

石灰性土壤上 HCO_3^- 诱导花生缺铁失绿机制

任丽轩^{1,2}, 左元梅¹, 江荣凤^{1*}, 张福锁¹

(1. 农业部植物营养与养分循环重点实验室, 植物-土壤相互作用教育部重点实验室, 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094;

2. 南京农业大学资源与环境学院, 南京 210095)

摘要: 采用土壤-营养液结合的分根培养方法, 研究了部分根系供应 HCO_3^- 或铁对花生铁营养的调控及其作用机制。结果表明, 对花生部分根系供应 HCO_3^- 或铁可以调控花生的铁营养, 仅供 HCO_3^- 可以诱导缺铁, 而只供铁能矫正失绿, 同时供应 HCO_3^- 和铁时则不引起失绿。在花生新生叶失绿和复绿的过程中, 其中的活性铁含量和全铁含量也有相应的消长。当花生表现缺铁失绿症状时, 地上各部分的全铁含量显著降低, 而土中根的全铁含量不降低、质外体铁含量升高。在 HCO_3^- 存在的条件下, 不同部分根系的铁(Ⅲ)还原酶活性因其生长介质而不同, 营养液中根系的铁(Ⅲ)还原酶活性降低而土中根的铁(Ⅲ)还原酶活性不受影响。当花生表现缺铁失绿症状时, 土壤中 HCO_3^- 含量升高, 有效铁含量不高, pH 值无变化。因此, 本试验证实了石灰性土壤上的高 HCO_3^- 含量, 主要是降低了花生地上部的铁含量而引起失绿, 而且花生缺铁失绿又导致土壤 HCO_3^- 含量升高。

关键词: 花生; 铁营养; HCO_3^- 调控; 石灰性土壤

Mechanisms of bicarbonate induced iron-deficiency chlorosis of peanut on calcareous soils

REN Li-Xuan^{1,2}, ZUO Yuan-Mei¹, JIANG Rong-Feng^{1*}, ZHANG Fu-Suo¹ (1. Department of Plant Nutrition, China Agricultural University, Key Laboratory of Plant Nutrition, MOA, Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, MOE, Beijing 100094, China; 2. College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China). *Acta Ecologica Sinica*. 2005, 25 (4): 795~801.

Abstract: Dicotyledonous plants are prone to iron-deficiency chlorosis when grown on calcareous soils. This nutritional disorder problem occurs widely and can be a limiting factor for crop yield and quality. The main reasons for the disorder are high pH and high bicarbonate (HCO_3^-) concentration in soil solution. It has been shown that HCO_3^- induces chlorosis by suppressing iron uptake and/or translocation in plants, although the relationship between HCO_3^- accumulation, iron-deficiency chlorosis and rhizosphere properties remains unclear. The objectives of the present study were to investigate (i) the effect of HCO_3^- and Fe supply on chlorosis and iron nutrition of peanut (*Arachis hypogaea* L., Luhua c. v.), (ii) the relationship between chlorosis, apoplastic iron concentration in roots and the activity of Fe(Ⅲ) reductase in roots, (iii) the effect of chlorosis on the properties of rhizosphere and bulk soil. Peanut was grown in a two-chamber pot, with the top chamber being filled with a calcareous soil and the bottom one with nutrient solution. The two chambers were separated by a plastic film membrane, which allowed roots to penetrate but not the exchange of solutes. Plants were grown in this system under four treatments: (CK) no additions of HCO_3^- or Fe to either soil or nutrient solution, (I) additions of $1500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \text{HCO}_3^-$ to soil and $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}$ to nutrient solution, but no addition of HCO_3^- to nutrient solution, (II) additions of $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HCO}_3^-$ and $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}$ to nutrient solution but not to soil, and (III) addition of $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HCO}_3^-$ but not Fe to nutrient solution and no addition to

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39770424, 30170185); 国家重点基础研究规划资助项目(G1999011707)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: rfjiang@cau.edu.cn or zhangfs@cau.edu.cn

收稿日期: 2003-11-15; **修订日期:** 2004-06-04

作者简介: 任丽轩(1970~), 女, 河南武陟人, 硕士, 讲师, 主要从事植物根际营养研究。E-mail: lxren@njau.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 39770424, 30170185) and National Emphatic Foundational Programming of China (No. G1999011707)

Received date: 2003-11-15; **Accepted date:** 2004-06-04

Biography: REN Li-Xuan, Master, Lecturer, mainly engaged in rhizosphere nutrition of plant. E-mail: lxren@njau.edu.cn

soil.

The results showed that the Fe nutritional status was influenced significantly by the HCO_3^- and Fe treatments to parts of the root system. No chlorotic symptoms were observed in CK. Addition of HCO_3^- to soil (treatment (I)) induced chlorosis initially, but the symptoms disappeared once the roots penetrated into the nutrient solution supplied with Fe. Additions of both HCO_3^- and Fe to nutrient solution (Treatment II) did not induce chlorosis. In treatment III, plants were normal initially, but later young leaves became chlorotic after roots reached the nutrient solution. The occurrence of chlorosis or the re-greening of young leaves coincided with the changes in the active and total Fe concentrations. However, Fe concentration in roots (collected from the soil chamber) did not decrease in the chlorotic plants, whereas the concentration of root apoplastic Fe increased. Addition of HCO_3^- to either soil or nutrient solution decreased the activity of on-Fe (III) reductase in the roots collected from the nutrient solution chamber, but not in those from the soil chamber. Iron-deficiency chlorosis induced in treatment III was found to increase the concentration of HCO_3^- in the rhizosphere soil. It is concluded that HCO_3^- inhibited Fe translocation from roots to shoots, and iron-deficiency chlorosis could also lead to a higher HCO_3^- concentration in the rhizosphere soil, thus exacerbating the iron-deficiency disorder.

Key words: peanut; iron nutrition; HCO_3^- regulation; calcareous soil

文章编号:1000-0933(2005)04-0795-07 中图分类号:S154.1;Q945.12 文献标识码:A

石灰性土壤上双子叶植物缺铁失绿是一个世界性的营养障碍问题,也是影响作物产量和品质的重要因素之一。造成植物缺铁失绿的主要原因是土壤溶液中 HCO_3^- 的含量过高^[1~3],而且 HCO_3^- 通过影响铁在植物体内的吸收和分配,从而造成植物缺铁失绿^[4~6]。在双子叶植物对铁的吸收过程中,铁首先通过扩散进入根系的质外体中,然后在原生质膜上被还原为低价态进入细胞膜内,而且后者为限速步骤^[7]。因此根系的铁(III)还原酶活性在植物吸收铁的过程中起重要作用。研究表明, HCO_3^- 能降低植物根系的铁(III)还原酶活性^[8]和降低地上部的铁含量^[6]。但是介质中的 HCO_3^- 含量、缺铁失绿与根系铁(III)还原酶活性之间的因果关系和协同作用的机制很少报道,本文采用土壤-营养液联合的分根培养方法,通过对花生部分根系施加 HCO_3^- 或供铁,研究花生的根际环境变化对其铁营养及根系还原酶活性状况的影响,旨在探讨植物体内铁的营养、代谢与根际土壤性状的关系,为阐明石灰性土壤上植物缺铁失绿的机理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试土壤和植物

供试土壤为黄潮土,采自北京市芦沟桥,其基本理化性状为:有机质 0.42%、全氮 0.032%、速效磷(Olsen-P) 3.2 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效钾($\text{NH}_4\text{OAc-K}$) 42.9 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、有效铁(DTPA-Fe) 2.7 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、有效锌(DTPA-Zn) 0.46 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、有效铜(DTPA-Cu) 0.76 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、有效锰(DTPA-Mn) 3.2 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、pH(H_2O) 值 8.3 及 CaCO_3 8.65%。供试植物为花生,品种为鲁花 12。

1.2 试验设计

试验装置分上下两层(如图 1),盆钵 1 装土,其底部打孔并铺放一层聚四氟乙烯膜,使根系可以穿过膜伸入盆钵 2 中,但水分和养分离子不能通过。将土壤风干,过 2.5mm 筛,与肥料充分混匀后按容重 1.3 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 装入盆钵,每盆装风干土 1.2kg。施肥量为($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$):N150($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, P200(KH_2PO_4), Mg50($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$), Cu5($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$), Mn5($\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$)及 Zn5($\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$)。加或不加 KHCO_3 1500。盆钵 2 装

营养液,每盆 1L,其配方为: K_2SO_4 0.75 $\times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, MgSO_4 0.65 $\times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, KCl 0.1 $\times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 2 $\times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, KH_2PO_4 0.25 $\times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, H_3BO_3 1.0 $\times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, MnSO_4 1.0 $\times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, CuSO_4 1.0 $\times 10^{-7} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, ZnSO_4 1.0 $\times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ 5.0 $\times 10^{-9} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。加或不加 HCO_3^- (KHCO_3) 10 $\times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, Fe-EDTA 0.1 $\times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。营养液每 3d 更换 1 次。

试验设 4 个处理,CK:土壤中不施 HCO_3^- ,营养液中既不加 HCO_3^- 也不供铁;处理 I:土壤中施入 HCO_3^- ,营养液中不加 HCO_3^- ,供铁;处理 II:土壤中不施 HCO_3^- ,营养液中供应 HCO_3^- 和铁;处理 III:土壤中不施 HCO_3^- ,营养液中加入 HCO_3^- 但不供应铁。

1.3 植物培养和样品采集

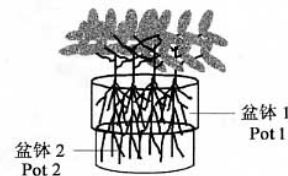


图 1 土壤-营养液联合培养装置图

Fig. 1 The diagram of soil-solution culture equipment

将花生种子先用 5% H_2O_2 浸泡 30min 消毒,然后用去离子水洗净,放入铺有湿润滤纸的瓷盘中,在黑暗中催芽,种子发芽后播入土壤中,每盆 4 株。当花生大部分根系扎入盆钵 2 后,将营养液进行不同处理。花生生长 55d 后收获,首先将溶液中根沿盆钵 1 底部剪下,洗净,分为 3 部分,分别用于测定质外体铁、还原酶活性和全铁含量。然后将植株从土壤中取出,用“抖土法”将根系上附着的土壤轻轻抖落,为根际土,远离根系的土壤为非根际土,将根系洗净。最后将植株的各个部分分开,其中新生叶和初生叶分为两部分,分别测定活性铁和全铁含量,土中根测定项目和液中根相同。

1.4 样品分析

- (1)叶绿素含量 利用 SPAD-502 型叶绿素仪测定花生最新展开叶的 SPAD 值。
- (2)叶片活性铁含量 取花生的新鲜叶片,均匀剪碎,称取 2.00g,加入 $1\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐酸 20ml,振荡 5h,过滤,用原子吸收分光光度计(PE-2100B)测定滤液中的铁含量。
- (3)植株全铁含量 称取烘干的各部分样品 0.4g 左右,在马福炉中 550°C 下干灰化 7~8h,灰分用 1:1 盐酸(分析纯)溶解,用 Perkin-Elmer Optima 3300DV 电感耦合等离子光谱仪测定铁含量。
- (4)根系质外体铁含量^[9] 将植物根系用水洗净,置于 $1.0 \times 10^{-4} \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaSO_4 溶液中浸泡 30min,然后移入含有 $1.0 \times 10^{-3} \text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CaSO}_4$ 与 $1.5 \times 10^{-3} \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 2,2'-二联吡啶的混合液中,通入氮气 5min,然后加入连二亚硫酸钠($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$)溶液,使其在混合液中最终浓度为 $7.5 \times 10^{-3} \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$,继续通入氮气 5min,将根系取出,反应液在 520nm 下比色测定吸光值,2,2'-二联吡啶的摩尔吸光值为 $8.65 \text{L} \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ 。
- (5)根系还原酶活性^[10] 将花生根系洗净,置于饱和 CaSO_4 溶液中浸泡 30min,再用去离子水洗净,置入含 2,2'-二联吡啶的全营养反应液中,使 2,2'-二联吡啶和 EDTA-Fe(III) 的浓度分别为 $0.4 \times 10^{-3} \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $0.1 \times 10^{-3} \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$,反应 1h 后拿出根系,以没有放入根系的反应液作空白。2,2'-二联吡啶的摩尔吸光值为 $8.65 \text{L} \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ 。
- (6)根际土壤 pH 值和 HCO_3^- 含量 采用电位滴定法^[11]。称取过 1mm 筛的风干土样 10.00g,加入 50ml 无 CO_2 的去离子水,振荡 3min,过滤,吸取 20ml 滤液,测定 pH 值,然后用标准 H_2SO_4 滴定至 pH8.2,记下所用 H_2SO_4 的体积 $V_1(\text{ml})$,继续滴定至 pH3.8,记下 $V_2(\text{ml})$,根据所用的 H_2SO_4 体积计算滤液中的 HCO_3^- 的浓度($\text{cmol} \cdot \text{kg}^{-1}$)。计算公式如下: $\text{HCO}_3^- = (V_2 - 2V_1)(2c \times 1000/m)/10$ 。式中 c 为标准 H_2SO_4 的浓度($\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); m 为吸取滤液相当的土壤质量($20/50 \times 10$)(g);1000 和 10 为换算单位所乘系数。
- (7)土壤有效铁含量^[12] 称取过 1mm 筛的土样 15g,加入 30mlDTPA 浸提剂,振荡 2h,过滤,用原子吸收分光光度计(PE-2100B)测定滤液中铁的含量。

2 结果与分析

2.1 部分根系供应 HCO_3^- 或铁对花生铁营养的影响

当土壤中施加 HCO_3^- 时,花生新生叶叶片的 SPAD 值明显降低(图 2),并且随着花生的生长新生叶的 SPAD 值越来越低,当花生生长 39d 后 SPAD 值仅为对照的 1/2,差异显著。此时给花生营养液中的部分根系供铁,从第 2 天起,新发育的叶片就呈现为正常叶色,并且黄化的叶片也会逐渐复绿。对于土壤中不施 HCO_3^- 的处理,在花生生长到第 39 天时,对液中根进行不同的处理,表现出:营养液中不供铁也不加 HCO_3^- 时,花生新生叶 SPAD 值不降低(CK);当营养液中同时供应铁和 HCO_3^- 时,其 SPAD 值也没有降低(Ⅱ);而当营养液中仅供 HCO_3^- 而不供铁时(Ⅲ),随着花生生长天数的增加,新生叶片的 SPAD 值逐渐降低(见彩版 I),到 54d 时,其叶片的 SPAD 值仅是对照值的 1/3。

表 1 结果表明,不同处理对花生生长没有明显的影响,但对叶片中的活性铁含量影响较大,当营养液中供铁时,新生叶和初生叶中的活性铁含量都显著升高;当营养液中仅加入 HCO_3^- 时新生叶中的活性铁最低,而且此时花生表现缺铁失绿症状。营养液中供铁(处理 I,Ⅱ)的情况下,当有 HCO_3^- 存在(处理Ⅱ)时新生叶和初生叶的全铁含量显著降低。处理Ⅲ茎中的全铁含量显著降低,所以茎中的铁含量与花生新生叶的 SPAD 值的趋势完全一致。土中根的全铁含量在不同处理中没有显著性差异,液中根的全铁含量受营养液中供铁状况的影响,当营养液中供铁时,其中铁含量就升高。

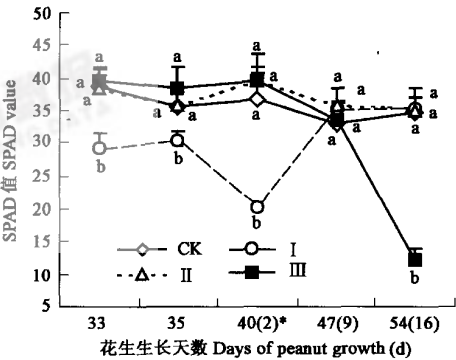


图 2 HCO_3^- 及供铁处理对花生新展开叶叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effects of HCO_3^- and Fe treatments on SPAD value in young leaves of peanut

* 括号中数字表示营养液处理后的天数 The number in parentheses indicates the days after the solution was added with HCO_3^- or Fe

表 1 不同处理对花生生长和铁营养的影响

Table 1 The effects of different treatments on dry weight and iron nutrition of peanut

处理 Treatment	干物重 DW(g · pot ⁻¹)		活性铁 AFe(mg · kg ⁻¹ FW)				全铁含量 Total Fe content (mg · kg ⁻¹)		
	地上部 Sh	地下部 R	新生叶 YL	初生叶 PL	新生叶 YL	初生叶 PL	茎 St	土中根 RS	液中根 RN
CK	6.61±0.72a	0.43±0.04a	8.8±0.8b	15.4±1.7b	90±5b	141±15b	76±15a	1049±146a	179±42c
I	7.96±1.02a	0.74±0.25a	16.9±4.7a	29.3±5.2a	163±32a	204±27a	76±7a	1286±232a	2843±427a
II	8.54±0.87a	0.67±0.20a	14.1±2.9a	17.6±0.4b	106±9b	161±2b	84±4a	1495±287a	781±80b
III	10.00±2.45a	0.90±0.47a	6.4±0.6b	18.4±1.5b	83±4b	134±6b	51±11b	1551±385a	46±4c

DW-dry weight, Sh-shoot, R-root, AFe-active Fe, YL-young leaves, PL-primary leaves, St-stem, RS-root in soil, RN-root in nutrient solution; * 同一列有相同字母的表示差异不显著(LSD法)The data with the same letters in a column were not significantly different by LSD test ($p\leq0.05$)

2.2 不同介质中加入 HCO₃⁻ 和铁对花生各部分根系质外体铁含量的影响

图 3 结果表明,HCO₃⁻ 能引起花生根系质外体铁累积。对于土中根,CK 和处理 III 的营养液中都不含铁,植物都从土壤中吸收铁,处理 III 土壤中的 HCO₃⁻ 含量高,其根系中的质外体铁含量显著高于 CK 的质外体铁含量;处理 I 和处理 II 的营养液中供铁浓度相同,而处理 I 的土壤中 HCO₃⁻ 含量高,处理 I 根系质外体铁含量显著高于处理 II 的质外体铁含量。对于液中根,在营养液中供铁的条件下(处理 I 和处理 II),加入 HCO₃⁻ (处理 II)能使其质外体铁含量显著升高。

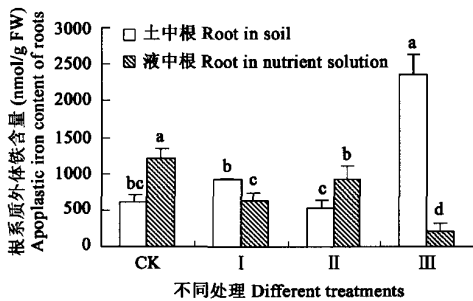


图 3 HCO₃⁻ 和 Fe 处理对根系质外体铁的影响

Fig. 3 Effects of HCO₃⁻ and Fe treatments on apoplastic iron content of splitting roots of peanut

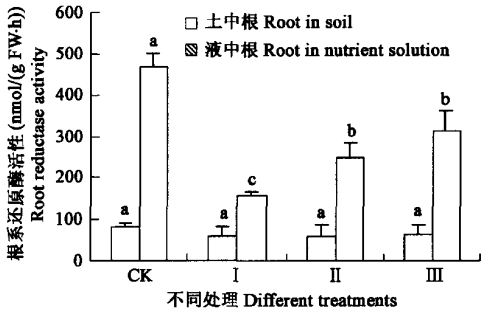


图 4 HCO₃⁻ 和铁处理对花生各部分根系还原酶活性的影响

Fig. 4 Effects of HCO₃⁻ and Fe treatments on root reductase activity in different splitting roots of peanut

2.3 不同介质中加入 HCO₃⁻ 和铁对根系还原酶活性的影响

在营养液介质中,HCO₃⁻ 对花生根系还原酶活性的影响因介质中的是否供铁而异。在缺铁条件下,施加 HCO₃⁻ 能显著降低根系的还原酶活性(处理 III 低于 CK),而在供铁时,HCO₃⁻ 又使根系的还原酶活性升高(处理 II 高于处理 I)。而对于土中根,各个处理之间没有差异,无论是直接在土壤中施加 HCO₃⁻ (处理 I),还是由于植物调控而引起的根际土壤 HCO₃⁻ 含量升高(处理 III),都不能引起土中根的铁(III)还原酶活性的变化,因此,HCO₃⁻ 对土中根铁(III)还原酶活性无影响(图 4)。

2.4 缺铁失绿对花生根际土壤 pH 值和 HCO₃⁻、有效铁含量的影响

当土壤中施加 HCO₃⁻ 时,花生根际土和非根际土的 HCO₃⁻ 含量都显著升高,并且根际土高于非根际土(表 2)。而在土壤中不施 HCO₃⁻ 的情况下,当营养液中仅施加 HCO₃⁻ 时(III),花生新叶缺铁失绿,土壤中的 HCO₃⁻ 含量有升高。由此可见,不仅介质中 HCO₃⁻ 含量高可以导致花生缺铁失绿,而且花生缺铁失绿同样可以导致土壤中的 HCO₃⁻ 含量升高。当土壤中施加 HCO₃⁻ 时,花生根际和非根际土的 pH 值都显著升高,而土壤中不施加 HCO₃⁻ 时,不同的营养液处理对花生根际和非根际土 pH 值无影响。土壤中的有效铁含量,当在营养液中供铁时,根际土有效铁含量显著升高(处理 I,处理 II)。与 CK 相比处理 III 的根际土和非根际土有效铁含量无显著差异。并且各个处理根际土的有效铁含量稍高于非根际土。

3 讨论

3.1 HCO₃⁻ 对花生铁的吸收和累积的影响

在 HCO₃⁻ 诱导下,植物的新生叶缺铁失绿,地上部的铁含量降低^[13,14],但是也有研究表明失绿叶片的铁含量不变或者反而升高^[15,16],即出现“缺铁失绿悖论”^[17]。因此,HCO₃⁻ 对植物铁营养的影响可能是抑制了根系对铁的吸收而使铁在质外体中累积^[18,19],或者是阻碍了铁从根系向地上部的运输^[18,20],也可能使铁在植物叶片中失活^[17]。本研究的结果表明,失绿植株的地上

各个部分,包括新生叶和初生叶的活性铁含量和全铁含量,以及茎中的全铁含量都显著降低(表 1),而土中根的质外体铁含量和全铁含量都较高(表 1,图 3)。因此,在本试验条件下,HCO₃⁻ 主要是抑制铁由根系向地上部运输,使花生新生叶中活性铁和全铁含量降低而造成缺铁失绿。这与 Nikolic and Romheld^[21]的观点一致。

表 2 不同处理对花生根际和非根际土壤性状的影响

Table 2 Effects of different treatments on properties of peanut rhizosphere and buck soil						
处理 Treatments	HCO ₃ ⁻ 含量(cmol · kg ⁻¹)		pH 值		有效铁 DTPA-Fe(mg · kg ⁻¹)	
	根际	非根际	根际	非根际	根际	非根际
	Rhizosphere	Bulk soil	Rhizospher	Bulk soil	Rhizosphere	Bulk soil
CK	0.89±0.01bc	0.85±0.13b	7.62±0.02b	7.53±0.17b	3.04±0.06c	2.90±0.13b
I	1.41±0.40a	1.10±0.05a	8.05±0.06a	7.93±0.05a	3.59±0.05a	3.14±0.13ab
II	0.79±0.04c	0.82±0.00b	7.62±0.09b	7.42±0.07b	3.26±0.09b	3.20±0.10a
III	1.36±0.38ab	1.08±0.05a	7.69±0.25b	7.41±0.06b	3.09±0.15bc	2.91±0.23b

植物对铁的活化和吸收是一个复杂的生理过程,并受许多因素的影响。机理 I 植物对铁的吸收与其根表皮细胞质膜上结合的铁(Ⅲ)还原酶活性密切相关。缺铁胁迫可以诱导根系原生质膜还原酶的形成及其活性的提高以增强对铁的还原^[22,23]。而介质中的 HCO₃⁻ 对植物根系和叶片中的铁(Ⅲ)还原酶活性的影响却有不同结果,在缺铁或低铁的条件下,HCO₃⁻ 能显著抑制根系的铁(Ⅲ)还原酶活性,从而降低根系对铁的吸收^[24,25],而在营养液中施加 HCO₃⁻ 对叶片质外体汁液中的铁(Ⅲ)还原酶活性无影响^[26,27]。本试验的结果表明,HCO₃⁻ 对根系铁(Ⅲ)还原酶活性的影响因根系的生长介质而异,在缺铁条件下,HCO₃⁻ 能降低液中根的铁(Ⅲ)还原酶活性。而土中根的铁(Ⅲ)还原酶活性不受 HCO₃⁻ 的影响(图 4)。一方面可能由于供铁状况不同造成的,因为根系的铁(Ⅲ)还原酶活性与介质中的铁含量有关^[7,28]。Lopez-Millan^[29]等的研究也表明,碳酸钙对柑桔根系还原酶活性的影响与介质中的铁浓度有关,在缺铁和低铁条件下,加碳酸钙能诱导根系还原酶活性升高,而当介质中的铁达到 10μmol · L⁻¹ 以上时,根系的还原酶活性不受碳酸钙的影响。另一方面可能因为营养液中的根主要是幼嫩的根尖,而土中根以成熟根为主,因此营养液中的根系较为敏感,Zouari^[28]等研究表明在不同的铁浓度下,番茄根尖和全根的铁(Ⅲ)还原酶活性随着时间的变化各有不同,并且根尖的活性高于全根活性。

3.2 花生根际 pH, HCO₃⁻ 和有效铁的变化对铁营养的影响(彩版 I)

土壤中的有效铁状况不仅与植物向土壤中分泌质子有关,还与植物对铁的吸收有关。当花生缺铁失绿时根系会分泌更多的 H⁺。从理论上讲,植物向土壤中释放的质子增加,pH 值下降,但是石灰性土壤中存在 H₂CO₃⇌HCO₃⁻+H⁺ 和 CaCO₃+H⁺⇌HCO₃⁻+Ca²⁺ 两个平衡,HCO₃⁻ 在土壤中又是酸又是碱,形成较强的缓冲体系^[30],因此植物分泌质子量增加不一定引起根际土壤的 pH 值降低,本试验结果也证实花生缺铁失绿没有引起根际 pH 值的改变(表 2)。尽管介质的高 pH 值能诱导植物缺铁失绿^[21],但是在强的缓冲体系中,植物缺铁失绿没有导致根际 pH 值发生变化。然而花生失绿后,土壤中的 HCO₃⁻ 含量升高(表 2 处理 III),而且根际土 HCO₃⁻ 含量也高于非根际土。因此在石灰性土壤中不仅高 HCO₃⁻ 诱导植物缺铁失绿^[1~3],而且植物的缺铁失绿也使得土壤的 HCO₃⁻ 含量升高。这可能是由以下 3 方面原因造成的:首先,植物缺铁失绿引起根系分泌 H⁺ 的量增加^[22],在石灰性土壤中发生如下反应:CaCO₃+H⁺⇌HCO₃⁻+Ca²⁺,导致土壤溶液中的 HCO₃⁻ 含量升高^[30];其二,铁是以柠檬酸铁的形态在木质部中运输^[31],因此铁的运输与植物体内的有机酸代谢密切相关。研究表明,营养液中供给 HCO₃⁻ 造成有机酸在植物根系中累积^[32]和苹果酸脱氢酶等有机酸代谢酶活性增强^[33],有机酸可能在根系中发生脱羧反应,以 HCO₃⁻ 的形式分泌到根外介质中^[34],导致根际土壤 HCO₃⁻ 含量升高;其三,缺铁失绿可引起根系呼吸作用加强^[33],产生的 CO₂ 量增加,CO₂ 在土壤中遇到 OH⁻,生成 HCO₃⁻。控制土壤溶液中铁浓度的主要是氢氧化铁和氢氧化亚铁,这些化合物的溶解受 pH 值影响很大,pH 值每降低一个单位,氢氧化亚铁的溶解度增加 100 倍,氢氧化铁的溶解度增加 1000 倍^[30,35]。因此土壤中有效铁含量随 H⁺ 浓度的增加而升高。本试验的结果也表明了根际土有效铁含量稍高于非根际土。而且不同处理间根际有效铁含量的差异也反映了植物根系对铁的吸收状况(表 2)。当液中根供 EDTA-Fe 时,植物的铁营养主要来自营养液,根际土壤有效铁累积(处理 I);当营养液中不供铁时,植物铁营养来自土壤,根际土壤有效铁含量显著降低(CK 和处理 III)。

总之,本试验的结果证实石灰性土壤上双子叶植物缺铁失绿的主要原因是 HCO₃⁻ 含量高阻碍了铁向地上部的运输,从而造成植物生理性缺铁,而没有抑制根系还原酶活性及其对铁的吸收,反之,植物缺铁失绿也使得土壤中 HCO₃⁻ 含量升高,从而植物缺铁失绿更为严重。

References:

[1] Coulombe B A, Chaney R L, Wiebold W J. Bicarbonate directly induces iron chlorosis in susceptible soybean cultivars. *Soil Sci. Soc.*

- Am. J.*, 1984, **48**:1297~1301.
- [2] Mengel K, Breining M T, Bubl W. Bicarbonate, the most important factor inducing iron chlorosis in vine grapes on calcareous soil. *Plant and Soil*, 1984, **81**:333~344.
- [3] Pearce R C, Li Y, Bush L P. Calcium and bicarbonate effects on the growth and nutrient uptake of burley tobacco seedlings; hydroponic culture. *J. Plant Nutr.*, 1999, **22**(7):1069~1078.
- [4] Mengel K, Bubl W, Scherer H W. Iron distribution in vine leaves with HCO_3^- induced chlorosis. *J. Plant Nutr.*, 1984, **7**(1-5): 715~724.
- [5] Shi Y, Byrne D H, Reed D W, *et al.* Iron chlorosis development and growth response of peach rootstocks to bicarbonate. *J. Plant Nutr.*, 1993, **16**:1039~1046.
- [6] Shi Y, Byrne D H, Reed D W, *et al.* Influence of bicarbonate level on iron-chlorosis development and nutrient uptake of the peach rootstock Montclar. *J. Plant Nutr.*, 1993, **16**:1675~1689.
- [7] Grusak M, Welch R, Kochiam L, *et al.* Does iron deficiency in *pisum sativum* enhance the activity of the root plasmalemma iron transport protein? *Plant Physiol.*, 1990, **94**:1353~1357.
- [8] Romera F J, Alcantara E, de la Guardia M D. Effect of bicarbonate, phosphate and high pH on the reducing capacity of Fe-deficient sunflower and cucumber plants. *J. Plant Nutr.*, 1992, **15**: 1519~1530.
- [9] Bienfait H F, Van der Briel W, Nesland-Mul N T. Free space iron pools in roots: generation and mobilization. *Plant Physiol.*, 1985, **78**: 596~600.
- [10] Zuo Y M, Li X L, Wang Q J, *et al.* Study on mechanisms of improvement of iron nutrition of peanut by intercropping with maize or wheat. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, **18**(5): 489~495.
- [11] Yang D P. Soil Testing for soluble salts. In: Lu R K ed. *Routine analytical methods for soil and agricultural chemistry*. Beijing: Chinese Agricultural Scientific and Technological Press, 2000. 90~91.
- [12] Chen C Z. Soil Testing for Micronutrients. In: Lu R K ed. *Routine Analytical Methods for soil and Agricultural Chemistry*. Beijing: Chinese Agricultural Scientific and Technological Press, 2000. 207~208.
- [13] Guardia M D, Alcantara E. Bicarbonate and low iron level increase root to total plant weight ratio in olive and peach rootstock. *J. Plant Nutr.*, 2002, **25**(5): 1021~1032.
- [14] Zribi K, Gharsalli M. Effect of bicarbonate on growth and iron nutrition of pea. *J. Plant Nutr.*, 2002, **25**(10): 2143~2149.
- [15] Mengel K, Bubl W, Scherer H W. Iron distribution in vine leaves with HCO_3^- induced chlorosis. *J. Plant Nutr.*, 1984, **7**:715~724.
- [16] Abadia J, Nishio J N, Monge E, *et al.* Mineral composition of peach tree leaves affected by iron chlorosis. *J. Plant Nutr.*, 1985, **8**: 697~708.
- [17] Romheld V. The chlorosis paradox: Fe inactivation in leaves as a secondary event in Fe deficiency chlorosis; The 9th international symposium in iron nutrition and interactions in plants; Hohenheim, Stuttgart, Germany, 1997. 10.
- [18] Gharsalli M, Zribi K, Hajji M. Physiological responses of pea to iron deficiency induced by bicarbonate. In: Horst W. J. *et al* Eds. *Plant nutrition-Food security and sustainability of agro-ecosystems*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2001. 606~607.
- [19] Gharsalli M, Zribi K, Hajji M. Physiological responses of pea to iron deficiency induced by bicarbonate. In: Horst W. J. *et al* Eds. *Plant nutrition-Food security and sustainability of agro-ecosystems*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2001. 606~607.
- [20] Nikolic M, Kastori R. Effect of bicarbonate and Fe supply on Fe Nutrition of grapevine. *J. Plant Nutr.*, 2000, **23**(11&12):1619~1627.
- [21] Nikolic M, Romheld V. Nitrate dose not result on iron inactivation in the apoplast of sunflower leaves. *Plant Physiol.*, 2003, **132**:1303~1314.
- [22] Vizzotto G, Pinton R, Bomben C, *et al.* Iron reduction in iron-stressed plants of *Actinidia deliciosa* genotypes: involvement of PM Fe (III)-Chelate reductase and H^+ -ATPase activity. *J. Plant Nutr.*, 1999, **22**(3):479~488.
- [23] Romheld V, Marschner H. Mechanism of iron uptake by peanut plants. *Plant Physiol.*, 1983, **71**:949~954.
- [24] Romera F J, Alcantara E, de la Guardia M D. Effects of bicarbonate and anaerobiosis on both ferric reducing capacity and ethylene production by roots of Fe-deficient cucumber plants. In: Horst W. J. *et al* Eds. *Plant nutrition-Food security and sustainability of agro-ecosystems*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2001. 608~609.
- [25] Alcantara E, Romera F J, Canete M, *et al.* Effects of bicarbonate and iron supply on Fe(III) reducing capacity of roots and leaf chlorosis of the susceptible peach rootstock Nemaguard. *J. Plant Nutr.*, 2000, **23**(11&12): 1607~1617.
- [26] Biino U, Zocchi G, Romheld V. Effect of bicarbonate in root media on pH of xylem and leaf apoplasmic fluid and on iron nutrition of various plant species. In: *Proc. 9. Intern. Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants*, 22-25. 7. 1997, Stuttgart-Hohenheim,

Germany, 1997. 18.

- [27] Nikolic M, Romheld V. Mechanism of Fe uptake by the leaf symplast; Is Fe inactivation in leaf a cause of Fe deficiency chlorosis? *Plant and Soil*, 1999, **215**:229~237.
- [28] Zouari M, Abadia A, Abadia J. Iron is required for the induction of root ferric chelate reductase activity in iron-deficient tomato. *J. Plant Nutr.*, 2001, **24**(2):383~396.
- [29] Pestana M, David M, Varennes A, *et al.* Responses of "Newhall" orange trees to iron deficiency in hydroponics; effects on leaf chlorophyll, photosynthetic efficiency, and root ferric chelate reductase activity. *J. Plant Nutri.*, 2001, **24** (10):1609~1620.
- [30] Lucena J J. Effects of bicarbonate, nitrate and other environmental factors on iron deficiency chlorosis. A review. *J. Plant Nutri.*, 2000, **23** (11&12):1591~1606.
- [31] Mengel K, Kirkby E A. Principles of plant nutrition, 5th edition. Netherlands; Kluwer Academic Publishers, 2001. 553~571.
- [32] Alhendawi R A, Romheld V, Kirkby E A, *et al.* Influence of increasing bicarbonate concentrations on plant growth, organic acid accumulation in roots and iron uptake by barley, sorghum and maize. *J. Plant Nutr.*, 1997, **20**:1731~1753.
- [33] Lopez-Millan A F, Morales F, Andaluz S, *et al.* Responses of sugar beet roots to iron deficiency. *Plant Physiol.*, 2000, **124**:885~897.
- [34] Imsande J, Touraine B. N demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant physiol.*, 1994, **105**:3~7.
- [35] Yuan K N. Iron Chemistry in Soil. In: Yuan K N ed. *Soil Chemistry of Nutrient Element to Plant*. Beijing: Science Press, 1983. 336~380.

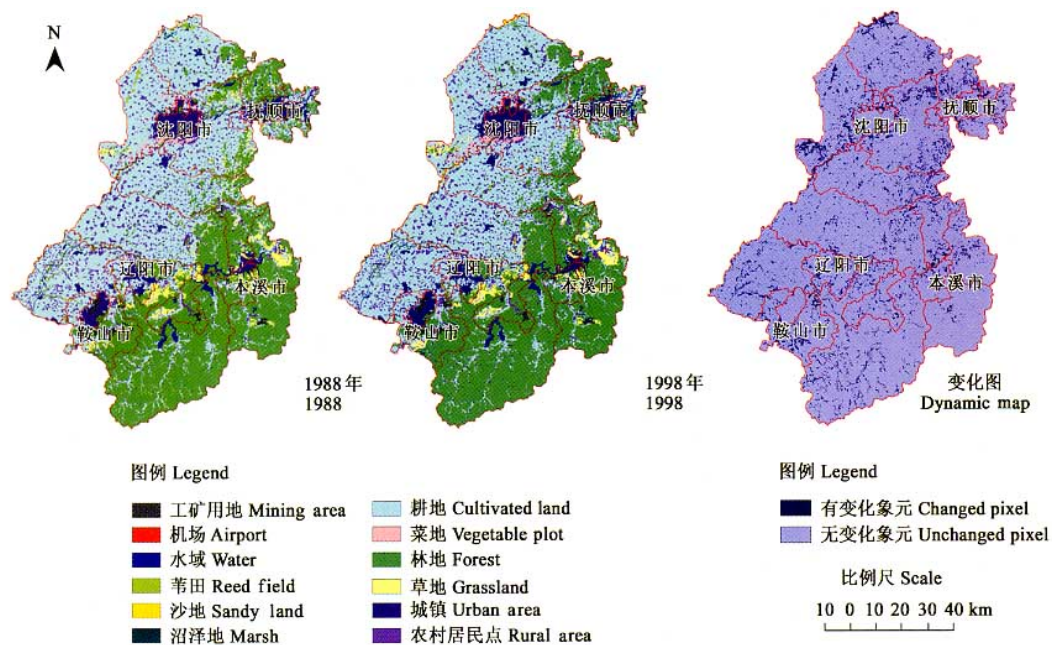
参考文献:

- [10] 左元梅,李晓林,王秋杰,等.玉米、小麦与花生间作改善花生铁营养机制的探讨.生态学报,1998,**18**(5):489~495.
- [11] 杨道平.土壤可溶性盐测定.见:鲁如坤主编.土壤农业化学常规分析方法.北京:中国农业科技出版社,2000.90~91.
- [12] 陈超子.土壤微量元素分析.见:鲁如坤主编.土壤农业化学常规分析方法.北京:中国农业科技出版社,2000.207~208.
- [35] 袁可能.土壤中铁的化学.见:袁可能编著.植物营养元素的土壤化学.北京:科学出版社,1983.336~380.

布仁仓, 等: 基于 Kappa 系数的景观变化测度

——以辽宁中部城市群为例

BU Ren-Cang, *et al*: Measuring spatial information changes using Kappa coefficients: a case study of the city groups in central Liaoning Province



图版 I 辽宁中部城市群 1988~1998 年景观变化图

Plate I The landscape changes from 1988 to 1998 in city groups of middle Liaoning Province

任丽轩, 等: 石灰性土壤上 HCO_3^- 诱导花生缺铁失绿机制

REN Li-Xuan, *et al*: Mechanisms of bicarbonate induced iron-deficiency chlorosis of peanut on calcareous soils



图版 I 营养液中铁和 HCO_3^- 的不同处理对花生铁营养的影响

Plate I Effects of iron and HCO_3^- addition to solution on iron chlorosis of peanut

在土壤中不施加 HCO_3^- 时, 营养液的处理不同, 花生新生叶的叶色有明显的差异, 当营养液中加 HCO_3^- 而不供铁时呈现缺铁失绿症状(中), 而铁和 HCO_3^- 同时加(右)或者同时不加(左)时, 均不表现缺铁失绿症状

New leaves of peanut showed iron chlorosis when grown in the solution with HCO_3^- but without iron (middle) and no chlorosis symptoms of peanut when grown in