

重碳酸盐抑制向日葵 吸收利用铁的机理

张福锁

(北京农业大学植物营养系)

摘 要

以向日葵为试验植物,用营养液培养的方法,研究不同浓度重碳酸盐对向日葵缺铁的适应性反应机理的影响。结果表明,在营养液中添加重碳酸盐使铁高效植物根系还原整合态铁(FeEDDHA)的能力大大降低,当重碳酸盐添加量为 0.8 cmolL^{-1} 时,木质部伤流液中放射性铁含量由对照的 $493\mu\text{molL}^{-1}$ 降到 $234\mu\text{molL}^{-1}$,幼叶中放射性铁含量也从对照的 7.4 mgg^{-1} 干物质降到 2.0 mgg^{-1} 干物质。

地球表面有25%到30%的土壤是石灰性土壤,缺铁失绿症又是石灰性土壤上常见的缺素生理病症。Wallace在他的竞争假说(Competitive chelation hypothesis)中把引起缺铁的因素归结为14个^[1]。近十年来国际范围内的广泛协作研究结果表明,在石灰性土壤上引起缺铁的主要因素有3个,即重碳酸盐(HCO_3^-),磷酸盐(HPO_4^{2-} 、 H_2PO_4^-)和氮的不同形态(NH_4^+ / NO_3^-)。其中重碳酸盐被看作是诱导作物缺铁的主要土壤因素。在土壤溶液中,重碳酸盐的浓度不仅受到土壤pH值的影响,同时也受土壤空气中 CO_2 分压及土壤中 CaCO_3 或活性 CaCO_3 溶解度的影响。随着土壤中 CO_2 分压的增加,土壤pH值虽然变化不大,但当 CO_2 浓度提高5%时,重碳酸盐的浓度便会从原来的 61 mgkg^{-1} 增加到 400 mgkg^{-1} ^[2]。按照Boxma的意见,果树正常生长的土壤重碳酸盐临界值为200—300 mgkg^{-1} 。因此,在土壤通气性差或土壤易分解有机物含量较高的条件下和潮湿、高温的不良气候下,常常可以看到缺铁失绿症。这些都与重碳酸盐的局部累积有紧密的关系。Boxma和Kovanci等在田间自然条件下证明了重碳酸盐诱导缺铁的现象。但是,也有许多研究者发现缺铁与重碳酸盐含量之间的相关关系并不明显^[3]。另外,对重碳酸盐影响铁高效植物适应性机理作用的研究结果有很多矛盾之处。Brown和Ambler及Hartzook等报道,重碳酸盐对铁高效植物体内铁的吸收和运输影响较小^[4,5];而Roemheld等则报道,重碳酸盐可以完全抑制铁高效植物缺铁的适应性反应,铁高效植物甚至要比铁低效植物对重碳酸盐更为敏感^[6]。因此,本文利用放射性 ^{59}Fe 对重碳酸盐影响铁高效植物(向日葵)吸收利用铁的情况进行了研究。

一、材料和方法

(一)植物培养 将向日葵种子放在用饱和 CaSO_4 溶液浸润的滤纸上于黑暗中发芽4天,然后打开遮盖促芽1~2天后轻轻移入到下列营养液中(molL^{-1}): K_2SO_4 0.7×10^{-3} , MgSO_4 0.63×10^{-3} , KCl 0.1×10^{-3} , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 2.0×10^{-3} , KH_2PO_4 0.25×10^{-3} , H_3BO_3 1×10^{-5} , MnSO_4 1×10^{-6} , CuSO_4 1×10^{-7} , $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ 5×10^{-8} , FeEDTA 1×10^{-4} ,

*国家自然科学基金资助项目

ZnSO₄ 1 × 10⁻⁶。苗子生长两周后移栽于缺铁的营养液（即上述营养液配方不再供应FeEDTA的新配营养液）中并进行重碳酸盐处理，分别添加0, 0.4, 0.8cmolL⁻¹ NaHCO₃，一周后进行各项测定。

(二)测定方法 木质部运输铁量采用⁵⁹Fe标记测定。向缺铁向日葵苗供给10小时用⁵⁹Fe标记的强度为3.7 × 10¹⁰Bq molL⁻¹的⁵⁹FeEDDHA(Fe-ethylenediamined CO-hydroxyphenylacetic acid) 或新沉淀的铁的氢氧化物〔⁵⁹Fe(OH)₃〕后，收集木质部伤流液4小时，测定其中运输的⁵⁹Fe量，植物收获后取上部2~3片幼叶进行⁵⁹Fe含量测定。所有放射性样本的放射性强度均以液体闪烁计数器测定。

叶绿素含量测定，是把样品冷冻干燥后，用丙酮—水混合液(4:1)浸提，再用562nm波长比色测定。

⁵⁹FeEDDHA的制备：在吸收试验开始前两天，把FeCl₃进行标记（强度为3.7 × 10¹⁰BqmolL⁻¹Fe），然后与KEDDHA混合，用KOH调pH至6.2。一天后将上述混合物在有滤纸的瓶中搅动过夜，以便吸附那些尚未螯合的铁，然后用细胞膜滤纸(0.01μm)对上述溶液过滤，以便除去⁵⁹Fe—氢氧化物的胶体颗粒。

二、结果与讨论

缺铁失绿症是以叶绿素含量下降为特征的。在培养液中加入0.4和0.8cmolL⁻¹ HCO₃⁻均可使叶片叶绿素含量降低。在14天向日葵培养试验中，叶绿素含量下降幅度分别为42.3%和85.2%(图1)；而幼叶含铁量分别下降了43.5%和51.1%(图2)；幼叶含铁量下降的主要原因是重碳酸盐抑制了铁从根部经木质部向地上部分的运输，木质部汁液中铁的含量分别下降了

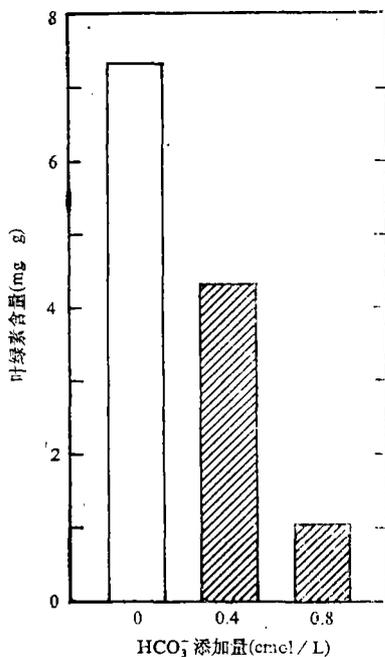


图1 重碳酸盐添加量对向日葵叶绿素含量的影响
(放射性⁵⁹Fe为⁵⁹FeEDDHA, 图2和图3均同)

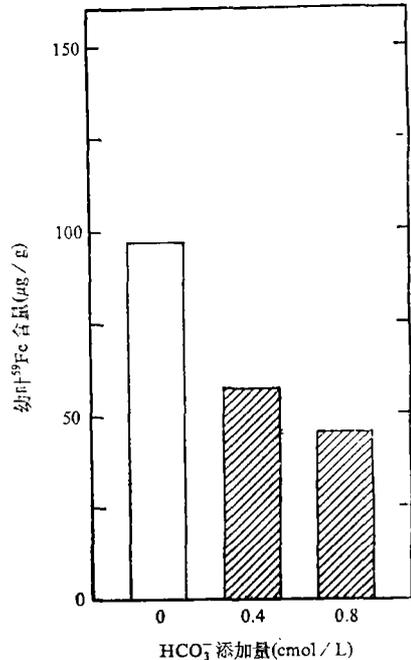


图2 重碳酸盐添加量对向日葵幼叶⁵⁹Fe含量的影响

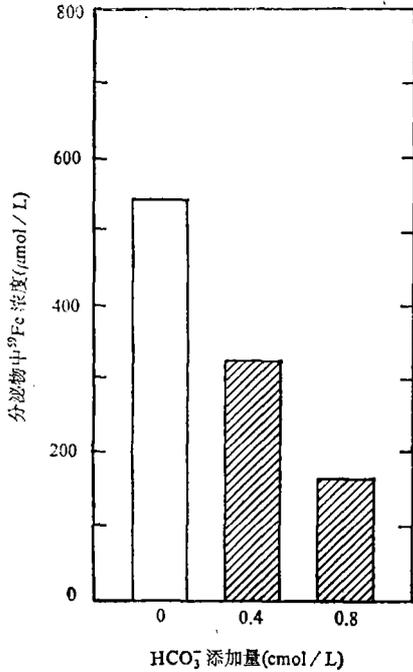


图3 重碳酸盐添加量对向日葵木质部伤流液中⁵⁹Fe浓度的影响

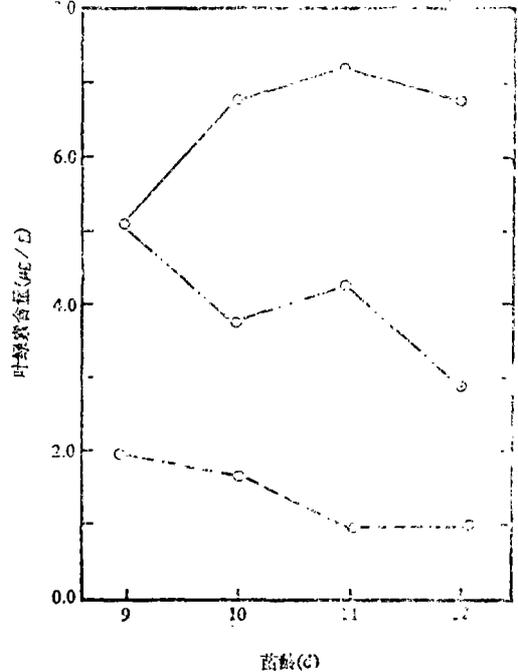


图4 重碳酸盐对向日葵幼叶叶绿素含量的影响及其与苗龄的关系(HCO₃⁻处理分别为: T₀=0, T₁=0.4, T₂=0.8cmol/L; 放射性⁵⁹Fe为⁵⁹Fe(OH)₃。图5和图6的图例均同)

0.9%和70.0%(图3)。

图4、图5和图6的结果表明了,在供给铁氧化物时,HCO₃⁻用量对不同苗龄向日葵幼叶叶绿素含量、幼叶含铁量和木质部汁液中的⁵⁹Fe含量的影响。

从图中可清楚地看出,在苗龄9天时,施用0.4cmolL⁻¹HCO₃⁻处理的向日葵幼叶叶绿素含量与不施HCO₃⁻的对照处理尚无差异,而施用0.8cmolL⁻¹处理的幼叶叶绿素含量已比对照下降了61%(图4),而这时幼叶含铁量在三个处理间未表现出明显的差异(图5),而木质部汁液中的⁵⁹Fe含量却较对照分别下降了16.4%和23.0%(图6)。随着苗龄的增加,对照处理幼叶叶绿素含量逐渐增加,11天苗龄后略有下降,而施HCO₃⁻的处理则呈下降趋势,与对照的差别越来越大,而且施HCO₃⁻高的处理一直低于其它两个处理(图4)。幼叶含铁量的变化趋势类似于幼叶叶绿素含量(图5),HCO₃⁻施用量大的幼叶含铁量下降幅度大于HCO₃⁻施用量小的处理。木质部汁液中的含⁵⁹Fe量也有类似的变化(图6),只是当HCO₃⁻施用量为0.4cmolL⁻¹、苗龄10天之后呈回升趋势,而HCO₃⁻施用量为0.8cmolL⁻¹的木质部汁液中⁵⁹Fe含量始终呈下降趋势。

以上结果充分说明,重碳酸盐引起植物幼叶叶绿素含量下降、造成缺铁失绿现象,其主要原因是重碳酸盐降低了根经木质部向地上部运输铁的数量,从而降低了幼叶含铁量。而木质部汁液中铁含量的降低主要是因为重碳酸盐增加了根际pH值,降低了根系对Fe(Ⅱ)的还原能力,这与Mengel和Malissiovas的研究结果截然不同^[7]。他们发现重碳酸盐引起葡萄苗缺铁失绿的主要原因不是HCO₃⁻抑制铁的吸收和运输,而是铁在叶片中发生钝化作用。Mengel和Geurtzen用玉米作的进一步研究表明^[8],即使铁的来源是充足的,当生长介质中HCO₃⁻含量

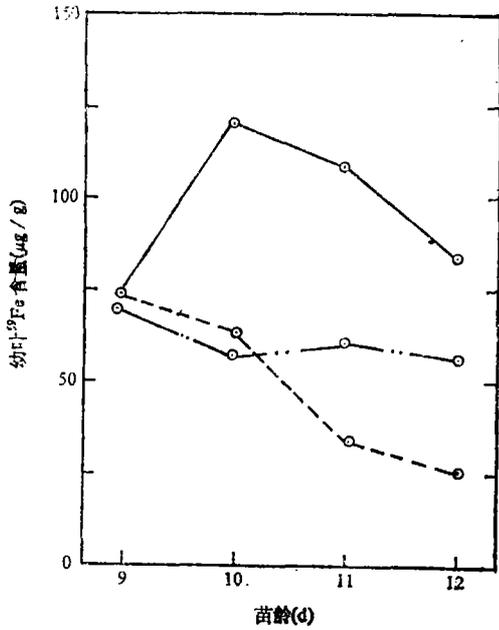


图 5 重碳酸盐对向日葵幼叶⁵⁹Fe含量的影响及其与苗龄的关系

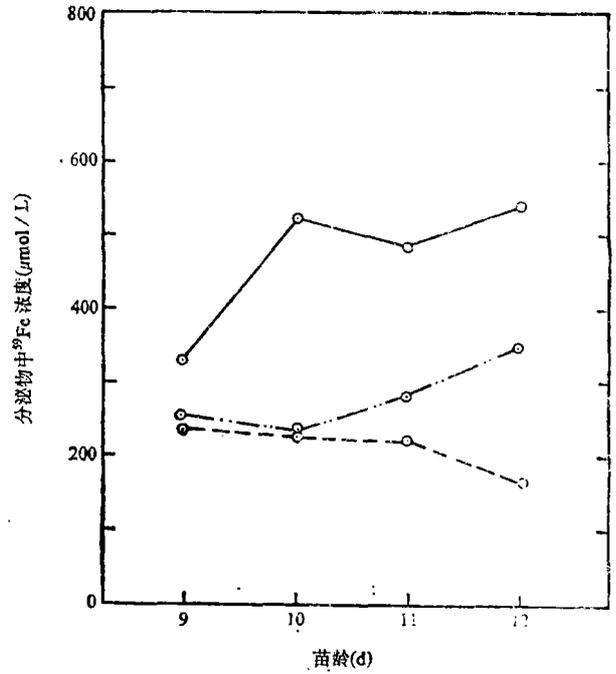


图 6 重碳酸盐对向日葵木质部伤流液中⁵⁹Fe浓度的影响及苗龄的关系

较高或氮肥供应形态为 $\text{NO}^{-3}-\text{N}$ 时,叶片细胞原生质膜上质子泵的活性就会下降,铁的钝化作用随之加强。

缺铁黄化现象是发生在石灰性土壤上的常见生理病症,在低温、潮湿、土壤紧实和易分解有机质含量较高的土壤条件下,更易出现缺铁失绿症,其主要原因常常是由于重碳酸盐的不良影响所致。因此,深入了解重碳酸盐引起的缺铁失绿机理,对采取相应有效措施、促进农业生产水平的提高有重要的意义。

参 考 文 献

- [1] Wallace, A., Regulation of the micronutrient status of plants by chelating agents and other factors. Los Angeles, USA. 1971.
- [2] Schaller, K., Dt. Weinbau-Jahrbuch 34, 119-145, 1983.
- [3] Mengel, K., Bubl. W., Scherer, H. W., J. Plant Nutr. 7, 715-724, 1984.
- [4] Brown, J. C., Ambler, J. E., Soil Soc. Sci Proc, Amer, 34, 249-257, 1970.
- [5] Hartzook, A., Karstadt, D., Naveh, M, Sander, N. Plant Soil, 41, 685-688, 1974.
- [6] Romheld, V., Marschner, H, Kramer, D., J. Plant Nutr. 5, 489-498, 1982.
- [7] Mengel, K., Malissiovas, N. Vitis 20, 235-243, 1981.
- [8] Mengel, K., Geurtzen, G., Physiol. Plant 72, 460-465, 1988.