

HCO₃⁻ 同化物在水稻体内的运输分配及其与石灰性土壤水稻耐缺锌的关系*

徐晓燕¹ 杨肖娥² 余永贵² 赵红军¹

(1 中国科学技术大学经济技术学院, 合肥 230052) (2 浙江大学环境与资源学院, 杭州 310029)

摘 要 试验采用营养液培养、同位素示踪方法, 研究了 HCO₃⁻ 同化物在缺 Zn 敏感(IR26)和耐性水稻品种(IR8192-31-2)体内运输和分配的差异。研究表明, HCO₃⁻ 同化物从敏感品种根部向地上部运输较少, 在根部积累较多, 而耐性品种 HCO₃⁻ 同化物向地上部运输较多, 速率较快, 而在根部积累较少; 施 Zn 促进敏感品种 HCO₃⁻ 同化物从根部向地上部的运输。敏感品种离体根吸收的 HCO₃⁻ 高于耐性品种, 并且 HCO₃⁻ 同化物从根尖向伸长区迁移的速率高于耐性品种。以上结果表明 HCO₃⁻ 同化物运输和分配差异是不同水稻品种对缺锌敏感差异的重要机制之一。

关键词 缺 Zn 敏感水稻品种, 耐缺 Zn 水稻品种, 重碳酸氢根, HCO₃⁻ 同化物

中图分类号 S311

高浓度 HCO₃⁻ 是导致石灰性土壤水稻缺锌的主要因素^[1,2], 但不同的水稻品种对缺 Zn 的敏感程度不同, 这种差异与水稻对 HCO₃⁻ 耐性有关^[2,3]。HCO₃⁻ 抑制缺锌敏感品种根系的生长, 而对耐性品种根生长有轻微的促进作用。HCO₃⁻ 对敏感品种根生长的抑制, 并诱发缺 Zn 是由于根中有机酸过度积累导致的^[4], 且 HCO₃⁻ 对根生长抑制敏感区域是根的伸长区, 水稻品种对缺 Zn 敏感性表现不同与根中有机酸分布不同有关^[5]。许多研究表明, 植物的根可吸收溶解在介质里的 CO₂(即 HCO₃⁻), 且能把碳同化物从根部运输到地上部, 根吸收溶液中的溶解碳对于供给植物 C 源起重要作用^[6,7]。本试验采用 H¹⁴CO₃⁻ 示踪, 研究 HCO₃⁻ 在缺锌敏感和耐性水稻品种体内运输的差异, 以探讨其与水稻耐缺锌的关系。

1 材料和方法

试验在浙江大学核农所进行, 供试水稻品种为 IR26(缺 Zn 敏感水稻品种)和 IR8192-31-2(耐缺 Zn 水稻品种)。这两个品种是由国际水稻研究所 Dr. Heue 从 1 400 个品种中进行大田筛选而得到的, 后又在德国 Hohenheim 大学植物营养研究所进行土培和水培试验得到验证。试验采用营养液培养法^[8], 其配方为 NH₄NO₃ 1.43 mmol L⁻¹, CaCl₂ 1.00 mmol L⁻¹, MgSO₄ 1.64 mmol L⁻¹, NaH₂PO₄ 0.32 mmol L⁻¹, K₂SO₄ 1.32 mmol L⁻¹, MnCl₂ 9.5 μmol L⁻¹, EDDHAFE 30 μmol L⁻¹(高 pH 下不会沉淀), CuSO₄ 0.15 μ

* 安徽省自然科学基金资助项目(01041110)国家杰出青年基金(批准号 39925024)

收稿日期: 2000-10-30; 收到修改稿日期: 2001-08-30

mol L^{-1} , $(\text{NH}_4)_6\text{MO}_7\text{O}_{24}$ $0.075\mu\text{mol L}^{-1}$, H_3BO_3 $1.9\mu\text{mol L}^{-1}$ 。由于本试验中 Zn 作为处理因素,所以在 Yoshida 提供的营养液配方中去掉 ZnSO_4 作为本试验的基本营养液配方(以下试验全采用此营养液配方)。所用试剂均为优级纯或分析纯,母液经双硫脲四氯化碳萃取除 Zn,试验过程所用的水均系石英器双重蒸馏水。

1.1 HCO_3^- 同化物在不同水稻品种体内的运输

经精选的两种供试水稻种子,分别浸种催芽后,播种于塑料槽中的尼龙网上,用 $0.02\text{mmol L}^{-1}\text{CaSO}_4$ 溶液培养至 3 叶期,然后选择生长势大小一致的苗子,移栽到 3 升的塑料盆中。每一盆的盖子上有 7 个孔,每孔用海绵固定 6 株幼苗,共 42 株/盆。幼苗先在 1/4 浓度的营养液中培养 3d,后在 1/2 浓度的营养液中培养 5d,全营养液培养一周,进行 Zn 和 HCO_3^- 处理。设两个处理 HCO_3^- (20mmol L^{-1})Zn($0\mu\text{mol L}^{-1}$) 和 HCO_3^- (20mmol L^{-1})Zn($1.25\mu\text{mol L}^{-1}$),同时示踪 $20\mu\text{Ci}$ 的 $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$,每处理重复 4 次。处理前 pH 控制在 6 ± 0.1 ,处理后 pH 控制在 8 ± 0.1 (用 HCl 和 NaOH 调节)。在 $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 示踪 10 h, 20 h, 40 h 和 60 h 时随机取样,每次取样后用蒸馏水冲洗水稻根 5 次,并用滤纸吸干,并把植株分成根部和地上部,在 50°C 下烘干,供放射性强度的测定。

1.2 HCO_3^- 同化物在不同水稻品种离体根中的运输

萌发的种子在 $0.02\text{mmol L}^{-1}\text{CaSO}_4$ 双重水溶液中培养 5d,后移栽到 3 L 的塑料盆中,在 1/4 浓度的营养液中培养 2d,然后换成 1/2 浓度的营养液培养 5d。苗龄 12d 进行全营养液培养,并同时加 Zn ($1.25\mu\text{mol L}^{-1}$) 和不加 Zn 处理。当苗龄 20d 时,不同处理的幼苗各选 10 株(根长一致),将根剪下整齐地排列在根盒内,然后将隔板隔成不同的区域($0\sim 0.5\text{cm}$; $0.5\sim 3\text{cm}$; $3\sim 7\text{cm}$),在隔板与底面之间用特殊的树脂胶胶结,以防溶液在各区域间的渗透。各区域用一次性注射器注入与盆中培养相同的营养液(所加营养液 pH 调为 8),3 个区域分别为 5 ml, 25 ml, 40 ml,且在根尖区加入 $20\text{mmol L}^{-1}\text{HCO}_3^-$ 。然后在根尖($0\sim 0.5\text{cm}$)营养液中示踪 $2\mu\text{Ci}$ 的 $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, 4h, 8h 和 12h 时分期取样,将根按所分区域切断,用蒸馏水冲洗后,在 50°C 下烘干,测定各部位的放射强度。每个处理重复 9 次,每次取 3 个平行样。

放射性强度测定:示踪后的烘干样品在生物氧化仪(Ox600)上燃烧,在 1900CA 双道液体闪烁计数器(PACAARD)上测定各样品的放射性计数率,然后把计数率值转化为绝对放射性活度。

1.3 两种水稻品种根区不同部位苹果酸积累和 Zn 浓度

培养方法和使用的营养液同 1.1,设四个处理 HCO_3^- (0mmol L^{-1}), Zn($0\mu\text{mol L}^{-1}$); HCO_3^- (20mmol L^{-1}), Zn($0\mu\text{mol L}^{-1}$); HCO_3^- (0mmol L^{-1}), Zn($1.25\mu\text{mol L}^{-1}$); HCO_3^- (20mmol L^{-1}), Zn($1.25\mu\text{mol L}^{-1}$)。在 HCO_3^- 和 Zn 处理 8d,对各处理分别随机取样,用手术刀把根部分成分生区、伸长区和根毛区,分别称鲜重,并用液 N 快速冷冻,保存在 -20°C 冰箱作有机酸分析用。由于分生区取样量少,所以采用德国产的有机酸测定试剂盒,酶学法测量,这种方法用于量少的样品测定时,比一般的方法更为灵敏。另一部分根分区后,烘干测定各分区部位中的 Zn 含量。Zn 的测定采用原子吸收分光光度法^[9],按《农业试验设计与统计方法》进行数据统计^[10]。

2 结果分析

2.1 HCO_3^- 同化物从不同水稻品种根部向地上部运输的动力学研究

从表 1 看出,IR26 根中的放射性活度高于 IR26 叶中的放射性活度,在缺 Zn 条件下, $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ 示踪 10, 20, 40, 60(h) 时,根中的放射性活度分别是叶中的 21 倍、4.6 倍、3.8 倍、3.6 倍。对于 IR8192 - 31 - 2 示踪 10, 20 和 40 h, 其根中的放射性活度分别是叶中的 6 倍、

表 1 $H^{14}CO_3^-$ 同化物在水稻品种根部和地上部的含量Table 1 Content of $H^{14}CO_3^-$ assimilates in root and shoot of rice cultivars

| 部位 Location | 处理时间 Treatment time | 绝对放射性活度 | | Radioactivity ($Bq\ g^{-1}, D.W.$) | |
|----------------|------------------------|--|---|--|---|
| | | IR26 | | IR8192-31-2 | |
| | | HCO_3^- (20 mmol L^{-1}) Zn(0 μ mol L^{-1}) | HCO_3^- (20 mmol L^{-1}) Zn(1.25 μ mol L^{-1}) | HCO_3^- (20 mmol L^{-1}) Zn(0 μ mol L^{-1}) | HCO_3^- (20 mmol L^{-1}) Zn(1.25 μ mol L^{-1}) |
| 根 | 10 | 743 | 667 | 491 | 482 |
| | 20 | 1089 | 1000 | 736 | 795 |
| | 40 | 1228 | 1176 | 892 | 1003 |
| | 60 | 1255 | 1183 | 830 | 795 |
| 地上部 | 10 | 35 | 50 | 81 | 84 |
| | 20 | 235 | 349 | 442 | 430 |
| | 40 | 358 | 494 | 655 | 654 |
| | 60 | 343 | 486 | 679 | 684 |

注:表中值为4次重复的平均值(Note: Average of 4 replicates)

1.7倍、1.4倍,在 $H^{14}CO_3^-$ 示踪处理60h,其叶中的放射性活度和根中的放射性活度接近,由此表明耐性品种根中的 $H^{14}CO_3^-$ 同化物向地上部运输的速率比敏感品种快。同一处理、同一时间IR26根中的放射性活度大约是IR8192-31-2根中放射性活度的1.5倍,而IR26叶中的放射性活度明显低于IR8192-31-2叶中的放射性活度。以上结果初步表明IR26中 HCO_3^- 同化物从根部向地上部运输少,在根部积累多,而IR8192-31-2中 HCO_3^- 同化物在根部积累少,向地上部运输多。锌对两种水稻品种根中的放射性活度影响不显著,对IR8192-31-2地上部的放射性活度影响也不显著,但对IR26地上部的放射性活度影响达极显著水平。施用Zn(1.25 μ mol L^{-1})提高了IR26地上部放射性活度,表明Zn促进了 HCO_3^- 同化物从IR26根向地上部的运输。 $H^{14}CO_3^-$ 示踪10~60h内,IR26根中的放射性活度随处理时间的增加而增加,但40h以后增加幅度减少,而IR8192-31-2根中的放射性活度在10~40h内呈增加趋势,但40h后,根中的放射性活度降低。

2.2 HCO_3^- 同化物在不同水稻品种离体根中运输的动力学研究

水稻根尖(0~0.5 cm)示踪 $H^{14}CO_3^-$ 4h, 8h和12h, $H^{14}CO_3^-$ 同化物在根区不同部位的含量见表2。经方差分析,IR26离体根(0.5~3 cm)和(3~7 cm)段的放射性活度高于IR8192-31-2中相应段的放射性活度。IR26离体根(0.5~3) cm和(3~7) cm段的放射性活度大约是IR8192-31-2相应段的1.6~2.5倍,以上结果表明IR26离体根中吸收的 HCO_3^- 高于IR8192-31-2,且 HCO_3^- 同化物从IR26根尖向伸长区迁移的速率快。处理8h后,各分区部位的放射性活度变化较小。同一处理,同一时间,不同分区部位放射性活度不同。(0.5~3) cm放射性活度>(3~7) cm放射性活度。离根尖3 cm内是主要的伸长区,伸长区后接近成熟区,由此可以初步推断,伸长区 $H^{14}CO_3^-$ 同化物高于成熟区。

2.3 HCO_3^- 对两种水稻品种根区不同部位苹果酸积累和Zn浓度的影响

图1表明,苹果酸在敏感品种IR26根区的分布情况是伸长区>分生区>根毛区。在

HCO₃⁻处理下,伸长区苹果酸的浓度大约是分生区的1.7倍,而苹果酸在耐性品种根区的分布情况是伸长区、分生区>根毛区,伸长区和分生区苹果酸的浓度相近。同时从图1也看出,HCO₃⁻处理后,敏感品种伸长区和根毛区的苹果酸浓度高于耐性品种,但两种品种根的分

表2 H¹⁴CO₃⁻同化物在两种水稻品种根区不同部位的含量

Table 2 Content of H¹⁴CO₃⁻ assimilates in different root zones of rice cultivars

| 处理 Treatment | 各分区 Zones (cm) | 放射性强度 Radioactivity (Bq g ⁻¹ , D. W.) | | | | | |
|---|----------------------|--|------|------|-------------|------|------|
| | | IR26 | | | IR8192-31-2 | | |
| | | 4h | 8h | 12h | 4h | 8h | 12h |
| HCO ₃ ⁻ (20 mmol L ⁻¹) | (0.5~3) | 75.8 | 89.7 | 89.2 | 46.7 | 51.6 | 50.9 |
| Zn(0μ mol L ⁻¹) | (3~7) | 33.8 | 47.5 | 40.8 | 21.0 | 22.5 | 22.7 |
| HCO ₃ ⁻ (20 mmol L ⁻¹) | (0.5~3) | 71.6 | 84.7 | 90.7 | 46.2 | 49.6 | 52.1 |
| Zn(1.25 μ mol L ⁻¹) | (3~7) | 32.8 | 44.5 | 43.2 | 21.5 | 23.4 | 22.8 |

注:表中值为三次重复的平均值(Note: Average of 3 replicates)

生区苹果酸浓度相近。HCO₃⁻增加根区各部位的苹果酸浓度,而Zn浓度对其影响不显著。

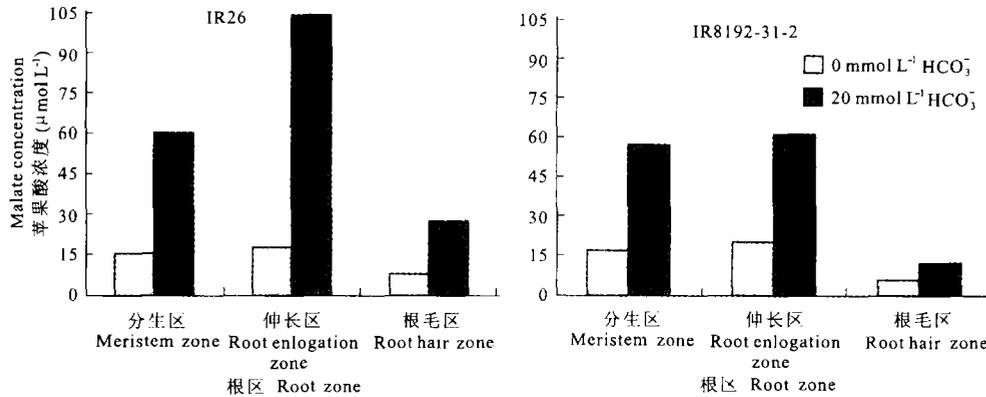


图1 HCO₃⁻对两种水稻品种根区不同部位苹果酸积累的影响

Fig.1 Effect of bicarbonate on malate accumulation in different root zones

HCO₃⁻对两种水稻品种根的不同部位Zn浓度的影响见表3,从中看出,不加HCO₃⁻处理下,IR26水稻品种伸长区Zn浓度稍高于分生区,但差异未达显著水平,而HCO₃⁻处理下,伸长区的Zn浓度明显高于分生区,差异达极显著水平。在0和1.25μ mol L⁻¹ Zn水平下,HCO₃⁻处理后,伸长区的Zn浓度比分生区的Zn浓度分别增加21%和54%。而HCO₃⁻对耐性品种分生区和伸长区Zn浓度影响甚微,伸长区和分生区Zn浓度的差异未达显著水平。

表 3 HCO_3^- 对两种水稻品种根的分生区、伸长区 Zn 浓度的影响

Table 3 Effect of bicarbonate on zinc concentration in meristem and elongation zones of the roots of two rice cultivars

| 品种 | Cultivar | 处理 Treatment | | Zn 浓度 Zn concentration ($\mu\text{g g}^{-1}$) | | F 值 (F Value) |
|-------------|----------|--------------------------|----------------------------|---|-----------------|---------------|
| | | HCO_3^- | Zn | 分生区 | 伸长区 | |
| | | (mmol L^{-1}) | ($\mu\text{mol L}^{-1}$) | Meristem zone | Elongation zone | |
| IR26 | | 0 | 0 | 27.25 | 29.35 | 5.45 |
| | | 20 | 0 | 17.25 | 26.35 | 87.26 ** |
| | | 0 | 1.25 | 128.12 | 132.12 | 0.2 |
| | | 20 | 1.25 | 95.41 | 115.21 | 39.87 ** |
| IR8192-31-2 | | 0 | 0 | 29.75 | 32.25 | 1.76 |
| | | 20 | 0 | 26.25 | 29.12 | 3.30 |
| | | 0 | 1.25 | 135.12 | 140.25 | 1.73 |
| | | 20 | 1.25 | 130.12 | 135.13 | 1.68 |

注:以上结果为 3 次重复的平均值 (Note: Average of 3 replicates, ** Significant at 0.01 level)

3 讨 论

水稻品种根中 ^{14}C 同化物的放射性活度高于地上部的放射性活度,特别是 IR26 根中的放射性活度显著高于地上部,这一结果和 Bialczyk^[6]在番茄上报道的结果相似。许多研究表明^[6,7],根部 ^{14}C 同化物主要是苹果酸,其次是柠檬酸、琥珀酸等。IR26 根中的放射性活度明显高于 IR8192-31-2,由此可推断 IR26 根中的苹果酸、柠檬酸等有机酸积累明显高于 IR8192-31-2,这和我们试验已得到的结果相一致^[4]。同一示踪时间 IR8192-31-2 地上部的放射性活度明显高于 IR26 地上部的放射性活度,表明 HCO_3^- 同化物从 IR8192-31-2 根部向地上部运输的多,且运输速率快,这也可能是 HCO_3^- 处理后,IR8192-31-2 根中有机酸积累少的原因之一。施用 Zn 增加了 IR26 地上部的放射性活度,表明施 Zn 促进了 HCO_3^- 同化物从 IR26 根向地上部的运输。

敏感品种根部的各分段的放射性活度高于耐性品种相应段的放射性活度,且伸长区的放射性活度高于成熟区。以上结果表明敏感品种离体根吸收的 HCO_3^- 高于耐性品种,且 HCO_3^- 同化物从根尖向伸长区迁移的速率也高于耐性品种(见表 3)。 HCO_3^- 处理增加了根区各部位的苹果酸浓度(图 1),且苹果酸在敏感品种 IR26 根区的分布情况是伸长区 > 分生区 > 根毛区,而苹果酸在耐性品种根区的分布情况是伸长区、分生区 > 根毛区。由此也可以表明根中 $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ 同化的产物主要是有机酸。伸长区有机酸的积累高于成熟区,这可能是敏感品种根系生长受 HCO_3^- 抑制,从而导致缺锌的机制之一。

在植物体内有多种有机酸,它们几乎都有一定的配合金属离子的能力,特别是苹果酸和柠檬酸^[11,12]。植物体内苹果酸和柠檬酸的含量越高络合 Zn 的能力就越强^[13]。分生区细胞核大,细胞质浓密,液泡很小,而伸长区液泡明显增大,以液泡为主^[14]。本试验得出 HCO_3^- 处理后,敏感品种伸长区的 Zn 浓度高于分生区的 Zn 浓度,这可能就是由于敏感品

种伸长区有机酸含量高,导致 Zn 与有机酸螯合而使 Zn 在液泡中积累缘故。

综上所述可以认为 HCO₃⁻同化物(主要是有机酸)运输分布的差异是不同水稻品种对缺锌敏感差异的重要机制之一。

参 考 文 献

1. Forno D A, Yoshida S, Asher C J. Zinc deficiency in rice I. Soil factors associated the deficiency. *Plant and Soil*, 1975, 42:537 ~ 550
2. Forno D A, Yoshida S, Asher C J. Zinc deficiency in rice II. Studies on two varieties differing in susceptibility to zinc deficiency. *Plant and Soil*, 1975, 42: 551 ~ 563
3. Yang X, Romheld V, Marschner H. Effect of bicarbonate and root zone temperature on the uptake of Zn, Fe, Mn and Cu by different rice cultivars (*Oryza sativa* L.) growth in calcareous soil. *Plant and Soil*, 1993, 155/156:441 ~ 445
4. 徐晓燕,杨肖娥,杨玉爱.水稻品种对石灰性土壤缺 Zn 耐性机理的研究.土壤学报,2000,37(3):396 ~ 401
5. 徐晓燕,杨肖娥,杨玉爱.重碳酸氢根对水稻根区重要有机酸分布的影响与水稻品种耐缺 Zn 关系的研究.作物学报.2001,27(3):387 ~ 391
6. Bialczyk J, Lechowski Z. Absorption of HCO₃⁻ by roots and its effect on carbon metabolism of tomato. *J. Plant Nutr.*, 1992, 15:293 ~ 312
7. Vuorinen A H, Vapaavuori E M, Raatikainen O. *et al.* Metabolism of inorganic carbon taken up by roots in *Salix* plants. *J. Exp. Bot.*, 1992, 43:789 ~ 795
8. Yshida S, Forno D A, Cock J H. Routine methods of solution culture for rice. *In*: Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice, The International Rice Research Institute, 2nd ed. Philippines, Los Banos. 1972. 53 ~ 57
9. 中国土壤学会农业化学专业委员会编.土壤农业化学常规分析方法.北京:科学出版社,1983.293 ~ 294
10. 陶勤南编著.农业试验设计与统计方法.西安:陕西科技出版社,1987.56 ~ 73
11. Mathys W. The role of malate, oxalate and mustard oil glucosides in the evolution of zinc resistance in herbage plants. *Plant Physiol.*, 1977, 40: 130 ~ 136
12. Godbold D L, Horst W J, Collins J C. Accumulation of zinc and organic acids in roots of zinc tolerant and non - tolerant ecotypes of *Deschampsia caespitosa*. *J. Plant Physiol.*, 1984, 116: 59 ~ 69
13. Ernst W H O. Physiological and biochemical aspects of metal tolerance. *In*: Mansfield T A. ed. Effects of Air Pollutants in Plants. Cambridge University Press, Cambridge, 1976. 113 ~ 115
14. 史瑞和主编.植物营养原理.北京:中国农业出版社,1989.51 ~ 57

**DISTRIBUTION AND TRANSFER OF HCO_3^- ASSIMILATES IN DIFFERENT
RICE CULTIVARS IN RELATION TO RICE CULTIVAR
ADAPTATION TO ZINC DEFICIENCY IN CALCAREOUS SOIL**

Xu Xiao-yan¹ Yang Xiao-e² Yu-Yong-gui² Zhao Hong-jun¹

(1 College of Economics and Technology, University of Science and Technology of China, Hefei 230052; 2 College of Environment and Resource, Zhejiang University, Hangzhou 310029)

Summary

Hydroponic culture and $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ isotopic tracing were conducted to study on the distribution and transfer of HCO_3^- assimilates in Zn-inefficient cultivar IR26 and Zn-efficient cultivar IR8192-31-2 in relation to rice cultivar adaptation to Zn deficiency. The results showed that IR26 accumulated more HCO_3^- assimilates in the roots than IR8192-31-2, whereas, the latter is faster in root-to-shoot transfer of HCO_3^- assimilates. Zn application enhanced transfer of HCO_3^- assimilates from roots to shoots of Zn-inefficient rice cultivar. ^{14}C -activities were higher in all zones of excised roots of IR26 roots than in that of IR8192-31-2, which implied that IR26 roots absorbed more $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ than IR8192-31-2 roots. Moreover, transfer rate of $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ assimilates from root tip to elongation zone was higher for IR26 than for IR8192-31-2. It could be concluded that the difference in distribution and transfer of HCO_3^- assimilates were major mechanisms responsible for Zn efficiency in lowland rice.

Key words Zn-inefficient rice cultivar, Zn-efficient rice cultivar, Bicarbonate, HCO_3^- assimilates