植物营养与肥料学报 2012,18(1):1-9
Plant Nutrition and Fertilizer Science

不同温度型小麦 K^+ 吸收动力学特征及其盐胁迫效应

张纪涛[1,2,3], 韩 坤[1,2], 王林权[1,2*], 李 翠[4]

(1 西北农林科技大学资源环境学院,陕西杨凌 712100; 2 农业部西北植物营养与农业环境重点实验室,陕西杨凌 712100; 3 山西省农业科学院现代农业研究中心,山西太原 030031; 4 西北农林科技大学园艺学院,陕西杨凌 712100)

摘要: 本试验采用吸收动力学方法结合药理学方法,研究了 NR9405(暖型)、小偃六号(中间型)、RB6 和陕 229(冷型)等 4 种不同温度型小麦幼苗(14 d)K^+ 的高亲和和低亲和吸收特征。结果表明:1)在 0～50mmol/L 的 K^+ 浓度范围内,K^+ 吸收可分为 0～1 和 1～50mmol/L 两个阶段,均可用米氏方程描述;2)对于高亲和吸收系统(0～1 mmol/L),冷型小麦具有高的饱和吸收率 I_{max}[42.46～43.12 μmol/(h·g),RDW]和亲合系数 K_m(0.430～0.432 mmol/L),暖型小麦(NR9405)和小偃六号具有较低的 I_{max}[33.57～35.38 μmol/(h·g),RDW]和 K_m(0.332～0.353 mmol/L),抑制低亲和系统后增加了 4 种小麦的高亲和转运载体数量,降低了冷型小麦对 K^+ 的亲和力,但对 NR9405 和小偃六号的 K_m 值影响较小;3)抑制高亲和吸收后,低亲和系统的 I_{max} 和 K_m 均增加;4)在盐胁迫下,K^+ 高亲和和低亲和吸收系统均受到抑制,小麦幼苗 K^+ 吸收能力均显著降低,暖型小麦 NR9405 和小偃六号的高亲和系统 K_m 几乎不受盐胁迫的影响,而冷型小麦的 K_m 值因盐胁迫而降低。因此,在盐胁迫下高亲和吸收系统的稳定性可能是影响暖型小麦耐盐性的一个重要因素。这对小麦耐盐性研究及耐盐品种选育均具有一定的指导意义。

关键词: Na^+ 胁迫; K^+ 吸收动力学; K^+ 高亲和吸收; K^+ 低亲和吸收; 温度型小麦

中图分类号: Q 945.12; S512.1+1　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1008-505X(2012)01-0001-09

K^+ absorption kinetics of wheat cultivars with different canopy temperature and salt tolerance

ZHANG Ji-tao[1,2,3], HAN Kun[1,2], WANG Lin-quan[1,2*], LI Cui[4]

(*1 Resource and Environment College, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Key Laboratory of Plant Nutrition and the Agri-environment in Northwest China, Ministry of Agriculture, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 Modern Agricultural Research Center, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan, Shanxi 030031, China; 4 Horticulture College, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China*)

Abstract: The absorption kinetics and pharmacology method were employed to study the effect of Na^+ on regulation of K^+ transporter systems characteristics using wheat genotypes with different canopy temperature. The wheat cultivars in this study included a warm climate cultivar (cv. 'NR9405'), a moderate climate cultivar (cv. 'Xiaoyan No. 6'), and two cold climate cultivars (cv. 'RB6' and cv. 'Shaan229'). The results indicated that the dynamics of K^+ uptake by wheat seedlings in the 0 to 50 mmol/L K^+ treatment could be divided into two phases. The first phase consisted of higher affinity transport (HAT) of K^+ whereas the second phase consisted of lower affinity transport (LAT). The K^+ absorption velocity curves of both phases were best described by Michaelich-Menten equations. The I_{max} and K_m of higher affinity transport were higher in both cold climate cultivars than in the moderate climate and the warm climate cultivars. This indicated that the K^+ affinity capacities of Xiaoyan No. 6 and NR9405 were higher than those of RB6 and Shaan229. When the LATS was inhibited, the number of K^+ carriers increased in all four wheat cultivars, but the affinity capacity in the cold climate cultivars declined, but did not in

收稿日期: 2011-08-09　　**接受日期:** 2011-11-03

基金项目: 国家自然科学基金(30571085); 西北农林科技大学创新团队项目(2010)资助。

作者简介: 张纪涛(1986—),男,河北河间人,硕士研究生,主要从事植物营养及耐盐生理研究。Email: zhangjitao_xn@126.com

* 通讯作者 E-mail: linquanw@yahoo.com.cn

other two cultivars. The I_{max} values of the LAT system ranged from 183 to 253 μmol/(h·g), RDW and the K_m values ranged from 20 to 30 mmol/L. When the HATS were inhibited, the I_{max} and K_m of the LATS increased, indicating that number of carriers had increased but the affinity capacity of the carriers had decreased. Salt stress inhibited the absorption and transport capacity of K^+ by the HAT and LAT systems in all four cultivars. The K_m values of the HAT system in NR9405 and Xiaoyan No. 6 were almost unaffected by Na^+ stress. In contrast, Na^+ stress reduced the K_m values of the HAT system in the cold-climate genotypes. This indicates that the HAT system of salt tolerant plants are stable. This finding has important implications for understanding the molecular mechanism of plant salt tolerance and nutrient uptake.

Key words: salt stress; K^+ absorption kinetics; K^+ high affinity transporter; K^+ low affinity transporter; wheat cultivars with different canopy temperature

盐渍化是影响农业生产的主要非生物胁迫因素之一。盐胁迫主要通过渗透胁迫、离子毒害和营养失衡等抑制植物生长或导致植物死亡,这些危害均与植物对 Na^+ 等盐分离子的吸收累积有关[1-3]。K^+ 是植物必需的大量元素,也是植物体内含量最多的阳离子,对植物的渗透调节、体内营养物质转运、光合作用等许多生理生化反应起重要的作用。植物根系对 K^+ 的吸收可以分为两种机制:由根细胞膜上的转运载体介导的高亲和吸收途径(外界 K^+ 浓度在 0～1mmol/L)和由离子通道等介导的低亲和吸收途径(1～50mmol/L),其中高亲和吸收过程符合米氏方程,而低亲和吸收过程符合线性关系[4-5]。

K^+、Na^+ 理化性质相似,Na^+ 可以竞争 K^+ 的根系吸收转运位点,影响 K^+ 的吸收和植物体内 K^+ 的含量,在细胞内可以竞争 K^+ 的结合位点,影响代谢过程[6]。植物细胞内高的 K^+/Na^+ 比值,是评价植物耐盐性的重要指标,植物维持 K^+/Na^+ 比主要依赖于定位于细胞膜和液泡膜上的转运系统,包括 K^+、Na^+ 的选择性和非选择性转运系统。关于 Na^+ 对 K^+ 吸收的影响主要有以下几种报道:Rubio 等[7] 小麦试验表明,在较低的 Na^+ 浓度范围内(μmol/L 水平),Na^+ 刺激 K^+ 吸收;同样 K^+ 也刺激 Na^+ 的吸收;但高浓度 Na^+(>10～100mmol/L)抑制 K^+ 吸收。Rains 和 Epstein[8] 在大麦上的研究发现,高亲和 K^+ 吸收系统不为 Na^+ 抑制,而低亲和 K^+ 吸收系统则被 Na^+ 抑制。但 Niu 等[9] 认为 K^+ 高亲和吸收系统和低亲和吸收系统都受 Na^+ 胁迫的调控,外部高浓度 Na^+ 或者低浓度 K^+ 都会促进高亲和系统而抑制低亲和系统的吸收。

张嵩午等[10] 根据冬小麦灌浆结实期冠层温度,将小麦分为冷型、暖型和中间型三种。研究[11-13] 表明,不同温度型小麦在光合能力、氮素营养和抗旱性等方面存在很大差异;赵旭等的试验研究表明,不同温度型小麦幼苗的耐盐能力差异显著,主要是由于 Na^+ 和 K^+ 吸收能力的差异所致[14-15]。李青松进一步研究了 Na^+ 的吸收动力学特征,表明不同温度型小麦间 Na^+ 的吸收差异显著[16],但对其 K^+ 的吸收动力学特征未见报道。为进一步明确不同温度型小麦的 K^+ 吸收特征,以及盐胁迫对 K^+ 吸收动力学特征的影响,本试验通过吸收动力学方法和药理学方法研究了不同温度型小麦 K^+ 吸收动力学特征,这对揭示不同温度型小麦钾营养特征和耐盐性差异性的内在机制具有重要的理论意义。

1 材料与方法

1.1 材料培养

供试小麦品种为 NR9405(暖型)、小偃六号(中间型)、RB6 和陕 229(冷型)4 个温度型。挑选大小一致、饱满的种子用 10% 的次氯酸钠(NaClO)消毒 10 min,再用无菌水冲洗干净,并浸种 12～24 h,然后将吸胀种子均匀播种于倒置的塑料筐底部,塑料筐底正好浸没于水中,在 ZPW－350 型智能植物培养箱内黑暗催芽,设置温度为 25℃,湿度为 80%。待种子萌发后,更改培养温度为昼 25℃/夜 22℃,光照为 7430/0 Lx,湿度 50 %,发芽后 7d 更换为 1/4 的 Hoagland 营养液继续培养,3d 后更换为 1/2 Hoagland营养液。发芽后每天用微型气泵(银湖牌,SP－780 型,中山市日胜电器制品有限公司生产)通气,上午下午各 1h,取 14d 苗龄的长势良好、均匀一致的幼苗,用于试验材料。

1.2 试验内容与方法

将选取的小麦幼苗,去掉胚乳,用 0.2 mmol/L $CaSO_4$ 的溶液把根冲洗干净,转移到缺钾营养液中。营养液组成如下:5mmol/L $Ca(NO_3)_2$、2mmol/L $MgSO_4$、5mmol/L $Ca(H_2PO_4)_2$ + 阿农微量元素配方[17],饥饿处理 48 h 。

1.2.1　K^+吸收动力学研究　试验 K^+浓度梯度设置 0.05、0.1、0.2、0.3、0.4、0.5、0.6、0.7、0.8、0.9、1.0、2.0、3.0、4.0、5.0、6.0、7.0、8.0、9.0、10.0、11.0、12.0、13.0、14.0、15.0、20.0、30.0、40.0、50.0 mmol/L 29 个 K^+浓度,KCl 作为 K^+源,支持电解质溶液为 0.2 mmol/L 的 $CaSO_4$。每瓶[100 mL 的聚酯(PET)棕色塑料瓶]加入 100 mL 处理液,放置 5 株幼苗,使根系全部浸入到处理液中,用脱脂棉和瓶塞固定于棕色塑料瓶中,并用 parafilm 封口膜密封培养,密封后称取瓶总重(W_0)。培养条件设置为:温度 25℃/22℃,光照 5000 Lx,湿度 50%;准确培养 24 h 后测定相关指标。吸收结束后称取瓶总重(W_1),然后马上取出幼苗,将幼苗根系与地上部分分开,75℃烘干 48 h 后称取根干重(Root dry weight, RDW)。剩余吸收液中 K^+浓度(C_1)用日立 AA320 型原子吸收分光光度计测定。每个处理重复 3 ~ 4 次。

1.2.2　Na^+对 K^+高亲和吸收动力学特征的影响　试验 K^+浓度梯度设置 0、0.05、0.1、0.2、0.3、0.4、0.5、0.6、0.7 、0.8、0.9 和 1.0 mmol/L 12 个水平;Na^+的浓度设为 0、50 和 100 mmol/L 3 个浓度水平;支持电解质溶液为 0.2 mmol/L $CaSO_4$,为抑制低亲和系统的参与,加特异性低亲和系统抑制剂 TEA[18](四乙基氯化铵,使用浓度为 1.0 mmol/L)。幼苗处理、培养条件同 1.2.1 所述,处理 6 h 后用与 1.2.1 中相同的方法测定相关数据。

1.2.3　Na^+对 K^+低亲和吸收动力学特征的影响　试验 K^+浓度梯度设置 1.0、2.0、3.0、4.0、5.0、6.0、7.0、8.0、9.0、10.0、11.0、13.0、15.0、20.0、25.0、30.0、35.0、40.0、45.0、50.0 mmol/L 20 个水平;Na^+的浓度设为 0、100 和 150 mmol/L 3 个浓度水平;支持电解质溶液为 0.2 mmol/L $CaSO_4$,为抑制高亲和系统的参与,加高亲和系统抑制剂 NEM[4]($C_6H_7NO_2$,N - 乙基顺丁烯二酰亚胺,N - Ethylmaleimide;使用浓度为 0.5mmol/L)。幼苗处理、培养条件同高亲和吸收过程,处理 48 h 后用 1.2.1 中方法测定相关数据。

1.2.4　Na^+对 K^+累积的影响　试验设 0、0.5、1、5、15mmol/L 5 个 K^+浓度和 0、50、100、150 mmol/L 4 个 Na^+浓度,共 20 个处理组合。以 1/2 Hoagland 营养液为基液,调节处理液 pH 在 6.5 ~ 6.8。培养方法与条件同 1.1,每培养 2d 更换一次培养液,4d 后取出幼苗测定地上部组织 K^+含量。每个处理重复 4 次。

1.3　数据处理

参数计算: 1) K^+实际吸收速率为

$$I = \frac{C_0 \times V_0 - C_1 \times V_1}{RDW \times t} \quad (1)$$

式中: C_0 是指处理液初始 K^+浓度;C_1 为吸收结束时剩余吸收液中 K^+浓度;V_1 指吸收结束后剩余吸收液体积,$V_1 = V_0 - (W_0 - W_1)/\rho_{水}$。

2) 使用 Oringin 8.0 根据 Nielsen 等[19-20]的方法进行 K^+高亲和吸收米氏方程的拟合,同时得到 I_{max}(最大吸收速率)、K_m(亲和系数,吸收速率为 I_{max}的 1/2 时介质 K^+浓度,反映植物根系对离子的亲和力)、C_{min}(K^+吸收补偿点,吸收速率为 0 时的介质中 K^+浓度,反映植物的耐低钾能力)值。根据式 2) 和 3) 分别进行高亲和与低亲和吸收动力学方程拟合与相关吸收特征值的计算。

$$I = \frac{I_{max} \times (C_0 - C_{min})}{K_m + C_0 - C_{min}} \quad (2)$$

$$I = \frac{I_{max} \times C_0}{K_m + C_0} \quad (3)$$

文中所有数据使用 Excel 2007 进行计算处理,Oringin 8.0 拟合并作图。

2　结果与分析

2.1　不同温度型小麦 K^+吸收动力学特征

由图 1 可以看出,随介质中 K^+浓度的增加,不同温度型小麦幼苗 K^+吸收速率逐渐增加,在 0 ~ 1 mmol/L 的浓度范围内,吸收速率与介质 K^+浓度的关系符合米氏方程。从表 1 可以看出,冷型小麦陕 229 和 RB6 的最大吸收速率(I_{max})为 42 ~ 44 μmol/(h·g), RDW;暖型小麦 NR9405 和中间型小麦小偃六号为 33 ~ 36 μmol/(h·g), RDW。这说明,供试的冷型小麦单位根干物质 K^+转运载体数量或转运容量高于暖型小麦。

亲和系数(K_m)表示根细胞膜上转运载体与 K^+的亲和性,该值越小,说明转运体与离子的亲和能力越大,选择吸收性能力越强。本研究表明,冷型小麦陕 229 和 RB6 的 K_m 值为 0.43 mmol/L;暖型小麦 NR9405 和中间型小偃六号为 0.33 ~ 0.36 mmol/L。可见,暖型小麦幼苗根系高亲和载体与 K^+亲和性高于冷型小麦。

在 1 ~ 50 mmol/L 浓度范围内,四种小麦的 I_{max} 值在 183 ~ 253 μmol/(g·h), RDW 之间,品种间差异较大,依次表现为: 小偃六号 < 陕 229 < NR9405 < RB6。小偃六号与陕 229 的 K_m 值较小,在 20 mmol/L

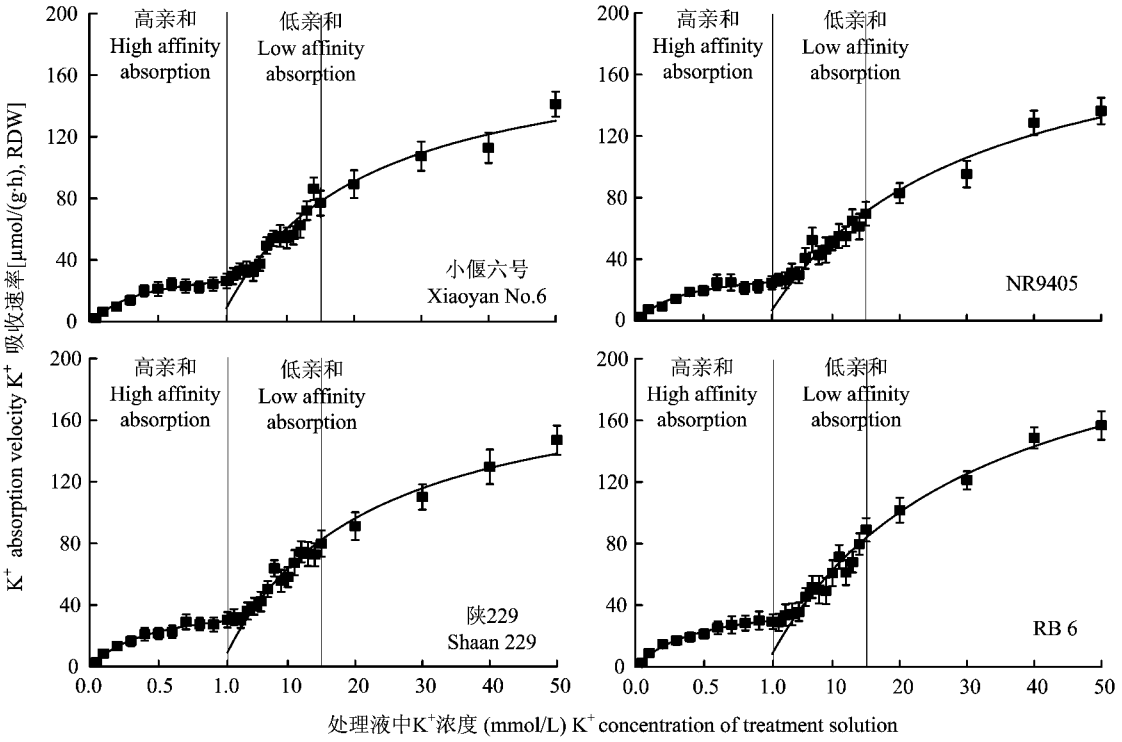

图1 不同温度型小麦 K^+ 吸收动力学曲线

Fig.1 K^+ absorption kinetics curves of wheat genotypes with different canopy temperatures

[注(Note):图中数据是3次重复的平均值 The data was mean of 3 replicates, and bars represented SD of means.]

表1 不同温度型小麦幼苗 K^+ 吸收动力学参数

Table 1 K^+ absorption kinetics parameters of wheat genotypes with different canopy temperature types

品种 Cultivar	吸收液中 K^+ 浓度(mmol/L) K^+ concentration in absorption solution	吸收动力学参数 Kinetic parameters		
		I_{max} [μmol/(g·h), RDW]	K_m (mmol/L)	C_{min} (mmol/L)
NR9405	1	33.57	0.332	0.0231
	1～50	213.33	30.350	
小偃六号	0～1	35.38	0.353	0.0299
Xiaoyan No.6	1～50	185.73	20.899	
陕229	0～1	42.46	0.430	0.0100
Shaan 229	1～50	197.93	21.218	
RB6	0～1	43.13	0.432	0.0102
	1～50	252.37	30.378	

左右,而NR9405和RB6较高在30 mmol/L左右。

2.2 Na^+ 对不同温度型小麦 K^+ 高亲和吸收的影响

在0～100mmol/L的 Na^+ 条件下,吸收动力学过程符合米氏方程,说明盐胁迫不改变高亲和吸收系统的基本特征(图2)。

由表1和表2可见,抑制低亲和吸收系统后,非盐条件下小偃六号和NR9405的 I_{max} 值分别为43.016和44.189 μmol/(h·g), RDW;两种冷型小麦陕229和RB6的 I_{max} 值均达到60 μmol/(h·g), RDW以上,显著高于暖型小麦NR9405和中间型小麦小偃六号。这说明,抑制低亲和吸收途径有利于增加4种小麦的 K^+ 的高亲和转运载体数量或转运容量。

抑制低亲和吸收系统后,两种冷型小麦 K_m 值显著增加,均达到0.6 mmol/L以上,而小偃六号和NR9405的 K_m 值几乎没有变化,为0.35～0.37mmol/L。说明暖型小麦NR9405和中间型小偃六号的 K^+ 高亲和转运载体对 K^+ 的亲和性不受低亲和吸收系统的影响,而冷型小麦的 K^+ 高亲和吸

收系统受低亲和吸收系统影响。

由图 2 和表 2 可见,50 ～ 100mmol/L 的 Na^+ 降低了高亲和 K^+ 的吸收速率,但对不同品种的影响程度不同。50 mmol/L 的 Na^+ 对暖型小麦 NR9405 的 I_{max} 影响最大,降低达 29%;陕 229 降幅仅为 12%;100mmol/L Na^+ 对小偃六号的 I_{max} 影响最小,降幅为 37%,对 RB6 的 I_{max} 影响最大,降幅达 60%。

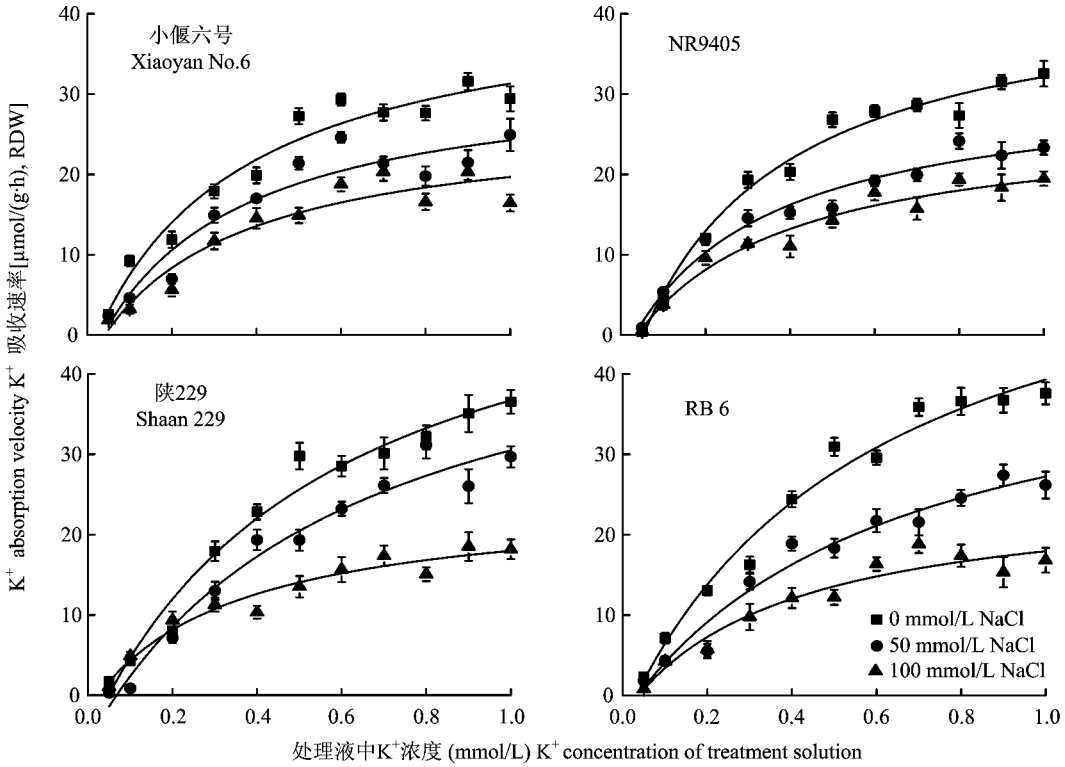

图 2　Na^+ 对不同温度型小麦 K^+ 高亲和吸收的影响

Fig. 2　Effect of Na^+ on K^+ high affinity absorption of wheat genotypes with different canopy temperatures

[注(Note): 图中数据是 3 次重复的平均值 The data was mean of 3 replicates, and bars represented SD of means.]

表 2　Na^+ 对不同温度型小麦 K^+ 高亲和吸收动力学特征参数的影响

Table 2　Effect of Na^+ on K^+ high affinity absorption kinetics character parameters

品种 Cultivars	Na^+ 浓度 Na^+ contentration (mmol/L)	吸收动力学参数 Kinetic parameters		
		I_{max} [μmol/(g·h), RDW]	K_m (mmol/L)	C_{min} (mmol/L)
NR9405	0	44.189	0.355	0.053
	50	31.486	0.347	0.032
	100	26.773	0.371	0.038
小偃六号 Xiaoyan No. 6	0	43.016	0.365	0.023
	50	32.928	0.344	0.037
	100	26.933	0.354	0.041
陕 229 Shaan 229	0	60.288	0.610	0.048
	50	52.944	0.686	0.068
	100	24.527	0.355	0.023
RB6	0	64.509	0.620	0.031
	50	46.135	0.669	0.035
	100	25.576	0.410	0.037

50 ～ 100 mmol/L 的 Na^+ 胁迫对暖型小麦 NR9405 和中间型小麦小偃六号的 K_m 值影响较小，K_m 值在 0.34 ～ 0.38mmol/L 之间。而 100 mmol/L 的 Na^+ 则降低了冷型小麦的 K_m 值，降低程度达 33%～42%。这表明，盐分离子的存在，影响了根系 K^+ 高亲和转运载体的选择性和亲和性，不同温度型小麦的反应不同。NR9405 和小偃六号的 K^+ 高亲和载体对 K^+ 的亲和性受盐胁迫影响较小，而盐胁迫可以提高冷型小麦对 K^+ 的亲和性。

2.3 Na^+ 对不同温度型小麦 K^+ 低亲和吸收的影响

2.3.1 高亲和吸收途径对不同温度型小麦 K^+ 低亲和吸收动力学特征的影响 由图 3 和表 3 可以看出，在非盐胁迫条件下，K^+ 吸收速率与介质 K^+ 浓度变化的关系符合米氏方程。抑制高亲和吸收系统后，4 种小麦的 I_{max} 值在 314 ～ 440 μmol/(h·g)，RDW 之间，而 K_m 值在 29 ～ 55 mmol/L 之间，均显著高于未抑制高亲和吸收系统的测定值（见表 1）。说明抑制高亲和吸收系统提高 4 种小麦的 K^+ 低亲和吸收途径的载体表达或转运容量，但降低了其对 K^+ 的亲和性。

2.3.2 Na^+ 对不同温度型小麦 K^+ 高亲和吸收动力学特征的影响 使用 Origin 进行曲线拟合结果表明，在 100 ～ 150 mmol/L Na^+ 存在下的四种小麦的 K^+ 低亲和吸收过程不符合米氏方程，只能用线性描述（图 3）。这说明，Na^+ 的存在改变了小麦 K^+ 的低亲和运输蛋白及其吸收方式。

在 100 ～ 150 mmol/L Na^+ 处理下，在一定的 K^+ 浓度范围内（约 1 ～ 3 mmol/L 内），K^+ 吸收速率表现为负值，说明 K^+ 的外流速率大于吸收速率。这可能由于加入了高亲和吸收系统的抑制剂，导致高亲和吸收减少或消失所致。

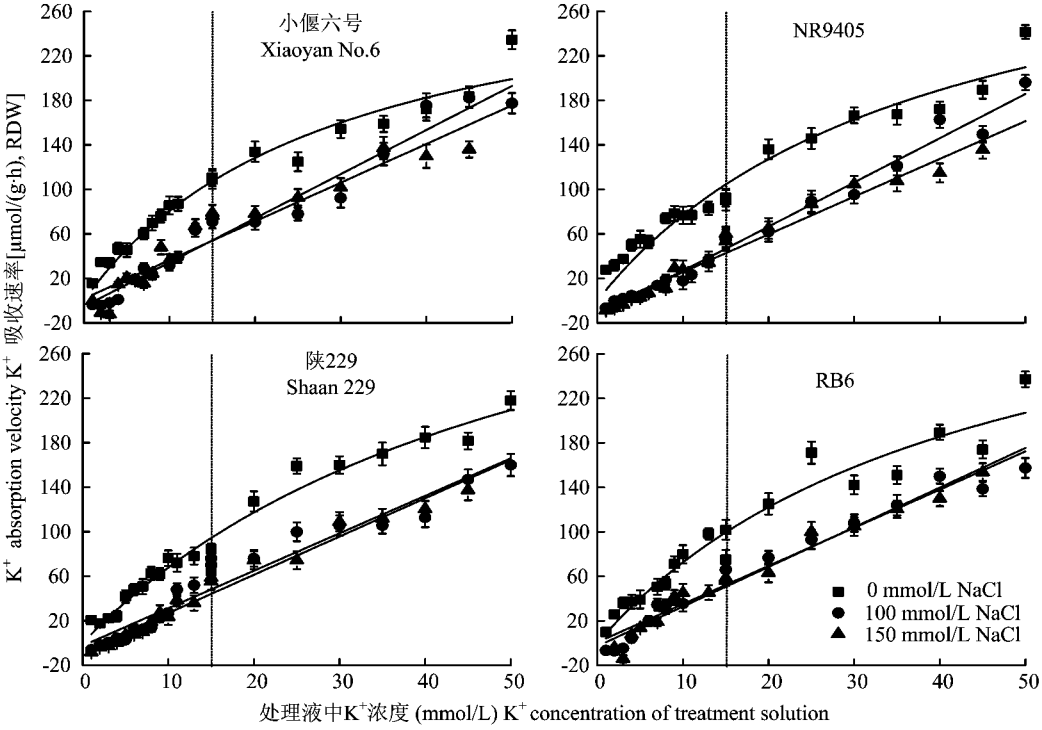

图 3 Na^+ 对不同温度型小麦 K^+ 低亲和吸收的影响

Fig. 3 Effect of Na^+ on K^+ low affinity absorption of wheat genotypes with different canopy temperatures

[注(Note)：图中数据是 3 次重复的平均值 The data was mean of three replicates, and bars represented SD of means.]

2.4 Na^+ 对不同温度型小麦地上部 K^+、Na^+ 离子吸收的影响

吸收动力学研究表明，NR9405 的高亲和吸收系统对 K^+ 的亲和力高，且不受低亲和吸收系统和盐胁迫的影响，而冷型小麦则相反。为进一步验证盐胁迫对不同温度型小麦 K^+ 吸收累积的影响，研究了盐胁迫对暖型小麦 NR9405 和冷型小麦 RB6 地上部钾离子含量的影响，结果如图 4 所示。随盐浓度（0 ～ 150mmol/L）的增加，两种小麦地上部 K^+ 含量逐渐降低，说明在各 K^+ 浓度下 Na^+ 均抑制不同

表 3　Na^+ 对不同温度型小麦 K^+ 低亲和吸收动力学特征参数的影响

Table 3　Effect of Na^+ on the parameters of K^+ low affinity absorption kinetics

品种 Cultivar	Na^+ 浓度(mmol/L) Na^+ contentration	K^+ 吸收动力学方程 K^+ absorption kinetic equation	R^2
NR9405	0	$I = 369.964C/(38.150 + C)$	0.9504**
	100	$I = 3.98C - 13.04$	0.9815**
	150	$I = 3.39C - 8.27$	0.9667**
小偃六号 XiaoyanNO.6	0	$I = 314.946C/(29.047 + C)$	0.9590**
	100	$I = 3.97C - 5.40$	0.9584**
	150	$I = 3.48C + 1.70$	0.9065**
陕 229 Shaan 229	0	$I = 439.361C/(54.903 + C)$	0.9693**
	100	$I = 3.37C - 2.51$	0.9382**
	150	$I = 3.44C - 7.67$	0.9693**
RB6	0	$I = 386.097C/(43.179 + C)$	0.9582**
	100	$I = 3.43C + 0.72$	0.9633**
	150	$I = 3.57C - 2.84$	0.9416**

注(Note): ** 代表差异达 $P<0.01$ 显著水平 Indicated significantly difference at the $P<0.01$ level.

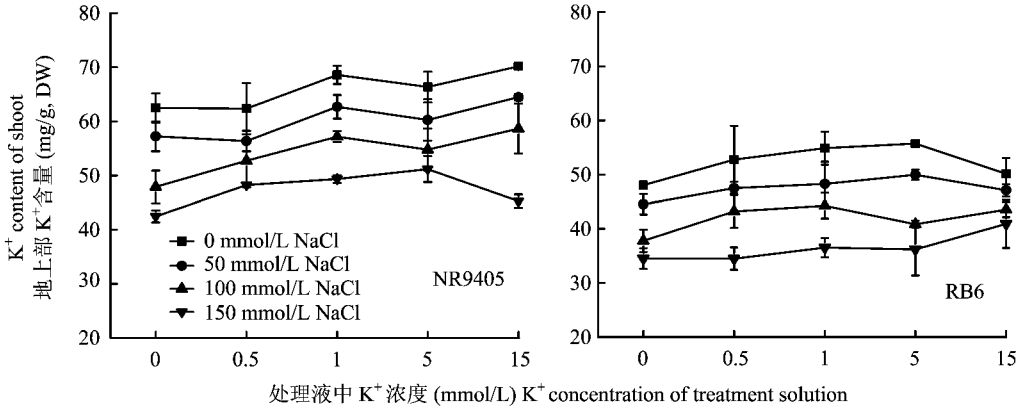

图 4　Na^+ 对不同温度型小麦地上部 K^+ 含量的影响

Fig. 4　Effect of Na^+ on K^+ content of shoot of wheat genotypes with different canopy temperatures

[注(Note): 图中数据是 3 次重复的平均值 The data was mean of three replicates, and bars represented SD of means.]

温度型小麦 K^+ 的地上部累积。但在各盐浓度下 NR9405 的 K^+ 含量均高于 RB6,说明 NR9405 耐盐性强的一个重要原因是盐胁迫下能吸收累积更多的 K^+,这可能与其高亲和吸收系统在盐胁迫下的高亲和力和高稳定性有关。

3　讨论

吸收动力学方法是评价植物养分吸收能力的经典方法,自从 Esptein 等提出该方法以来,已被广泛应用。Kochian 等[4]研究证明,植物对 K^+ 吸收的曲线分为饱和与直线两部分,分别对应于高亲和吸收途径和低亲和吸收途径。但也有研究认为,植物 K^+ 吸收是具有饱和现象的双重吸收过程[17]。本试验通过对不同温度型小麦完整植株的 K^+ 吸收研究表明,在 0～1 和 1～50 mmol/L 的 K^+ 浓度范围内,4 种小麦 K^+ 吸收均具有饱和现象,即符合米氏方程,具饱和现象的双重吸收过程;Na^+ 的存在没有改变 K^+ 高亲和吸收过程的基本特征,但影响了 K^+ 低亲和吸收(1～50 mmol/L)方式,使得其由饱和吸收过程变成了直线吸收特征。Na^+ 和 K^+ 两种离子吸

收的相互竞争关系一直是耐盐研究的热点,有研究证明,Na^+对高、低亲和K^+吸收均有一定的影响。Kronzucker等的研究表明,50～100 mmol/L的Na^+降低了大麦对0.1 mmol/L $[K^+]_{ext}$的K^+吸收积累[21],Fu等在拟南芥上的研究也表明,0.1～100 mmol/L NaCl降低0.02 mmol/L K^+的吸收[22],Martinez-cordero的研究证明K^+高亲和途径可以部分被Na^+竞争[23]。Kronzucher等试验证明100 mmol/L的Na^+存在降低了低亲和K^+的跨膜进入,并引起了低亲和范围内K^+的外流,K^+的净流入下降了20%～60%[24];Kochian等在玉米上的研究也表明Na^+能降低低亲和K^+吸收[25]。本试验结果也表明,Na^+对K^+高亲和吸收和低亲和吸收均有抑制效应。尤其在低钾条件(约1～3 mmol/L)下,K^+的低亲和吸收速率为负值,一方面可能是由于盐胁迫下Na^+通过非选择性阳离子通道(Non-selective cation channel, NSCC)等低亲和K^+吸收途径进入细胞质,引起细胞膜去极化,刺激K^+通过外整流型K^+通道(K^+ outward rectifying channels, KORC)和非电压依赖型NSCC(Voltage independent NSCC, Vi-NSCC)流出细胞质,以维持细胞质内的电荷平衡[26];另一方面是由于抑制了高亲和吸收系统所致。Na^+对K^+吸收的影响具有基因型差异,暖型小麦的高亲和系统不受Na^+影响。

吸收动力学参数可以定量反应和评价植物对养分的吸收能力,但研究方法不同,取得的参数值存在一定差异。本试验结果显示,苗龄14 d的小麦幼苗K^+高亲和吸收的I_{max}值在33～43 μmol/(h·g),RDW,而K_m值在0.33～0.43 mmol/L之间。抑制低亲和吸收系统后,4种小麦的高亲和系统I_{max}值均增大,且冷型小麦的K_m值增高,但对NR9405和小偃六号的K_m影响不大。冷型小麦陕229和RB6具有相对高的I_{max}和K_m值,比较适合于高浓度的养分条件;暖型小麦和小偃六号相对具有较低的I_{max}和K_m值,较适合低的养分状况[27]。暖型小麦NR9405和小偃六号幼苗的K_m值低于两种冷型小麦,且其不受低亲和吸收系统和50～100 mmol/L盐胁迫的影响,说明在盐胁迫环境中NR9405和小偃六号根系K^+吸收能力高于冷型小麦,与赵旭等[14]的研究结论一致。关于植物K^+低亲和吸收能力的评价研究较少,缺少相应的评价参数。本试验研究结果表明,在非盐环境中,4种小麦基因型的吸收动力学过程也符合米氏方程,但是在盐胁迫下失去了饱和吸收动力学特征,说明其运输蛋白可能在盐胁迫下发生改变,吸收容量增加,而选择性减小,钠可能通过低亲和吸收系统进入根细胞内。有关机理尚有待进一步研究。

不同温度型小麦幼苗K^+两条途径吸收转运对盐胁迫响应不同。从试验结果可以看出,对于K^+高亲和系统,0～100 mmol/L的Na^+浓度下NR9405和小偃六号的K_m值和I_{max}值变化幅度不大;而两种冷型小麦在0～50 mmol/L的Na^+范围内K_m值略有增加,在100 mmol/L Na^+条件下,显著降低了K_m和I_{max}值,这说明冷型小麦对Na^+胁迫响应的反应较暖型小麦敏感。从NR9405和RB6两种小麦盐胁迫下地上部K^+离子累积量来看,NR9405地上部K^+累积能力强,进一步说明NR9405耐盐性强的原因可能是其高亲和动力学系统在盐胁迫下比较稳定,有利于K^+吸收和累积。这说明盐胁迫下,高亲和吸收系统的稳定性是暖型小麦选择性吸收K^+能力较高的重要因素之一。在植物抗盐育种中其可作为一个抗盐能力优劣的选择指标。

4 结论

1)在0～50 mmol/L的K^+浓度范围内,K^+吸收可以分为0～1和1～50 mmol/L两个具有饱和特征的吸收过程。

2)暖型小麦NR9405和小偃六号的高亲和性运输系统K_m小而稳定,不受盐胁迫和低亲和系统的影响。

3)抑制低亲和系统后增加了4种小麦的高亲和转运载体数量,但降低了冷型小麦对K^+的亲和力;抑制高亲和吸收,有利于增加低亲和吸收的转运容量,但却降低了对K^+的亲和性。

4)高亲和与低亲和K^+吸收系统均受盐胁迫的抑制。

参考文献:

[1] Zhu J K. Plant salt tolerance [J]. Trends Plant Sci., 2001, 6(2): 66-71.

[2] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Plant Biol., 2008, 59(1): 651-681.

[3] 马翠兰, 刘星辉, 王湘平. 盐胁迫下柚实生苗生长、矿质营养及离子吸收特性研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(3): 319-323.
Ma C L, Liu X H, Wang X P. Study on the growth and characteristics of mineral nutrition and ion absorption of pomelo seedlings under slat stress [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2004, 10(3): 319-323.

[4] Kochian L V, Lucas W J. Potassium transport in corn roots: I. Resolution of kinetics into a saturable and linear component [J]. Plant Physiol., 1982, 70(6): 1723-1731.

[5] 吴平，印莉萍，张立平. 植物营养分子生理学[M]. 北京：科学出版社，2001. 164-165.
Wu P, Yin L P, Zhang L P. Plant nutritional molecular physiology [M]. Beijing: Science Press, 2001. 164-165.

[6] Maathuis F J M, Amtmann A. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: the basis of cellular K^+/Na^+ ratios [J]. Ann. Bot., 1999, 84(2): 123-133.

[7] Rubio F, Gassmann W, Schroeder J I. Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt tolerance[J]. Science, 1995, 270(5242): 1660-1663.

[8] Rains D W, Epstein E. Sodium absorption by barley roots: role of the dual mechanisms of alkali cation transport [J]. Plant Physiol., 1967, 42(3): 314-318.

[9] Niu X, Bressan R A, Hasegawa P M *et al*. Ion homeostasis in NaCl stress environments [J]. Plant Physiol., 1995, 109(3): 735-742.

[10] 张嵩午. 小麦温型现象研究[J]. 应用生态学报，1997，8(5)：471-474.
Zhang S W. Temperature type phenomenon of wheat [J]. Chin. J. Appl. Ecol., 1997, 8(5): 471-474.

[11] 冯佰利，张宾，高小丽，等. 抗旱小麦的冷温特征及其生理特性分析[J]. 作物学报，2004，30(12)：1215-1219.
Feng B L, Zhang B, Gao X L *et al*. Analysis on lower canopy temperature and physiological characteristics of drought resistant wheat [J]. Acta Agron. Sin., 2004, 30(12): 1215-1219.

[12] 周春菊，张嵩午，王林权. 不同施肥条件下冷、暖型小麦旗叶光合生理特性的研究[J]. 西北植物学报，2006，26(12)：251-256.
Zhou C J, Zhang S W, Wang L Q. Photosynthetic and physiological characters of the flag leaves in cold and warm types of wheat in different fertilization modes [J]. Acta Bot. Bor-Occid. Sin., 2006, 26(12): 251-256.

[13] 周春菊，张嵩午，王林权，等. 冷型小麦氮素吸收积累特性的研究[J]. 植物营养与肥料学报，2006，12(2)：162-168.
Zhou C J, Zhang S W, Wang L Q *et al*. Studies on nitrogen uptake and accumulation of cold type wheat [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2006, 12(2): 162-168.

[14] 赵旭，王林权，周春菊，等. 盐胁迫对四种基因型冬小麦幼苗 Na^+、K^+ 吸收和累积的影响[J]. 生态学报，2007，27(1)：205-213.
Zhan X, Wang L Q, Zhou C J *et al*. Effects of salt stress on the absorption and accumulation of Na^+ and K^+ in seedlings of four winter wheat (*Tritium aestivum*) genotypes [J]. Acta Ecol. Sin., 2007, 27(1): 205-213.

[15] 赵旭，王林权，周春菊，等. 盐胁迫对不同基因型冬小麦发芽和出苗的影响[J]. 干旱地区农业研究，2005，23(4)：108-112.
Zhao X, Wang L Q, Zhou C J *et al*. Effects of salt stress on germination and emergence of different winter wheat genotypes [J]. Agric. Res. Arid Areas, 2005, 23(4): 108-112.

[16] 李青松，王俪梅，汪德勇，等. 不同基因型冬小麦 Na^+ 吸收动力学特征及其耐盐性[J]. 土壤学报，2010，47(1)：145-152.
Li Q S, Wang L M, Wang D Y *et al*. Dynamics of sodium uptake of winter wheats different in genotype and their salt tolerance [J]. Acta Pedol. Sin., 2010, 47(1): 145-152.

[17] 毛达如. 植物营养研究方法(第二版)[M]. 北京：中国农业大学出版社，2005. 335-337.
Mao D R. Plant nutrition research method (Second edition) [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2005. 335-337.

[18] 孙小茗. 钾离子跨细胞膜吸收过程受铵影响的机理探讨[D]. 江苏：扬州大学硕士学位论文，2006. 25-31.
Sun X M. Studies on mechanism of effect of NH_4^+ on K^+ transport path across membrane [D]. Jiangsu: MS thesis, Yangzhou University, 2006. 25-31.

[19] Nielsen N E. Differences among genotypes of corn in the kinetics of P uptake [J]. Agron. J., 1978, 70(5): 695-698.

[20] 蒋廷惠，郑绍建，石锦芹，等. 植物吸收养分动力学研究中的几个问题[J]. 植物营养与肥料学报，1995，1(2)：11-17.
Jiang T H, Zheng S J, Shi J Q *et al*. Several considerations in kinetic research on nutrients uptake by plants [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 1995, 1(2): 11-17.

[21] Kronzucher H J, Szczerba M W, Moazamigoudarzi M *et al*. The cytosolic Na^+: K^+ ratio does not explain salinity induced growth impairment in barley: a dual-tracer study using $^{42}K^+$ and $^{24}Na^+$ [J]. Plant Cell Environ., 2006, 29(12): 2228-2237.

[22] Fu H H, Luan S. AtKUP1: a dual-affinity K^+ transporter from arabidopsis [J]. Plant Cell, 1998, 10(1): 63-74.

[23] Martínez C M A, Vicente M, Francisco R. High-affinity K^+ uptake in pepper plants [J]. J. Exp. Bot., 2005, 56(416): 1553-1562.

[24] Kronzucher H J, Szczerba M W, Schulze L M *et al*. Non-reciprocal interactions between K^+ and Na^+ ions in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. J. Exp. Bot., 2008, 59(10): 2793-2801.

[25] Kochian L V, Jiao X Z, Lucas W J. Potassium transport in corn roots: IV. Characterization of the linear component [J]. Plant Physiol., 1985, 79(3): 771-776.

[26] Zepeda-Jazo I, Shabala S, Chen Z H, Pottosin I I. Na^+ - K^+ transport in roots under salt strees [J]. Plant Sign. Behav, 2008, 3(6): 401-403

[27] 赵学强，介晓磊，李有田，等. 不同基因型小麦钾离子吸收动力学分析[J]. 植物营养与肥料学报，2006，12(3)：307-312.
Zhao X Q, Jie X L, Li Y T *et al*. Study on potassium uptake kinetics by different genotype wheat [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2006, 12(3): 307-312.