

根际微生态系统养分有效性 及植物适应性机理

张福锁 曹一平

(北京农业大学)

摘 要

文章以铁营养为例,从植物—土壤—微生物及其环境条件所组成的微生态系统角度,讨论了养分的迁移途径和植物对营养胁迫适应性反应的机理,及植物营养效率基因型差异的实质,对今后的研究重点提出了设想。

植物在生长过程中,根系从环境中摄取养分和水分;同时,也向环境中溢泌质子和离子,并释放大量的有机物质。这些有机物质不仅为根际微生物提供了丰富的碳源,并且极大地改变了根际微区的物理和化学环境,从而对根际土壤的水分和养分状况产生了较大影响。

本文以铁为例,就影响根际微生态系统中养分有效性的几个主要过程,以及植物对营养胁迫适应性机理研究的意义和进展做扼要的评述。

一、影响根际微生态系统中养分有效性的主要过程

一般来说,根际微生态系统中养分的有效性涉及下列几个过程:

a. 养分从土壤固相进入土壤液相; b. 养分从远离根表的原土体迁移到根表; c. 养分在根际的活化; d. 从根表迁移到根细胞原生质膜的吸收部位处; e. 养分的跨膜运输; f. 养分在根中的短距离运输; g. 在木质部的长距离运输; h. 在植物体内的分配和再利用; m. 地上部或地下部营养状况对根系摄取养分的调控机理; n. 植物对营养缺乏或毒害环境条件的适应性机理。

固相和气相养分首先要溶解在土壤溶液中(a),然后以离子或分子的形式通过质流、扩散迁移到根表(b),当根系与土壤颗粒紧密接触时,过程(a)似乎不复存在,但养分必须穿过根—土界面的粘液层和根系细胞壁组成的自由空间,才能到达根细胞原生质膜。土壤胶体的交换反应和微生物的同化作用等对过程(a)和(b)有较大的影响。根与养分固相接触得越紧密,根表面—粘胶层—土壤颗粒之间养分离子的交换作用越易发生,植物对该养分的吸收机率也就越大。

在通气良好的石灰性土壤中,铁的氧化物是土壤中铁的重要形态,也是土壤溶液中铁的主要来源。在一定的pH值和Eh值条件下,影响铁氧化物溶解度和溶解速率的主要因素是氧化铁的表面性质和无定形铁组份的比例和数量,其次是氧化铁的表面荷电情况及其表面对螯合基团的吸附特性。而与微生物高铁载体(Siderophore)形成的螯合态铁是土壤溶液中铁的重要组成成份。

在通气良好的土壤上,由于某一微区微生物活性较高,会形成一个嫌气的微区^[1],如在团聚体内或在能源物质充足供应的土壤微区(施有机肥后)或根面及根际(根分泌物),这种微

区内氧化还原状况的改变程度是否足以引起其中铁的大量还原,尚无试验证明。但在可溶性铁很低的石灰性土壤中,这些微区中大量微生物活动所分泌的微生物高铁载体,可能是其中难溶性铁得以活化的主要因素,同时它对于向根细胞原生质膜吸收部位运送可溶性铁也有促进作用。

由于植物对缺铁的适应性反应主要发生在根尖或根尖附近,因此,对生长在土壤中的植物而言,在根尖或近根尖根际中产生的微生物高铁载体比在根基部根际对植物铁营养的相对贡献要大。但由于微生物种群在植物根表面呈现从根基部到根尖的梯度分布(根基>根尖)^[2],微生物高铁载体的分布却是根基部根际大于根尖或近根尖根际。因此,微生物载体在铁营养中的实际作用尚有疑问。

植物根系对养分的吸收涉及几个过程。根系的吸收作用使得养分的活度梯度对离子的吸收有决定性影响。不论是存在于固相还是气相的离子或分子,首先要和根的粘液层发生作用,并穿过粘液层进入根系自由空间(细胞壁)。Amory 和 Dufey 认为^[3],阳离子在细胞壁上可以呈溶液态,也可呈共价结合态或电荷吸附态。由于吸附位点的不同使这些阳离子不同于土壤胶体的吸附状况^[4],这些阳离子可以被根系分泌的低分子量有机物质活化^[5-7],并通过质流或扩散到达细胞原生质膜吸收部位。其结果致使与原生质膜相接触的“自由空间溶液”不同于外界溶液(土壤溶液)。这种差异与植物吸收养分的选择特性密切相关,对植物体与养分的相互作用和吸收利用产生重要影响。

通过韧皮部由地上部、尤其是从叶片,向根部运输的铁,常常作为植物铁营养状况的反馈信息^[8,9,7]。通过这一信息的传递诱导出根对环境供铁状况的适应性反应机制。Bienfait 等^[10]用马铃薯所做的试验证明,植物适应缺铁逆境的信息反应位于根细胞上,而不在地上部。因此,确定铁在韧皮部的卸载部位(茎、伸展叶片或茎尖)以及定量研究表征植物铁营养状况信息的韧皮部调节机理是很必要的。

二、关于植物营养胁迫适应性反应的研究

植物在长期的进化过程中遵循“适者生存”的自然法则,形成了许多的适应性功能。发掘和利用这些特异性功能是生命科学中一个高层次的研究领域。因而研究和开发植物对养分元素缺乏或毒害的适应潜力已受到广泛的重视。其中对高等植物适应缺铁环境的机理研究较为深入。概括起来,这一机理可划分为适应性和非适应性两大部分,其中适应性机理又以植物类型不同而划分为机理 I 和机理 II^[11,12]。

所谓非适应性机理就是不受植物铁营养状况的诱导和控制的机理,其中包括由于阴阳离子吸收不平衡造成的根际 pH 值降低的作用,根分泌物增加而导致的直接和间接的活化作用,增强植物有效利用土壤中难溶性铁的菌根共生体的生长,以及诸如微生物高铁载体的分泌作用等。适应性机理则是受植物铁营养状况诱导和控制的机理,以双子叶植物和非禾本科单子叶植物为一类,即机理 I 植物。该类植物在缺铁逆境中具有以下 3 方面的作用:(a) 位于根系原生质膜上还原酶的激活;(b) 质子的分泌作用加强;(c) 还原态和整合态物质的分泌量增加。以禾本科植物为另一类,即机理 II 植物,此类植物以合成、分泌和吸收专一性根分泌物—植物高铁载体为特征。

对机理 I 和机理 II 的划分是近年来植物铁素营养研究中最引人注目的成果之一。然而,由于对正常植物(即不缺铁植物)摄取铁的机理理解甚少,限制了人们对植物适应缺铁逆境机理的进一步理解和应用。“基础还原酶”存在于各种类型植物根细胞原生质膜上,它与细胞壁自由

空间氧自由基调节的还原过程一起,对供铁正常的双子叶、单子叶植物铁的吸收利用起决定性作用^[13]。这一还原能力的大小和速度决定了正常植物摄取铁能力的大小,有关这方面的研究甚少,至于对根细胞原生质膜表面铁的临界浓度更是一无所知。就是适应性机理的研究也只限于“有铁供应”或“无铁供应”两种极端状况。

在营养胁迫条件下,根分泌物的数量大大增加。根分泌物的组成也受胁迫条件的影响而发生极大的变化。特别是专一性根分泌物的合成、释放和在根际的消长动态及其对土壤性质、微生物活性和植物生长发育的影响具有重要的研究价值和实践意义。专一性根分泌物是受某一营养胁迫诱导在植物体内合成的代谢物质,并通过主动分泌作用进入根际的。它的合成和分泌只受该营养胁迫因子的专一诱导和控制,改善这一营养状况就能抑制或阻止这种化合物的合成和分泌。

80年代后期确定的禾本科作物根际专一性分泌物——麦根酸类植物高铁载体(phytosiderophore)的生理和生态学意义,不仅是人类有可能运用日新月异的生物学研究手段来解决营养缺乏问题^[14,15],同时,也为有效地利用自然资源,降低生产成本,减少环境污染提供了可能性。植物高铁载体是一类非蛋白质组分的氨基酸,其分子量虽然小,但对微量元素如Fe、Cu、Zn和锰的螯合效率却特别高^[16]。它们的合成、分泌、螯合及吸收的过程是禾本科作物适应缺铁环境的特异功能的实质表现。这类物质只在早上日出后2—6小时内大量分泌,从而一定时间内提高了它们在根际的作用浓度^[11],减少了土壤对其接触吸附,由于分泌部位是在微生物尚未侵染的根尖^[17],而避免了微生物对它的破坏和分解,保证其有较高的有效浓度。分泌作用和螯合反应不受介质pH值影响的性质决定了这一机制在石灰性土壤上具有特殊意义^[7]。此外,由于快速的螯合反应和形成的螯合物具有较高的稳定性(耐高温、抗微生物分解),从而为植物的吸收利用创造了有利条件。缺铁还可诱导根细胞原生质膜上可能存在的 Fe^{3+} —植物高铁载体复合体的专性吸收和运载蛋白的活化,植物对 Fe^{3+} —植物高铁载体复合体的吸收率比其它人工、螯合铁制剂的吸收高出千倍^[12]。在这一高效的适应性反应系统中,专一性根分泌物—植物高铁载体是关键产物。进一步的研究表明^[18],植物高铁载体的分泌只受52KD和53KD两条多肽的控制,这为进一步进行基因定位、克隆和转化技术提供了依据。由此可见,研究专一性根分泌物在根际微生态系统中的作用,将有助于探明植物对营养胁迫的抗性机理和不同矿质营养基因型间养分效率差异的实质所在,也是探索应用现代生物工程技术手段进行植物抗逆性遗传学改良的新途径。

总之,根—土界面微域与土壤—植物—微生物及环境因素相互作用的研究是一个索理求微,以微观研究为主,包括分子、细胞、组织、个体到群体,乃至生态、进化等多层次多水平的探索工作。这一研究应以根际微生态系统的物质循环和调控为基本研究内容,与宏观规律相对应,和重大的全球性环境及生态问题以及农业高产高效的战略相联系。

参 考 文 献

- [1] Uren, N. C. and Reisenauer, H. M., *Adv. Plant Nutr.* 3: 79—114, 1988.
- [2] Schoenwitz, R. and Ziegler, H. Z., *pflanzenernachr. Bodenk.* 152: 217—222, 1989.
- [3] Amory, D. E., and Dufey, J. E., *Plant and Soil* 80: 181—190, 1984.
- [4] Haynes, R. J., *Bot. Rev.* 46: 75—99, 1980.
- [5] Bienfait, H. F. van den Briel, M. L. and Mesland-Mul, N. T., *J. Plant Nutr.* 7: 658—665, 1984.

(下转第270页)

[3] Starkey, R. L., Soil Sci., 27: 319. 1929.

[4] 木村真人等, 水稻根圏に關る研究(第2、3報), 根圏土壤の微生物学的性質(この1, 2)。日本土肥志, 48:91—99, 111—114, 1977。

[5] 木村真人等, 水稻根圏に關る研究(第7報), 水稻根面の微生物と(この1), 日本土肥志, 51:154—172, 1980。

[6] 王子芳, 細菌-植物聯合固氮研究進展, 微生物學通報, 9(4):179—181, 1982。

[7] 吉田富男, 化學と生物, 13(2), 1975。

[8] 陳廷偉, 非豆科作物固氮研究進展, 中國農業科技出版社, 1989。

[9] 郝文英, 80年代以來VA菌根研究進展, 土壤學進展, 19(2):1—8, 1991。

[10] 趙其國, 為人類生存及改善環境不斷加強土壤科學研究——從第14屆國際土壤學大會看土壤學的發展前景, 土壤, 22(6):281—286, 1990。

[11] 李振高等, 水稻根際反硝化細菌生態分布的研究, 土壤學報, 24(2):120—124, 1987。

[12] Garcia, J. L., Soil Biol. Biochem. 7: 139—141, 1975。

[13] Raimbault, M., et al., Soil Biol. Biochem, 9: 193—196, 1977。

[14] Stefanson, R. C., Soil Sci., 121: 353—363, 1976。

[15] 蔡貴信、朱兆良等, 水稻田中碳銨和尿素的氮素損失的研究, 土壤, 17(5):225—229, 1985。

[16] 李良漠等, 水稻根系對氮素損失的影響, 土壤, 16(1):5—10, 1984。

(上接第 262 頁)

[6] Linehan, D. J. Sinclair, A. H. and Mitchell, M. C., Plant and Soil 86: 147—149, 1985。

[7] Zhang, F. S. Mobilisierung und Aufnahme von Zink bei verschiedenen pflanzenarten in Abhängigkeit vom Zinkversorgungsgrad. Dissertation of Hohenheim University, BRD, 1989。

[8] Bienfait, H. F., J. Plant Nutr. 11: 605—629, 1988。

[9] Maas, F. M. van de Wetering, D. A. M. van Beusichem, M. L. and Bienfait, H. F., Plant physiol. 87:167—171, 1988。

[10] Bienfait, H. F. Letty A. DE Weger and D. Kramer., Plant Physiol. 83: 244—247, 1987。

[11] Marschner, H. Roemheld, V. and Kissel, M., J. Plant Nutr. 9: 695—713, 1986。

[12] Roemheld, V. and Marschner, H., Plant Physiol. 80: 175—180, 1986。

[13] Cakmak, I. van de Wetering, D. A. M. Marschner, H. and Bienfait, H. F., Plant Physiol. 85: 310—314, 1987。

[14] Marschner, H., Mineral Nutrition in Higher Plants. Academic Press, 1986。

[15] Takagi, S. Nomoto, K. and Takemoto, T., J. Plant Nutr. 7: 469—477, 1984。

[17] Marschner, H. Roemheld, V. and Kissel, M., physiol. Plant 71: 157—162, 1987。

[18] Mori, S. Hachisuka, M. Kawai, S. Takagi, S. and Kishi-Nishizawa, N., J. Plant Nutr. 11: 653—662, 1988。