

# 植物吸收利用钾素研究的某些进展<sup>\*</sup>

涂书新 郭智芬 张平

孙锦荷

(湖北省农业科学院原子能研究所 武汉 430064)

(浙江大学核农学研究所)

**摘 要** 钾的研究是植物营养研究中最重要内容之一。本文综述了植物营养研究在  $K^+$  吸收机理、 $K^+$  吸收影响因素及植物钾营养基因型差异等方面的研究进展。

**关键词** 钾; 吸收机理; 进展

钾是植物最重要的营养元素之一。钾在植物体内无有机化合物, 主要以离子形态和可溶性盐存在, 或者吸附在原生质表面上。植物体内钾离子浓度往往比其它离子高, 而且远远高于外界环境中的有效钾浓度。多年来, 围绕植物吸收利用养分及其机制的研究, 钾的研究是最重要的内容之一。近年来, 随着分子生物学的兴起及研究手段的进步, 植物钾营养的研究取得了较大进展。本文拟就与植物钾素吸收利用有关的几个方面的新进展作一综述。

## 1 植物对 $K^+$ 的吸收

研究者很早就发现植物对养分的吸收具有高度的选择性和积累性, 如, 有实验表明, 水培玉米根中  $K^+$  的浓度比外界溶液高 80 倍。

相反, 根中  $Na^+$  的浓度却相对较低。早期的实验证实  $K^+$  的选择性吸收和积累需要能量的供给, 即 ATP 的供给, 尤其是在外界  $K^+$  浓度较低时。一般认为, 一个养分离子是否属于主动吸收往往由膜两边的化学势梯度和电势梯度来决定。近年来, 由于膜测量技术的发展, 如膜片钳技术 (Patch clamp technique) 的发展, 对膜电势的形成机理及对于植物细胞生长和功能发挥的重要性都有了更为深入的了解。图 1 是新近提出的离子过膜运转的机理图<sup>[1]</sup>。

图 1 表明, ATP 驱动的  $H^+$  泵, 将  $H^+$  从膜内部表面打入膜外部表面, 产生一个 pH 梯度和电势。于是阳离子和阴离子就沿着这个梯度通过选择性载体和离子通道进出胞膜。这种模型新颖之处还在考虑了膜的信号接受 (如 pH 和离子浓度) 及翻译功能。

Kurdjian 和 Guem<sup>[2]</sup> 提出在质膜和液泡膜上存在一个专门调节 pH 的质子泵。这一设

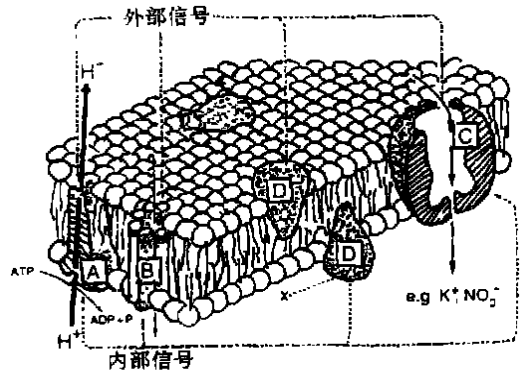


图 1 离子过膜运转的主要机理

(A) 代表  $H^+$  泵 ATP 酶; (B) 代表离子通道; (C) 代表载体; (D) 代表信号感和传递偶连蛋白。

想已逐渐得到广泛认同。质子泵在膜上的位置及其功能,以及阴、阳离子过膜运转的机制列于图 2<sup>[1]</sup>。

图 2 表明,质膜结合的 H<sup>+</sup>-ATP 酶在调节细胞质 pH 及驱动阴阳离子的吸收起着十分重要的作用。因此,它被称之为“主体酶(master enzyme)”<sup>[3]</sup>。

关于这个酶活性的调节(包括在基因水平上的)研究已取得很大进展<sup>[4]</sup>。研究表明,根毛区质膜 H<sup>+</sup>-ATP 酶的活性特别高,它消耗细胞 ATP 的 25~50%。因此,根中碳水化合物水平较低时,不仅会降低 H<sup>+</sup> 进入外部介质,而且会降低细胞质的 pH 值。质膜 H<sup>+</sup>-ATP 酶可由单价阳离子激活,一般 K<sup>+</sup> 能力 > Na<sup>+</sup>,而对阴离子不敏感。

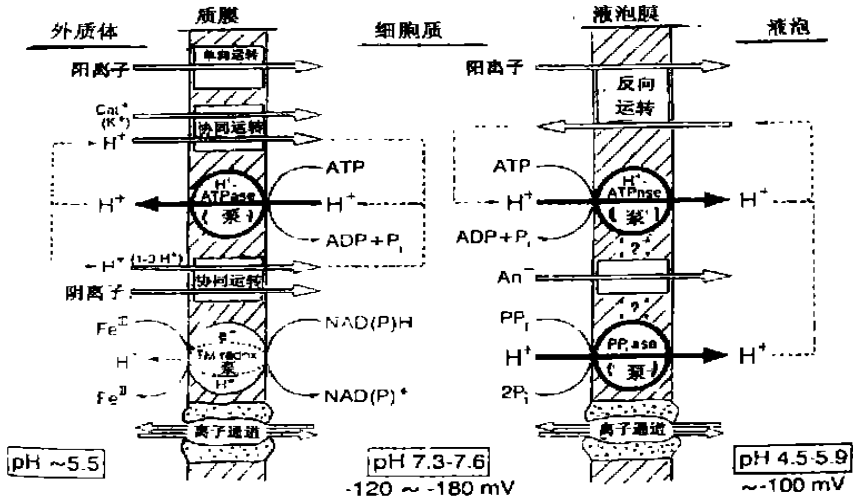


图 2 致电子泵(H<sup>+</sup>-ATPase、PPiase),过膜氧化原酶

(NAD(P) oxidase)和离子通道的功能和定位及离子过膜运转模型

阳离子沿着电势梯度穿过质膜,以单向运转(uniport)的方式进入细胞质。单向运转受膜上的载体等特殊结构的调节。但对 K<sup>+</sup> 来说,由于外部的 K<sup>+</sup> 较低(< 1mmol/L)而内部 K<sup>+</sup> 较高(约 80mmol/L),所以 K<sup>+</sup> 吸收载体需要逆电化势梯度运行。无论是 K<sup>+</sup>-H<sup>+</sup> 逆向运转(anti- port)还是 K<sup>+</sup>-H<sup>+</sup> 协同运转(co- port)都需要能量<sup>[5]</sup>。近年来,离子通道(ion channels)在植物细胞膜上的存在得到广泛认同(图 1 和图 2 即包括了离子通道)。离子通道调节或控制离子流的能力与各种运转蛋白不同<sup>[6]</sup>。这些通道可允许离子迅速的过膜运动,速度可达 10<sup>6</sup>~10<sup>8</sup> 离子/秒。这比离子的载体运转要快 3~5 个数量级<sup>[7,8]</sup>。迄今为止,发现的离子通道有 K<sup>+</sup> 通道, Ca<sup>2+</sup> 通道, H<sup>+</sup> 通道和 Cl<sup>-</sup> 通道<sup>[9]</sup>。

离子通道在根系离子吸收方面的作用尚不十分清楚。对于二价阳离子,尤其是 Ca<sup>2+</sup> 的吸收,通道的开放有利于离子迅速进入根细胞中。而 K<sup>+</sup> 吸收可能是通过一个内向性的调节通道。这个通道的开放有赖于质膜的高度激化,在外界 K<sup>+</sup> 浓度较高时(> 1mmol/L)导致 K<sup>+</sup> 高速流入<sup>[10]</sup>。

根细胞质膜上的另外一种高速通道允许单价和双价的阳离子进入。这种通道在去极化(即膜电位下降)时通道开放,允许阳离子如 Ca<sup>2+</sup> 迅速进入。但在外部 K<sup>+</sup> < 1mmol/L 时,沿电化势梯度迅速排除 K<sup>+</sup> (即外向型 K<sup>+</sup> 调节通道)<sup>[11]</sup>。因此,根细胞质膜上的阳离子通道主要是在二价阳离子吸收中起重要作用,而对于单价阳离子如 K<sup>+</sup> 仅在外部浓度较高时发

挥作用。

## 2 植物吸收 $K^+$ 与其它养分离子的关系

影响和调节植物吸收钾离子的因素包括外界因素(如养分离子,包括  $K^+$  本身)和内部因素(即植物自生对其根部  $K^+$  吸收的控制和调节)。研究植物钾离子的吸收和调节机制,对于合理施肥、阐明植物高效吸收利用无机营养的机理及为筛选和培育优良品种提供理论依据具有重要意义。

### 2.1 离子之间的相互作用

人们很早知道  $K^+$  与其它离子之间的相互作用有拮抗作用和协同作用。如,  $NH_4^+$ 、 $Rb^+$ 、 $Cs^+$  与  $K^+$  之间,  $Fe^{2+}$  与  $K^+$  之间存在拮抗作用。阴离子如  $NO_3^-$ 、 $H_2PO_4^-$ 、 $MoO_4^-$  等、一些二价阳离子,尤其是  $Ca^{2+}$  与  $K^+$  之间存在协同作用。

许多研究者报道了离子之间相互作用的机理。关于离子之间拮抗作用的机理分析,最早是从离子水合半径来分析的。如  $K^+$  水合半径( $\text{\AA}$ )为 5.32, 而  $NH_4^+$  为 5.37,  $Rb^+$  为 5.09,  $Cs^+$  为 5.05。显然它们的水合半径较为接近,因此,人们认为它们可能在载体上竞争同一个结合部位,从而相互抑制。

黄建国等<sup>[12]</sup>报道了养分离子影响钾离子吸收的动力学机理。他应用离子消耗技术证明  $NO_3^-$  及稀土元素显著促进小麦吸收  $K^+$ , 其原因是它们提高了  $K^+$  吸收的最大速率( $I_{max}$  值), 而增加植株根系对  $K^+$  的亲水性( $K_m$  值减少)。相对应的,  $NH_4^+$  显著抑制  $K^+$  吸收, 其机理是  $NH_4^+$  降低植物对  $K^+$  的亲水性( $K_m$  值增加)。

二价离子如  $Ca^{2+}$  促进一价离子如  $K^+$  吸收的现象称之为 Viets 效应。Läuchli 和 Epstein<sup>[13]</sup>认为这是因为  $Ca^{2+}$  促进了  $K^+$  的净吸收。Quintero 和 Hanson<sup>[14]</sup>的实验表明,  $Ca^{2+}$  促进  $K^+$  吸收与  $H^+$  分泌的增加有关, 而  $H^+$  分泌是  $K^+$  吸收的动力。栾升和倪晋山<sup>[15]</sup>应用示踪动力学的原理研究分析了  $Ca^{2+}$  对  $K^+$  内流和外流同时作用的动态机理。结果表明,  $Ca^{2+}$  抑制  $K^+$  通过质膜的外流, 同时促进  $K^+$  由细胞质向液泡的转运。认为  $Ca^{2+}$  抑制  $K^+$  外流的机制不只局限于降低膜透性, 而有可能是  $Ca^{2+}$  参与了膜上运转蛋白质活性的修饰。

### 2.2 植物内部钾营养状况对 $K^+$ 吸收的影响

植物内钾的含量是外界的几十倍或数百倍。然而植物并不是无限制地吸收  $K^+$ 。实验表明, 即使在介质中  $K^+$  浓度变化幅度很大的情况下, 同一种高等植物体内  $K^+$  浓度总是能够维持在一个较窄小的范围内。这说明高等植物能根据体内  $K^+$  浓度调节对  $K^+$  的吸收速率。即高等植物体内存在  $K^+$  吸收的反馈调节系统(system of feedback regulation)。

植物内部  $K^+$  浓度对  $K^+$  吸收的调节有大量的研究。从动力学来讲, 植物本身对  $K^+$  吸收率降低主要是由于  $I_{max}$  值显著降低, 而不是由于降低了植物对  $K^+$  亲水性。  $I_{max}$  值的降低, 表明外流速率的增加, 从而净吸收率下降<sup>[16]</sup>。

关于植株部分对  $K^+$  吸收调节有两种观点。第一种认为是根系的含钾量直接控制  $K^+$  吸收。应用示踪动力学的研究表明, 根系对含钾量的调节作用是通过  $K^+$  透过质膜和液泡膜的内流和外流的影响来实现的。当  $K^+$  进入质膜的内流( $\phi_{oc}$ )下降时, 或渗出液膜和外流( $\phi_{oc}$ )增加时,  $K^+$  吸收即趋于稳定。由于高等植物根系的细胞主要分为细胞质和液泡两大部分, 因此, 含钾量对  $K^+$  吸收的负反馈调节来自细胞质和液泡含钾量的变化。谢少平和

倪晋山<sup>[17]</sup>的研究表明,水稻威优49幼苗根系 $K^+$ ( $^{86}Rb^+$ )吸收率的改变主要受根部液泡含钾量的调节。

第二种是地上部含钾量对根吸收钾的调节,一些研究者认为这是间接的。谢少平<sup>[18]</sup>认为,植物地上部对 $K^+$ 吸收的调节取决于其含钾量。他分析可能每种植物存在一个钾胁迫临界值(critical concentration)。如果地上部分含钾量小于钾胁迫值,则地上部总参与对根吸收 $K^+$ 的调节。

### 3 植物吸收利用钾素基因型差别

人们早就注意到植物体内离子的吸收和运转是受遗传控制的<sup>[19]</sup>。生长在同一环境下的不同植物吸收利用钾量明显不同即是所谓植物钾素利用的基因型差别。近十多年来,随着植物营养遗传学的兴起,这方面的研究越来越多<sup>[20,21]</sup>。大量研究表明,这种基因型差异不但存在于不同植物种类之间,而且还存在于同一植物种类的不同品种间。研究植物钾营养基因型差异性,可为筛选和选育钾高效植物基因型品种提供理论依据。

关于植物钾营养基因型差异及其机理的研究报导,主要包括如下方面。

#### 3.1 生理形态

(1)形态差异 土壤钾利用能力强的基因型一般根系较为发达,具体表现在根半径小,根毛多,根量大<sup>[19]</sup>。

(2)生理效率 耐低钾的品种,单位吸钾量形成的生物产量、经济产量的效率即生理效率明显大于一般品种。有人研究了不同生理效率的晚稻品种,结果表明,尽管在常规施钾水平下,它们总的含钾量相差并不大,但是,耐低钾和钾素利用效率高的品种,其单位吸钾量形成的生物产量(生理效率)明显增加<sup>[22]</sup>。

(3)光合作用及其产物运转 符建荣等<sup>[22]</sup>的研究表明,钾素生理效率高的品种,其生育后期剑叶含钾量高于其它品种18~24%。且植物体内钾素运转和再利用能力较强,光合速率明显高于其它品种,而达到最佳光合速率所需的供钾水平较低。钾效率高的品种,光合产物更易在穗部积累。

(4)根系分泌物 有关根系分泌物与P、Fe、Zn等养分利用效率的关系有大量研究报导。根系分泌物与钾利用效率的关系尚少见报道。最近,本文作者<sup>[23]</sup>研究发现具有强富钾能力的籽粒苋,它的根系能分泌大量的草酸。草酸是土壤矿物钾的有效提取剂。可见,籽粒苋分泌草酸是其大量吸收累积钾素的重要机理之一。

#### 3.2 $K^+$ 吸收利用及运转

3.2.1 离子吸收动力学研究,彭克勤和胡笃敬<sup>[24]</sup>研究富钾植物空心莲子草 $K^+$ 吸收动力学的结果表明,溶液培养120~180天的空心莲子草的最大吸收 $K^+$ 速率为1.8~2.1 $\mu\text{mol/g}\cdot\text{FW}\cdot\text{h}$ , $K_m$ 值8.0~14.0 $\mu\text{mol/L}$ ,开始在体内累积 $K^+$ 的外液最低 $K^+$ 浓度 $C_{\min}<0.2\mu\text{mol/L}$ 。结果说明空心莲子草在自然土壤和水体中能较快地富集钾素。谢少平和倪晋山<sup>[25]</sup>比较了空心莲子草与大豆、向日葵吸收 $K^+$ 动力学的机制。结果表明,同大豆、向日葵相比,空心莲子草的 $K_m$ 值很小,而 $I_{\max}$ 值又较高,从而说明空心莲子草根系具有高效率的 $K^+$ 吸收机制。

对普通植物研究的一般结论是,钾素利用高效型的品种对钾的最大净吸收速率( $I_{\max}$ )

大,而对  $K^+$  亲和性高( $K_m$  值小)<sup>[12]</sup>。然而,动力学参数往往受许多因素影响,如试验温度,溶液组成,苗龄大小,甚至苗的营养状态等。因此,它们虽然带有生理特征的信息,但不是吸收能力的深层次机理。

**3.2.2 示踪动力学的研究** 示踪动力学应用库室分析方法(或称隔室分析法、区域化分析法,本文用库室分析法),将供研究的体系划分若干库室(分区)。实验开始时,引入某种研究元素(或化合物)的放射性同位素(标记物)。通过测定计算该物质在各个分室中的动态变化,从而了解该物质的动态变化规律<sup>[26]</sup>。库室分析法是在不破坏供试系统的条件下进行的,能较好地反应客观实际。

示踪动力学原理在描述生物体药物代谢、植物激素的作用<sup>[27]</sup>及根菌侵染作用<sup>[28]</sup>等方面已有广泛的研究应用。Memon et. al.<sup>[29]</sup>首次将这一原理应用于研究和描述植物养分吸收利用的基因性差异。先后涉及到的养分元素有  $Ca^{2+}$ ,  $K^+$ ,  $NH_4^+$ ,  $NO_3^-$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $SO_4^{2-}$  等<sup>[30, 31, 32]</sup>。

应用示踪动力学描述根系  $K^+$  离子吸收变化时,一般采用外流实验。即,首先把植物根系统放入有  $K^+$  的示踪剂溶液中,让示踪剂进入根系内各个分室;然后将根系放入非标记溶液中测定示踪剂流出根系组织的情况。采用外流实验能比较简单地获得方程参数。方程的推导和参数计算见参考文献<sup>[25, 29, 33]</sup>。

Memon 等<sup>[29]</sup>用不同钾利用效率大麦进行的研究表明,在  $K^+$  为  $10^{-4}$  mol/L 时,钾素利用低效性的品种已表现出典型的缺钾症状。应用示踪动力学库室分析发现,同钾素利用高效型品种相比,钾素利用低效型的大麦品种  $K^+$  从液泡进入细胞质的通道受阻。从而说明钾素利用低效型的品种更易缺钾的原因。

谢少平等<sup>[18]</sup>的研究表明,耐低钾和不耐低钾水稻的主要差异在于细胞膜上吸收和运转的机理不同。耐低钾水稻品种主动吸收钾的效率高,同时钾由根部向上运输的能力强。由于  $K^+$  向上运输可有效降低根的含钾量,根据钾素吸收反馈调节的原理,根含钾量的减少,有利增强根的吸钾能力。

谢少平和倪晋山<sup>[25]</sup>还研究比较了富钾植物空心莲心草与大豆、向日葵的吸钾机制。结果表明,三种植物根部  $K^+$  通过膜的单向速率常数和通量明显不同。空心莲心草具有较高的  $r_{oc}$ (离子内流速率)和  $r_{cx}$ (离子上运速率),而具有较小的  $r_{co}$ (离子外流速率),这表明它吸收和运输  $K^+$  的速率均大于大豆和向日葵。而进入根组织的  $K^+$  向外流出的速率又最小。因此说明在低  $K^+$  介质中,空心莲心草具有较高的  $K^+$  吸收速率。

#### 参 考 文 献

- 1 Marschner H. Mineral Nutrition of Higher plants. London: Academic Press, 1995, 3~78
- 2 Kurdjian A and Guern J. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1989, 40: 271~303
- 3 Serrano R. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol Biol., 1990, 40: 61~94
- 4 Palmgren M G. Physiol Plant, 1991, 83: 314~323
- 5 Kochian L V, Shaff J E, and Lucss W J. Plant Physiol., 1989, 91: 1202~1211
- 6 Blatt M R and Thiel G. Ann Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1993, 44: 543~567
- 7 Koutie J and Goldsmith M H M. Plant Physiol., 1992, 98: 1087~1097
- 8 施卫明, 王校常, 曹志宏. 植物钾离子通道研究现状. 植物生理学通讯, 1998, 34(3): 219~224
- 9 Tyerman S D. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1992, 43: 351~371

- 10 Maathuis F J M and Sanders D. *Planta*, 1993, 191:302~307
- 11 White P J. *Planta*, 1993, 191:541~551
- 12 黄建国, 杨邦俊, 袁铃. 小麦不同品种吸收钾离子的动力学研究. *植物营养与肥料学报*, 1995, 1(1):38~42
- 13 Läuchli A and Epstein E. *Plant Physiol.*, 1970, 45:639~641
- 14 Quintero M R and Hanson J B. *Plant Physiol.*, 1984, 76:379~386
- 15 栾升, 倪晋山.  $\text{Ca}^{2+}$  促进大麦根  $\text{K}^{+}$  吸收的过程分析. *植物生理学报*, 1986, 12(3):281~290
- 16 Siddiqi M Y and Glass A D M. *Plant Physiol.*, 1986, 81:1~7
- 17 谢少平, 倪晋山. 水稻(威优49)幼苗根系  $\text{K}^{+}$  ( $^{86}\text{Rb}^{+}$ ) 吸收的调节. *植物生理学报*, 1990, 16(1):63~69
- 18 谢少平. 高等植物钾离子吸收的调节. *植物生理学通讯*, 1989, (4):1~7
- 19 Epstein E and Jefferies R L. *Ann Rev. Plant Physiol.*, 1964, 15:169~184
- 20 Siddiqi M Y and Glass A D M. *Plant Physiol.*, 1982, 69:283~285
- 21 刘国栋, 刘更另. 水稻耐低钾基因型筛选方法的研究. *土壤学报*, 1996, 33(2):113~120
- 22 符建荣, 詹长庚, 姜丽娜. 不同品种连作晚稻钾素生理效率差异机理的初步研究. *植物营养与肥料学报*, 1996, 2(3):193~199
- 23 涂书新, 孙锦荷, 郭智芬. 富钾植物籽粒苋根系分泌物及其矿物释钾作用的研究. *核农学报*, 1999, 13(5):305~311
- 24 彭克勤, 胡笃敬. 空心莲子草  $\text{K}^{+}$  吸收动力学研究. *植物生理学报*, 1986, 12(2):187~193
- 25 谢少平, 倪晋山. 空心莲子草. 大豆和向日葵根部  $\text{K}^{+}$  ( $^{86}\text{Rb}^{+}$ ) 的吸收和通量分析. *植物生理学报*, 1987, 13(4):410~417
- 26 杨守礼, 黄胜利, 江骥编者. 激素和药物的代谢示踪动力学. 北京: 科学出版社, 1989, pp 367
- 27 Behl R and Jeschke W D. *Physiologia Plantarum*, 1981, 53:95~100
- 28 Rygielwicz P T and Bledsoe C S. *Plant Physiol.*, 1984, 76:918~923
- 29 Memon A R, Saccomani M and Glass A D M. *J. Exp. Bot.*, 1985, 36:1860~1867
- 30 肃浪涛, 胡笃敬. 柑橘根系对  $\text{Ca}^{2+}$  吸收的区域化通量分析. *植物生理学报*, 1997, 23(3):233~238
- 31 Bell C I, Cram W J and Clarkson D J. *J. Exp. Bot.*, 1994, 45:879
- 32 Wang M Y, Siddiqi M Y, Ruth T J *et al.* *Plant Physiol.*, 1993, 103:1249
- 33 Thain J F. *J. Exp. Bot.*, 1984, 35(152):444~453



(上接第 239 页)

无比例尺地图即无级比例地图, 也称多比例尺地图。是依托比例尺(如 1:1000)地图数据库、空间数据基础设施, 依据无级比例尺技术, 通过开窗、自定义比例尺、点击、往返向导等的操作, 能够获得特定范围、不同比例尺的, 信息量与比例尺自适应的地图。

数字地球的发展将极大地促进地图生产自动化的发展, 还将形成更多形式的地图品种。

#### 参 考 文 献

- 1 陈述彭等编著. 地理信息系统导论. 北京: 科学出版社, 2000 236
- 2 AL Gore. Digital Earth: Understanding our planet in 21st century. Given at the California Science Centre, Los Angeles, California, on January 31, 1998. www. digitalearth. net. cn
- 3 承继成等编著. 数字地球导论. 北京: 科学出版社, 2000 60
- 4 崔伟宏主编. 数字地球. 北京: 中国环境科学出版社, 1999 99
- 5 尹连旺等. 基于 WebGIS 无级比例尺信息综合技术研究. *中国图形图像学报(A 辑)*, 1994, 4
- 6 奎恩(美). 数字印前大全. 北京: 机械工业出版社, 1997
- 7 刘光运等. 电子地图技术与应用. 北京: 测绘出版社, 1996