

缺铁黄瓜地上部对根系适应性反应的调节^①

朱晓萍^② 李春俭 张福锁

(中国农业大学资源与环境学院)

摘要 用营养液培养方法研究了黄瓜地上部对根系缺铁适应性反应的调节。缺铁导致植株根系 Fe^{3+} 还原酶活性明显增加。缺铁处理的同时分别切去茎尖、茎尖及 2 片子叶或茎尖及第一片真叶,均不能抑制根系 Fe^{3+} 还原酶活性的增加。但缺铁使植株各组织中铁含量明显减少,韧皮部汁液中铁浓度也明显降低,相反蔗糖浓度显著增加。韧皮部汁液中铁浓度降低可能与根系适应性反应的调节有关,向根中增加碳水化合物的供应为还原酶活性的增加提供了能源。

关键词 黄瓜; 缺铁; 调节信号; 韧皮部汁液

分类号 Q945.12

Regulation of Shoot on Iron Efficiency Response in Roots of Cucumber Plants

Zhu Xiaoping Li Chunjian Zhang Fusuo

(College of Resource & Environment Sciences, CAU)

Abstract Role of shoot in regulation of Fe^{3+} reductase activity in roots of Fe deficient cucumber (*Cucumis sativus* L. Xintaimici) plants was studied with nutrient solution culture. Iron deficiency induced an increase in Fe^{3+} reductase activity in roots. Cutting-off of either apex, apex and cotyledons or apex and first leaf could not prevent the development of the response in roots under the Fe deficient condition. Iron deficiency resulted in decrease in Fe contents in different tissues and also in phloem sap, but sucrose concentration in phloem sap increased markedly. It was suggested that Fe cycled in phloem might be related to the regulation of the Fe efficiency response in the roots, and the increased supply of sucrose from shoot could meet the demand of energy for the increased Fe^{3+} reductase activity.

Key words cucumber; iron deficiency; phloem sap; regulating signal

缺铁条件下双子叶植物根系表现出一系列特异适应性反应,以增加从生长介质中获取铁的能力,维持植物的正常生长。这些反应包括增加质子分泌及根表的 Fe^{3+} 还原酶活性,根尖形成转移细胞及大量释放酚类还原性物质等^[1]。许多研究表明,这些缺铁适应性反应虽然发生在根系,却都是由地上部调节控制的^[2~4]。Li 等^[5]进一步证明,双子叶植物黄瓜和菜豆虽然根部的缺铁适应性反应也都受地上部调节,但调节方式可能有所不同;缺铁处理同时切去菜豆植株的茎尖或用生长素极性运输抑制剂 CFM (2-chloro-9-hydroxyfluorenicarboxylic acid-(9)-methylester)处理主茎,均可完全抑制根系还原酶活性的增加,说明茎尖产生的生长素可能对根系的缺铁适应性反应起调节作用;但相同处理却不能影响缺铁黄瓜根系还原酶活性的增加。本试验在此基础上继续研究黄瓜地上部对根系缺铁适应性反应的调节机制。

收稿日期: 1998-04-10

①国家自然科学基金资助项目 39670433

②朱晓萍,河北省昌黎市河北农业技术师范学院园艺系,066600

1 材料和方法

1.1 植物培养

黄瓜(*Cucumis sativus* L. cv. 新泰密刺)种子用5%的 H_2O_2 表面消毒30 min后洗净,在石英砂中25℃下暗处萌发。当2片子叶完全展开后将幼苗小心移入pH 6.2的1/2全营养液中,1 d后换为全营养液。营养液的组成如下($mol \cdot L^{-1}$): K_2SO_4 7.5×10^{-4} , KH_2PO_4 2.5×10^{-4} , KCl 1.0×10^{-3} , $Ca(NO_3)_2 \cdot 5H_2O$ 2.0×10^{-3} , $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 6.5×10^{-4} , $FeEDTA$ 1.0×10^{-4} , H_3BO_3 1.0×10^{-5} , $MnSO_4 \cdot H_2O$ 1.0×10^{-6} , $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 5.0×10^{-7} , $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ 1.0×10^{-6} , $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ 5.0×10^{-8} 。

每盆(2 L)移入6株幼苗,营养液用电动气泵连续通气。植株生长在18~25℃,光强为 $200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (14 h光照)的生长室中,每3 d更换一次营养液。

1.2 实验设计

当黄瓜第二片真叶开始展开时,分别进行下列处理:供铁($1.0 \times 10^{-4} mol \cdot L^{-1}$ Fe-EDTA);缺铁;缺铁并切去茎尖;缺铁并切去茎尖和2片子叶;缺铁并切去茎尖和第一片真叶。在切去茎尖的处理中,随时切去长出的侧芽。处理后不同时间分别测定植物根系的 Fe^{3+} 还原酶活性。在另一实验中,当黄瓜第二片真叶开始展开时分别设供铁($1.0 \times 10^{-4} mol \cdot L^{-1}$ Fe-EDTA)和缺铁2个处理。处理后不同时间收集韧皮部汁液,测定韧皮部汁液中蔗糖和铁的浓度。缺铁处理后第3天收获植株,测定不同部位组织的含铁量。

1.3 根细胞原生质膜上 Fe^{3+} 还原酶活性的测定

将根系冲洗干净后放入盛有 $100 \mu mol \cdot L^{-1}$ Fe(III)-EDTA和 $400 \mu mol \cdot L^{-1}$ 2,2-联吡啶混合液的反应瓶中,在光下连续通气反应2 h。植物根表细胞膜的 Fe^{3+} 还原酶可将 Fe^{3+} 还原为 Fe^{2+} 。2-2联吡啶与 Fe^{3+} 的反应很弱,却是 Fe^{2+} 的强螯合剂。 Fe^{2+} -联吡啶复合物呈红色。根表的 Fe^{3+} 还原酶活性越强,反应液的颜色越深。反应液用岛津UV-2201紫外可见分光光度计在523 nm波长处比色,以没有加入植株的混合溶液为空白,根据反应液颜色的深浅就可得知还原酶活性的高低。每一处理3个重复。

1.4 韧皮部汁液的收集

将在下胚轴基部切去根系的4株植株地上部插入装有10 mL $25 mmol \cdot L^{-1}$ 的EDTA- Na_2 溶液的小瓶中,小瓶放在遮光的密闭容器中(湿度大于95%),20℃下收集韧皮部汁液20 h。每一处理3个重复。

1.5 韧皮部汁液中蔗糖含量的测定

根据张振清^[6]的方法进行测定。吸取0.5 mL韧皮部收集液于试管中,沸水浴中加热浓缩至0.1 mL后加入0.1 mL 30%的KOH,在沸水浴中继续加热10 min。冷却至室温后加入3 mL 蒽酮试剂,40℃下反应15 min,用岛津UV-2201紫外可见分光光度计在620 nm波长处测定光密度。同时用蔗糖溶液制成标准曲线,据此计算出韧皮部汁液中蔗糖的含量。

1.6 韧皮部汁液中含铁量的测定

用PERKIN-EIMER 2100原子吸收分光光度计直接测定韧皮部收集液中的含铁量。

1.7 黄瓜植物组织中铁含量的测定

收获时将黄瓜植株分为根、茎、子叶、从下至上第一、二、三、四片真叶及茎尖(含幼叶)等部分,经105℃杀青30 min后80℃下烘干。分析时定量称取样品,经550℃干灰化后用20 mL

1 : 30 的 HNO_3 溶解, 用 PERKIN-EIMER 2100 原子吸收分光光度计测定样品中的含铁量。

2 实验结果

2.1 不同处理对根系 Fe^{3+} 还原酶活性的影响

缺铁后植株根系的 Fe^{3+} 还原酶活性明显增加, 缺铁同时分别切除植株的不同组织均不能抑制还原酶活性的增加(图 1)。在各缺铁处理中, 缺铁并切去茎尖及第一片真叶后 2 d 的植株根系还原酶活性增加最少, 以后随处理时间的延长, 还原酶活性与其它处理的差异减小。

2.2 缺铁后韧皮部汁液中蔗糖和铁浓度的变化

缺铁后韧皮部汁液中蔗糖浓度明显高于供铁植株, 并且随处理时间的延长呈增加趋势(图 2)。相反铁的浓度明显下降, 缺铁处理 8 d 后, 韧皮部汁液中铁的浓度仅为对照的 1/4 (图 3)。

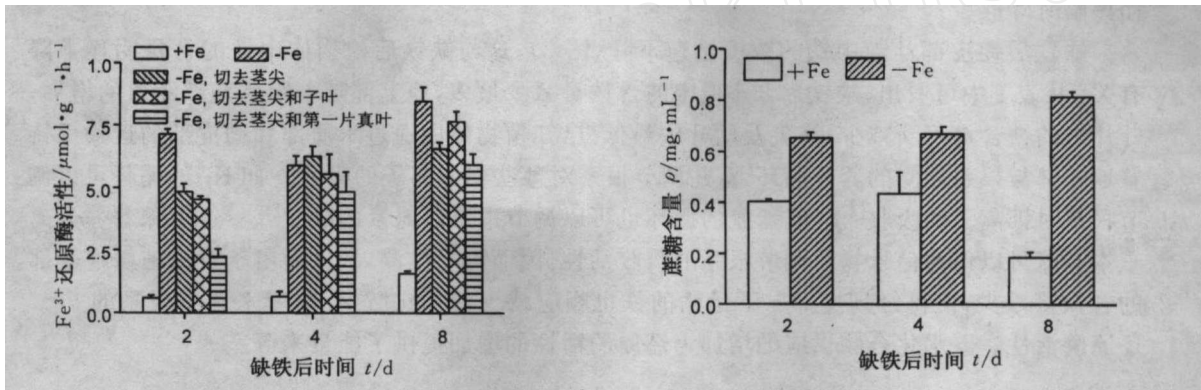
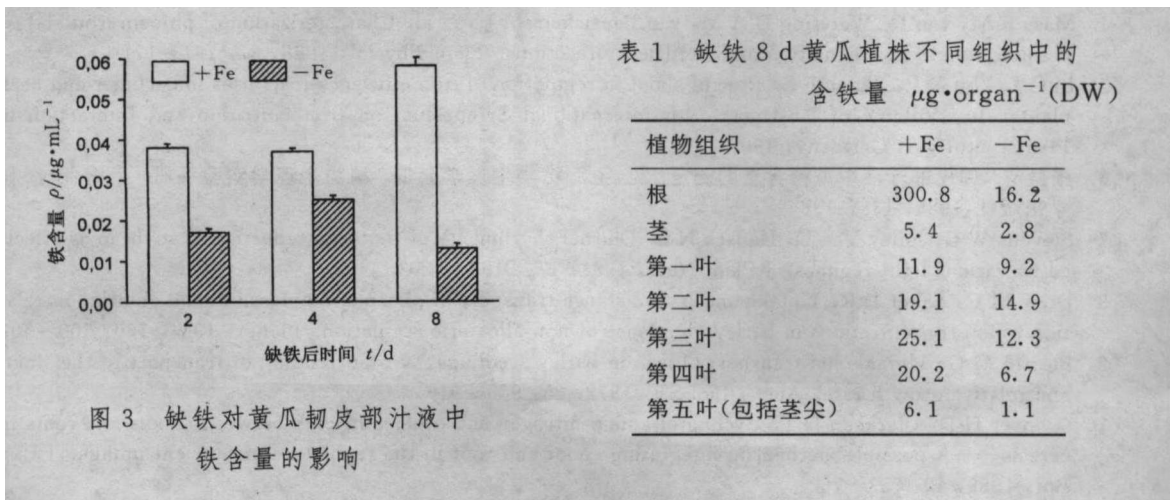


图 1 不同处理对黄瓜根系 Fe^{3+} 还原酶活性的影响

图 2 缺铁对黄瓜韧皮部汁液中蔗糖浓度的影响

2.3 缺铁后黄瓜不同组织中的含铁量

缺铁后 8 d 黄瓜植株不同组织中的含铁量明显低于对照。这种差异在根中最为明显。在在地上部, 幼叶中的差异明显大于老叶(表 1)。



3 讨论

缺铁导致黄瓜根系 Fe^{3+} 还原酶活性明显增加(图 1)。已有的试验表明,黄瓜根系的缺铁适应性反应由地上部调节,但调节物质并非茎尖中产生的生长素,因为缺铁同时切去茎尖或用生长素极性运输抑制剂 CFM 处理均不能抑制根系 Fe^{3+} 还原酶活性的增加^[5]。本研究进一步证明,缺铁同时切去植株其他组织也不能抑制根系 Fe^{3+} 还原酶活性的增加(图 1)。在所有缺铁处理中,切去茎尖及第一片真叶后两天根系的还原酶活性最低,这时植物只有 2 片子叶和开始展开的第二片真叶。随处理时间延长,第二片真叶面积不断增大,地上部向下运输的碳水化合物也不断增加(图 2),相应根系还原酶的活性也不断增加(图 1),说明碳水化合物的供应可能与根系还原酶活性的高低相关。Stevens 等^[7]也发现,光照条件下大豆根系的铁还原酶活性较高,而黑暗时降低。

缺铁后韧皮部汁液中铁的浓度迅速下降(图 3),这与缺铁后植物体中铁的含量明显下降有关。从表 1 中可看出,缺铁后 8 d 根中的含铁量减少最多,地上部随着距茎基部距离的增加,叶片中的铁含量不断减少,茎尖及幼叶中最低。已知植物体中通过木质部和韧皮部的运输保持着地上部与根系之间的养分循环^[1],并调节根系对某些养分离子的吸收。如 K^+ 的循环可以调节根系对钾离子的吸收^[8,9],氨基氮的循环也可以调节根系对氮素的吸收^[10]。这意味着养分离子本身就可以作为信号物质调节根系的吸收活性。因而可以推测,缺铁后由于黄瓜植株地上部的含铁量减少,使得经韧皮部向下运输的铁也相应减少,并通过这一改变来调节根系的 Fe^{3+} 还原酶活性。碳水化合物供应的增加为还原酶活性的增加提供了能量来源。

参 考 文 献

- 1 Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants. (Second edition). Academic Press, Harcourt Brace and Company, 1995
- 2 Jeschke W D. Shoot-dependent regulation of sodium and potassium fluxes in roots of whole barley seedlings. *J Exp Bot*, 1982, 135: 601~618
- 3 Landsberg E C. Regulation of iron-stress-response by whole-plant capacity. *J Plant Nutr*, 1984, 7: 609~615
- 4 Mass F M, van De Wetering D A M, van Beusichem M L, et al. Characterization of phloem iron and its possible role in the regulation of Fe-efficiency reactions. *Plant Physiol*, 1988, 87: 167~171
- 5 Li C J, Zhu X P, Zhang F S. Role of shoot in regulation of iron efficiency responses in cucumber and bean plants. In: Volume of Abstracts. 9th International Symposium on Iron Nutrition and Interaction in Plants. Stuttgart Germany, 1997, 118
- 6 张振清. 韧皮部汁液中蔗糖含量的测定. 见:上海植物生理学会编. 植物生理学实验手册. 上海:上海科学出版社,1985, 138~138
- 7 Stevens W B, Jolley Van D, Hansen N C. Diurnal rhythmicity of root iron reduction in soybean as affected by various light regimes. *J Plant Nutr*, 1994, 17: 2193~2202
- 8 Drew M C, Saker L R. Uptake and long distance transport of phosphate potassium and chloride in relation to ion concentrations in barley: Evidence of non-allosteric regulation. *Planta*, 1984, 160: 500~507
- 9 Pitman M G. Uptake and transport of iron in barley seedlings: II. Correlation of transport to the shoot and relative growth rate. *Aust J Biol Sci*, 1972, 25: 905~919
- 10 Copper H D, Clarkson D T. Cycling of amino-nitrogen and other nutrients between shoots and roots in cereals—A possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake. *J Exp Bot*, 1989, 40: 753~762