植物营养与肥料学报 2005,11(2):218 - 223
Plant Nutrition and Fertilizer Science

不同硼效率棉花品种木质部和韧皮部汁液中矿质养分的差异

耿明建，吴礼树，曹享云，刘武定
(华中农业大学微量元素研究室,湖北武汉 430070)

摘要：溶液培养条件下研究硼对2个硼效率不同的棉花品种木质部、韧皮部中硼及其它矿质养分运输的影响。结果表明,缺硼使2个棉花品种木质部汁液硼含量及溢出量明显降低,低效品种降低幅度大于高效品种。供硼充足(0.5 mg/L)时,2个棉花品种木质部汁液中硼浓度均小于培养液中硼浓度;缺硼(0.002 mg/L)时,高效品种与低效品种木质部汁液硼浓度分别是培养液硼浓度的32.0和20.5倍。缺硼使2个棉花品种木质部汁液中钾、锰、铜、锌含量均升高,高效品种升高幅度较大;钙含量均降低,低效品种降低幅度较大;高效品种镁含量增高,低效品种降低。而2个棉花品种木质部各养分(钾、镁、钙、锰、铜、锌)溢出量均降低,低效品种降低更明显。无论在缺硼或供硼充足时,2个棉花品种韧皮部中硼浓度均极低,但韧皮部溢泌液中其它养分受缺硼影响品种间表现不同,高效品种韧皮部钾、镁、锰、铜溢出量升高,低效品种则降低;2个品种钙、锌溢出量均降低,低效品种降低幅度更大。

关键词：棉花；硼效率；木质部；韧皮部；养分
中图分类号：S562；945.12　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1008-505X(2005)02-0218-06

Differences in mineral nutrients content in xylem and phloem sap between cotton cultivars with different boron efficiency

GENG Ming-jian, WU Li-shu, CAO Xiang-yun, LIU Wu-ding
(*Lab. of Trace Elements, Huazhong Agric. Univ., Wuhan, Hubei 430070, China*)

Abstract: Boron deficiency is one of the most widespread of all micronutrient deficiencies. Plant response to boron deficiency varies widely among species or genotypes. In our past experiment, the differences were observed in boron content in shoots and distribution in different organs between B-efficient cultivar "9901" and B-inefficient one "9903". It has been proved that the phenomenon was in connection with different capacity of boron uptake between two cotton cultivars under boron deficiency. Bellaloui *et al* (1998) and Takano *et al* (2002) reported genotypic differences of boron efficiency in some species was attributed to different boron transport from roots to shoots. To further elucidate the mechanism of cotton genotypic differences, the transport of B and other mineral nutrients in xylem and phloem in two cotton cultivars with different B efficiency was studied under boron deficiency. The cotton seedlings were cultured in Hoagland solution, the 5-leaf-old seedlings were treated by 3 boron levels: 0, 0.002, 0.50 mg B per liter. The phloem and xylem exudation sap was collected after two weeks and the content of some mineral nutrients in the sap was determined by ICP-OES. Almost no boron was detected in cotton phloem sap at sufficient or insufficient boron supply, suggesting that B mobility in cotton was restricted. Boron concentration and exudation rate in xylem sap of two cotton cultivars were decreased at boron deficiency, but the trend was more obvious in B-inefficient cultivar. The B concentration in xylem sap of both cotton cultivars was lower than that of nutrient solution under sufficient boron supply (0.5 mg/L), but the contrary trend was found at a lower B supply (0.002 mg/L). B concentration in xylem sap for the efficient cultivar was up to 32 fold higher than in the nutrient solution and compared to 20.5 fold for the inefficient one. These suggest that there may be two different mechanisms for B translocation into xylem: a passive diffusion process plays an important role at sufficient B supply, but

收稿日期：2004-01-06　　**修改稿收到日期**：2004-04-12
基金项目：国家自然科学基金(39870520)；高等学校博士学科点专项基金(970404)资助。
作者简介：耿明建(1970—),男,河南唐河人,副教授,博士,主要从事植物营养学的教学与科研工作。

a concentration mechanism is involved at low B concentration. It seems that the latter mechanism works in B efficient cotton cultivar. The content of K, Mn, Cu and Zn in xylem sap in two cotton cultivars was increased at B deficiency, but with greater intensity in B efficient cultivar. The exudation rate of K, Mg, Ca, Mn, Cu and Zn in xylem sap of both cotton cultivars was cut down at B deficiency, the degree of reduction in B inefficient cultivar being greater than in B efficient one. When B was extremely insufficient, the exudation rate of K, Mg, Mn and Cu in phloem sap of B efficient cotton cultivar was raised, but depressed in B inefficient one. The exudation rate of Ca and Zn in phloem sap of both cultivars was decreased, but to greater degree in B inefficient one.

Key words: cotton; boron efficiency; xylem; phloem; mineral nutrients

硼在大多数植物韧皮部中难以移动,主要通过木质部运往地上部,在地上部的分配受蒸腾作用控制[1]。但近来发现,在光合作用初级运输物质为多元醇(如甘露醇、山梨醇等)的植物中,硼在韧皮部中可自由移动[2]。硼是目前已知在不同类型植物韧皮部中移动性相差最大的营养元素[3],不仅不同类型植物硼运输能力存在差异,同一植物不同品种也存在差异。Bellaloui 等[4]报道,硼低效芹菜品种"S48-51-1"与高效品种"Emerson"以及西红柿低效品种"Brittle"与高效品种"Rutgers"的根系向地上部运输硼的能力存在明显差异。Noguchi 等和 Takano 等[5-6]也认为,野生型拟南芥及其突变体 bor1-1 之间硼吸收能力及地上部硼含量不同是由于硼从根系向地上部运输能力差异引起。

我们前期研究发现,不同硼效率棉花品种对硼的吸收及硼在地上部含量与分配存在明显差异[7];这种现象与低硼条件下其根系活力不同有关[8],也可能与硼向上运输能力不同有关,但尚未证实。本研究以不同效率棉花品种为材料,收集木质部及韧皮部汁液,测定其中硼及其它矿质养分含量,探讨不同硼效率棉花品种养分运输的差异。

1　材料与方法

1.1　试验设计

溶液培养试验供试的 2 个硼效率不同的棉花品种是本研究室 1995～1999 年从 103 个陆地棉品种中筛选出来的[9],高效品种代号为"9901",低效品种代号"9903"。培养液采用 Hoagland 营养液,并在 Hoagland 营养液中添加无硼 Arnon 微量元素混合液 1 mL/L 及 0.1 mol/L $FeSO_4$ 与 0.1 mol/L EDTA-Na_2 混合液 1 mL/L,溶液中的硼根据处理的浓度不同单独添加。棉花种子于 2002 年 7 月 14 日温汤浸种,催芽后播于石英砂上,子叶展开 2 d 后,移栽于装有 15L 1/4 浓度培养液的长方形塑料盆(45cm × 30cm × 13cm)中。幼苗用脱脂棉固定在打孔的塑料泡沫板上,每盆一半空间用于栽培高效品种 6 株,另一半空间栽培低效品种 6 株(同一盆钵中栽种高效与低效品种,为消除养分浓度或其它环境条件差异对试验产生的影响)。预培养时溶液硼浓度设为 0.05 mg/L。8 月 8 日挑选生长一致的棉花幼苗用蒸馏水漂洗根系,进行不同硼浓度处理,即设 3 个硼水平:0、0.002、0.5mg/L,分别以 B1、B2、B3 表示,每个处理设 4 次重复,培养液更换为 1/2 浓度的营养液。8 月 22 日收集木质部及韧皮部汁液,测定其中硼及其它矿质养分含量。培养期间,容器外涂黑色油漆,防止光线射入;营养液每天通气,并补充损失水分,每 5d 更换一次营养液。

1.2　木质部及韧皮部汁液的收集

1.2.1　木质部汁液的收集　采用依靠植物根压自然收集法[10]。具体作法是:脱脂棉经稀盐酸、蒸馏水、去离子水清洗,烘干,取适量塞入干净的小塑料管,用塑料薄膜封住管口,并刺一小孔,称出小塑料管重量。将棉苗移至阴处,在距根基约 4 cm 处快速切断茎秆,用脱脂棉蘸去离子水快速擦洗切口并吸干表面水分,将茎断面自小孔插入小塑料管,并使茎断面与脱脂棉轻轻接触。10h 后取下小塑料管,称重,减去收集前重量,计算收集的木质部汁液量。用去离子水洗脱小塑料管中的脱脂棉,每个重复 6 株的洗脱液收集一起于 50℃浓缩,去离子水定容至 10 mL,测定其中矿质养分 B、K、Ca、Mg、Mn、Cu、Zn 等元素含量。

1.2.2　韧皮部汁液的收集　参照 King 等[11]的方法,将收集木质部汁液时切下的棉花幼苗地上部,用去离子水洗净茎切口并用脱脂棉吸干表面水分,3 株一起插入装有 15mL 25 mmol/L EDTA-Na_2 溶液的小塑料瓶中,放置于遮光密闭的容器中,保持相对湿度大于 95%,20℃下收集韧皮部汁液 24h,测定浸提液中矿质养分 B、K、Ca、Mg、Mn、Cu、Zn 等含量,计算单位时间棉花韧皮部渗出养分数量。木质部及韧皮部收集液中矿质养分含量用 ICP-OES 测定。

2 结果与分析

2.1 不同硼效率棉花品种木质部和韧皮部汁液中硼的差异

表1显示，硼充足(0.500mg/L)情况下，低效品种9903木质部汁液中硼浓度及单位时间溢出量均大于高效品种9901。缺硼显著降低2个棉花品种木质部汁液硼含量及溢出量，培养液中硼浓度为0 mg/L时，木质部汁液中未检测到硼。供硼0.002 mg/L时，高效品种9901木质部汁液硼含量及溢出量分别是正常硼处理的18.6%和17.5%；而低效品种仅占正常硼处理的9.7%和3.7%。说明低硼条件下高效品种通过木质部向上运输硼的能力明显高于低效品种。

表1还看出，正常供硼时，2个棉花品种木质部汁液中硼浓度均低于培养液中硼浓度，9901和9903的浓度因子(木质部汁液硼浓度与培养液硼浓度比值)分别是0.686和0.850，低效品种大于高效品种。低硼(0.002 mg/L)条件下，2个棉花品种木质部汁液中硼浓度均显著大于培养液中硼浓度，其浓度因子分别是32和20.5，高效品种9901明显大于低效品种9903。

另外，无论缺硼还是正常供硼条件下，2个品种棉花茎韧皮部汁液中硼含量均未检出，说明棉花茎韧皮部中硼含量极低，硼可能难以通过韧皮部运输。

表1 硼对2个棉花品种木质部汁液硼含量、溢出量及硼浓度因子的影响

Table 1 Effect of B on B content and exudation rate of xylem sap and concentration factor in two cotton cultivars with different B efficiency

培养液硼浓度 B content in solution (mg/L)	9901			9903		
	硼含量 Content (μg/g)	硼溢出量[1] Exudation rate [μg/(plant·10h)]	浓度因子[2] Concentration factor	硼含量 Content (μg/g)	硼溢出量 Exudation rate [μg/(plant·10h)]	浓度因子 Concentration factor
0	nd[3]	nd			nd	nd
0.002	0.064b	0.021b	32.0	0.041b	0.006b	20.5
0.500	0.343a	0.121a	0.686	0.425a	0.168a	0.850

1)溢出量=木质部养分含量×木质部溢出液重量，下同。Exudation rate is the product of B content in xylem sap and the weight of xylem sap, same as follows. 2)浓度因子是木质部汁液中硼含量与培养液中硼浓度的比值。Concentration factor is the ratio of B content in xylem sap to B content in nutrient solution. 3) nd—表示未检出 Means not detected at the detection limit.

2.2 硼对不同硼效率棉花品种木质部汁液中其它矿质养分的影响

缺硼使2个棉花品种木质部汁液中钾、锰、铜、锌含量均升高，高效品种9901升高幅度大于低效品种9903。4种养分含量B1较B3处理9901升高52.1%～216.0%，9903升高21.6%～99.8%；B2较B3处理9901升高20.4%～77.7%，9903仅升高2.9%～34.2%。硼对2个棉花品种木质部汁液钙、镁含量影响与其它元素不同。缺硼时，高效品种木质部汁液镁含量与其它元素一样，B1、B2处理比B3处理分别高58.4%、43.2%；但低效品种却降低，B1、B2处理比B3处理分别降低32.8%、33.2%。缺硼使2个棉花品种木质部汁液钙含量均降低，低效品种降低幅度大于高效品种，B1、B2处理分别比B3处理9901降低17.7%、19.5%；9903分别降低21.8%、21.2%(图1)。

从2个棉花品种木质部汁液养分溢出量(即单位时间内单株木质部向上运输养分量)看出(图2)，除高效品种B2处理的钾、镁有高于B3处理趋势外，2个棉花品种B1、B2处理的钾、镁、钙、锰、铜、锌均明显低于B3处理，B1处理又低于B2处理。低效品种木质部养分溢出量受缺硼抑制程度明显大于高效品种。B1处理与B3处理比较，高效品种9901上述6种养分溢出量降低幅度为38.3%～73.9%，低效品种9903则降低64.6%～92.1%；B2处理与B3处理比较，9901降低－36.9%～41.7%，9903为55.9%～85.7%。说明缺硼抑制棉花木质部养分向上运输，低效品种受抑制程度明显大于高效品种。

2.3 硼对不同硼效率棉花品种韧皮部汁液中其它矿质养分的影响

图3可知，2个棉花品种韧皮部汁液中钾、镁、锰、铜总量随缺硼变化的趋势相反。缺硼情况下，高效棉花品种单株单位时间内韧皮部汁液中钾、镁、锰、铜溢出量较正常施硼的B3处理增加，B1处理增

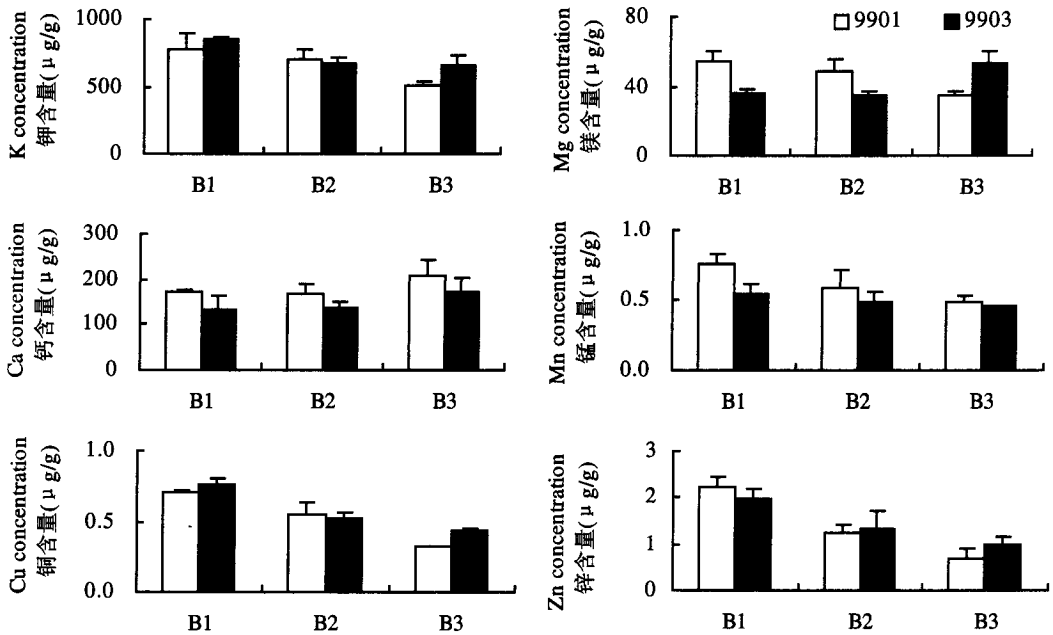

图 1　硼对不同硼效率棉花品种木质部汁液中某些矿质养分含量的影响

Fig.1　Effect of B on some mineral nutrients concentration of xylem sap in two cotton cultivars with different B efficiency

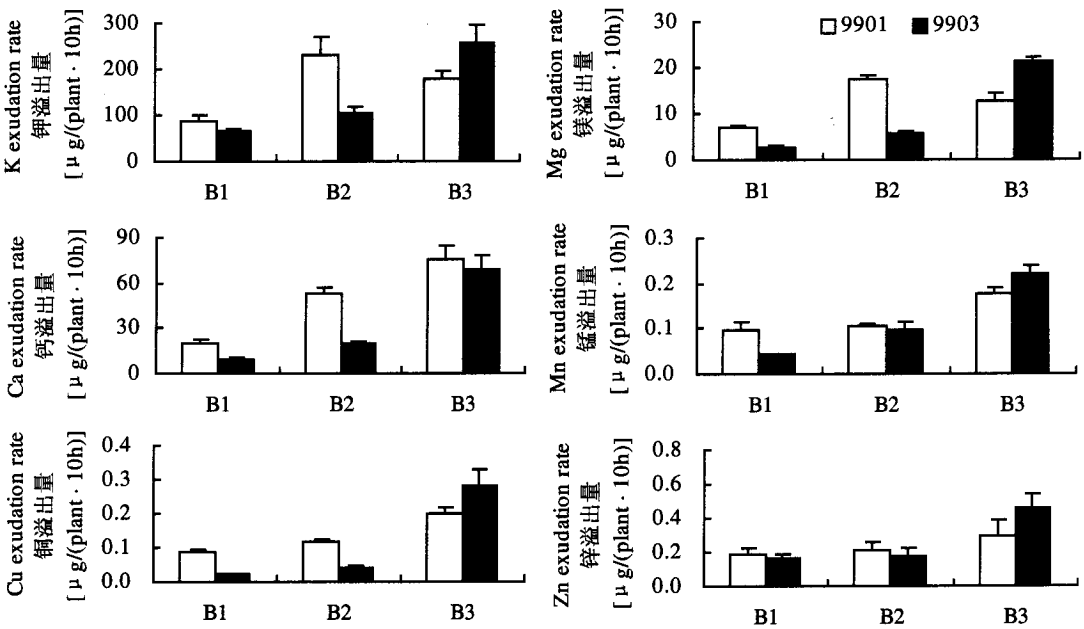

图 2　硼对不同硼效率棉花品种木质部汁液中某些矿质养分溢出量的影响

Fig.2　Effect of B on the exudation rate of some mineral nutrients in xylem sap in two cotton cultivars with different B efficiency

加幅度为 15.9%～78.2%,B2 处理增加幅度为 34.1%～118.6%;低效品种韧皮部汁液中上述 4 种养分溢出量一般降低,B1 处理降低更明显(降低幅度为 21.7%～68.4%),B2 处理除锰外其它养分溢出量也明显降低,但降低幅度较 B1 处理小(24.2%～32.4%)。缺硼使 2 个棉花品种韧皮部汁液中锌、钙溢出量均降低,B1 处理降低幅度(11.9%～61.5%)大于 B2 处理(5.0%～28.0%),高效品种的降低幅度(5.0%～42.2%)小于低效品种(27.1%～61.5%)。

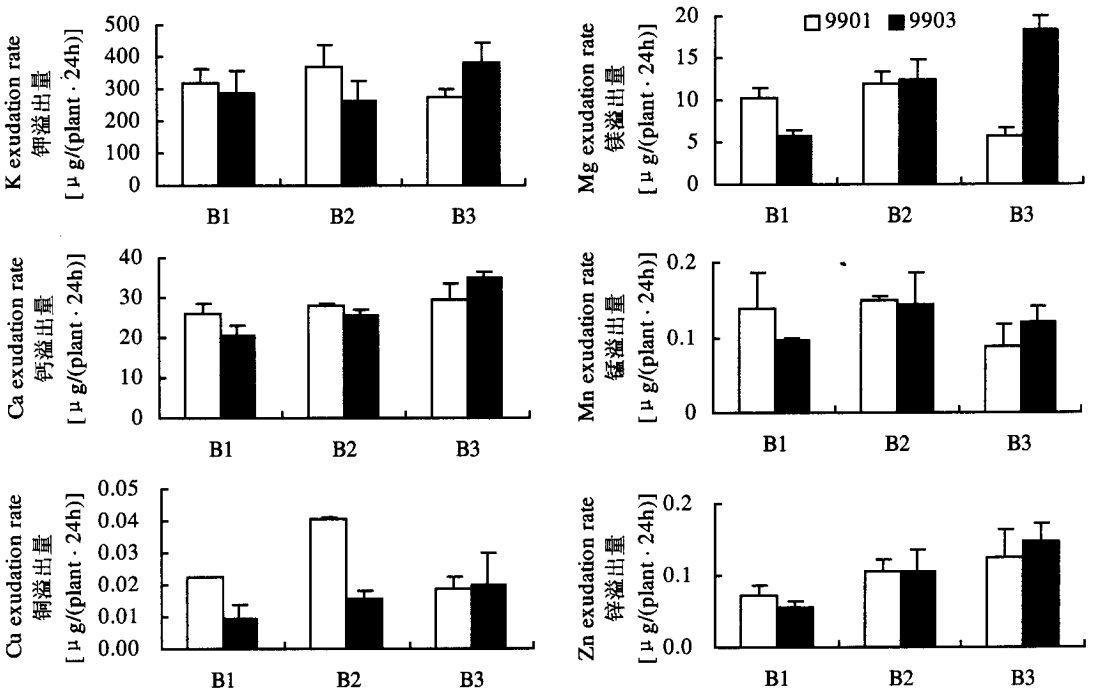

图3 硼对不同硼效率棉花品种韧皮部中某些矿质养分溢出量的影响

Fig.3 Effect of B on the exudation rate of some mineral nutrients of phloem sap in two cotton cultivars with different B efficiency

3 讨论

3.1 不同硼效率棉花品种硼长距离运输差异机制探讨

多数研究者认为,硼和钙一样都属于被动吸收的营养元素。在木质部中向上运输,主要受水分蒸腾作用控制,一旦卸载到"库"中,多被固定在质外体,很难再被激活进入韧皮部被植物再利用[1,12]。但近年来研究发现,低硼环境中,植物运输硼的机制与正常硼条件下可能不同。如正常供硼(100 μmol/L)时,向日葵木质部汁液中硼含量低于细胞液和环境硼含量,但低硼条件(1μmol/L)下,木质部汁液硼含量是环境硼含量的25倍[13],代谢抑制剂2,4-D及低温抑制这一现象,使木质部汁液硼含量降低[14]。Dannel等[15]通过硼稳定性同位素短期示踪试验研究指出,低硼条件下向日葵根系细胞中硼进入木质部可能有两条途径:1)在高硼或低硼环境中均发挥作用的被动扩散;2)受低硼诱导产生的"主动运输"(硼通过某种载体或通道蛋白逆浓度梯度进入木质部),后一种途径需要消耗能量,受代谢抑制剂或低温影响,随着环境中硼含量提高这种途径逐渐关闭。Noguchi等[5-6]报道,低硼环境中野生拟南芥木质部汁液中硼含量显著高于根系细胞液,突变体bor1-1表现不明显,他们推测低硼条件下2个拟南芥基因型硼进入木质部的机制可能存在差异;随后在根系细胞膜上发现了控制硼向木质部运输的"硼运载蛋白(Boron transporter)"。本试验表明,供硼充足时,木质部中硼含量低于环境硼含量,缺硼时(0.002 mg/L),木质部汁液硼含量均显著高于环境硼含量,但高效品种的浓度因子(32.0)明显大于低效品种(20.5)。由此推测,棉花根系细胞硼向木质部转运也可能包括上述两种途径。但低硼环境中不同硼效率棉花品种的硼浓度因子存在明显差异(相差0.56倍),这是由于两品种主动运输有关的载体或通道蛋白的数量或性质不同,还是其它未明的硼运输机制起作用尚需进一步研究。

Brown和Shelp[3]总结以往研究资料基础上提出,硼在大多数植物韧皮部中移动性很小,而在某些植物韧皮部中却能自由移动,是目前已发现的所有营养元素中惟一在不同类型植物韧皮部中移动性差异巨大的元素。根据本试验测定结果,缺硼或正常硼条件下2个棉花品种韧皮部汁液中均未检测到硼,说明硼在棉花韧皮部中含量极低,似乎难以通过韧皮部运输。但是,Shelp等[16]报道,即使在硼移动性很有限的嫩茎花椰菜及羽扇豆等活体的幼嫩器官韧皮部中,硼象其它元素一样,韧皮部含量高于木质部,韧皮部在向蒸腾作用较弱的幼嫩组织运输硼过程中发挥重要作用。他们通过同位素示踪试验研究

发现,花或果实等蒸腾作用弱的器官中^{10}B分布与既能在木质部运输又能在韧皮部运输的Rb相似,而与仅能通过木质部转运的Sr相差悬殊,并由此推断,根系吸收的硼在向幼嫩组织运输时,先通过木质部向上运输,在进入幼嫩组织前转入韧皮部,再通过韧皮部进入幼嫩组织。一旦环境缺硼,根系吸收硼量减少,木质部硼含量以及硼从木质部转入韧皮部的数量降低,导致幼嫩组织硼含量迅速降低,韧皮部硼含量及其向幼嫩组织运输量取决于当时根系从环境中吸收硼的能力。本试验在棉花韧皮部中没有检测出硼,是否与取样时切断了根系向上运输硼的木质部通道有关,棉花向幼嫩器官转运硼的方式是否与Shelp等报道的嫩茎花叶菜、羽扇豆等相似,需要进一步检查植株活体不同部位韧皮部与木质部中硼含量。

3.2 硼对不同硼效率棉花品种木质部、韧皮部其它矿质养分运输的影响

缺硼时,2个棉花品种木质部汁液中K、Mn、Cu、Zn等矿质养分含量一般均升高,可能与缺硼使木质部汁液中水分数量减少而引起的"浓缩效应"有关;单位时间内单株养分溢出量均减少,则与缺硼抑制根系对养分吸收以及向木质部转运有关。但是不同效率棉花品种受缺硼影响存在明显差异,缺硼使高效品种木质部汁液养分含量升高幅度大于低效品种,单位时间内单株养分溢出量降低幅度小于低效品种,可能是由于2个品种根系吸收养分能力[8]及养分从根系细胞向木质部转运能力受缺硼影响不同,也有可能是由于缺硼对2个品种输导组织结构和功能影响不同所致。本试验还发现,与其它元素不同,缺硼时2个棉花品种木质部汁液钙含量均降低,这种现象是否说明硼钙有着"特别"的关系,有待进一步研究。

缺硼情况下高效品种韧皮部矿质养分溢出量高于低效品种,可能与缺硼情况下2品种地上部生长及营养状况有关。高效品种地上部生长受缺硼抑制程度较低效品种小,累积养分量相对较高,其韧皮部结构和功能受缺硼伤害程度也可能相对较轻,因此从韧皮部切口溢出矿质养分数量比低效品种多。但是为什么缺硼情况下高效品种韧皮部溢出养分量升高,低效品种却降低,缺硼对不同硼效率棉花品种韧皮部养分运输影响是否存在某种特别的机制差异;硼对2个棉花品种韧皮部中各种养分运输影响的规律并非完全一致,高效品种韧皮部中钙、锌溢出量与低效品种一样,随环境供硼减少而降低,其原因尚需进一步探讨。

参考文献:

[1] Oertli J J, Richardson W F. The mechanism of boron immobility in plants [J]. Plant Physiol., 1970, 23: 108-116.

[2] Brown P H, Hu H. Phloem mobility of boron is species dependent: Evidence for phloem mobility in sorbitol rich species[J]. Annals of Botany, 1996, 77(5): 497-505.

[3] Brown P H, Shelp B J. Boron mobility in plants[J]. Plant and Soil, 1997, 193: 85-101.

[4] Bellaloui N, Brown P H. Cultivar differences in boron uptake and distribution in celery (*Apium graveolens*), tomato (*Lycopersicon esculentum*) and wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Plant and Soil, 1998, 198:153-158.

[5] Noguchi K, Dannel F, Pfeffer H *et al*. Defect in root-shoot translocation of boron in *Arabidopsis thaliana* mutant bor1-1[J]. J. Plant Physiol., 2000, 156: 751-755.

[6] Takano J, Noguchi K, Yasumori M *et al*. *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading[J]. Nature, 2002, 420 (6913): 337-340.

[7] 朱建华,耿明建,曹享云,等. 缺硼反应不同的棉花品种苗期对B、P、K、Ca、Mg的吸收和分配[J]. 华中农业大学学报,2001,20(2):134-137.
Zhu J H, Geng M J, Cao X Y *et al*. Uptake and distribution of B, P, K, Ca, Mg in cotton cultivars responding differently to B deficiency[J]. J. of Huazhong Agric. Univ., 2001, 20(2):134-137.

[8] 朱建华,耿明建,曹享云,刘武定. 硼对棉花不同品种根系吸收活力、根系分泌物和伤流液组分的影响[J]. 棉花学报,2001,13(3):142-145.
Zhu J H, Geng M J, Cao X Y, Liu W D. Effect of boron on root absorbing capability, the composition of root exudates and root bleeding sap of two cotton cultivars[J]. Cotton Sci., 2001, 13(3):142-145.

[9] 曹享云,宋世文,刘武定. 棉花品种对缺硼的敏感性及其硼效率的研究[J]. 华中农业大学学报,1996,15(6):559-562.
Cao X Y, Song S W, Liu W D. A study on the utilizing efficiency and B-deficiency susceptibility of different cotton cultivars [J]. J. of Huazhong Agric. Univ., 1996, 15(6): 559-562.

[10] Liang J, Zhang J. Collection of xylem sap at flow rate similar to in vivo transpiration flux[J]. Plant Cell Physiol., 1997, 38(12): 1375-1381.

[11] King R W, Zeevaart J A D. Enhancement of phloem exudation from cut petioles by chelating agents[J]. Plant Physiol., 1974, (53): 96-103.

[12] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants(2nd ed.)[M]. New York: Academic Press, 1995.

[13] Dannel F, Pffefffer H, Römheld V. Effect of pH and boron concentration in the nutrient solution on translocation of boron in the xylem of sunflower[A]. Bell R W, Reerkasem. Boron in soils and plants[C]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997, 193: 183-186.

[14] Pfeffer H, Dannel F, Römheld V. Are there two mechanisms for boron uptake in sunflower[J]. J. Plant Physiol., 1999, 155: 34-40.

[15] Dannel F, Pfeffer H, Römheld V. Characterization of root boron pools, boron uptake and boron translocation in sunflower using stable isotopes ^{10}B and ^{11}B[J]. Aust. J. Plant Physiol., 2000, 27: 397-405.

[16] Shelp B J, Kitheka A M, Vanderpool R A *et al*. Xylem-to-phloem transfer of boron in broccoli and lupin during early reproductive growth [J]. Physiologia Plantarum, 1998, 104: 533-540.