

根系养分吸收动力学研究及应用

余 勤 邝炎华

(华南农业大学生物技术学院, 广州, 510642)

摘要 众多的试验表明: 对于给定的养分离子, 吸收动力学参数 $I_{\max}$ (最大吸收速率), K_m ($I = 1/2 I_{\max}$ 时介质的离子浓度), $C_{\min}$ (离子吸收速率为零时介质中离子的最低浓度) 和 E (离子外溢速率) 在不同种类、不同品种的植物间有明显的差异, 且受植株的苗龄、养分供应状态等因素的影响。动力学参数在研究根系吸收特性、根系对土壤养分的适应性、在鉴定和筛选养分吸收高效基因型及预测根系对土壤养分的吸收等方面具有重要的意义。

关键词 根系; 养分吸收; 动力学参数

中图分类号 Q 945.12

根系养分离子吸收动力学研究在植物的矿质营养中占有重要地位。早在 50 年代初 Epstein 和 Hagen (1952) 就开始研究根对离子的吸收动力学, 至 70 年代初期, Claassen 和 Barber (1974) 建立了根系养分吸收动力学方程式和离子消耗技术, 加之同位素标记技术的应用, 推动和促进了这个领域的研究。根系养分吸收动力学的研究为阐明养分吸收特性、鉴定和筛选养分吸收高效的基因型提供了有利的手段。在吸收动力学方程的基础上建立起来的根系养分吸收数学模型更是别开生面地将土壤化学与植物矿质营养有机地联系起来, 使植物根系-土壤营养研究领域的面貌为之一新, 朝着定量化的方向迈进了一大步。至今, 小麦、大麦、玉米、水稻、豆类等植物对 N P K Ca Mg Zn 等的吸收动力学已得到了深入的研究 (Drew et al, 1984; 倪晋山, 1982; Anghinoni et al, 1981; 倪晋山等, 1988; Nielsen et al, 1978; 张福锁, 1992; Cacco et al, 1977; Bowen, 1986; Teo et al, 1992)。本文拟就上述研究作简要的综述。

1 养分吸收动力学方程及离子消耗技术

离子吸收动力学研究的先驱 Epstein 等 (1952) 认为根对养分吸收的动力学过程可以用描述酶促反应的米氏方程模拟, 即 $I = \frac{I_{\max} \cdot C}{K_m + C}$ 其中: I 为离子吸收速率; $I_{\max}^*$ 为最大吸收速率; C 为介质的离子浓度; K_m 为米氏常数, 其值为 $I = 1/2 I_{\max}$ 时介质的离子浓度。70 年代初, Claassen 和 Barber (1974) 根据根的养分吸收特性对米氏方程进行了修正, 建立了根系养分吸收动力学方程, 即 $I_n = \frac{I_{\max} \cdot C}{K_m + C} - E$ 或者 $I_n = \frac{I_{\max} \cdot (C - C_{\min})}{K_m + (C - C_{\min})}$ 其中: I_n 为离子的净吸收速率; $C_{\min}$ 是离子吸收速度等于零时, 介质中该离子的最低浓度, 表征根系对低养分的忍受能力; K_m 为 $I = 1/2 I_{\max}$ 时介质的离子浓度, 反映载体对离子的亲和力; E 为离子由根外溢的速

1996-04-15 收稿 余勤, 女, 33 岁, 讲师, 硕士, 在职博士生

* 文中不同资料来源使用 $I_{\max}$ 或 $V_{\max}$ 的情况不一致。为了有别于米氏方程中酶促反应的 $V_{\max}$, Barber (1984) 建议养分吸收动力学中采用 $I_{\max}$

率。同时, Claassen 和 Barbe (1974) 又首先建立了获得动力学方程各参数的离子消耗技术。该技术通过测定水培植物使培养液中离子浓度随时间延长而减小的动态变化, 进而运用作图法或计算机模拟法确定各动力学参数。由于放射性同位素标记技术的应用如 ^{32}P ^{45}Ca ^{35}S ^{65}Zn 等标记养分, 一方面使离子浓度测定的灵敏度增加, 另一方面缩短了测定时间, 从而不会引起培养液中离子浓度的显著改变。是目前测定养分吸收动力学常用的方法。

2 动力学参数的特征及影响因素

大量的试验证明: 动力学参数并非恒定的参数, 对于既定的养分离子, 它们随着植物的种类不同、品种不同、苗龄不同、营养状态不同等而发生变化。

2.1 植物不同种类间的差异

不同种类的植物对同一养分离子的吸收动力学参数间有很大差异。Jackman (1965) 报道: 大麦、黑麦草吸收 Rb^+ 的 $V_{\max}$ 值比绿豆和地中海三叶草大约 6.7 倍。向日葵、黄瓜、白桦、松树等吸收 K^+ 的 $V_{\max}$ 值差异显著 (Pettersson et al, 1983)。黑麦、小麦等对 P 素吸收的 K_m 值的差异也由 McLachlan 等 (1987) 的试验证实。Fist* 将 8 种热带豆科植物在不同的 Pi 浓度下培养 4~20 d 发现: 不同的豆科植物所需 Pi 浓度的临界值 $C_{\min}$ 变化在 $0.8 \sim 3.0 \mu\text{mol}$ 之间, 相差近 4 倍。其中豇豆的 $C_{\min}$ 值最低, 吸 Pi 能力最强, 瓜尔豆最高, 吸 Pi 能力最弱, 绿豆处于中间。不同种类植物间动力学参数的差异具有生态学意义: 高 $V_{\max}$ 值或低 K_m 值与较低的相对生长率相结合, 似乎更有利于物种在养分贫乏的环境里生存与竞争 (Pettersson et al, 1983)。

2.2 植物不同品种间的差异

为数众多的研究者似乎对品种间养分吸收动力学的差异更感兴趣。大麦、小麦、水稻、玉米等对 N R K Zn 等养分离子吸收动力学参数的品种间差异都已得到深入而细致的研究 (Nielsen et al, 1983; 1978; 倪晋山, 1982; McLachlan et al, 1978; Bowen, 1986; Teo et al, 1992; 欧仕益, 1989; 倪晋山等, 1988)。Nielsen 等 (1978) 发现玉米 12 个近交种吸 P 的 $I_{\max}$ 值差异达 1.8~3.3 倍。倪晋山 (1982) 比较小麦不同品种吸收、累积 NO_3^- 的差异, 发现在 KNO_3 浓度为 $0.05 \sim 2 \text{ mmol}$ 范围内, 郑州 761、郑州 3 号有较低的 K_m 值, 分别为 0.30 和 0.25 mmol , 而扬麦 1 号、扬麦 3 号则具较高的 K_m 值, 分别为 0.59 和 0.84 mmol , 但后两者具有较高的 $V_{\max}$ 值。Nielsen 等 (1983) 报道 5 个大麦品种间吸 Pi 的 $I_{\max}$ 值在 $0.08 \sim 10.14 \text{ pmol/cm}^2 \cdot \text{s}$ 之间, K_m 值在 $2.9 \sim 5.5 \mu\text{mol}$ 之间, $C_{\min}$ 值在 $0.02 \sim 0.06 \mu\text{mol}$ 之间。Teo 等 (1992) 报道 3 个水稻栽培品种 (Katy, Lemont, Mars) 对 K^+ 吸收的 $I_{\max}$ 值以 Lemont 最大, Katy 比 Lemont 低 42%, Mars 处于中间水平。水稻不同品种间吸收 Zn^{2+} 的动力学差异亦有报道: IR26 品种的 K_m 值大于 CV M101 品种, 而 CV M101 是已知的 Zn 高效品种, IR26 是 Zn 低效品种 (Bowen, 1986)。倪晋山等 (1988) 对 6 个玉米品种吸收 NO_3^- 的 K_m 及 $V_{\max}$ 值进行了比较, 结果表明: 品种间吸收 NO_3^- 的 K_m 及 $V_{\max}$ 值存在差异, K_m 小的品种具有在低浓度的 NO_3^- 溶液中吸收效率高的生理性状。

总之, 植物品种间养分吸收动力学参数上的差异是一种普遍的现象。动力学参数上的差

* Fist, 1987. In Gabelman W. H., Longman B. C., eds. Genetic aspects of plant mineral nutrition. Martinns Nijhoff Publishers, 299~307.

异在一定程度上反映了根系养分吸收效率上的差异,若能找出决定根系吸收特征参数的控制基因,则有可能通过基因工程的方法改良植物根系的吸收特性

2.3 植物苗龄的影响

动力学参数亦受植株苗龄(或根龄)的影响 Jungk 等(1975)研究了不同苗龄的玉米根系吸 P 特性,结果发现: $V_{\max}$ 值在苗龄 28 d 时达到最大,然后减小,到了第 80 d 时 $V_{\max}$ 值只有 28 d 时的 4%,而 K_m 值受苗龄的影响较小,变化幅度不明显,离子外渗 (E) 及 $C_{\min}$ 值均随苗龄的增加而减小 据报道小麦幼苗随苗龄的增长对 P K 的吸收下降, $I_{\max}$ 值变小而 K_m 值增大 (Anghinoni et al, 1981),彭克勤等(1986)报道:随着空心莲子草苗龄的增加(120, 135, 155, 180 d),吸 K^+ 的 $I_{\max}$ 值变小,而 K_m 值变大 Cacco 等(1977)在研究玉米根系不同的发育阶段对 S 的吸收以及与 ATP- 硫酶间的关系时发现:XL363 及突变体 XL3630 在根系伸长到 3~4 cm 时, K_m 值达到最大, 7~8 cm 时下降到最低, 8 cm 以后又增大, 12 cm 时达到恒定 这种现象一方面说明 K_m 的变化与根系生长发育过程中运输系统及代谢途径的发育、完善有关;另一方面也体现了运输系统适应外界养分状态变化的灵活性

2.4 养分供应状态的影响

养分缺乏也会导致吸收动力学参数的改变 (Drew et al, 1984; 张福锁, 1992; Lee, 1982), 这种改变因植物种类不同、品种不同、养分离子不同、缺素持续时间不同等因素使结果不尽相同 据 Drew 等(1984)报道:缺 P_i 培养 4 d 或更多天可使大麦的 $I_{\max}$ 值增加 4 倍;而 K_m 无明显改变;缺 K^+ 1 d 可使 K_m 减小(从 $53 \mu\text{mol}$ 减至 $11 \mu\text{mol}$),而 $I_{\max}$ 无明显变化;当缺 K^+ 时间延长则 $V_{\max}$ 增加约 2 倍,但 K_m 不变;缺 Cl 培养的大麦幼苗其 $V_{\max}$ 增大, K_m 降低 (Lee, 1982) 蕃茄对缺 P_i 的反应是 $I_{\max}$ 及 K_m 都增加 (Drew et al, 1984) 玉米两个基因型农大 60 和中单 2 号缺 P_i 所引起的 $C_{\min}$ 下降分别为 44% 和 35%,前者的 K_m 值由 $15.6 \mu\text{mol}$ 降到 $12.6 \mu\text{mol}$,而后者的 K_m 值无显著改变(张福锁, 1992) 由此可以看出:缺素可以诱导 $I_{\max}$ 值增加,而 K_m 值的变化比较难以下定论,同时也反映了在有限的养分供应条件下不同的植物对同一养分离子的运输机理不尽相同;同一植物对不同的养分离子运输机制也不相同 (Drew et al, 1984)

3 动力学参数的应用意义

根系养分吸收动力学参数的测定除了可以描述根系养分吸收特性 阐明吸收效率的机理外,还有以下方面的应用意义。

3.1 评价基因型对环境养分状况的适应性

Growly (1975)从自然选择的观点出发,认为许多生物学过程的速率(包括主动运输)都可以用米氏方程来表示 $V_{\max}$ 及 K_m 在演化过程中对环境的适应作遗传上的调整 不同的基因型可能发展一种“亲和战略”(affinity strategy),即低 K_m ,或“速率战略”(velocity strategy),即高 $V_{\max}$ 同一基因型对土壤中养分离子的吸收也可以表现出双重机制 (Fageria, 1974) 水稻对 P_i 吸收的双重机制由 Fageria (1974)验证 他发现在低浓度范围内 ($0.16 \sim 2.5 \mu\text{mol}$), K_m 值为 $1.4 \times 10^{-6} \mu\text{mol}$,高浓度范围内 ($25 \sim 161 \mu\text{mol}$), K_m 值为 $7.6 \times 10^{-6} \mu\text{mol}$,由此得出水稻对 P 的吸收作用是以低浓度下的高亲和力机制及高浓度下的低亲和力机制来共同调节的 由于通常情况下土壤中 P_i 含量很低,高亲和力调节机制十分普遍和重要,但低亲和力机制却是在土壤中局部磷肥浓度较高时发挥作用

用 $V_{\max}$ 及 K_m 值评价基因型对环境养分状态的适应性, Cacco 等 (1980) 作过尝试。他们将 $V_{\max}$ 、 K_m 分成 4 种可能的组合: 1. 高 $V_{\max}$ 和低 K_m : 具有这种特性的植物能适应广泛的营养条件。2. 高 $V_{\max}$ 和高 K_m : 这种基因型适于高浓度的养分条件。3. 低 $V_{\max}$ 和低 K_m : 适应低养分状况。4. 低 $V_{\max}$ 和高 K_m : 此类基因型在任何条件下都是不利的。第一种情况是最理想的模式, 但实际上这种组合的基因型是难以发现的 (倪晋山等, 1988), 这种现象并不奇怪, 从进化的角度看, 适应的多样性可以减轻选择的压力。

3.2 鉴定和筛选养分吸收高效基因型

从理论上讲, 高 $I_{\max}$ 、低 K_m 及低 $C_{\min}$ 意味着高效率的养分吸收。筛选高 $I_{\max}$ 或低 K_m 及 $C_{\min}$ 的品种或用这些性状来育种, 可改善品种的吸收效率。但由于 $I_{\max}$ 、 K_m 及 $C_{\min}$ 值是在较短时间、相对均一的溶液中测得, 与土壤实际情况有一定差距, 再者根系对养分的吸收效率不仅与动力学参数有关, 还与根系形态、生长量等因素有关, 而且不同的生育期动力学参数的大小还会发生改变。如有的水稻品种前期吸 K^+ 能力较弱, 后期可能相对增强, 而有的前期吸 K^+ 能力强, 后期则可能变弱 (欧仕益, 1989)。因此, 在利用动力学参数作为筛选、育种的指标时应十分谨慎, 严格控制筛选条件的一致, 综合考虑各种因素, 方能达到预期效果。如欧仕益 (1989) 对 5 个早稻品种 K^+ 的吸收与再利用能力进行了研究, 建议同一生育期内, 单株根鲜重、 K_m 和 $I_{\max}$ 3 个参数是衡量水稻吸 K^+ 能力的较好指标。Nielsen 等 (1983) 对小麦 6 个品种吸 P 效率及动力学研究之后提出: 主要生育期内较低的 K_m 及 $C_{\min}$ 或较高的 $V_{\max}$ 与根长 (L) 可以作为耐低磷基因型选育的参数。

3.3 预测根系对土壤养分的吸收

植物从土壤中吸取养分取决于土壤养分的供应能力与根系的吸收能力两个方面。为了对上述过程作定量的描述, Claassen 等 (1976) 在养分吸收动力学方程式的基础上又首先提出了根系从土壤中吸收养分的数学模型, 后经 Cushman (1979) 以及 Itoh 等 (1983) 进一步验证和完善。由于此数学模型同时考虑了土壤因素 (如养分的有效扩散系数、土壤的缓冲能力等), 根系形态 (如根长、半径等) 以及根系生理 (吸收动力学参数、生长速率、吸水速率等), 因此能够在一定的土壤养分浓度范围内预测植物对养分的吸收量。Barber (1984) 用该模型预测了多种作物对 N、P、K 的吸收, 预测值与观察值相关性较好。后来该模型也被用于预测镉、锌、镁的吸收 (Rengel et al, 1990)。迁移性较弱的养分离子 (如 P_i 和 K^+) 的吸收用数学模型预测的效果较好, 而迁移性较强的离子 (Ca^{2+} 和 Mg^{2+}) 的吸收预测效果欠佳 (Rengel, 1993)。养分吸收数学模型今后的发展方向应是既能全面地考虑影响土壤养分供应及植物吸收的因素, 又要进行合理的简化, 使其具有真正的实用价值。

4 结语

大量的试验结果表明: 对于某种既定的养分离子, 其吸收动力学参数有着明显的种间、品种间差异, 并受植株年龄、养分供应状态的影响, 表征了根系的养分吸收特性和所处的条件。在长期的演化过程中, 不同的基因型对环境作适应性的调整, 进化出不同的适应及吸收机制。品种间动力学参数的差异可作为鉴定、筛选养分吸收高效型作物的有用指标, 但要注意综合考虑其它形态和生理上的各种因素。在吸收动力学方程基础上建立的土壤根系养分吸收数学模型将一般情况下土壤养分供给和植物养分吸收的主要控制机理考虑在内, 并已成功地对进行了作物养分吸收量的预测以及土壤-根系界面相互作用的研究。但养分吸收动

力学研究也有一定的局限性:如它把吸收过程当作“黑箱”,不能得出关于吸收机理的直接证据,而且动力学研究得出的结果往往因试验方法不同(如水稻或流动培养等)而有差异。尽管如此,它仍不失为研究植物根系矿质营养必不可少的手段。

参 考 文 献

- 张福锁. 1992. 土壤与植物营养新动态. 北京: 北京农业大学出版社, 120~ 124
- 欧仕益. 1989. 一个早稻品种对 K^+ 的吸收与再利用的比较研究. 湖南农学院学报, 15(2): 1~ 5
- 倪晋山. 1982. 小麦吸收累积硝酸根品种间差异. 植物生理学报, 8(3): 307~ 314
- 倪晋山, 蒋希澄. 1988. 玉米幼苗 NO_3^- 的吸收、溢泌和硝酸还原酶活性在品种间的差异. 植物生理学报, 14(2): 188~ 195
- 彭克勤, 胡笃敬. 1986. 空心莲子草 K^+ 吸收动力学研究. 植物生理学报, 12(2): 187~ 193
- Anghinoni I, Baligar V C, Barber S A. 1981. Growth and uptake rates of P, K, Ca and Mg in wheat. J Plant Nutri, 3 923~ 933
- Barber S A. 1984. Soil Nutrient Bioavailability. A Mechanistic Approach. New York John Wiley and Sons Inc, 65~ 87
- Bowen J E. 1986. Kinetics of zinc uptake by two rice cultivars. Plant and Soil, 94 99~ 107
- Cacco G, Saccomani M, Ferrari G. 1977. Development of sulphate uptake capacity and ATP-sulphurylase activity during root elongation in maize. Plant Physiol, 60 582~ 584
- Cacco G, Ferrari C, Saccomani M, et al. 1980. Pattern of sulfate uptake during root elongation in maize: its correlation. Physiol Plant, 48 375~ 378
- Claassen N, Barber S A. 1974. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. Plant Physiol, 54 564~ 568
- Claassen N, Barber S A. 1976. Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plant root system. Agron J, 68 961~ 964
- Cushman J H. 1979. An analytical solution to solute transport near root surface for low initial concentration. Equation's development. Soil Sci Soc Am J, 43 1087~ 1090
- Drew M C, Saker L R, Barber S A. 1984. Changes in the kinetics of phosphate and potassium absorption in nutrient-deficient barley roots measured by a solution-depletion technique. Planta, 160 490~ 499
- Epstein E, Hagen C E. 1952. A kinetic study of absorption of alkali cations by barley roots. Plant Physiol, 27 457~ 474
- Fageria N K. 1974. Kinetics of phosphate absorption by intact rice plants. Aust J Agr Res, 25 395~ 400
- Growly P H. 1975. Natural selection and the Michaelis constant. J Theor Biol, 50 471~ 475
- Itoh S, Barber S A. 1983. Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. Agron J, 75 457~ 461
- Jackman R H. 1965. The uptake of rubidium by the roots of some graminaceous and leguminous plants. New Zealand J Agr Res, 8 763~ 777
- Jungk A, Barber S A. 1975. Plant age and uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root system. Plant Soil, 42 227~ 239
- Lee R B. 1982. Selectivity and kinetics of ion uptake by barley plant following nutrient deficiency. A Bot, 50 429~ 449

- McLachlan K D, Kuang Y H. 1987. An assessment of the depletion technique for comparative measurement of phosphorus uptake in plants. *Aust J Agri Res*, 38: 263~ 277
- Nielsen N E, Barber S A. 1978. Difference among genotypes of corn in the kinetics of P uptake. *Agron J*, 70: 695~ 698
- Nielsen N E, Schjorring J K. 1983. Efficiency and kinetics of phosphorus uptake from soil by various barley genotypes. *Plant and Soil*, 72: 225~ 230
- Pettersson S, Jensen P. 1983. Variation among species and varieties in uptake and utilization of potassium. *Plant and Soil*, 72: 231~ 237
- Rengel Z. 1993. Mechanistic simulation models of nutrient uptake: A review. *Plant and Soil*, 152: 161~ 173
- Rengel Z, Robinson D L. 1990. Modeling magnesium uptake from an acid soil: Nutrient relationships at the soil- root interface. *Soil Sci Soc Am J*, 54: 785~ 791
- Teo Y H, Beyrouy C A, Gbur E E. 1992. Nitrogen, phosphorus and potassium influx kinetic parameters of three rice cultivars. *J Plant Nutr*, 15(4): 435~ 444

KINETICS OF NUTRIENT UPTAKE BY PLANT ROOT SYSTEM AND ITS APPLICATION

Yu Qin Kuang Yanhua

(College of Biotechnology, South China Agr. Univ., Guangzhou, 510642)

Abstract

Absorption of nutrients such as NO_3^- , H_2PO_4^- , K^+ , Ca^{2+} , SO_4^{2-} , Mg^{2+} , Zn^{2+} , and Cl^- by plants. Such as barley, wheat, rice, corn and legumes was extensively investigated. It has been tested and proved by numerous experiments that kinetic parameters (K_m , $I_{\max}$, $C_{\min}$ and E) of given nutrient ions vary greatly among species and cultivars, and are influenced by plant age and nutrient supply. It follows that the parameters are of theoretical and practical importance in studying the adaptability of root system to its environment; in evaluating and screening absorption-efficient genotypes and in predicting nutrient absorption from soil by plant root system.

Key words root system; nutrient absorption; kinetic parameters