

棉花品种间苗期钾吸收效率的差异研究

张志勇, 王刚卫, 田晓莉*, 段留生, 王保民, 董学会, 张明才, 何钟佩, 李召虎

(中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100094)

摘要:在水培条件下研究了转基因抗虫棉中棉所 41 和常规棉中棉所 36、中棉所 35 三个品种苗期钾吸收效率的差异及其机制。结果表明,在营养液中钾浓度为 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 可使棉花幼苗生长速率达到最高生长速率 80% 左右的条件下,中棉所 35 和中棉所 41 在 6~7 叶期的生物量和体内钾吸收量显著高于中棉所 36。中棉所 35 的吸钾量多主要与其根系活跃吸收表面积大有关;中棉所 41 的吸钾量多可能是相对较大的根系活跃吸收表面积和相对较高的 I_{max} 综合作用的结果。中棉所 36 的 I_{max} 虽然显著高于其它两个品种,但体内钾累积量却比较低,这与其较小的根系活跃吸收表面积有关,该品种体内较高的钾浓度也可能对吸收产生反馈抑制作用。在本试验条件下,转基因抗虫棉中棉所 41 的苗期钾吸收能力与常规棉相比并不低。

关键词:棉花;钾吸收;品种间差异

中图分类号:S562.062 **文献标识码:**A

文章编号:1002-7807(2007)01-0047-05

Studies on Differences in K Uptake Efficiency of seedling among Cotton Varieties

ZHANG Zhi-yong, WANG Gang-wei, TIAN Xiao-li*, DUAN Liu-sheng, WANG Bao-min, DONG Xue-hui, ZHANG Ming-cai, HE Zhong-pei, LI Zhao-hu

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: In order to identify whether susceptibility of cotton to K deficiency is related with Bt gene and/or CpTI gene introduced into cotton, this work, under hydroponic culture, explored the differences in K uptaking among transgenic Bt and CpTI cotton cultivars (CCRI 41) and conventional cotton cultivars (CCRI 36 and CCRI 35). The results showed that seedlings of CCRI 35, CCRI 41 at 6~7 leaf stage had significantly higher biomass and K accumulation than CCRI 36, while cultivated at $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ K, which enable about 80% of the most growth rate of cotton seedlings. More K accumulation in CCRI 35 plant was mainly due to its significantly higher active absorbing surface area of root (AASA). However, comparatively higher AASA and comparatively higher I_{max} maybe caused more K accumulation in CCRI 41 plant comprehensively. Despite of its highest I_{max} among three cultivars, K accumulation in CCRI 36 plant was less, which might be attributed to its significantly lower AASA and feedback inhibition on K uptaking by higher K concentration in the plant. Under the condition of this experiment, there was significant difference in K accumulation among cotton cultivars, but which was not necessarily pertinent to Bt-gene and CpTI gene introduction.

Key words: cotton; K uptake; differences among varieties

钾是三大营养元素之一,在酶的激活、蛋白质合成、物质运输和渗透调节等方面起着重要的作

收稿日期:2006-02-14 作者简介:张志勇(1973-),男,在读博士;*:通信作者,tian_xiaoli@163.com

基金项目:国家自然科学基金(30100111)

用^[1]。棉花属于喜钾作物,适宜的钾营养是其高产、优质的保证^[2]。但近年来,随着转基因抗虫棉的推广和生产水平的提高,我国各大棉区有关棉花因缺钾而导致后期早衰的报道日渐增多^[3-6]。植物对离子的吸收受遗传控制,不同植物种类间和同一作物不同基因型间均存在相当大的差异^[7]。植物种类间钾的相对吸收速率相差 0.7 倍,单位根长吸钾速率相差 2.4 倍^[8]。水稻、小麦等作物的钾吸收能力在基因型间存在明显差异^[9-11]。大量研究已经证明,植株的钾吸收能力既与根系形态有关,也与单位根系的离子吸收能力有关^[12-13]。根系形态指标主要包括根长、根直径、根表面积、活跃吸收表面积等,其中活跃吸收表面积与作物吸钾量之间呈显著正相关($r = 0.857$),它可以反应根系利用土壤钾素能力的强弱^[14],如耐低钾能力强的水稻品种,具有根量多、根数多、根表面积大等特点^[15]。根系的离子吸收能力主要由吸收动力学参数 I_{\max} 和 K_m 来表征^[7,16]。棉花的根系较其他作物稀疏^[17],所以对钾缺乏更为敏感^[2]。已有研究表明,容易缺钾的棉花品种根系生长慢且停止生长的时间较早^[18-19],棉花因缺钾而导致的早衰与根系的数量较少和功能较低关系密切^[19]。为了探明目前棉花生产中的缺钾问题是否与转基因抗虫棉的推广有关,本试验选用生产上有一定种植面积的转基因抗虫棉中棉所 41 和两个常规棉中棉所 35、中棉所 36,在水培条件下研究了它们苗期吸钾能力的差异,并从形态学和生理学的角度初步探讨了这一差异形成的机制。

1 材料和方法

1.1 材料培养

本试验在光照培养室内进行,光照时间 14 h,光照强度 $450 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,昼夜温度 30/25 °C。供试品种为生产上有一定种植面积的中棉所 41、中棉所 35 和中棉所 36(均由中国农业科学院棉花研究所提供),其中中棉所 41 作为转基因抗虫棉材料,中棉所 35 和中棉所 36 为常规棉材料。

种子用 9% 的双氧水消毒 30 min,冲洗后浸种 12 h,置于用去离子水冲洗过不含钾的沙子中,6 d 后,一部分幼苗用于测定干物重和钾含量,另一部分幼苗转移到营养液中培养。容器长、宽、高为 35 cm×27 cm×12 cm,每个容器定植 20 棵幼苗,植株用聚乙烯泡沫板固定,分为 4 行,品

种按行随机排列,重复 5 次。营养液配方为:2.5 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂, 1 mmol·L⁻¹ MgSO₄, 0.5 mmol·L⁻¹ (NH₄)₂PO₄, 2×10^{-4} mmol·L⁻¹ CuSO₄, 1×10^{-3} mmol·L⁻¹ ZnSO₄, 0.1 mmol·L⁻¹ EDTA Fe Na, 2×10^{-2} mmol·L⁻¹ H₃BO₃, 5×10^{-6} mmol·L⁻¹ (NH₄)₆Mo₇O₂₄, 1×10^{-3} mmol·L⁻¹ MnSO₄ 和 0.5 mmol·L⁻¹ KCl。每周更换两次营养液,连续通气。营养液中钾浓度(0.5 mmol·L⁻¹)是在预备试验和有关报道^[20]的基础上确定的,该浓度可使棉花幼苗的生长速率达到最高生长速率的 75%~80%左右。

幼苗培养至 6~7 叶期,将每品种幼苗分为两组,一组进行钾吸收动力学和根系活跃吸收表面积测定,另一组用于测定干物重和体内钾含量。

1.2 根系活跃吸收表面积的测定

根系活跃吸收表面积用甲烯蓝法^[21]测定。根据植物矿质吸收的理论,植物对溶质的最初吸收具有吸附的特性,并假定这时在根系表面均匀地覆盖了一层吸附物质的单分子层,因此可以根据根系对某种物质的吸附量来测定根的吸收面积。以甲烯蓝作为被吸附物质,它的被吸附量可以根据供试液浓度的变化用比色法准确地测定。已知 1 mg 甲烯蓝成单分子层时所占面积为 1.1 m²,据此即可求出根系的总吸收面积。当根系在甲烯蓝溶液中已达到吸附饱和而仍停留在溶液中时,根系的活跃部分能把原来吸附的物质吸收到细胞中去,因而继续吸附甲烯蓝,据此可求出活跃吸收面积。

1.3 钾吸收动力学参数的测定

幼苗在不含钾的营养液中饥饿 48 h 后,转移至含 0.25 mmol·L⁻¹ K⁺ 和 0.5 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 的培养液中进行耗竭试验^[22]。每间隔 10~30 min 取出 1.5 mL 耗竭溶液,同时补充等量的相似浓度的溶液,30 min 补充一次因蒸发和蒸腾损耗的水分。共取样 15 次,所取样品用原子吸收分光光度计(Varian SpectrAA)测定钾浓度。根据所得耗竭曲线和根系活跃吸收表面积计算 I_{\max} 和 K_m ^[23]。

1.4 样品干重和体内钾含量测定

将样品分为根、茎、叶,105 °C 下杀青 0.5 h,75 °C 下烘干 48 h,称重、粉碎、过筛,用 1 mol·L⁻¹ 的醋酸氨浸泡 5 h,振荡 30 min,过滤,滤液用原子吸收分光光度计(Varian SpectrAA)测定钾浓度。

1.5 统计分析

本试验采用完全随机设计, 所有数据采用 SAS 统计软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 移入营养液之前幼苗 K 积累量的品种间差异

本试验中移入营养液之前的幼苗钾积累量反映了各品种种子钾积累量的多少。表 1 结果表明, 3 个供试品种的种子钾积累量没有显著差异。

表 1 移入营养液之前幼苗钾积累量的品种间差异

Table 1 K content of seedlings just before transferred to hydroponic solution in different cotton varieties

品种	钾积累量/(mg·株 ⁻¹)
中棉所 41	0.68A
中棉所 36	0.62A
中棉所 35	0.62A

注: 每列不同的大写字母表示 $P < 0.05$ 水平下差异显著。

2.2 6~7 叶期幼苗生物量的品种间差异

本试验营养液中的钾浓度为 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 可使棉花幼苗的生长速率达到最高生长速率的 80% 左右。在这种条件下, 抗虫棉中棉所 41 与常规棉中棉所 35 幼苗各部位干重及总干重的差异不大, 且均显著高于中棉所 36, 其中中棉所 41 和中棉所 35 的总干重分别较中棉所 36 高 30.81% 和 31.60% (表 2)。

表 2 6~7 叶期幼苗的各部位干重及整株干重的品种间差异

Table 2 Dry weight of each part and whole plant at 6~7 leaf stage in different cotton varieties $\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$

品种	根	茎	叶	整株
中棉所 41	0.244A	0.478A	0.763A	1.486A
中棉所 36	0.199B	0.366B	0.571B	1.136B
中棉所 35	0.238A	0.449A	0.807A	1.495A

注: 每列不同的大写字母表示 $P < 0.05$ 水平下差异显著。

2.3 6~7 叶期幼苗钾含量、钾吸收量的品种间差异

如表 3 所示, 品种间幼苗钾吸收量的差异与干重的差异 (表 2) 基本相似, 如中棉所 41 的整株钾吸收量最高, 中棉所 35 与其处于同一显著水平, 均显著高于中棉所 36。

品种间根部的钾积累量没有显著差异, 茎部和叶部钾积累量的差异与整株几乎完全相同 (表 3)。

品种间幼苗钾浓度的差异与钾积累量正好相反 (表 3)。中棉所 41 和中棉所 35 各部位及整株的钾浓度较低, 处于同一显著水平; 中棉所 36 各

部位及整株的钾浓度显著高于中棉所 41 和中棉所 35。就根部而言, 中棉所 36 较中棉所 41 和中棉所 35 分别提高 17.80% 和 29.32%。

表 3 6~7 叶幼苗各部位及整株钾浓度和钾吸收量的品种间差异

Table 3 K concentration and K content in each part and whole plant at 6~7 leaf stage in different cotton varieties

部位	项目	品种		
		中棉所 41	中棉所 36	中棉所 35
根	钾含量/%	1.44B	1.74A	1.33B
	钾积累量/(mg·株 ⁻¹)	3.51A	3.44A	3.20A
茎	钾含量/%	3.65AB	3.78A	3.30B
	钾积累量/(mg·株 ⁻¹)	17.51A	13.84B	14.87AB
叶	钾含量/%	1.55B	1.76A	1.58AB
	钾积累量/(mg·株 ⁻¹)	11.86AB	10.05C	12.68A
整株	钾含量/%	2.2AB	2.40A	2.06B
	钾积累量/(mg·株 ⁻¹)	32.81A	27.32BC	30.74AB

注: 每列不同的大写字母表示 $P < 0.05$ 水平下差异显著。

2.4 6~7 叶期幼苗根系活跃吸收表面积的品种间差异

根系活跃吸收表面积是衡量根系吸收能力的重要指标。表 4 数据表明, 中棉所 35 的根系活跃吸收表面积为 1.110 m^2 , 显著大于其它二个品种, 其中较中棉所 36 增加 165.56%; 中棉所 41 的根系活跃吸收表面积虽然也较中棉所 36 增加了 45.93%, 但未达到显著水平。

表 4 6~7 叶期幼苗根系活跃吸收面积、钾吸收动力学参数 I_{max} 和 K_m 的品种间差异

Table 4 Active absorbing areas of root and K uptake kinetic parameters (I_{max} and K_m) in different cotton varieties

品种	根系活跃吸收表面积	最大吸收速率 (I_{max}) /($\mu\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$)	米氏常数 (K_m) / m^2 /($\mu\text{mol} \cdot \text{K} \cdot \text{L}^{-1}$)
中棉所 41	0.610B	28.77B	59 A
中棉所 36	0.418B	35.45A	60 A
中棉所 35	1.110A	15.92C	59 A

注: 每列不同的大写字母表示 $P < 0.05$ 水平下差异显著。

2.5 6~7 叶期幼苗钾吸收动力学参数 I_{max} 和 K_m 的品种间差异

离子吸收动力学参数 I_{max} 和 K_m 被广泛用于鉴别作物种类或品种间营养元素吸收能力的差异^[7,16]。 I_{max} 为离子最大吸收速度, 与运输载体的数目和载体转运效率有关; K_m 值反映载体活性中心与离子亲和力的大小, K_m 值越大, 载体与离子亲和力越小, K_m 值越小, 亲和力越大。一般在营养元素供应充足的条件下, I_{max} 对吸收的影响较

大;而在营养元素缺乏的条件下, K_m 的作用比较明显^[24]。

从表 4 可以看出,3 个品种间的钾吸收亲和常数 K_m 非常接近,没有显著差异。以单位根系活跃吸收表面积为衡量指标,中棉所 36 的 I_{max} 值分别较中棉所 41 和中棉所 35 高 23.2%、122.7%,且差异显著;中棉所 35 的 I_{max} 值最低,较中棉所 41 低 44.7%,且差异达到显著水平。

3 讨论

由于移入营养液之前(萌发后 6 d)生长于不含钾的沙子中,因而此时棉花幼苗的钾积累量可以反映种子的钾积累量。在本试验中,3 个供试品种的种子钾积累量没有显著差异,而在 K 浓度为 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的营养液中培养至 6~7 叶后,转基因抗虫棉中棉所 41 和常规棉中棉所 35 的钾吸收量显著高于常规棉中棉所 36,表明 3 个品种在苗期的钾吸收确实存在差异。姜存仓等^[25]研究了数十个棉花品种苗期的钾吸收能力,也得出了相同的结论。这为在生产上选用钾高效品种、在育种过程中选择钾高效的基础材料提供了理论基础。

本试验中,常规棉中棉所 35 的根系活跃吸收表面积较钾吸收量小的中棉所 36 增加 165.56%,较钾吸收量处于同一显著水平的中棉所 41 增加 81.97%,而其 I_{max} 值却显著低于其它两个品种。因此,该品种苗期的钾吸收量大主要与其根系的形态优势有关。中棉所 41 的钾吸收量与中棉所 35 相当,显著高于中棉所 36,但其根系活跃吸收表面积却显著低于中棉所 35,与中棉所 36 相比具有优势但不显著。进一步分析中棉所 41 的钾吸收动力学参数,可见其 I_{max} 值显著高于中棉所 35 但显著低于中棉所 36,处于中间水平。因此,中棉所 41 的钾吸收量大是其相对较大的根系活跃吸收表面积和相对较高的 I_{max} 值共同作用的结果。3 个品种的钾吸收亲和常数 K_m 无显著差异,说明本试验品种间钾吸收的差异与它们对钾的亲和能力无关。

作物对钾的吸收还受到根中钾浓度的别构性反馈抑制^[26]。Claassen 和 Barber 的研究表明,根系和茎叶中钾浓度的降低促进了钾的吸收,其原因主要是 I_{max} 的增大,而非 K_m 的降低^[27]。谢少平经过综合分析后提出:植物地上部含钾量大于植物生长需要的钾临界值时,根部的含钾量直

接影响(调节)根部对钾的吸收;而当地上部含钾量小于生长需要的钾临界值时,则地上部含钾量则成为影响根部钾吸收的主导因素^[28]。本试验中,吸钾量大的中棉所 35 的体内钾浓度显著低于吸钾量小的中棉所 36,说明棉花的体内钾浓度与钾吸收之间也可能存在一定的反馈抑制关系,但体内钾浓度并非如 Claassen 和 Barber 所述^[27]通过 I_{max} 影响钾吸收,因为中棉所 35 的 I_{max} 值最低,而中棉所 36 最高。

中棉所 35 的干物质积累显著高于中棉所 36,而其体内钾浓度却显著低于中棉所 36。这一结果说明,两个品种除了钾吸收能力差异显著(表 3)外,体内的钾营养效率也存在显著差异,这一结果将在另文中予以详细讨论。

需要指出的是,在营养液中钾浓度为 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、可使棉花幼苗生长速率达到最高生长速率 80%左右的条件下,转基因抗虫棉中棉所 41 幼苗的钾吸收能力与常规棉相比并不低。然而,棉株后期因缺钾而导致的早衰是由钾营养的供需失衡引起的。转基因抗虫棉的载铃量普遍偏大,对钾的需求较多,这可能是其易早衰的重要原因之一。因此,为了进一步明确当前棉花生产中的早衰问题是否与转基因抗虫棉的推广有关,还需要在钾胁迫条件下和田间条件下继续开展研究,并要着重比较苗期的吸收结果与后期的缺钾和早衰表现是否一致。

参考文献:

- [1] MARSCHNER H. Mineral nutrition of higher plant [M]. San Diego, California, America: Academic Press, 1995.
- [2] PETTIGREW W T, Meredith J W R. Dry matter production, nutrient uptake, and growth of cotton as affected by potassium fertilization [J]. Journal of Plant Nutrition, 1997, 20(4~5): 531-548.
- [3] 李玉生. 山东地区抗虫棉早衰原因与对策[J]. 中国种业, 2003, (5): 27.
- [4] 刘冬青, 刘 锐. 转基因抗虫棉早衰与土壤肥力的相关性分析[J]. 土壤肥料, 2002, (6): 41-42.
- [5] 王淑杰, 孙彦磊. 抗虫棉早衰的原因及对策[J]. 河北农业科技, 2003, (5): 6.
- [6] 朱崇民, 王振义, 李相松, 等. 转基因抗虫棉早衰原因及对策[J]. 中国棉花, 2000, (8): 34-35.
- [7] GLASS A D M, Perley J E. Varietal differences in potassium uptake by barley [J]. Plant Physiology,

- 1980, 65(1):160-164.
- [8] WILD A, Skarlob V, Clement C R, et al. Comparison of potassium uptake by four plant species grown in sand and in flowing solution culture[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1974, 11: 801-812.
- [9] 刘国栋,刘更另. 籼稻不同基因型钾素吸收利用效率的调控[J]. *植物营养与肥料学报*,1995,1(2):47-53.
- [10] 刘建祥,杨肖娥. 水稻钾营养基因型差异与生产的关系[J]. *植物生理学通讯*,2000,36(4):384-389.
- [11] 邹春琴,李振声,李继云. 植物高效利用 K 素资源的研究进展[J]. *生态农业研究*,1996,4(3):10-14.
- [12] EPSTEIN E, Jefferies R L. The genetic basis of selective ion transport in plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1964,15: 169-184.
- [13] BALIGAR V C, Barber S A. Genotypic differences of corn for ion uptake[J]. *Agronomy Journal*,1979, 71: 870-873.
- [14] 徐国华,鲍士旦,杨建平,等. 不同作物的吸钾能力及其与根系参数的关系[J]. *南京农业大学学报*,1995, 18(1): 49-52.
- [15] 刘亨官,刘振兴,刘放新. 水稻耐低钾品种(系)鉴定筛选及其吸钾特性的研究[J]. *福建省农科院学报*, 1987,2(2): 10-17.
- [16] CHEN J J, Gabelman W H. Morphological and physiological characteristics of tomato roots associated with potassium-acquisition efficiency [J]. *Scientia Horticulturae*, 2000, 83: 213-225.
- [17] GERIK T J, Morrison J E, and Chichester F W. Effects of controlled-traffic on soil physical properties and crop rooting[J]. *Agronomy Journal*, 1987, 79: 434-438.
- [18] MENGEL K. Response of various crop species and cultivars to fertilizer application [J]. *Plant and soil*, 1983, 72:305-319.
- [19] BROUDER S M, Cassman K G. Root development of two cotton cultivars in relation to potassium uptake and plant growth in a vermiculitic soil[J]. *Field Crops Research*, 1990, 23: 187-203.
- [20] REDDY K R, Hodges H F, Varco J. Potassium nutrition of cotton. Bulletin - Mississippi Agricultural & Forestry Experiment Station. Mississippi Agricultural & Forestry Experiment Station, Mississippi State University, Mississippi State, USA; 2000: 1094.
- [21] 邹琦. 植物生理学试验指导[M]. 北京:中国农业出版社,2000:60-61.
- [22] CLAASSEN N, Barber S A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants[J]. *Plant Physiology*, 1974, 54: 564-568.
- [23] 张志勇,王刚卫,田晓莉,等. 棉花钾吸收动力学的初步研究和应用[J]. *棉花学报*,2005,17(3),165-170.
- [24] STEINGROBE B, Claassen N. Potassium dynamics in the rhizosphere and K efficiency of crops[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2000, 163: 101-106.
- [25] 姜存仓,袁利升,王运华,等. 不同基因型棉花苗期钾效率差异的初步研究[J]. *华中农业大学学报*, 2003, 6: 564-568.
- [26] GLASS A D M. Regulation of potassium absorption in barley roots; an allosteric model. *Plant Physiology*, 1976, 58: 33-37.
- [27] CLAASSEN N, Barber S A. Potassium influx characteristics of corn roots and interaction with N, P, Ca, and Mg influx. *Agronomy Journal*, 1977, 69: 860-864.
- [28] 谢少平. 高等植物钾离子吸收的调节[J]. *植物生理学通讯*,1989,15(4):1-7. ●