第2卷 第3期
1996年9月

植物营养与肥料学报
PLANT NUTRITION AND FERTILIZER SCIENCE

Vol.2 No.3
Sep. 1996

花生根系钙素吸收特性研究①

周 卫　　林 葆

（中国农业科学院土壤肥料研究所，北京　100081）

摘　要

运用电子探针、^{45}Ca示踪及水培方法研究花生根系钙素吸收特性，结果表明花生根伸长区与成熟区均可吸钙，二者吸钙量分别占吸钙总量的28.9%～34.7%和71.1%～65.3%。在供钙浓度为0～0.5mmol/L范围，根系钙素吸收符合Michaelis-Menten酶动力学模型。此时其完全受代谢控制，完整根Km值为0.0549mmol/L、Fmax为3.81nmol/(cm·h)；断离根Km为0.0534mmol/L、Fmax为3.79nmol/(cm·h)。此后随供钙浓度增加，其受非代谢因素影响越大。供钙浓度为2.0mmol/L时，代谢因素对吸钙总量的贡献为63.2%，而非代谢因素的贡献为36.8%。

关键词　花生根系　钙　吸收特性

钙主要通过根尖尚未形成凯氏带的质外体吸收，已为人们所承认[5]。但众多研究表明内皮层凯氏带并不完全阻碍钙的径向运输[1,7]，并且发现根系钙素吸收特性与供钙浓度有关。低浓度下钙的吸收受代谢控制；而高浓度下则与蒸腾速率呈线性关系[6,11]。也有的试验认为，钙素上运与代谢有关，但根系吸钙与之无关[8]。试验结果因方法和作物不同而异。花生以其需钙量大而引起人们的关注，但迄今对其根系吸钙特性并不十分了解。本研究旨在探讨花生各根段的吸钙能力，钙素吸收受代谢和蒸腾作用控制的程度以及比较断离根与完整根的钙素吸收特点和动力学过程等，以期从根系吸钙特性方面探明花生的钙素营养机制。

一、材料与方法

（一）供试品种：　大粒型花生鲁10号

（二）试验设计：

1. 实验材料与营养液的准备　将花生种子催芽后播种到石英砂盆中，到五叶期选取生长基本一致的植株进行试验。全部试验所用营养液均由缺钙霍格兰营养液和阿农微量元素营养液配制；各处理均采用$Ca(NO_3)_2$（或$^{45}CaCl_2$）设置供钙浓度，并用$NaNO_3$补充至霍格兰液的氮含量，除砂培外，每升培养液均加入0.1mL 3%H_2O_2提供氧。

2. 花生不同根段组织钙的分布　取上述材料进行砂培，设2个处理：(1)低钙：含Ca 0.2mmol/L营养液；(2)高钙：含Ca2.0mmol/L营养液。营养液由底部淹灌。于40℃下培养5天后取出植株，两处理各截取伸长区（距侧根尖0.1～0.2cm）和成熟区（距侧根尖4.1～4.2cm）两处根段，迅速冷冻（－196℃）后，经真空干燥并喷镀碳层，用EDAX－9100型X－射线能谱仪检测组织Ca、K峰。

① 本文承蒙褚天铎研究员指正，特此致谢！
收稿日期：1995－06－06

3. 花生不同根段对^{45}Ca的吸收　采用溶液培养对上述材料作^{45}Ca示踪。设置2种浓度，(1)低钙，含^{45}Ca 0.2 mmol/L营养液；(2)高钙：含^{45}Ca 2.0mmol/L营养液(剂量均为0.4mci/L)。每种浓度下设置3个处理：(1)伸长区进入营养液：将若干支侧根用透明胶粘扎使距根尖0～2cm根段排列整齐并以适当角度进入营养液；(2)成熟区进入营养液：切除距根尖0～2cm根段，在60℃下用蜡封闭切口，使成熟区总长度为40cm；(3)整个根进入营养液。各处理3次重复，营养液体积均为100mL，于25℃下吸收4小时后取出，70℃下烘干后磨碎，称50mg样品在低本底探侧仪上作放射性测量。

4. 抑制剂对花生根系钙素吸收的影响　取上述材料在无离子水中饥饿24小时后进行溶液培养，分完整植株根(完整根)和断离植株根(断离根)两部分进行。设置4个处理：(1)0.2mmol/L钙营养液；(2)0.2mmol/L钙营养液＋1mmol/L 2,4-DNP (2,4—二硝基酚)；(3)2.0mmol/L钙营养液；(4)2.0mmol/L钙营养液＋1mmol/L 2,4-DNP。在100mL处理液中培养2株(含钙0.2mmol/L)或5株(含钙2.0mmol/L)植株，3次重复。于25℃下培养4小时后取出，测定吸收前后溶液中Ca^{2+}浓度和体积的变化。

5. 花生根系钙素吸收的动力学　将上述材料在无离子水中饥饿24小时后作吸收实验，分断离根和完整根两组进行。Ca^{2+}初始浓度范围为0～5mmol/L，设置0，0.0125，0.025，……5.0mmol/L等14个处理，在100mL处理液中培养1～6株植株(以保证供钙浓度在一定范围内相对稳定，并使吸收量达到可检测水平)，3次重复。25℃下培养4小时后取出，立即测定吸收前后Ca^{2+}浓度和体积的变化。Ca^{2+}吸收速率用下式计算，以每小时每厘米根吸钙的纳摩尔数表示nmol/(cm·h)：

$$F=\frac{V_0C_0-V_1C_1}{tl}$$

F为吸钙速率，V_0和V_1分别为吸收前后溶液体积，C_0和C_1分别为吸收前后溶液浓度，l为根长，t为时间。将浓度和吸收速率拟合F—C曲线，求出Fmax和Km.

(三)测定方法　溶液Ca^{2+}浓度用原子吸收分光光度计测定。

二、结果与分析

(一)花生根组织钙素吸收特点

电子探针分析结果表明，供钙浓度较低(0.1mmol/L)时，从根际至中柱花生根伸长区和成熟区Ca、K峰均逐渐增加，呈逆浓度梯度分布(图1—A,B)，而高浓度(2.0mmol/L)下，上述部位由外而内Ca峰逐渐下降，K峰则与在低浓度中的分布趋势相似(图1—C,D)。目前K的主动吸收机制及K峰在根组织中呈逆浓度梯度分布已为实验证明(刘芷宇，1988)，与之比较可以得出供钙浓度较低时，根组织吸钙可能为主动过程，而高浓度下则出现被动吸收迹象。

表 1　抑制剂对根系钙素吸收速率的影响

Table 1　Effect of 2,4-DNP on Ca^{2+} absorption rate of peanut roots

供钙浓度 Concentration (mmol/L)	完整根 Intact roots			断离根 Excised roots		
	吸钙速率 Ca^{2+} absorption rate (nmol/(cm·h))		抑制率 Inhibition rate(%)	吸钙速率 Ca^{2+} absorption rate (nmol/(cm·h))		抑制率 Inhibition rate(%)
	CK	2,4-DNP		CK	2,4-DNP	
0.2	2.81	0.15	94.6	2.81	0.11	96.1
2.0	6.00	0.85	85.8	3.90	0.48	87.7

进一步研究表明，无论是断离根还是完整根，Ca素吸收均为代谢抑制剂2,4-DNP所抑制，低浓度下抑制率分别为96.1%和94.6%，高浓度下则抑制率下降(表1)。结合电子探针分析(图1)可以看出，根系钙素吸收受到代谢控制和外界条件影响，其中低浓度下以代谢控制为主；高浓度下除代谢作用外还明显受到外界因子如供钙浓度、凯氏带间隙及蒸腾作用的影响而出现被动吸收现象。

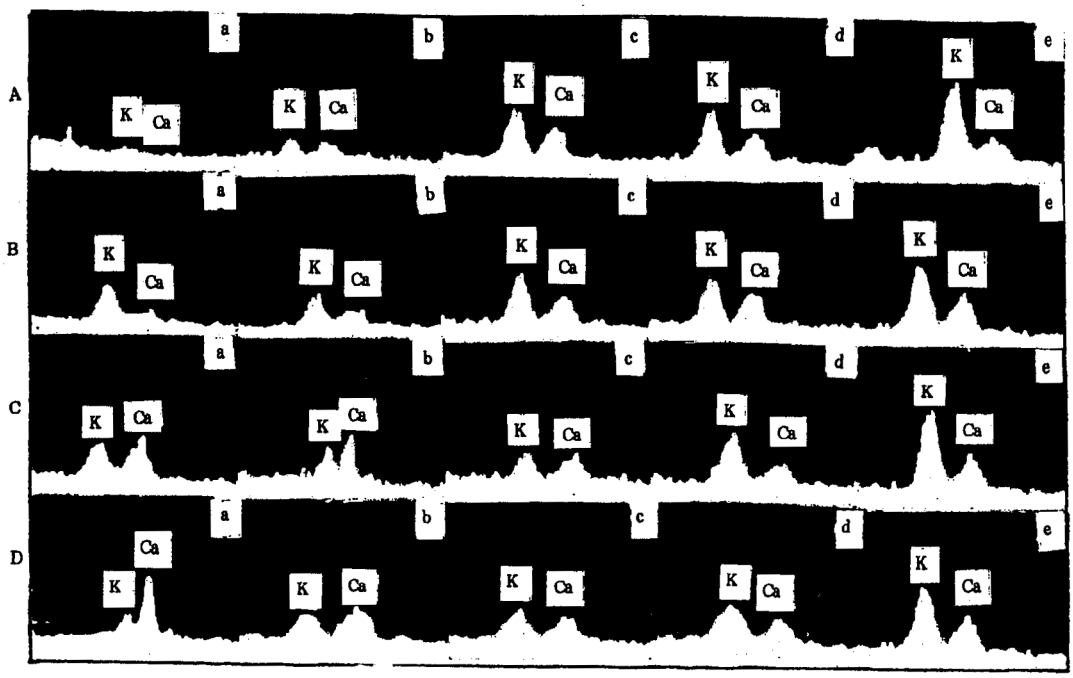

图1 供钙浓度对花生根段各层钙分布的影响

A：伸长区(0.2mmol/L) B：成熟区(0.2mmol/L) C：伸长区(2.0mmol/L) D：成熟区(2.0mmol/L)

a:根际 b:表皮层 c:皮层 d:内皮层 e:中柱

Fig.1 Effect of solution Ca concentration on distribution of calcium in elongation zone and mature zone

0.2mmol/L: A, Elongation zone B, Mature zone; 2.0mmol/L: C, Elongation Zone D, Mature zone

a: Rizosphere b: Epidermis c: Cortex d: Endodermis e: Stele

(二)花生不同根段的钙素吸收能力

从图1B,D可见，花生根成熟区内皮层没有出现明显钙峰；^{45}Ca示踪得出该根段吸钙速率为2.85～5.10nmol/(cm·h)。这表明花生根成熟区并不阻碍钙的径向运输。比较伸长和成熟区的吸钙速率可见，低浓度下成熟区大于伸长，而高浓度下则反之(表2)。这可能是由于低浓度下以代谢吸收为主，单位根长的表面积成熟区大于伸长区；高浓度下存在凯氏带的部分阻滞作用，使其吸钙速率低于伸长区。

由^{45}Ca示踪结果还可看出，在供钙浓度为0.2～2.0mmol/L范围内，五叶期的花生伸长区吸钙量占总量28.9%～34.7%，成熟区吸钙量占71.1%～65.3%(表2)。可见成熟区在花生钙素吸收中占重要地位。

表 2　花生不同根段钙素吸收速率及吸钙量

Table 2　Ca uptake through different root segments of peanut

部位 Segments	$[Ca^{2+}]$ 0.2mmol/L			$[Ca^{2+}]$ 2.0mmol/L		
	吸Ca速率 Ca uptake rate (nmol/(cm·h))	吸Ca量 Ca uptake mg/(plant·h)	%	吸Ca速率 Ca uptake rate (nmol/(cm·h))	吸Ca量 Ca uptake mg/(plant·h)	%
伸长区 Elongation zone	2.60	4.16	28.9	6.10	7.94	34.7
成熟区 Mature zone	2.85	10.24	71.1	5.10	18.32	65.3
整个根 Entire roots	2.80	14.40	100	6.00	28.60	100

表 3　花生根系钙素吸收动力学参数

Table 3　Dynamic parameters of Ca^{2+} absorption by peanut roots

项目 Item	Km (mmol/L)	Fmax (nmol/(cm·h))	Cmin (mmol/L)	R^2 (Michaelis-Menten)
完整根 Intact roots	0.0549	3.81	0.005	0.9878**
断离根 Excised roots	0.0534	3.79	0.005	0.9940**

(三)花生根系钙素吸收的动力学特征

1. Ca^{2+}浓度对花生根系Ca^{2+}吸收速率的影响　在供试浓度范围内，完整根和断离根二者的吸钙速率均表现出两条不同特征的曲线。供钙浓度在0～0.5mmol/L范围内，二者均符合Michaelis-Menten酶动力学模型；当供钙浓度由0.5增至5.0mmol/L时，完整根和断离根吸钙速率呈线性上升(相关系数r分别为0.9879和0.9940)，其中前者上升速度明显高于后者(图2)。这说明供钙浓度低于0.5mmol/L时，Ca^{2+}吸收受代谢控制，供钙浓度大于0.5mmol/L则受到非代谢作用影响。

2. Ca^{2+}吸收动力学参数　由图2可见，供钙浓度为0～0.5mmol/L时，断离根与完整根吸收曲线几乎重合，其中完整根Fmax为3.81nmol/(cm·h)，Km为0.0549mmol/L；断离根Fmax为3.79 nmol/(cm·h)，Km为0.0534mmol/L(表3)，二者数据十分接近。这也说明在该浓度范围内Ca^{2+}吸收主要与代谢有关。

3. 影响花生钙素吸收的因子及贡献率　基于上述结果可把根系钙素吸收分为代谢控制与非代谢控制。比较供钙浓度分别为0.2和2.0mmol/L处的吸钙量可见，低浓度(0.2mmol/L)下代谢控制吸钙量对吸钙总量的贡献为100%，即根系对钙的吸收几乎完全由代谢控制(表4)；而高浓度(2.0mmol/L)下，非代谢控制的吸钙量增加，其对吸钙总量的贡献率为36.8%。说明供钙浓度越大，Ca^{2+}吸收受外界条件的影响越大。

表 4 代谢与非代谢因子对根系钙素吸收的贡献率

Table 4 Contribution of different factors to Ca^{2+} uptake by peanut roots

供钙浓度 Concentration (mmol/L)	吸钙总量 Total uptake		代谢控制量 Uptake mediated metabolically		非代谢控制量 uptake mediated nonmetabolically	
	ng/(plant·h)	贡献率 Contribution (%)	ng/(plant·h)	贡献率 Contribution (%)	ng/(plant·h)	贡献率 Contribution (%)
0.2	302	100	302	100	0	0
2.0	660	100	417	63.2	243	36.8

吸钙总量=完整根的吸钙速率(F)×根长；

Total uptake = Ca absorption rate(F) of intact roots×roots length;

代谢控制量=断离根Fmax×根长；

Uptake mediated metabolically = Fmax of excised roots×roots length;

非代谢控制量=吸钙总量－代谢控制量。

Uptake mediated non-metabolically = total uptake - uptake mediated metabolically.

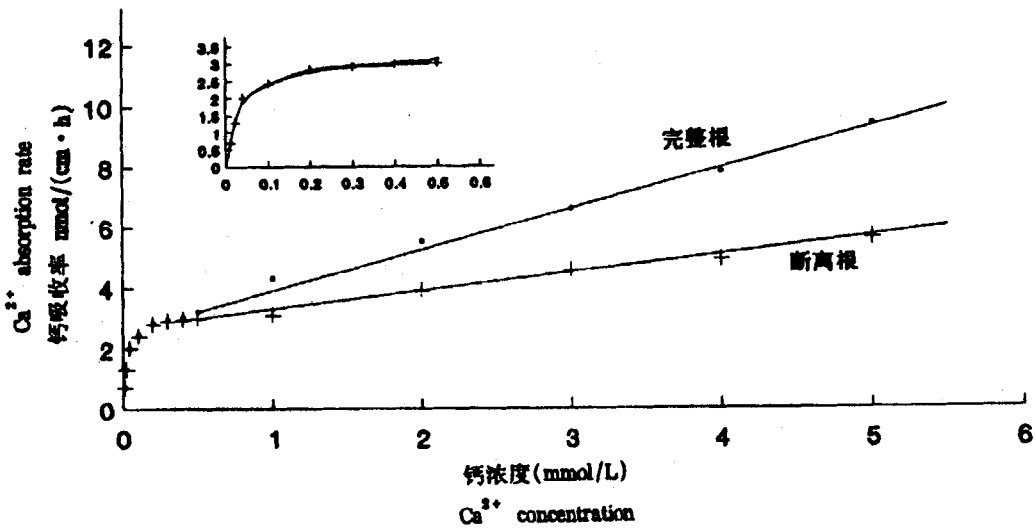

图2 花生完整根与断离根吸钙特征比较

Fig.2 Comparison of Ca^{2+} absorption rate between intact and excised root of peanut

三、讨 论

1. 内皮层凯氏带的形成对钙素吸收有阻碍作用[7]，但不同植物种类内皮层发育状况不同。Clarkson证明钙可以通过内皮层的通道细胞进入中柱[7]。刘芷宇指出，豆科植物内皮层细胞的次生壁内外向发育不均等，细胞间出现裂隙有利于Ca的进入；大豆根各层未见Ca的局部聚集，而玉米根则钙聚集在内皮层[1]。现已发现Ca可以自由通过皮层气生组织残存的细胞壁[9]。本研究表明，花生根成熟区具有较大的吸钙能力，这可能正是花生需钙量大的原因之一。

2. 根系吸钙机制因实验方法不同出现较大争议，既有吸收过程受代谢影响的结果[1,12,13]，又有不受代谢因子控制的报道[4,8]。我们的研究结果是在供钙浓度为0～0.5mmol/L范围内，其吸收只由代谢控制，此后增加供钙浓度，吸钙量明显受到非代谢因子的影响，这一结果与Barber的推测相似[6]。

3. 采用断离根和完整根作比较进行动力学研究，可较好地排除蒸腾作用的影响。但由于断离根地上部无钙库，根系吸钙强度随液泡钙积累的增加而迅速降低，这就要求一个较短的吸收期限。但时间太短，根系又难以达以稳定的吸钙状态[3]。因此本文将吸钙因子分为代谢控制和非代谢控制，计算结果并非实际贡献率而只能是表观贡献率。

参 考 文 献

1 刘芷宇等，1988：应用电子探针技术对植物根际和根内营养元素微区分布的探讨。植物生理学报，14(1)：23～28。

2 周卫，林葆等，1995：花生荚果钙素吸收机制。植物营养与肥料学报，1(1)：44～51。

3 夏荣基译(Nye, D. H.著)，1985：溶质在土壤一根系统中的运动。科学出版社，109～152。

4 张礼忠等译(Lauchli, A. 著)，1992：植物的无机营养。农业出版社，80～86。

5 曹一平等译(Marschner, H. 著)，1991：高等植物的矿质营养。北京农业大学出版社，35～36。

6 Barber S A, 1984: Soil nutrient bioavailability. New York, Wiley, 259～274.

7 Charkson D T et al., 1971: The tertiary endodermis in barley roots: Fine structure in relation to radial transport of ions and water. Planta. 96: 292～305.

8 Drew M C et al., 1971: Effect of metabolic inhibitors and temperature on uptake and translocation of ^{45}Ca and ^{42}K by intact bean plants. Plant Physiol., 48:426～432.

9 Drew M C et al., 1986: Radial movement of cation across aerenchymatous roots of *Zea mays* measured by electron robe Xray analysis. J. Exp. Bot. 37:823～831.

10 Ferguson I B et al., 1975: Ion transport and endoderminals suberization in the roots of *Zea mays*. New Phytol., 75:69～79.

11 Lazaroff N et al, 1966: Calcium and magnesium uptake by barley seedlings. Aust. J. Biol. Sci., 19:991～1005

12 Mass E V, 1969: Calcium uptake by excised maize roots and interaction with alkalic cations. Plant Physiol. 44:985～989.

13 Rasi F, 1989: Identification and characterization of the Ca^{2+}-ATPase which drives active transport of Ca^{2+} at plasma membrane of radish seedlings. Plant Physiol., 90:1429.

STUDY ON CHARACTERISTICS OF CALCIUM ABSORPTION BY PEANUT ROOTS

Zhou Wei Lin Bao

(Soil and Fertilizer Institute, CAAS, Beijing 100081)

Summary

The characteristics of calcium absorption by peanut roots was inverstigated by using ^{45}Ca trace technology, electron X-ray microanalysis and solution culture. It was found that calcium can be absorbed in either elongation zone or mature zone of peanut roots. of the total Ca uptake, 28.9%～37.4% was attributed to elongation zone, and other (71.1%～65.3%) to mature zone. When solution Ca concentration ranged from 0～0.5 mmol/L, Ca uptake could completely mediated by metabolism, and the relationship between Ca^{2+} absorption rate and its concentration could be described by Michaelis-Menten dynamics model, where Km was 0.0549mmol/L and Fmax was 3.81nmol/(cm · h) Nonmetabolic effect of Ca absorption appeared or increased with the increase of Ca^{2+} concentration. When solution Ca concentration was 2.0mmol/L, 63.2% of Ca uptake was metabolically mediated, and 36.8% was mediated by nonmetabolic factors.

Key words Peanut roots Calcium Characteristics of absorption