

# 营养胁迫下不同植物根系的 反应和根际效应

许曼丽 范晓晖

(中国科学院南京土壤研究所 南京 210008)

## 摘 要

研究了在营养胁迫下, 小麦、番茄、玉米(不同品种)根系的适应性及其根际效应。结果表明, 在缺锰胁迫下植物根系分泌更多的可溶性有机物, 导致根际 Eh 下降, 高价锰氧化物还原, 根际氧化锰结合态锰活化并转化为有效态, 提供植物吸收。

**关键词** 营养胁迫; 根际效应

在营养元素缺乏条件下, 某些植物根系会表现出不同的适应性, 以改善根系对土壤中难溶性养分的吸收能力。如铁缺乏可引起双子叶植物根际酸化, 那些对铁利用能力强的植物根系, 例如黄瓜、花生在根际 pH 下降的条件下会分泌特殊的还原物质, 致使根系具有较高利用土壤中难溶性铁的能力。又如在磷供应不足时, 油菜、羽扇豆等作物根系除了分泌  $H^+$  外, 还将分泌柠檬酸, 使根际 pH 降低, 同时对铁等发生络合作用, 提高土壤中难溶性磷的有效性<sup>[1,2]</sup>。但对其他养分如锰, 在逆境下根系反应的报道则较少<sup>[3]</sup>。本文研究了不同植物根系对锰和磷胁迫的反应及其在逆境条件下, 根系分泌物种类、数量、对难溶性磷、铁、锰的活化作用和根际效应。

## 1 材料和方法

供试作物为小麦(郑引一号)、番茄(苏抗四号)和玉米(徐州一粒丰、玉掖13号)。种子在温室催芽, 胚根长至1厘米左右播于尼龙筛网中, 然后用营养液培育到三叶一心时作不同处理(缺P、缺Mn)。营养液配制引自缺素营养液配方<sup>[4]</sup>, 培育前营养液 pH 值调至6.0, 培育过程中每隔2—3天测定生长介质的 pH 值、Eh 值和活性还原物质量。植物培育生长两周后收集根洗液(根系分泌物), 在全部根洗液中加入适量百里酚抑制微生物活动。根洗液经过滤后进行溶解试验和测定有机酸、氨基酸总量及其组成。

供试土壤采自河南封丘和四川资阳, 分别为黄河冲积母质发育的黄潮土和紫色砂页岩发育的紫色土。根际试验采用根袋法。根袋用300目尼龙筛网做成, 直径6厘米、高16厘米。袋装150克土壤后播入种子, 各处理重复4次, 植株生长45天后收获地上部并取出根袋, 分离出根际土, 通过20目筛备用。

溶解试验: 取不同处理的根洗液各25毫升, 分别加入0.01克二氧化锰和0.03克晶形粉红磷铁矿粉, 在25℃条件下振荡0.5小时, 过滤。滤液用原子吸收分光光度法测定溶性

铁、锰含量。钼锑抗比色法测定溶性磷量。根际土和非根际土壤的易还原态锰用对苯二酚— $1 \text{ mol L}^{-1} \text{ NH}_4\text{OAC}$  提取, 交换性锰以  $\text{pH} 7.3 \text{ DTPA—CaCl}_2\text{—TEA}$  浸提剂浸提, 氧化锰结合态锰为  $0.1 \text{ mol L}^{-1} \text{ NH}_2\text{OH} \cdot \text{HCl}$  ( $\text{pH} 2$ ) 提取, 无定形氧化铁结合态锰用  $0.2 \text{ mol L}^{-1}$  草酸—草酸铵 ( $\text{pH} 3$ ) 避光振荡提取。植株样品用浓  $\text{HNO}_3$  消煮。由 AA—1275/1475 型原子吸收光谱测定锰含量。

## 2 结果和讨论

### 2.1 根外介质的 pH、Eh 变化

小麦、番茄和玉米的根外介质 pH、Eh 测定结果列于表 1。从表 1 可以看出, 在缺锰条件下, 小麦、番茄和玉米的根外介质 pH 变化与缺磷处理的有着明显的不同。缺锰时 pH 值随生长时间逐渐上升, 由起始值 6.0 升到 7.7, 其中以番茄的变化最大, 培育 7 天, 介质 pH 值上升至 7.5, 小麦次之为 7.3。而缺磷处理的则起先有酸化的倾向, 即 pH 由 6.0—5.3—6.6, 尤以玉米的变化最为明显。小麦也有类似的变化。而 Eh 值的变化, 缺锰和缺磷处理的呈现相同的趋势, 随着 pH 值的上升 Eh 值下降, 只是前者的下降倾向更为突出。

表 1 营养胁迫下植物根外介质的 pH 和 Eh 变化

植物	时间 (天)	pH				Eh (mV)			
		缺 P	CK	缺 Mn	CK	缺 P	CK	缺 Mn	CK
小麦	2	5.92	6.10	6.30	6.20	383	376	341	345
	5	5.32	6.55	6.80	6.69	405	361	305	355
	7	6.20	6.85	7.30	7.10	372	350	287	320
	10	6.59	7.03	7.40	7.19	359	343	278	315
番茄	2	5.85	6.15	6.20	6.15	386	374	335	348
	5	6.05	6.38	7.00	6.75	378	366	274	335
	7	6.45	6.77	7.45	6.93	365	352	267	330
	10	6.70	6.88	7.70	7.17	355	348	262	322
玉米	2	5.26	5.83	6.16	6.09	407	387	345	352
	5	5.46	5.90	6.66	6.40	400	384	336	346
	7	6.09	6.38	6.84	6.68	376	366	332	341
	10	6.62	6.88	7.01	6.87	357	348	326	335

许多研究结果均表明, 养分胁迫使植物根系分泌  $\text{H}^+$ , 有机酸和还原物质, 导致根际 pH 和氧化还原状况发生变化。由于大多数的氧化还原反应都有质子参加, 在还原反应中将消耗质子引起 pH 升高。上述试验已指出, 在锰胁迫条件下, 随着植物生长, 介质 Eh 明显下降, pH 值则相继上升。

### 2.2 营养胁迫下根系分泌的活性还原物质

结果表明 (表 2), 在缺锰处理时, 小麦、番茄及不同品种玉米根系分泌的活性还原性物质质量都较多, 且比缺磷处理的增加幅度明显。说明在缺锰胁迫下, 根系分泌物中含有更多的活性还原性物质。

从表 2 还可看到, 从生长 2 天起活性还原性物质质量逐渐增加, 在生长 5 天时最大, 以后

则有所下降。其中增加的幅度又因植物种类和品种而异。如表中所示,在缺锰中,番茄稍高于玉米(M-13),小麦最低。同时不同品种玉米之间差异是明显的,徐州一号(M-1)玉米生长2天时根系分泌的活性还原性物质质量比玉掖-13(M-13)增加33个百分点,而生长5天的则比后者提高了47个百分点。说明抗逆性强的品种在营养胁迫下根系分泌的活性还原性物质较多。

氧化还原电位常作为反映还原程度的一个重要指标,  $E_h$  值下降,表示有机还原物质增多<sup>[5]</sup>。试验结果表明,在锰胁迫下,番茄生长介质的  $E_h$  明显下降,根系分泌的活性还原性物质数量逐渐增加,这为锰素的形态转化、还原溶解提供了物质条件。

### 2.3 不同植物根系分泌的有机酸、氨基酸及其组成

不同植物根系在养分逆境下分泌有机酸和氨基酸的差异见表3、4。结果表明,在缺锰胁迫中,小麦、番茄和玉米根系分泌的有机酸量都高于缺磷处理者,而增加的幅度小麦稍大于番茄,玉米为最低。但玉米抗逆性强的品种根系分泌有机酸量则有所增加。如M-1号玉米根系分泌有机酸量比M-13号的提高80个百分点。从表4结果可见,在养分胁迫中不同植物根系分泌的氨基酸量也不相同。在缺磷条件下,小麦根系分泌氨基酸类物质极少,但番茄和玉米根系分泌的氨基酸总量都高于对照,而在缺锰处理中番茄根系分泌的氨基酸总量最高,比对照高40%,小麦次之,玉米(M-13)却较少。但M-1号玉米根系分泌的氨基酸总量则高于对照,说明抗逆性强的玉米品种根系分泌量较高。

表2 不同植物根系分泌的活性还原物质量 (cmol/L)

植物	时间 (天)	缺P	CK	缺Mn	CK
小麦	2	1.0	0.8	1.2	0.40
	5	1.4	0.9	1.7	0.50
	7	1.3	0.85	1.6	0.50
	10	1.25	0.85	1.5	0.45
番茄	2	1.1	0.8	2.5	0.40
	5	1.6	0.9	3.3	0.45
	7	1.5	0.9	2.65	0.50
	10	1.4	0.9	2.4	0.50
玉米 (M-13)	2	1.0	0.7	2.0	0.40
	5	1.45	0.8	3.0	0.45
	7	1.35	0.75	2.4	0.45
	10	1.25	0.70	2.3	0.45
玉米 (M-1)	2	1.2	0.9	2.4	0.45
	5	1.8	1.0	4.5	0.63
	7	1.7	0.95	3.65	0.60
	10	1.5	0.95	3.5	0.60

表3 营养胁迫对不同植物根系分泌有机酸的影响 (cmol/L)

植物	缺P	缺Mn	CK
小麦	1.15 ± 0.12*	1.73 ± 0.14*	0.59
番茄	0.99 ± 0.09*	1.40 ± 0.11*	0.52
玉米 (M-13)	0.90 ± 0.08*	1.09 ± 0.09*	0.55
玉米 (M-1)	1.00 ± 0.07*	1.59 ± 0.13*	0.57

\* t 测验在  $p=0.95$  水平

表4 不同植物根系分泌的氨基酸组成 (mg)

植物	处理	胱氨酸	蛋氨酸	赖氨酸	氨基酸总量
小麦	缺P	11.99	4.56	4.34	20.89
	缺Mn	17.09	5.92	8.52	31.53
	CK	13.70	4.88	7.91	26.49
番茄	缺P	16.05	6.11	8.60	30.76
	缺Mn	19.40	6.60	11.73	37.73
	CK	9.33	4.73	12.40	26.46
玉米 (M-13)	缺P	22.78	10.59	0	33.37
	缺Mn	0	11.92	15.17	27.09
	CK	20.76	9.89	0	30.65
玉米 (M-1)	缺P	24.47	9.86	16.56	50.89
	缺Mn	26.56	12.01	14.35	52.92
	CK	19.91	11.38	18.66	49.95

表4结果还表明,不同处理条件下,3种作物根系分泌的氨基酸组成不尽相同。缺磷时,各类氨基酸分泌物都较少,而在缺锰时,无论是小麦或番茄,胱氨酸和赖氨酸都较多,同时,番茄根系分泌的胱氨酸明显高于对照,为对照量的108%,而小麦根系分泌的则仅比

对照高25%。但对于玉米只有抗逆性强的品种(M-1号)分泌量高,且还发现有甘氨酸和苯丙氨酸。

根据 Deb 等的研究<sup>[6]</sup>,在根系分泌物的全部氨基酸混合物中,胱氨酸对二氧化锰的溶解效果最好,赖氨酸较次。胱氨酸的作用是还原溶解兼备,说明锰胁迫中根系分泌物在促进二氧化锰转化中的贡献。

#### 2.4 根系分泌物对粉红磷铁矿粉和二氧化锰的溶解作用

实验结果表明,植物的根洗脱液对粉红磷铁矿粉和二氧化锰都有一定的溶解作用(表5)。在缺磷和缺锰的根洗脱液中,粉红磷铁矿粉的溶解率都超出正常处理,其中缺锰中又以小麦高于番茄30个百分点,玉米最低。缺磷和缺锰相比,则在缺锰处理中粉红磷铁矿粉的溶解率更高,除玉米外,比缺磷处理的增加了近100个百分点。从小麦根系分泌物对粉红磷铁矿粉的溶解能力明显高于番茄的结果可以看出,小麦在缺锰条件下,根系分泌物具有能络合溶解部分粉红磷铁矿粉中 $Fe^{3+}$ 的能力并释放其中的磷。

表5 营养胁迫下根洗脱液中粉红磷铁矿粉和二氧化锰的溶解率( $\mu g/100ml$ )

植 物	处 理	粉红磷铁矿粉		二氧化锰
		P	Fe	Mn
小 麦	缺 P	73.08 ± 0.11*	72.76 ± 0.14*	45.02 ± 0.20*
	缺 Mn	111.4 ± 0.12*	110.97 ± 0.15*	55.18 ± 0.11*
	CK	33 ± 0.04	33.6 ± 0.06	25.10 ± 0.09
番 茄	缺 P	70.58 ± 0.08*	69.97 ± 0.11*	44.54 ± 0.24*
	缺 Mn	98.43 ± 0.08*	97.97 ± 0.09*	78.48 ± 0.09*
	CK	32 ± 0.09	30 ± 0.07	25.30 ± 0.05
玉 米	缺 P	23.42 ± 0.17*	24.08 ± 0.12*	31.04 ± 0.20*
	缺 Mn	36.62 ± 0.10*	35.78 ± 0.17*	32.50 ± 0.10*
	CK	19 ± 0.05	17.8 ± 0.11	25.00 ± 0.095

\* t 测验在  $p=0.95$  水平。

表5结果还说明,在缺锰条件下各种植物根系分泌物中二氧化锰的溶解率都高于缺磷处理,尤以番茄最为突出,比缺磷处理高170个百分点,小麦次之,玉米为最低。表明番茄在缺锰胁迫中根系分泌物含有机还原性物质多,对锰的活化作用也较强。

土壤溶液中锰浓度和根际锰形态转化很大程度上受根际 pH、Eh 条件的影响,特别是 Eh。结果表明,在缺锰胁迫下番茄根系介质 Eh 变化最大,对二氧化锰的溶解作用也最大。范晓晖等<sup>[7]</sup>指出,麦类作物根际 Eh 下降 50—100mV,根际中氧化锰量明显亏缺。Godo 等<sup>[8]</sup>也曾提出,小麦根系分泌物溶解  $MnO_2$  量是对照溶液溶解量的 10—50 倍。

#### 2.5 根际中锰的形态及其与植物吸收的关系

两种石灰性土壤上不同植物根际土中锰的形态都以易还原态锰为主(表6),其中黄潮土(全锰为  $456mgkg^{-1}$ )根际中易还原态锰占全锰 18%左右,紫色土(全锰为  $734mgkg^{-1}$ )中则占 43%;其次为氧化锰结合态锰和无定形氧化铁结合态锰,黄潮土根际中占全锰量的 5—8%,紫色土根际中则占 10—20%左右;而交换性锰含量为最低,在两种土壤的根际中仅占全锰的 3—4%。

表6 不同植物根际中锰的形态和分布\*

土壤类型	植物种类	氧化锰结合态 $Mn^{2+}$		无定形氧化铁结合态 $Mn^{2+}$		易还原态 $Mn^{2+}$		交换态 $Mn^{2+}$	
		mg/kg	亏缺%	mg/kg	亏缺%	mg/kg	亏缺%	mg/kg	亏缺%
黄潮土	小麦	37.1B	-26.8	24.3	-2	84.1	-8.9	12.2AB	+23.5
	番茄	26.7C	-47.3	23.5	-5	82.1	-11.1	17.9AB	+30.3
	对照 (不种植)	50.7A	100	24.8	100	92.3	100	9.88C	100
紫色土	小麦	125.5c	-28.3	78.6	-4.2	320.0	0	23.3BC	+23.3
	番茄	152.0b	-13.1	82.2	0	312.9	-2.1	29.6A	+56.6
	对照 (不种植)	175.0a	100	82.0	100	319.5	100	18.9C	100

\* A, B, C: 1%显著差异; a, b, c: 5%显著差异。

与非根际土相比较,两种土壤上两种植物根际中交换性锰都呈累积现象,尤其是番茄。而其他三种形态的锰则都亏缺。说明在植物根系的作用下,氧化锰结合态锰有一定程度的活化并转化为有效态,利于植物吸收。但也有差异,如黄潮土上番茄根际中氧化锰结合态锰的亏缺率比小麦的大20%(表6),而紫色土上番茄根际中氧化锰结合态锰亏缺程度则较低。上述结果与Youssef和范晓晖等的研究报道相类似<sup>[9,10]</sup>。两种土壤的根际交换性锰都呈现出累积可能与根际氧化还原状况有关,根际Eh值明显下降导致高价锰还原转化,提高了根际锰的有效性,而根际氧化锰结合态锰的明显亏缺同样证实了这一点。

表中结果还指出,无论黄潮土或紫色土上番茄根际中易还原态锰的亏缺程度均大于小麦根际,如黄潮土番茄根际中易还原态锰的亏缺率比小麦大2%,在紫色土中其亏缺程度同样也比小麦的大。相关分析表明,黄潮土上生长的小麦和番茄,植株含锰量与根际中易还原态锰量呈显著正相关。相关系数(r)分别为0.9084\*(n=12)和0.9906\*\*\*(n=12)。说明黄潮土根际中易还原态锰是可给性锰的重要指标。但紫色土上植物根际中各形态锰与植株含锰量之间的相关性都较差。

综上所述,可见养分胁迫中,各种植物根系具有不同的适应性。突出表现之一是其分泌物的种类和数量不同,从而使根际环境(pH和Eh状况)不同于非根际环境。同时,在植物根系的作用下,使根际土壤的不同形态锰都有一定程度的活化并转化为有效态,利于植物吸收。

### 参 考 文 献

- [1] Gardner W.K., Barber D.A., Parbey D.C., *Plant and Soil*, 1983, 70: 107-124.
- [2] Marschner H., Römhild V., Horst W.J., Martin P., *Z. Pflanzen Bodenk.*, 1986, 149: 441-456.
- [3] 许曼丽, 范晓晖, 刘芷宇, 全国植物营养生理学术讨论会论文汇编, 1992.
- [4] 刘芷宇, 唐永良, 罗质超编著, 主要作物营养失调症状图谱, 农业出版社, 1982.
- [5] 刘志光, *土壤*, 1993, 25 (5): 234-237.
- [6] Deb D.L. and Scheffer F., *Agrochimica*, 1971, 15: 74-84.
- [7] 范晓晖, 刘芷宇, *植物生理学报*, 1991, 17 (2): 125-132.
- [8] Godo G.H. and Reisenauer H.M., *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1980, 44: 993-995.
- [9] 范晓晖, 施卫明, 刘芷宇, *应用生态学报*, 1994, 5 (1): 62-67.
- [10] Youssef R.A. and Chino M., *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1989, 35 (4): 609-621.