

水稻耐盐机理的研究

Ⅲ. 不同基因型对 NaCl 吸收和运转的动力学比较

郑少玲 严小龙 连兆煌

(作物营养与施肥研究室)

摘要 本文应用动力学研究方法比较了具有不同耐盐性的 3 组共 6 个水稻基因型对 NaCl 吸收和运转的差异。结果表明, 在外部低 NaCl 浓度 (0.1mmolL^{-1}) 时, 水稻对 Na^+ 的吸收为被动吸收, 耐盐基因型对 Na^+ 的吸收速率显著低于盐敏感基因型; 对 Cl^- 的吸收为主动吸收, 不同耐盐性基因型吸收 Cl^- 的动力学参数 (V_{max} 、 K_m) 差异不显著。在外部高 NaCl 浓度 (50mmolL^{-1}) 时, 耐盐基因型对 Na^+ 和 Cl^- 的吸收速率均低于对应的盐敏感基因型。耐盐基因型水稻的 Na^+ 、 Cl^- 从根部向地上部的运转率低于对应的盐敏感基因型, 这种差异在高盐浓度时更为明显。表明了耐盐基因型水稻地上部对 NaCl 的排斥作用是吸收控制和运转控制共同作用的结果, 使地上部 Na^+ 、 Cl^- 含量相对降低而显出较高的耐盐性。

关键词 耐盐性; NaCl; 主动吸收; 被动吸收; 离子运输; 水稻

某些水稻在耐盐性方面存在着较大的基因型差异, 不同基因型相对耐盐性的大小与其渗透调节能力的大小和盐分分隔作用的程度有关, 以后者尤为重要^[12]。水稻耐盐性与盐分(主要是 NaCl)在其地上部的累积呈负相关, 即地上部对盐分的排斥作用愈强, 其相对耐盐性愈高^[3,7,13]。但是, 就水稻对盐分的排斥作用的机理而言, 是水稻减少其根系对盐分的吸收还是控制盐分向地上部的运转, 或两者兼而有之, 目前尚未明确。

本研究选择基本特性相似、但耐盐性有显著差异的 3 组共 6 个水稻基因型, 应用动力学研究方法比较其对 Na^+ 和 Cl^- 吸收和运转的差异, 以了解水稻对盐分排斥作用的过程及机理。

1 材料和方法

1.1 水稻种子

选用国际水稻研究所已确定耐盐性状的 3 组籼稻品种(系): I. Pokkali (耐盐)、Peta) (盐敏感); I. Nona Bokra (耐盐、简称 N. B.)、Mas (盐敏感); III. IR29725-25-22-3-3-3 (中等耐盐、简称 IR29725)、IR5 (盐敏感)。

1.2 方法

1.2.1 不同基因型水稻对 Na^+ 、 Cl^- 的吸收

在玻璃网室自然光温条件下, 用水培法育苗。营养液用 IRRI 常规营养液^[1]为基础加以

· 国家自然科学基金资助项目
1992-02-20 收稿

改进,用 NH_4^+ 盐和 SO_4^{2-} 盐代替其中的 Na^+ 盐和 Cl^- 盐,使营养液不含 Na^+ 和 Cl^- 。苗龄至 6~7 叶时使用。在 PGV-36 型人工气候室(气候条件为:7 时~19 时:光照 35000Lux,温度 30℃,相对湿度 75%;19 时~次日 7 时:黑暗,温度 25℃,相对湿度 75%)中进行 24 小时无盐预处理 ($0.5\text{mmolL}^{-1}\text{CaSO}_4$) 和吸收试验(用离子消耗技术)。吸收试验分别在高盐浓度 ($50\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$) 和低盐浓度 ($0.1\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$) 处理中进行。

1.2.1.1 高盐浓度 ($50\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$)

幼苗经无盐预处理后移入试液 ($50\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}+0.5\text{mmolL}^{-1}\text{CaSO}_4$) 中,3 次重复,试验持续 4 昼夜。在试验初始及结束时各吸取 10ml 样液供分析。试验期间由自动供液装置补充吸收及蒸腾作用损失的水分。试验毕,称根鲜重及测定样液 Na^+ 、 Cl^- 含量。用 JF12-1B 型火焰光度计测定 Na^+ 含量^[4]用硝酸银滴定法测定 Cl^- 含量^[2]。从 Na^+ 和 Cl^- 的消耗量,计算根系吸收 Na^+ 、 Cl^- 的平均速率。

1.2.1.2 低盐浓度 ($0.1\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$)

幼苗经无盐预处理后移入试液 ($0.1\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}+0.5\text{mmolL}^{-1}\text{CaSO}_4$) 中,4 次重复。定时(开始 3h 内每半小进 1 次,以后每小时 1 次)吸取 10ml 样液,由自动供液装置补充去离子水至原始水平,吸收过程持续 12h,在上述有光照条件下进行。试验毕,称根系鲜重及测定样液中 Na^+ 、 Cl^- 含量。 Na^+ 用日本日立 180-80 型原子吸收分光光度计测定, Cl^- 用美国 DIONEX-4000 离子色谱测定。根据 Claassen 等^[8]和 McLachlan 等^[10]的方法,用电子计算机求出 Na^+ 、 Cl^- 的吸收动力学参数。

1.2.2 不同基因型水稻 Na^+ 、 Cl^- 向上运转率测定

同上法育苗,用 4~5 叶龄幼苗在 IRRI 营养液^[1]中分别作 5, 50, 100mmolLNaCl 处理,3 次重复。盐处理 12 天后收获,分别称地上部与根部鲜重和干重,分析地上部和根部的 Na^+ 、 Cl^- 含量及计算其向上运转率。 Na^+ 用 $1\text{molL}^{-1}\text{HCl}$ 浸提, JF12-1B 型火焰光度计测定^[4]; Cl^- 用灰化、硝酸银滴定法测定^[2]。

2 试验结果

2.1 不同基因型水稻根系对 Na^+ 、 Cl^- 的吸收

2.1.1 高 NaCl 浓度 (50mmolL^{-1})

图 1 结果显示,每组不同基因型中,均表现出耐盐基因型水稻对 Na^+ 、 Cl^- 的平均吸收速率小于其对应的盐敏感基因型的趋势。

2.1.2 低 NaCl 浓度 (0.1mmolL^{-1})

从散点图图 2 可以看出,培养液中 Na^+ 浓度 C 与处理 t 的关系为直线关系,可用直线方程 $C=at+b$ 来表示。可见在本试验低 NaCl 浓度范围内,水稻根系对 Na^+ 的吸收速率是恒定的。

表 1 数据表明,盐敏感基因型 Peta 和 Mas 对 Na^+ 吸收速度显著高于耐盐基因型 Pokkali 和 N. B.。而 IR29725 与 IR5 之间 Na^+ 吸收速率无显著差异。

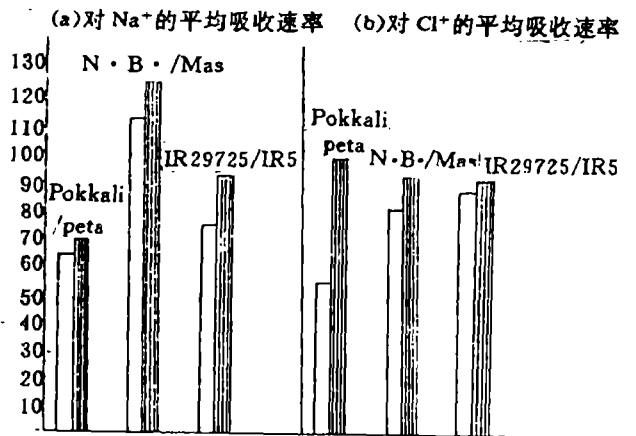


图 1, $50\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$ 下,根系对 Na^+ (a)、 Cl^- (b) 的短期平均吸收速率

散点图图3显出，培养液中Cl⁻浓度C与处理时间t的关系为抛物线关系。通过电子计算机对其进行抛物线曲线拟合，得出关系式C = b₁t² + b₂t + b₃，然后，通过C = b₁t² + b₂t + b₃和V = V/W · dC/dt，求出培养液Cl⁻浓度与根系对Cl⁻吸收速率V的对应值，其对应关系近似于米氏方程(图4)。可以认为，在低NaCl浓度时，水稻对Cl⁻的吸收是主动吸收。根据米氏方程式

$$V = \frac{V_{max}C}{K_m + C}$$

求出本试验浓度范围内，水稻对Cl⁻的最大吸收速度(V_{max})和米氏常数(K_m)，列于表2。

表2数据表明，Pokkali和Peta两者间的V_{max}值和K_m值差异显著；N·B·和Mas，IR29725和IR5之间的V_{max}值和K_m值无显著差异。

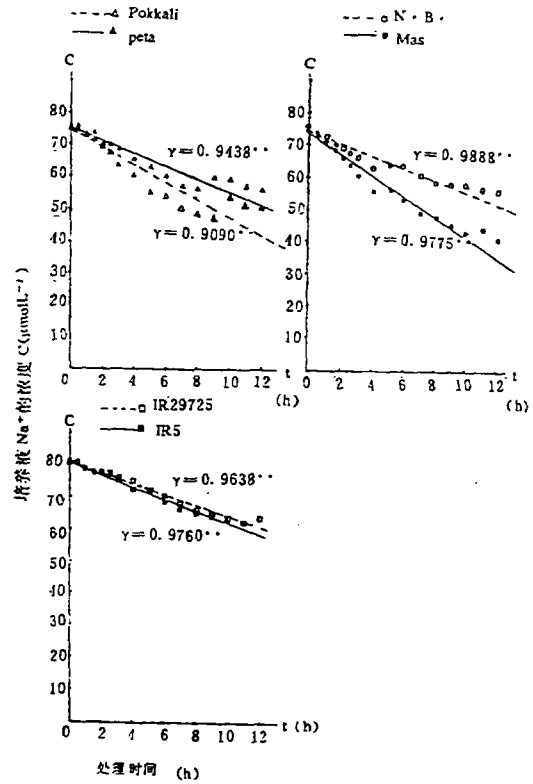


图2：培养液Na⁺的浓度(C)与处理时间(t)的关系图

表1 不同基因型水稻对Na⁺的吸收速率(μmol/g)鲜根·h

水稻基因型	I		II		III	
	Pokkali*	Peta	N. B. *	Mas	IR29725*	IR5
Na ⁺ 吸收速率	0.381 ^a	0.539 ^a	0.333 ^b	0.560 ^a	0.418 ^a	0.403 ^a

注：右上角具(*)号的为耐盐水稻基因型；表中数字为四次重复的平均数；同一组数字右上角字母相同时表示差异不显著(t检验，P=0.05)。

表2 不同基因型水稻对Cl⁻的吸收动力学参数

水稻基因型	V _{max} (μmol/g 鲜根·h)	K _m (μmolL ⁻¹)
I	Pokkali	2.42 ^b
	Peta	3.54 ^a
II	N. B. *	3.31 ^a
	Mas	2.94 ^a
III	IR29725*	3.41 ^a
	IR5	3.62 ^a

注：同表1。

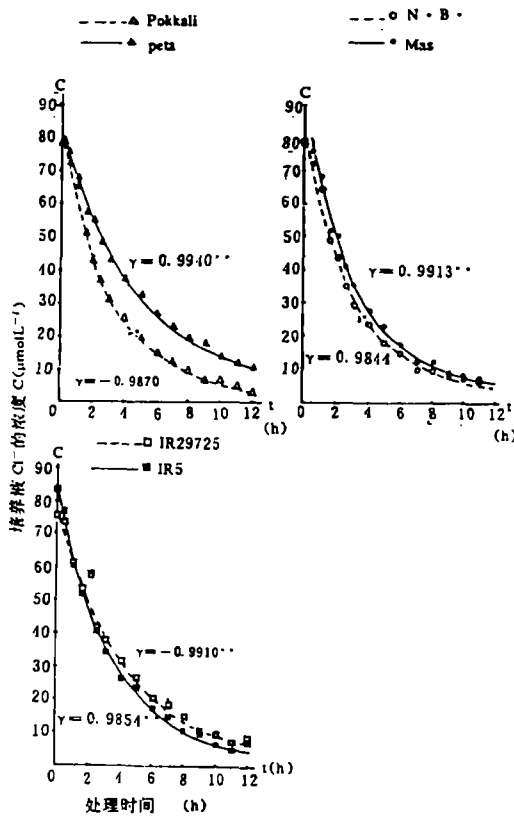


图 3, 培养液中 Cl⁻ 的浓度 (C) 与处理时间 (t) 的关系图

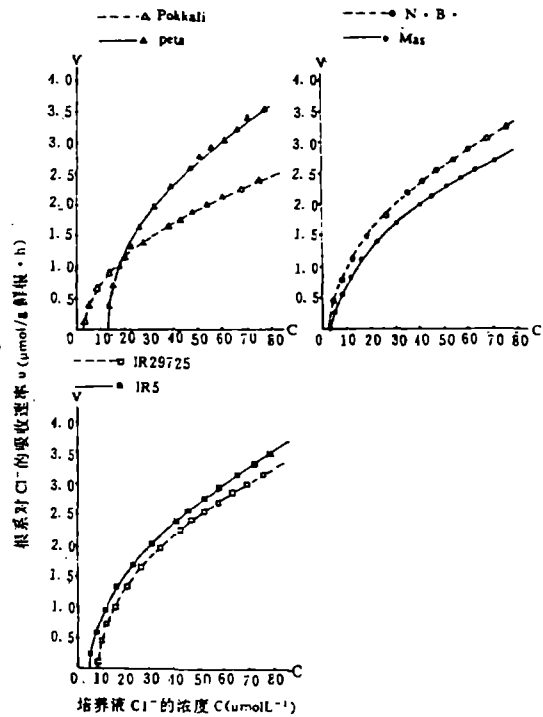


图 4, 培养液 Cl⁻ 的浓度 (C) 与根系对 Cl⁻ 吸收速率 (V) 的关系图

表 3 不同 NaCl 浓度时, Na⁺、Cl⁻ 在水稻中的向上运转率 (umol/g 鲜根 · d)

水稻基因型	5mmolL ⁻¹ **		50mmolL ⁻¹		100mmolL ⁻¹	
	Na ⁺	Cl ⁻	Na ⁺	Cl ⁻	Na ⁺	Cl ⁻
I Pokkali*	6.37 ^a	13.67 ^a	33.75 ^b	33.95 ^b	64.57 ^b	59.80 ^b
	Peta	9.43 ^a	9.36 ^a	63.71 ^b	55.12 ^a	120.23 ^b
II N.B.*	3.54 ^a	14.08 ^a	23.17 ^b	24.83 ^b	48.74 ^b	48.21 ^b
	Mas	4.14 ^a	11.13 ^b	36.08 ^a	33.05 ^a	107.67 ^b
III IR29725*	3.82 ^b	11.59 ^a	23.47 ^b	23.44 ^b	74.65 ^a	61.38 ^a
	IR5	7.97 ^a	9.21 ^a	52.44 ^a	46.06 ^a	71.09 ^a

注: **培养液中 NaCl 浓度; 表中数字为三次重复的平均数; 其它如表 1。

2.2 Na⁺、Cl⁻ 由根部向地上部的运转

表 3 显示, 各基因型水稻 Na⁺、Cl⁻ 的向上运转率均随着根外 NaCl 浓度的增加而增加。根外 NaCl 浓度为 5mmolL⁻¹ 时, 不同基因型之间的 Na⁺、Cl⁻ 向上运转率差异不大且无明显的规律性。可能是外部 NaCl 浓度低时, 对地上部的生长不构成胁迫, 控制机能未启动之故。

根外 NaCl 浓度为 50 和 100mmolL⁻¹时, 耐盐基因型 Pokkali、N. B. 和 IR29725 的 Na⁺、Cl⁻ 向上运转率大多显著低于其对应的盐敏感基因型 Peta、Mas 和 IR5。

3 讨论

3.1 水稻根系对 Na⁺、Cl⁻的吸收

根据 Epstein^[9]的“双重图型”理论(Theory of Dual Patterns), 植物对离子的吸收在不同外界浓度范围内有不同的吸收机制。当外界离子浓度小于 0.1~0.2mmolL⁻¹时, 吸收过程属“第一机制”, 根系对离子的吸收具有选择性, 此时的选择吸收反映了根细胞原生质膜对某种离子吸收的正常能力; 当外界离子浓度大于 0.5mmolL⁻¹时, 吸收过程属“第二机制”, 这时, 外界离子浓度高于根细胞内的浓度, 离子往往以扩散质流的方式通过原生质膜进入细胞内, 此时的吸收反映了根系对外界高离子浓度的抵御和控制能力。为此, 采用上述两个 NaCl 浓度范围(0.1mmolL⁻¹和 50mmolL⁻¹), 比较不同基因型水稻根系对 Na⁺、Cl⁻吸收的情况。

本试验出现了在低 NaCl 浓度(0.1mmolL⁻¹)时, 水稻根系对 Na⁺吸收速率恒定的结果。可能原因是: 1. 试验结束时培养液 Na⁺浓度仍高于“第一机制”的饱和浓度, 故吸收速率等于最大吸收速率($V=V_{max}$)而成为一常数; 2. 对 Na⁺的吸收是被动吸收, 在吸收全过程中 Na⁺随着蒸腾流以质流的形式进入根内。由于在控制环境中蒸腾流的速率相对恒定, 因此 Na⁺以较为恒定的速率进入植物体中。我们认为后一假设可能性较大。

然而, Na⁺被动吸收并不意味着 Na⁺的吸收没受到控制。本试验就观察到根系对 Na⁺的吸收受控制的现象, 表现在耐盐基因型的 Na⁺吸收速率显著低于对应的盐敏感基因型。

而在低 NaCl 浓度(0.1mmolL⁻¹)时, 水稻根系对 Cl⁻的吸收速率与培养液中 Cl⁻浓度的关系近似于米氏方程, 说明在低 NaCl 浓度范围内, 对 Cl⁻的吸收属于主动吸收, 这种现象与植物营养学的经典理论是相符的^[9, 11]。

第1组基因型中的耐盐基因型 Pokkali 对 Cl⁻的最大吸收速率显著低于对应的盐敏感基因型 Peta, 说明前者对 Cl⁻吸收的控制能力强于后者。然而, 后两组基因型中的耐盐基因型与盐敏感基因型之间并无存在这方面的差异, 暗示了在低 NaCl 浓度下, 对 Cl⁻的吸收控制在这些基因型中还未形成与耐盐性相关的特异性机制。

在高 NaCl 浓度(50mmolL⁻¹)时, 耐盐基因型根系对 Na⁺、Cl⁻的平均吸收速率均低于其对应的盐敏感基因型。我们认为引起这种差异的原因不仅与不同基因型水稻根系对离子吸收的控制能力有关, 还与整个植株离子运输的调控有关。

3.2 水稻根部中 Na⁺、Cl⁻的向上运转

试验结果表明, 在高外部 NaCl 浓度(50 和 100mmolL⁻¹)时, 耐盐基因型的 Na⁺、Cl⁻ 向上运转率显著低于对应的盐敏感基因型。说明除根系对 Na⁺、Cl⁻吸收的控制外, 对 Na⁺、Cl⁻由根部向地上部运转的控制也是决定 Na⁺、Cl⁻在地上部含量大小的一个重要因素。

造成耐盐基因型的 Na⁺、Cl⁻ 向上运转率较低的原因可能是: 1. 根细胞的皮层薄壁细胞中的液泡对 Na⁺、Cl⁻具有较强的吸收作用, 可把较多的 Na⁺、Cl⁻滞留于根部中^[6]。2. 进入地上部的 Na⁺、Cl⁻在木质部可以被再吸收, 经过木质部传递细胞转运到韧皮部筛管中, 然后下运到根部, 其中一部分再分泌到外部介质中^[5]。这方面的问题还有待进一步的研究探讨。

参 考 文 献

- 1 西北农学院, 华南农学院主编、农业化学研究法。北京: 农业出版社, 1980, 83
- 2 吉田昌一等著。北京市农业科学院作物研究所资料情报组译。水稻生理学实验手册。北京: 科学出版社, 1975, 36~38
- 3 汪宗立等。水稻耐盐性的生理研究。1、盐逆境下水稻品种间水分关系和渗透调节的差异。江苏农业学报, 1986, 2 (3): 1~11
- 4 张粹雯, 钠和钾离子的测定。A: 火焰光度法。见: 中国土壤学会农业化学委员会编。土壤农业化学常规分析方法。北京: 科学出版社。1984。216~217
- 5 赵可夫, 王韶唐主编。作物抗性生理。北京: 农业出版社, 1990, 285~290
- 6 翟凤林、曹鸣庆等编译。植物的耐盐性及其改良。北京: 农业出版社, 1989, 344~349
- 7 Arjunan A, Chandrasekaran S. Tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) in relation to salt uptake and yield. Indian J Plant Physiol, 1988, 31 (4): 403~406
- 8 Claassen N and Barber S A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. Plant Physiol, 1974, 54, 564~568
- 9 Epstein E. Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives. John Wiley. New York. 1972
- 10 Mchachlan K D, Kuang Yanhua and Miller W J. An assessment of the depletion technique for comparative measurement of phosphorus uptake in plants. Aust J Agric Res, 1987, 38, 263~277
- 11 Mengel K, Kirkby E A. Principles of plant nutrition. 3rd Ed. Int Botash Inst Bern Switzerland. 1982
- 12 Yeo A R and Flowers T J. Mechanisms of salinity resistance in rice and their role as physiological criteria in plant breeding. In: Staples R C, Toenniessen G H. eds. Salinity tolerance in Plant strategies for crop improvement. Wiley Interscience. New York. 1984. 151~170
- 13 Yeo A R and Flowers T J. Salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. Aust J Plant Physiol, 1986, 13, 161~173

STUDIES ON THE MECHANISMS OF SALT TOLERANCE IN RICE
III. COMPARISON OF KINETEC OF NA₂CO₃ ABSORPTION AND
TRANSLOCATION AMONG DIFFERENT GENOTYPES

Zheng Shaoling Yan Xiaolong Lian Zhaohuang

(Research Lab of Crop Nutrition and Fertilizer)

Abstract Kinetic studies were conducted to investigate differences in NaCl absorption and translocation among six rice genotypes in three pairs, each pair having similar general characters but marked differences in salt tolerance. The results revealed that, in low external NaCl concentration (0.1 mmol L^{-1}), Na⁺ absorption was a passive process, Na⁺ absorption velocity in salt tolerant genotypes was significantly lower than that in their salt-sensitive counterparts. chlorideion absorption was an active process, but no significant difference in absorption kinetic parameters between two genotypes in most pairs. In high external NaCl concentration (50 mmol L^{-1}), absorption velocity for both Na⁺ and Cl⁻ were higher in salt-tolerant genotypes than in their salt-sensitive counterparts. As for Na⁺ and Cl⁻ translocation from root to shoot, translocation rates for both ions were lower in salt-tolerant genotypes than in salt sensitive genotypes. The difference was even greater in high external NaCl concentration. The results presented above indicated that Na⁺ or Cl⁻ exclusion from the shoot of salt-tolerant genotypes involved both absorption and translocation control components. The two processes resulted in lower Na⁺ and Cl⁻ contents in the shoot, hence showing relatively higher salt tolerance.

Key words Salt tolerance; NaCl; Active absorption; Passive absorption; Ion translocation; Rice