</i>	GGAAGCATTTCGATTACGGG	TCTTATGTCGACGCCAAGCA
<i>MeZIP4</i>	CAGGCACAGTTCAAGACCCT	GCAGCTATCAGGTCCACCAA
<i>MeVIT1</i>	ATGGGCCTGTGGTTAATGCT	ATGAGAGGCACCAATCCACC
<i>MeIRT1</i>	TCAAAGGTCTAGTGGCTGCTC	CCAAGTGCTATTCCAAATGGTGTT

1.5 数据处理

用 SPSS 统计软件对数据进行方差分析; 用 Excel 软件整理数据并做图。

2 结果与分析

2.1 营养配施对木薯产量的影响

营养配施对盆栽、田间木薯的产量结果的方差分析见表 3, 结果显示不同施肥处理对木薯块根产量呈现显著差异。其中, 盆栽和大田下 T5(N₁K₁Ca₂Zn₁Fe₂) 处理均能获得较高木薯产量, 4 个低氮水平处理平均产量较 4 个高氮水平处理增产 26%; 4 个低钾水平处理平均产量较高钾水平处理增产 11%; 钙、铁、锌高水平处理平均产量较相对应低水平处理分别增产 5%、23%、8%。田间木薯高氮处理平均产量较低氮处理增产 21%; 高钾处理平均产量较低钾处理增产 11%; 高锌处理平均产量较低锌处理增产 13%。

以上数据表明, 对产量来说, 无论是盆栽还是大田条件, 施用高水平中微量元素都可以提高木薯产量; 盆栽条件下施用高水平的大量元素会降低产量; 而在大田条件下, 施用高水平的大量元素则有利于产量的提升。

2.2 营养配施对木薯叶绿素含量的影响

营养配施对盆栽、田间木薯叶绿素含量的结果分析见图 1, 可以看出, 盆栽与田间所有 8 个不同配方施肥下叶片 SPAD 值第 2 次施肥显著高于第 1 次施

表 3 不同施肥处理下的木薯产量

Table 3 Cassava yield under different fertilization treatments

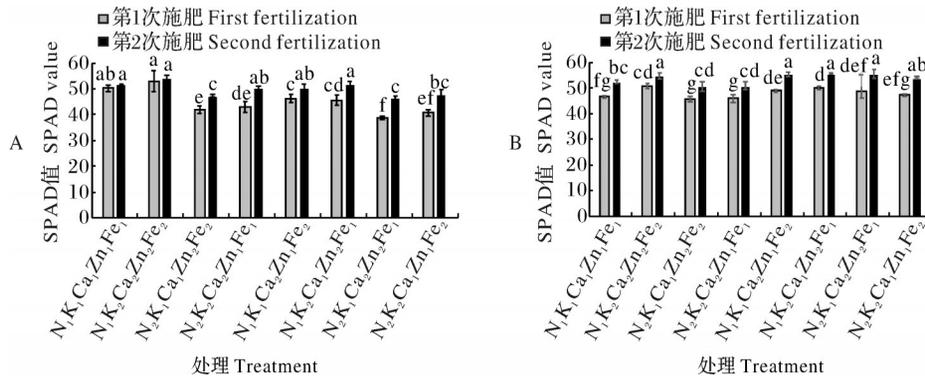
编号 No.	处理 Treatment	块根产量(鲜质量) Yield of fresh root tubers	
		盆栽单株/(g/盆) Pot experiment	田间鲜薯/(t/hm ²) Field experiment
T1	N ₁ K ₁ Ca ₁ Zn ₁ Fe ₁	111.80±4.95bc	7.16±1.07b
T2	N ₁ K ₂ Ca ₂ Zn ₂ Fe ₂	70.10±11.64c	4.34±1.33d
T3	N ₂ K ₁ Ca ₁ Zn ₂ Fe ₂	183.95±14.39ab	5.81±0.49c
T4	N ₂ K ₂ Ca ₂ Zn ₁ Fe ₁	244.82±11.93a	5.87±0.56c
T5	N ₁ K ₁ Ca ₂ Zn ₁ Fe ₂	200.76±22.10a	8.23±1.66a
T6	N ₁ K ₂ Ca ₁ Zn ₂ Fe ₁	249.33±14.83a	6.75±0.61bc
T7	N ₂ K ₁ Ca ₂ Zn ₂ Fe ₁	180.74±26.25ab	5.66±0.71c
T8	N ₂ K ₂ Ca ₁ Zn ₁ Fe ₂	184.26±19.18ab	5.97±0.96c

注: 同列数据后不同的字母表示各处理间在 5% 水平差异显著。
Note: Values followed by different letters in a column means significantly different among treatments at the 5% level.

肥, 其中 4 个高氮水平处理后平均叶绿素含量均显著高于 4 个低水平施氮, 其他营养元素 2 个水平对叶绿素含量的影响不明显, 表明所有 5 种元素第 2 次施肥量增加均能促进植株叶片叶绿素的合成, 且高氮水平能够显著提高木薯叶片叶绿素的含量。

2.3 营养配施对盆栽木薯块根养分积累量的影响

对盆栽木薯块根养分积累量的结果分析见表 4, 养分积累量主要受块根养分含量与块根干物质质量



柱上不同字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$), 下同。Different letters showed significant differences between different treatments ($P < 0.05$), The same as below.

图1 不同施肥处理下木薯叶片叶绿素含量变化

Fig. 1 Changes of chlorophyll content in cassava leaves under different fertilizer-combination treatments

2个方面的影响,表4中显示木薯块根养分积累量在8个不同配方施肥下差异显著,T6($N_1K_2Ca_1Zn_2Fe_1$)处理下N、P、K、Ca、Fe、Mg积累量较高,T2($N_1K_2Ca_2Zn_2Fe_2$)处理累积较少。其中4个低氮处理下每株平均N、P、K、Ca、Fe、Mg积累量较4个高氮处理分别提高了20.9%、40.5%、41.1%、13.9%、8.5%、14.5%;4个低钾处理下每株平均N、P、K、Ca、Zn、Fe、Mg积累量较4个高钾处理分别提高了17.9%、20.8%、31.1%、34.4%、47.4%、34.0%。4个高钙处理下每株平均P、K、Zn积累量较4个低钙处理分别提高

了9.9%、10.6%、7.4%。4个高锌处理下每株平均N、K、Ca、Zn积累量较4个低锌处理分别提高了30.5%、1.0%、15.1%、13.7%。4个高铁处理下每株平均P、K、Ca、Zn、Fe、Mg积累量较4个低铁处理分别提高了26.1%、25.9%、22.5%、36.3%、23.1%、38.6%。

以上数据表明,盆栽条件下,低氮、低钾处理显著提高块根N、P、K、Ca、Fe、Mg积累量;高钙处理可显著提高块根P、K、Zn积累量;高锌可显著提高块根N、K、Ca、Zn积累量;高铁处理可显著提高块根P、K、Ca、Zn、Fe、Mg积累量。

表4 不同施肥处理下木薯块根氮磷钾钙铁锌镁的积累量变化

Table 4 Changes of N, P, K, Ca, Fe, Zn and Mg accumulation in cassava roots under different fertilizer-combination treatments

编号 NO.	处理 Treatment	mg/plant						
		N accumulation	P accumulation	K accumulation	Ca accumulation	Zn accumulation	Fe accumulation	Mg accumulation
T1	$N_1K_1Ca_1Zn_1Fe_1$	155.12±12.07ab	34.22±3.45b	25.67±1.94b	78.49±8.12b	54.31±4.86b	4.46±0.22c	24.55±3.86c
T2	$N_1K_2Ca_2Zn_2Fe_2$	136.09±18.36b	27.55±6.02b	19.00±2.65b	77.14±9.90b	38.02±8.41b	8.82±2.11bc	26.44±4.52c
T3	$N_2K_1Ca_1Zn_1Fe_2$	169.74±19.49ab	69.83±9.83ab	46.55±3.36ab	110.71±13.03ab	71.54±4.99ab	8.52±2.36bc	31.21±2.68bc
T4	$N_2K_2Ca_2Zn_1Fe_1$	262.43±15.50ab	88.36±5.79a	60.96±3.63a	213.83±3.36a	121.94±5.13a	15.90±1.16ab	60.97±4.74ab
T5	$N_1K_1Ca_2Zn_1Fe_2$	260.53±11.26ab	56.11±6.38ab	39.51±5.33ab	187.24±15.31ab	86.46±3.24ab	13.74±1.33abc	44.09±4.33abc
T6	$N_1K_2Ca_1Zn_2Fe_1$	235.96±8.09ab	90.14±5.96a	61.86±0.80a	228.00±21.31a	128.14±4.71a	21.21±3.08a	68.05±4.60a
T7	$N_2K_1Ca_2Zn_2Fe_1$	212.82±9.35ab	66.30±2.73ab	47.73±6.54ab	151.83±2.17ab	49.06±1.40b	13.92±1.72abc	49.73±5.88abc
T8	$N_2K_2Ca_1Zn_1Fe_2$	306.99±16.32a	67.73±8.52ab	50.79±6.09ab	173.74±2.28ab	63.31±22.93b	13.98±3.24abc	44.91±2.50abc

注:同列数据后不同的字母表示各处理间在5%水平达显著差异。Note: Values followed by different letters in a column are significantly different among treatments at the 5% level.

2.4 营养配施对相关养分基因表达的影响

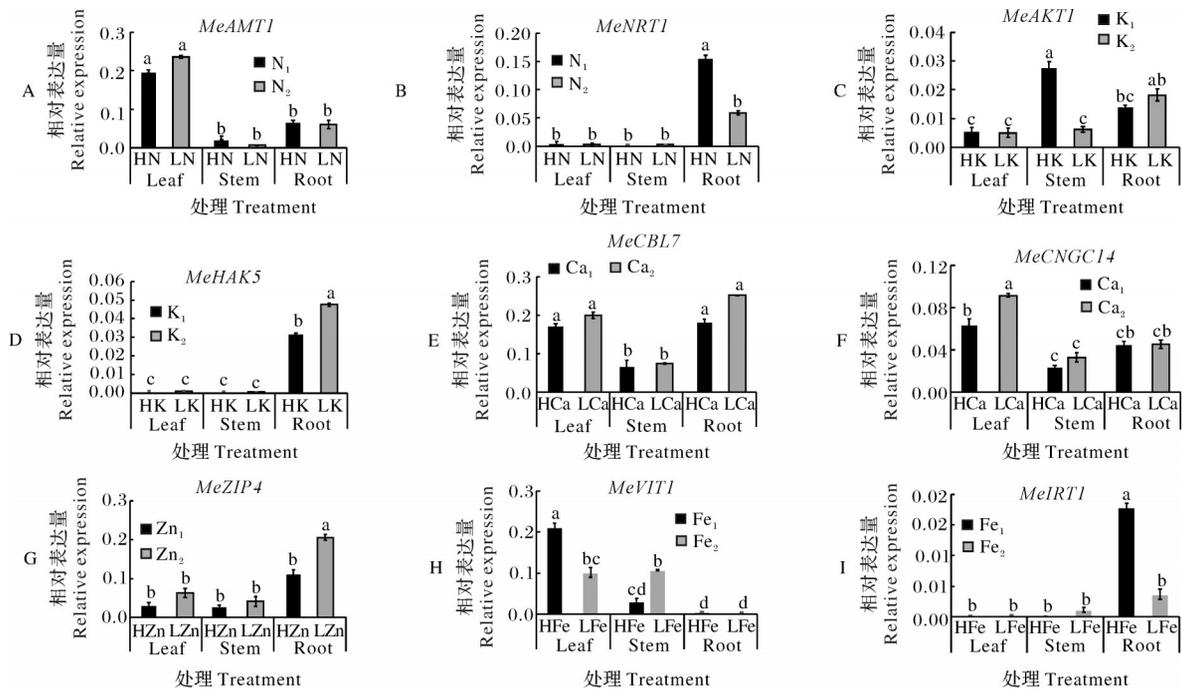
为了探索不同处理下氮钾钙铁锌吸收转运相关基因在植物组织部位中的变化,进一步分析了盆栽木薯SC9品系在氮素吸收($MeAMT1$ 和 $MeNRT1$)、钾素吸收($MeAKT1$ 和 $MeHAK5$)、钙信号感知及吸

收($MeCBL7$ 和 $MeCNGC14$)、锌吸收($MeZIP4$)和铁吸收($MeVIT1$ 和 $MeIRT1$)相关基因的表达量在高低水平间的变化及其与块根相应养分含量间的相关性,发现不同施肥处理部分吸收转运相关基因的表达量与块根各自元素含量显著相关,说明部分元素

吸收转运相关基因的表达调控影响了块根中营养元素的累积。

如图2、图3所示,氮相关基因受不同氮水平的调控,影响块根中氮的含量,*MeAMT1*主要在叶中表达,氮水平的高低对*MeAMT1*的表达无显著影响(图2A)。但在低氮处理下,*MeAMT1*在根中的表达与块根氮含量呈显著正相关(图3A)。*MeNRT1*主要在根中表达,高氮处理能够诱导*MeNRT1*在根中的上调表达,说明随着氮水平的升高地下部可能会吸收利用较多的硝态氮来提高块根中氮的含量(图2B和图3B)。低钾处理在茎中抑制*MeAKT1*、在根中诱导*MeHAK5*的表达,在低钾水平根系*MeAKT1*、高钾叶片*MeHAK5*的表达量分别与块根的钾含量成负相关和正相关(图2C、D和图3C、D)。*MeCBL7*、*MeCNGC14*主要在叶和根中表达,钙水平

的高低对*MeCBL7*的表达无显著影响(图2E、F),低钙处理下*MeCBL7*在根中的表达与块根钙含量呈显著正相关(图3G)。此外,低钙处理显著促进木薯*MeCNGC14*基因在叶中的表达,并诱导*MeCNGC14*在根中的表达从而促进块根钙含量的累积(图2F和图3E、F)。低锌处理能够显著诱导*MeZIP4*基因在根中的表达量,且在叶中的表达量与块根锌含量呈显著正相关(图2G和图3J),说明外施低水平锌元素可以上调*MeZIP4*并有效促进块根对锌元素的吸收与利用。在低铁处理下可诱导*MeVIT1*在茎中的表达,随着铁水平的升高在叶中表达量上升且与高铁处理下块根铁含量呈显著正相关(图2H和图3H);木薯*MeIRT1*在根中主要受到高水平铁的调控并有效促进了块根对铁元素的吸收与利用(图2I和图3I)。



高氮(HN)为T1、T2、T5、T6四个处理的平均结果;低氮(LN)为T3、T4、T7、T8四个处理的平均结果。高钾(HK)为T1、T3、T5、T7四个处理的平均结果;低钾(LK)为T2、T4、T6、T8四个处理的平均结果。高钙(HCa)为T1、T3、T6、T8四个处理的平均结果;低钙(LCa)为T2、T4、T5、T7四个处理的平均结果。高锌(HZn)为T1、T4、T5、T8四个处理的平均结果;低锌(LZn)为T2、T3、T6、T7四个处理的平均结果。高铁(HFe)为T1、T4、T6、T7个处理的平均结果;低铁(LFe)为T2、T3、T5、T8四个处理的平均结果。High nitrogen (HN) is the average result of T1, T2, T5, T6; low nitrogen (LN) is the average result of T3, T4, T7, T8. High potassium (HK) is the average result of T1, T3, T5, T7; low potassium (LK) is the average result of T2, T4, T6, T8. High calcium (HCa) is the average result of T1, T3, T6, T8; low calcium (LCa) was the average result of T2, T4, T5 and T7 treatments. High zinc (HZn) was the average result of T1, T4, T5 and T8 treatments; low zinc (LZn) was the average result of T2, T3, T6 and T7 treatments. High iron (HFe) is the average result of T1, T4, T6 and T7 treatments; low iron (LFe) is the average result of T2, T3, T5 and T8 treatments.

图2 各元素高低水平下氮钾钙铁锌养分吸收相关基因的表达量

Fig.2 Expression level of genes related to nutrients uptake of nitrogen ,potassium ,calcium , iron and zinc at high and low levels of each element

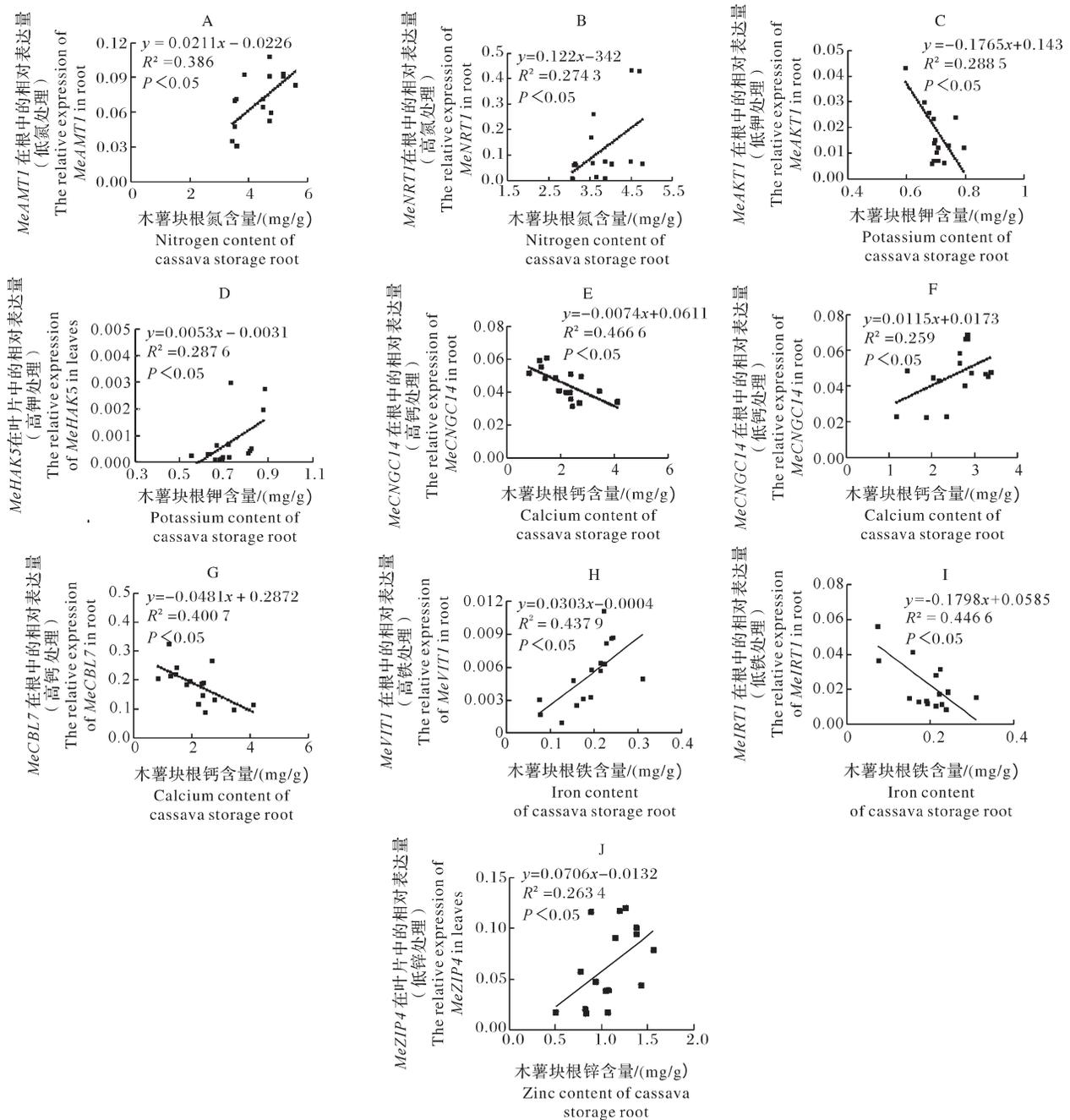


图3 氮钾钙铁锌吸收相关基因表达量与块根该养分含量的相关性

Fig.3 Relationship between nitrogen, potassium, calcium, iron and zinc related nutrient uptake associated gene expression level and corresponding nutrient content on root

3 讨论

3.1 不同施肥处理对木薯生长发育及其产量的影响

营养配施肥即大量元素与中微量元素配合施用是提高作物产量、改善作物品质、增加农民收益的最有效方法。陈会鲜等^[6]的研究结果显示食用木薯的

外源钙施用量在 33 kg/hm²左右为宜。热带地区土壤有效锌处于极低营养水平,穴施硫酸锌 10 kg/hm²和叶面喷施 0.2% 硫酸锌液 900 kg/hm²均不同程度提高了木薯的鲜薯产量及淀粉含量和产量^[7]。刘蓉等^[8]研究表明锌、铁微肥以 2:3 配比施用 2.0 kg/667m²干物质积累的协同作用最大。本研究根据前人已报道的木薯养分临界值与海南当地土壤理化性

质确定试验中施肥水平。从各个指标的数据上看,8个不同施肥处理木薯生长发育状况、基因表达情况及块根养分累积量等结果均呈现显著差异,因此本试验设计的部分养分水平(如锌)偏高,但尚处于合理范围。

研究表明氮是木薯产量第一限制因子,施用氮肥可明显促进木薯生长,增加木薯产量^[9]。温国昌等^[10]的研究结果显示施用氮肥可以提高大蒜鳞茎和蒜薹产量,但在氮肥用量达到一定程度后继续增施,增产效果反而降低。本试验结果与温国昌等^[10]研究结果相符,试验所用高水平氮、钾处理对空间所限的盆栽可能过量,或者说没能发挥氮钾自身的营养作用或者引发其他限制因子的存在,其产量低于低氮水平处理;而在大田条件下,所用高氮水平则充分发挥了它们的营养作用,相对合理,能显著提高产量。而施用高水平中微量元素在盆栽和大田2种环境下均可促进块根产量,这说明需要考虑适合的栽培体系,氮、钾肥需要同时配施中微量元素肥料,才能更好地发挥各个元素的增产效应。但整体上大田试验所需适宜水平要高于盆栽试验的适宜水平,高水平大量元素更有利于块根的形成,其原因可能与海南土壤瘦瘠及多雨淋溶强等自然环境相关。

叶片作为植物光合作用的主要器官,叶绿素含量的高低可以作为叶片营养状况及衰老程度的参考依据。前人研究表明氮肥对株高、叶面积、叶绿素影响显著,基本呈极显著正相关^[11]。马振勇等^[12]研究显示施锌(Zn)处理马铃薯叶片中叶绿素含量和叶片的SPAD值均高于CK处理。本试验结果显示第2次施肥后木薯叶片SPAD值均显著高于第1次施肥,说明施肥量的增加能够提高植株叶片叶绿素的含量,尤其是氮肥对叶绿素的影响较大,高水平氮能够显著促进木薯叶片叶绿素的合成,其他元素的不同水平对叶片叶绿素含量无显著差异。

3.2 不同施肥处理对木薯块根中养分累积量的影响

黄巧义等^[13]研究表明,施用氮肥显著提高了木薯的氮含量,钾肥显著提高了木薯钾含量,氮肥、磷肥对钾含量没有显著影响。本研究发现低氮、低钾、低钙、低铁或高锌处理下能够显著提升木薯块根中氮累积量,而高水平锌也有利于块根氮、锌的累积,说明锌累积量随施氮量的增加而提高,施用锌肥可显著提高块根中的锌累积量。在低水平的大量元素或高水平的中微量元素下显著提高块根中钾的累

积量。施用高水平钾可促进薯块锌的累积,但Mg含量会因钾水平的提高有所降低,这与前人研究结果相吻合^[14-15]。研究表明石灰施用过量会导致锌含量较低土壤出现诱导性缺锌^[7],本研究结果类似,高水平施钙能够促进块根锌的累积,但钙累积量会有所降低,钙与锌之间存在竞争关系。在小麦叶面喷施铁肥可以增加籽粒产量、籽粒铁含量、籽粒铁累积量及占植株总铁累积量的比例^[16]。本研究结果表明,高水平施铁可显著提高块根中铁的累积量。上述结果表明通过降低大量元素或者增施中微量元素,可以起到营养强化的作用。

3.3 不同施肥处理对木薯各组织部位养分吸收转运相关基因表达的影响

本研究发现不同施肥处理下N、K、Ca、Fe、Zn吸收转运相关基因表达量在根茎叶中表现不同,说明9个基因的表达水平同时受环境不同施肥处理水平及块根中的养分含量的调控。前人研究表明铵转运蛋白AMT是介导植物跨膜转运 NH_4^+ 的载体蛋白^[17]。本研究发现施用氮肥后AMT1在叶中的表达量显著高于茎、根,而根中的表达量受低水平氮的调控并促进了块根中氮的累积。*AtNRT1.1*调控根部吸收硝态氮,并且将硝态氮从根部转运进入地上部,*NRT1.1*为双亲和转运蛋白,多数情况下是在高氮下表达^[18]。本研究也证实当处于高水平氮处理下*MeNRT1.1*主要在根中高效表达,这可能是因为“源”中的光合产物增多,需要块根“库”累积更多的N,维持一定的C和N之间的平衡。研究表明*AtHAK5*和*AtAKT1*是受低钾诱导的高亲和性钾离子通道蛋白,是拟南芥根系吸收 K^+ 的2个主要系统^[19-20]。而*MeHAK5*与*OsHAK1*相一致,无论低 K^+ 还是高 K^+ 条件均能增加根中*MeHAK5*的表达水平,从而促进 K^+ 从根向地上部转运^[21]。不同的是,低钾条件更有利于*MeHAK5*在植物体内的表达,随着钾水平的提高,*MeAKT1*在茎中高效表达。*CBL7*作为 Ca^{2+} 感应蛋白,能够解码细胞核和细胞质的 Ca^{2+} 信号^[22]。本研究中根部*MeCBL7*的表达在低钙处理下与块根钙含量呈显著正相关。环状核苷酸门控离子通道(CNGCs)是介导低价阳离子转运的重要蛋白,在植物信号传递、生长发育与非生物胁迫响应等方面发挥重要作用^[23]。*MeCNGC14*在叶中特异表达,其表达量主要受低水平钙的诱导,并且起到提高块根钙累积量的作用。在高铁处理下,*MeIRT1*、*MeVIT*均上调表达,且高铁处理可显著提高块根Fe的累积量,

说明高水平铁能够诱导 *MeIRT1*、*MeVIT* 在植物体内的表达进而提升块根铁的累积, 这与拟南芥 *AtIRT1* 在缺铁条件下根部上调表达有所差异, 可能是由于植物种类的不同, 以及处理条件中其他元素间的相互作用不同。因此, 本研究结果说明外界施用的养分水平以及元素间的相互作用均能通过调控氮钾钙铁锌吸收转运相关基因在植物组织部位中的表达, 以达到影响块根中养分含量的目的。因此, 通过分子水平检测基因表达可为木薯的富营养栽培提供借鉴意义。

综上, 对于植株的养分供应, 不应仅仅考虑施肥水平的情况, 更应该注重离子间的相互作用。本研究表明各元素在木薯生长发育、高产优质中发挥着不同的作用, 但盆栽与田间试验结果有所差异, 可能是由于盆栽中营养元素较少, 大田中土壤养分充足、易淋失导致的差异。根据木薯产量、叶绿素含量及块根养分含量等综合指标, 最终得出木薯盆栽试验适宜处理为 T4 或 T6 处理即肥料施用量为氮 0.280~0.560 g/kg、钾 0.210 g/kg、钙 0.165~0.330 g/kg、锌 0.081~0.163 g/kg、铁 0.111 g/kg; 田间试验适宜处理为 T5 处理即肥料施用量为尿素 150 kg/hm²、氯化钾 86 kg/hm²、氯化钙 20 kg/hm²、七水硫酸锌 90 kg/hm²、硫酸亚铁 35 kg/hm²。

参考文献 References

- [1] 严华兵, 叶剑秋, 李开绵. 中国木薯育种研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(15): 63-70. YAN H B, YE J Q, LI K M. Progress of cassava breeding in China[J]. Chinese agricultural science bulletin, 2015, 31(15): 63-70 (in Chinese with English abstract).
- [2] 王修宁, 张蒙, 戴云鹏, 等. 不同氮处理对木薯生长发育和氮高效利用的影响[J/OL]. 分子植物育种, 2023; 1-15[2023-11-18]. WANG X N, ZHANG M, DAI Y P, et al. Effects of different nitrogen treatments on cassava growth and nitrogen efficient utilization [J/OL]. Molecular plant breeding, 2023; 1-15[2023-11-18]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230417.1534.018.html> (in Chinese with English abstract).
- [3] 黄巧义, 黄旭, 唐控虎, 等. 木薯营养与施肥研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2010, 12(2): 62-68. HUANG Q Y, HUANG X, TANG S H, et al. Research progress on cassava nutrition and fertilizer application[J]. Journal of agricultural science and technology, 2010, 12(2): 62-68 (in Chinese with English abstract).
- [4] 管庆林. 大中微量元素配施对雪茄烟叶生理特性及产质量的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2023. GUAN Q L. Effects of combined application of large, medium and trace elements on physiological characteristics, yield and quality of cigar leaves [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2023 (in Chinese with English abstract).
- [5] 李光林, 李红梅. 大中微量元素组合对水稻产量和品质影响的灰色综合评判[J]. 生物数学学报, 2001, 16(4): 468-472. LI G L, LI H M. Grey system synthetical judgement on the effect of the large and medium-sized trace elements on the yield and quality of rice [J]. Journal of biomathematics, 2001, 16(4): 468-472 (in Chinese with English abstract).
- [6] 陈会鲜, 朱涵钰, 李恒锐, 等. 外源钙对食用木薯产量及其品质的影响研究[J]. 中国土壤与肥料, 2022(7): 121-125. CHEN H X, ZHU H Y, LI H R, et al. Effect of exogenous calcium on yield and quality of edible cassava [J]. Soil and fertilizer sciences in China, 2022(7): 121-125 (in Chinese with English abstract).
- [7] 韦云东, 郑华, 刘翠娟, 等. 增施中微量元素肥料对木薯生长及产量的影响[J]. 热带农业科学, 2020, 40(1): 7-14. WEI Y D, ZHENG H, LIU C J, et al. Effect of adding medium and trace element fertilizer on cassava growth and yield [J]. Chinese journal of tropical agriculture, 2020, 40(1): 7-14 (in Chinese with English abstract).
- [8] 刘蓉, 叶宇萍, 海丹, 等. 锌、铁微肥对夏玉米产量和品质的影响[J]. 西北农业学报, 2017, 26(11): 1598-1605. LIU R, YE Y P, HAI D, et al. Effect of zinc and iron fertilizers on yield and quality of summer maize [J]. Acta agriculturae boreali-occidentalis sinica, 2017, 26(11): 1598-1605 (in Chinese with English abstract).
- [9] 林洪鑫, 袁展汽, 刘仁根, 等. 不同氮磷钾处理对木薯产量、养分积累、利用及经济效益的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(6): 1457-1465. LIN H X, YUAN Z Q, LIU R G, et al. Effects of different N, P and K treatments on yield, nutrient accumulation and utilization and economic benefit of cassava [J]. Plant nutrition and fertilizer science, 2012, 18(6): 1457-1465 (in Chinese with English abstract).
- [10] 温国昌, 刘红耀, 贺维昭, 等. 氮钾配施对大蒜鳞茎产量及氮钾利用率的影响[J]. 河北农业科学, 2022, 26(4): 68-71. WEN G C, LIU H Y, HE W Z, et al. Effect of combined application of nitrogen and potassium on garlic bulb yield and utilization efficiency of nitrogen and potassium [J]. Journal of Hebei agricultural sciences, 2022, 26(4): 68-71 (in Chinese with English abstract).
- [11] 朱娇, 潘远智, 赵莉. 氮、磷、钾、钙对香水百合生长及叶片养分含量的影响[J]. 草业学报, 2012, 21(5): 274-284. ZHU X, PAN Y Z, ZHAO L. Effects of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium on growth and leaf nutrient content of perfume lily [J]. Journal of herbology, 2012, 21(5): 274-284.
- [12] 马振勇, 杜虎林, 刘荣国, 等. 施锌肥对马铃薯干物质积累、生理特性及块茎营养品质的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2017, 31(1): 148-153. MA Z Y, DU H L, LIU R G, et al. Ef-

- fects of zinc fertilizer on potato dry matter accumulation, physiological characteristics, and tubers nutritional quality [J]. Journal of arid land resources and environment, 2017, 31(1): 148-153 (in Chinese with English abstract).
- [13] 黄巧义,唐拴虎,陈建生,等.木薯氮磷钾营养特性及其施肥效应研究[J].中国生态农业学报,2014,22(10):1156-1164. HUANG Q Y, TANG S H, CHEN J S, et al. Cassava nutritive characteristics of NPK and effect of fertilizer application [J]. Chinese journal of eco-agriculture, 2014, 22(10): 1156-1164 (in Chinese with English abstract).
- [14] 魏云霞,苏必孟,黄洁,等.施钾对木薯产量和品质及大中微量元素吸收的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2017,45(9):46-54. WEI Y X, SU B M, HUANG J, et al. Effects of potassium application on yield, quality and absorption of macro, meso and micro-nutrients of cassava [J]. Journal of Northwest A & F University (natural science edition), 2017, 45(9): 46-54 (in Chinese with English abstract).
- [15] 谭宏伟,周柳强,谢如林,等.木薯对氮、磷、钾、镁、锌、硼的吸收特性及施肥效应[J].南方农业学报,2013,44(1):81-86. TAN H W, ZHOU L Q, XIE R L, et al. Fertilization effects and nutrient absorption characteristics of nitrogen, phosphorus, potassium, magnesium, zinc, and boron on cassava [J]. Journal of southern agriculture, 2013, 44(1): 81-86 (in Chinese with English abstract).
- [16] 乔鲜花,汪娟梅,董明蕾,等.喷施铁肥对不同基因型小麦产量和铁吸收的影响[J].麦类作物学报,2011,31(5):959-964. QIAO X H, WANG J M, DONG M L, et al. Effect of iron foliar application on yield and iron uptake of different wheat genotypes [J]. Journal of triticeae crops, 2011, 31(5): 959-964 (in Chinese with English abstract).
- [17] 张文婧,林琳,孙威江.茶树铵转运蛋白AMT研究进展[J].分子植物育种,2022,20(8):2586-2596. ZHANG W J, LIN L, SUN W J. Research progress of ammonium transporter AMT in tea plant [J]. Molecular plant breeding, 2022, 20(8): 2586-2596 (in Chinese with English abstract).
- [18] 胡春吉,雷宁,邹良平,等.植物中氮素利用及硝态氮转运蛋白的研究进展[J].分子植物育种,2016,14(8):2188-2196. HU C J, LEI N, ZOU L P, et al. Research progress on nitrogen utilization and nitrate transport protein in plant [J]. Molecular plant breeding, 2016, 14(8): 2188-2196 (in Chinese with English abstract).
- [19] GIERTH M, MASER P, SCHROEDER J I. The potassium transporter AtHAK5 functions in K⁺ deprivation-induced high-affinity K⁺ uptake and AKT1 K⁺ channel contribution to K⁺ uptake kinetics in *Arabidopsis* roots [J]. Plant physiology, 2005, 137(3): 1105-1114.
- [20] 王北辰,伍国强.植物高亲和性K⁺转运蛋白(HAK)研究进展[J].植物生理学报,2021,57(5):1065-1073. WANG B C, WU G Q. Research progress on high-affinity K⁺ transporter (HAK) in plants [J]. Plant physiology journal, 2021, 57(5): 1065-1073 (in Chinese with English abstract).
- [21] CHEN G, HU Q D, LUO L, et al. Rice potassium transporter OsHAK1 is essential for maintaining potassium-mediated growth and functions in salt tolerance over low and high potassium concentration ranges [J]. Plant, cell & environment, 2015, 38(12): 2747-2765.
- [22] 张兴政,黄浩捷,孙一闻,等.蒺藜苜蓿CBL基因家族全基因组鉴定及表达分析[J].中国草地学报,2021,43(7):1-11. ZHANG X Z, HUANG H J, SUN Y W, et al. Genome-wide identification and expression analysis of CBL gene family in *Medicago truncatula* [J]. Chinese journal of grassland, 2021, 43(7): 1-11 (in Chinese with English abstract).
- [23] ZEB Q, WANG X H, HOU C C, et al. The interaction of CaM7 and CNGC14 regulates root hair growth in *Arabidopsis* [J]. Journal of integrative plant biology, 2020, 62(7): 887-896.

Effects of nutrients combined application on growth and nutrients absorption of cassava

ZHANG Meng¹, ZHANG Huaifang², CHEN Xin³, WANG Wenquan², ZENG Changying²

1. Liaoning Dryland Agriculture and Forestry Research Institute, Chaoyang 122099, China;

2. School of Breeding and Multiplication (Sanya Institute of Breeding and Multiplication), Hainan University, Sanya 572022, China;

3. Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China

Abstract In order to explore the effects of N, K, Ca, Fe, and Zn and their interactions on cassava yield, nutrient content and expression of genes related to the absorption and transport of five nutrient ele-

ments, using the edible cassava variety SC9 with low hydrocyanic acid content as the test material, an orthogonal experiment of two-level fertilization with five factors of N, K, Ca, Fe, and Zn was designed under the conditions of pot culture and field culture. Differences of cassava yield, chlorophyll content, accumulation of large, medium and trace elements, and the expression of genes related to the absorption and transport of five elements were compared among the treatments, and the best application range of N, K, Ca, Fe and Zn was selected. The results showed that both pot and field T5 ($N_1K_1Ca_2Zn_1Fe_2$) treatments could obtain the higher cassava yield. High N could promote the synthesis of chlorophyll under pot conditions, but the application of high levels of macronutrients would significantly reduce cassava yield, while the application of high levels of micronutrients would increase both chlorophyll synthesis and yields under both conditions. Under field conditions, high N levels not only promoted chlorophyll synthesis but also increased yield. Regarding element accumulation, the average accumulation of N, P, K, Ca, Fe, Mg in roots of low N and low K treatments was significantly higher than that of high N and high K treatments; the average accumulation of P, K, Zn in roots of high Ca treatment were significantly higher than those of low Ca treatment; the average accumulation of N, K, Ca, Zn in roots of high Zn treatment was significantly higher than that of low Zn treatment; the average accumulation of P, K, Ca, Zn, Fe, Mg in roots of high Fe treatment was significantly higher than that of low Fe treatment. From the perspective of gene expression, high concentration of N, K, Fe, Zn, fertilizer upregulated the expression of *MeNRT1*, *MeAKT1*, *MeVIT1* and *MeIRT1* genes, while low concentration of Ca and Zn fertilizer upregulated the expression of *MeCBL7*, *MeCNGC14* and *MeZIP4* genes. In summary, different fertilization treatments have significant effects on the synthesis of chlorophyll content in plant leaves, root yield, root nutrient accumulation, and the expression of nutrient transporter related genes. The lack or excess of elements as well as the relative imbalance are not good for the yield and quality of cassava and we should pay attention to the application of reasonable proportion to maximize the function of elements. Finally, for cassava pot experiment, the suitable fertilizer application amounts were 0.280-0.560 g/kg of N, 0.210 g/kg of K, 0.165-0.330 g/kg of Ca, 0.081-0.163 g/kg of Zn and 0.111 g/kg of Fe, and the suitable fertilizer application amounts in field experiment were 150 kg/hm² of urea, 86 kg/hm² of potassium chloride, 20 kg/hm² of calcium chloride, 90 kg/hm² of zinc sulfate heptahydrate and 35 kg/hm² of ferrous sulfate.

Keywords cassava; nutrient combined application; chlorophyll content; yield; nutrient accumulation; relative expression of genes

(责任编辑:边书京)