

植物高效利用 K 素资源的研究进展*

邹春琴 李振声

(中国科学院遗传研究所 北京 100101)

李继云

(中国科学院生态环境研究中心 北京 100083)

摘 要 邹春琴,李振声,李继云.植物高效利用 K 素资源的研究进展.生态农业研究,1996,4(3):10~14.

探讨了我国农业生产中 K 素资源的现状、提高植物对 K 肥利用效率的新途径、植物 K 营养特性差异的营养学基础和遗传学基础,为培育 K 肥利用效率高的耐低 K 作物新品种提供了理论基础。

关键词 K 素资源 K 肥利用效率 基因型

Abstract Zou Chunqin, Li Zhensheng (Institute of Genetics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101) and Li Jiyun (The Centre for Ecology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100083); Progresses in efficiently utilization of potassium in soil by plant, *EAR*, 1996, 4(3): 10~14.

The status of K sources, new ways to improve K efficiency and physiological and genetics studies of differences in K nutrient characteristics of plants are discussed for the purposes of providing theoretical basis for breeding new varieties which can efficiently utilize K-fertilizer and tolerate K-deficiency.

Key words Potassium sources, Potassium efficiency, Genotype

1 我国农业生产严重缺 K

从 70 年代开始,我国南方地区土壤首先开始出现缺 K 现象,至 80 年代中后期,过去一直认为含 K 丰富的北方地区土壤也在局部地区的某些作物出现了缺 K 现象。根据中国农业区划(1986)的资料,我国严重缺 K 的土壤(速效钾含量低于 50mg/kg)和一般缺 K 的土壤(速效钾为 50~70mg/kg)总计 0.23 亿 hm^2 ,约占总耕地面积的 23%;鲁如坤^[2]的统计资料指出,在我国现有耕地中,大约有 1/4~1/3 的土壤缺 K 或严重缺 K。造成我国农田缺 K 面积日趋扩大的主要原因一是随着高产品种的推广、复种指数增加和产量的提高,农田土壤 K 的输出呈上升趋势,目前每年耕地要比 80 年代以前多消耗 K_2O 31.5kg/ hm^2 ;二是作物土壤 K 的主要补充方式之一施用有机肥呈逐年下降趋势,目前农业生产中

* 国家自然科学基金课题资助项目。

本文于 1996 年 4 月 6 日收到,1996 年 5 月 17 日改回。

有机物的再循环率已从 1979 年的 40.6% 下降到 36%~38%, 能大量补充土壤 K 素不足的秸秆还田技术也未能普遍推广。更为严重的是, 我国 K 肥资源严重短缺, 除青海察尔汗盐湖外, 我国几乎没有可供开采利用的 K 矿资源, 而目前青海 K 肥厂仅年产 20 万 tK 肥, 远远不能满足农业生产的需要。近年来, 国家每年都要花费数十亿美元进口 200 万 tK 肥。根据全国化肥网的资料, 我国至 2000 年 N、P、K 的比例应调整到 1:0.4~0.5:0.25~0.3, 则需要 K 肥 636~720 万 t。显然, 依靠国内生产和化肥进口均难以达到这一目标, 如不另辟途径, 农业生产必将受到 K 肥资源缺乏的严重制约。

2 挖掘、提高植物 K 营养效率是缓解 K 肥资源严重不足的有效途径

2.1 土壤中存在巨大的供 K 潜力

从养分资源的观点出发, 土壤中的 K 也是 K 素资源的重要组成部分。尽管土壤中可供植物直接吸收利用的有效钾含量不高, 但作为潜在供应能力的层间和矿物钾的含量均属较高水平, 经计算土液钾只能维持不到半年, 交换性钾则可维持 3~5 年, 而层间钾和矿物钾却可维持 30~400 年左右。据《中国土壤》资料统计, 我国土壤中全 K 是速效钾含量的 45~120 倍, 是缓效钾的 33~100 倍, 说明土壤中具有很大的供钾潜力, 关键问题是如何挖掘利用这一潜力。近年来的研究表明, 提高植物 K 营养效率、选择 K 营养高效基因型植物将是有效利用 K 素资源、缓解我国农业生产中缺 K 问题的有效途径。

2.2 植物种类间 K 营养效率的差异

Glass 等^[5]指出, 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品种间均存在相当大的差异。不同种类植物对 K 的吸收、积累、运转和利用效率等方面均存在很大差异^[9]。Martin^[8]测定了不同作物对地上部钾离子的吸收, 结果表明, 作物单位吸 K 量可相差 14 倍左右(见表 1)。Mengel^[9]曾阐明了作物利用 K 效率的差异, 认为某些物

表 1 几种作物地上部吸 K 量

Tab. 1 K uptake by above-ground parts of several plants

项目 Items	棉花 Cotton	大豆 Soybean	苜蓿 Alfalfa	高粱 Sorghum	水稻 Rice	玉米 Maize	小麦 Wheat	柑桔 Citrus	滨海牙草 Seashore grass
产量(t/hm ²) Yield	1.0	4.0	18.0	9.0	7.0	10.0	4.0	60.0	22.0
吸 K 量(kg/hm ²) K uptake	71.0	133.0	411.0	187.0	140.0	198.0	74.0	304.0	383.0
单位吸 K 量(kg/t) K uptake Per unit yield	71.0	33.2	22.8	20.8	20.0	19.8	18.5	5.1	17.4

种能生长在低 K 土壤上的原因是它们比另一些物种具有更少的 K 需要量, 每单位(g)地上部能生长出更多的根系, 并且物种间的这种差异很大, 例如多年生黑麦草有庞大的根系, 虽然每单位根的吸 K 量只有红三叶草的 1/3, 但它却能在低 K 土壤上正常生长。Peterson(1993)曾报道, 向日葵、黄瓜、桦树及松树的最高吸 K 速率约为 3~6 $\mu\text{mol/g} \cdot \text{h}$ (鲜重), 而大麦和小麦吸 K 速率则为 10~15 $\mu\text{mol/g} \cdot \text{h}$ (鲜重), Wild^[10]进行了更详细地研究, 发现植物种类之间的吸 K 能力有很大差异, 如保持最大生长速率所需要的最低 K 浓度相差 1~5 倍; K 相对吸收速率变化范围为 2.3~4.0 $\times 10^{-10}\text{g/g} \cdot \text{h}$ (鲜重); 根的 K 吸收能力变化为 5.7~11.2 $\times 10^{-4}\text{g/cm} \cdot \text{s}$; 单位根长吸 K 速率的变化范围为 3.8~13.1 \times

$10^{-11}\text{g}/\text{cm}^2 \cdot \text{s}$;其中黄花茅属植物不仅在低 K 浓度下吸 K 能力较强,而且将 K 从根向地上部运输的能力也非常突出。胡笃敬等^[1]报道空心莲子草与商陆等植物吸收和富集 K 的能力很强,前者体内 K 的含量约 6.84%,并建议将它们用作生物 K 肥。植物种间 K 营养效率的差异表明,有可能培育出一些耐低 K、K 营养效率较高的植物品种,利用植物的生物学特性来提高土壤 K 素资源的利用效率。

2.3 植物品种或品系间 K 营养效率差异

同一种类植物的不同品种或品系间普遍存在对 K 利用效率的基因型差异,在水稻、小麦、大麦、玉米、菜豆、番茄等作物上均有一些报道,如番茄各品系对 K 的反应有很大差异,缺 K 时低效品系 94 号的干物质只有高效品系 98 号的 1/2,而适当供 K 时则后者比前者少 25%。我国在这方面的研究主要集中于耐低 K 水稻品种的筛选,并取得一定成果。如耐低 K 水稻品种(红 410)与不耐低 K 品种的吸 K 能力相差 1.58 倍;广陆矮 4 号、竹系 26 耐低 K,而湘矮早 10 号和湘辐稻则不耐低 K,科辐红 2 号等耐低 K 水稻品种在低 K 条件下种植,比对低 K 敏感的品种增产 10%~20%;耐低 K 的籼稻 73-07 在低 K 水田中的产量为施 K 的 95%以上,而不耐低 K 的籼稻 80-66 只有 65%左右;耐低 K 湘早糯 1 号水稻幼苗在低 K 条件下的生物量与正常营养液中的基本相似。因此,研究同一植物不同基因型间 K 素营养效率的差异,充分利用植物高效吸收土壤难溶态 K 素的能力,将在一定程度解决我国 K 资源严重不足的问题。

3 植物 K 营养效率差异的生理学基础及遗传学研究

植物 K 营养效率不但表现在吸收效率方面,而且还表现在利用效率方面。一般根据植物对养分的需求及其在体内的分布与代谢过程中的作用来判断养分是否高效。因此,普遍认为植物 K 营养效率高的基因型具有吸 K 能力强、K 素利用效率高等特性。

Graham^[7]总结了高效钾基因型所具有的主要形态学和生理学特征:良好的根系形态和根系分布,高根/冠比,根系纵向侧向分布广,根多且细;根系吸收动力学参数理想,即吸 K 速率高(I_{max} 大), K^+ 亲和力强(低 K_m , C_{min} 值);K 向地上部的运转速率快,再利用、再运转效率高;细胞质对 K^+ 的功能需求量低,即 K 的利用效率高;可部分地被其它元素替代;遭受营养胁迫时根际有强烈的适应性反应。众多学者常将这些特征作为筛选耐低 K 基因型的指标。

3.1 形态学特征

植物根系是营养离子进入体内的门户,其发育程度与耐低 K 能力密切相关。Mengel^[9]发现,黑麦草根长、根系的 CEC 及根吸收面积均大大超过三叶草,其中根长的差异达 6 倍多,因此,前者能够利用土壤中的非交换性 K,在低 K 土壤中三叶草与黑麦草混种时,黑麦草生长量几乎掩盖了三叶草。我国学者也指出,K 效率高的水稻品种具有根量大、根数多、根表面积大等特点。徐国华等(1995)报道,小麦根系的总表面积与活跃吸收面积远大于苕子,因此小麦吸 K 能力大于苕子,利用土壤非交换性 K 的能力较强。此外,根系的活跃吸收面积与作物吸 K 量间呈显著相关($r=0.857$),它可以反应根系利用土壤 K 素能力的强弱。Classen 等(1984)研究结果表明不同作物单位根长吸 K 速率与其根毛体积呈显著正相关,由此可见,根长、根吸收表面、根/冠比、根毛体积等均是衡量植物对 K 利用效率的形态学良好指标。

3.2 生理学特征

3.2.1 根系对 K 的反应

水稻吸 K 能力的品种间差异与其根系的碳水化合物含量,根系的 ATP 含量及根细胞质膜 ATP 酶的活性差异相一致,事实上,根系生理代谢是支配吸 K 能力基因型差异的重要因子。已有的研究表明水稻品种吸 K 能力与其根系呼吸能量代谢活力密切相关。资料表明,植物根细胞泵出的 H^+ 量与根细胞吸收的 K^+ 量间呈显著的相关,Glass^[6]研究了 24 个大麦品种活体根吸收 K^+ 与 H^+ 溢泌作用的关系,结果表明,无论是在短时间内(15min)还是在较长时间(24h)内,大麦品种间根系对 K^+ 的吸收速率与 H^+ 的溢泌速率呈显著的正相关。Ramani(1985)研究发现玉米根系分泌的 H^+ 量与其吸收的 K^+ 量呈显著的正相关。

3.2.2 植物对 K 的吸收

在吸收效率方面,Glass^[5]等的研究表明,在低 K 和高 K 条件下,10 个大麦品种吸收 K 的动力学参数 K_m 的变化范围为 10.9~24.1 mol/L, V_{max} 变化范围为 9.76~12.85 $\mu\text{mol/g} \cdot \text{h}$ (鲜重)。K 吸收效率较高的品种 K_m 较小, V_{max} 较大,根内 K^+ 外溢的量较低,将所吸收的 K 运到地上部的速率也较快。Woodend 等(1987)也发现,在缺 K 条件下 24 种小麦基因型间 K 吸收速率和平均净吸收量差异明显,不同形态的小麦(高秆、矮秆、二倍体、三倍体)在 K 吸收和利用方面差异明显。形态较高和倍性较高的品种的 K 净流入量较大,并且随着小麦倍性的增加, K 动力学中 V_{max} 增加,而 K_m 保持不变。

普遍认为植物根系吸收 K 有高亲和性和低亲和性运输系统,高亲和性 K 运输系统主要是在低 K 条件下起作用,对 K^+ 的 K_m 很低,处于去极化状态,属热力学主动过程。低亲和性吸收系统与 K^+ 通道密切相关。 K^+ 通道是由镶嵌在膜内的蛋白质和膜外存在的亚单位所组成的复合体,它的合成和功能与细胞代谢密切相关,并受遗传基因所调控,而 K^+ 膜运输速率取决于 K^+ 通道的结构及其功能^[3],近年来已证实在植物细胞膜上有 K^+ 通道存在,可能在细胞吸收 K^+ 时,质膜上的这些通道打开,在 K^+ 有通道进入细胞质时产生了渗漏。Schroeder 等(1991)从保卫细胞中鉴定出两种 K^+ 通道,一种为允许 K^+ 外流的通道,另一种为 K^+ 吸收的内流通道,它们均受膜电位的控制。特定的组织很可能具有特定的 K^+ 通道去适应它们的生理需要。所以要提高 K^+ 的吸收速率,就必须调控 K^+ 通道的合成或改变其结构功能特性,遗传工程为离子通道的改良提供了可能。

3.2.3 植物对 K 的利用

在利用效率方面,Petterson 等(1983)发现,11 种大麦品种 K 利用效率变化范围为干物质 96~117g/g · K。黑麦草不同基因型间 K 转运效率相差 2~2.5 倍。Shea 等(1967, 1968)研究不同菜豆品种 K 营养效率的遗传控制后发现,高效、低效型植物在 K 的吸收和运输量上没有明显差异,其差异主要表现在对 K 的利用。当地上部 K 含量在 0.5%~1% 时,高效型植物无缺 K 症状,低效型则表现出缺 K 症。

谢少平等(1987)研究认为,空心莲子草的根系比向日葵具有较高效率的 K^+ 吸收机制, K_m 值很小, I_{max} 较高,将 K^+ 向地上部运输的能力也较强,主要是因为其液泡中含 K^+ 量较高。Memon 等(1987)报道,大麦品种间 K 利用效率的差异与 K 在细胞质和液泡间区域化程度不同有关,低效品种将液泡中 K 转移到细胞质中的能力较弱,因此要保持

最佳蛋白质合成,低效率品种需要较高的细胞质 K 浓度。

不同番茄品种对 K 利用效率的差异与 Na 部分取代 K 的作用密切相关。K 利用效率高的水稻品种,其 Na/K 比也较高,不同品种对 K 的利用效率与其体内的 Na/K 呈显著的正相关。Hasegawa(1995)认为 Mg^{2+} 在某种情况下可替代 K^+ 的作用,如在叶肉细胞的液泡中。史瑞和等认为当环境缺乏 Na^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 时植物缺 K 的临界值增高 3.5~4 倍。Lauchli(1984)证明 Ca^{2+} 能抑制玉米根中 K^+ 的外流,从而使 K^+ 的净吸收增加。

3.3 植物 K 营养效率的遗传学基础

Epstein 等^[4]早在 60 年代就指出,植物 K 效率是可遗传的性状。一些研究表明,K 效率是由单基因控制的,如 Shea 等(1967)认为菜豆的 K 效率是受一对等位基因 keke 所控制;Epstein^[4]通过化学诱变获得了番茄 K 低效的单基因突变体,该突变体正常生长所需要的 K^+ 浓度(20mmol)为野生型番茄 100~200 倍。但也有试验表明 K 效率遗传不是由单基因控制的,例如 Makmur(1978)报道番茄 K 效率是由多基因控制的,基因间存在加性效应;Figdore 等(1989)应用番茄的 F_1 、 F_2 和回交群体分析了 K 利用效率,发现 K 效率属多基因遗传,遗传率很低,存在着加性和显性以及加性×加性的上位性效应基因间互作;李共福(1985)对水稻的 K 效率遗传分析也显示 K 效率由多基因所控制,具有数量遗传的特征,产量或苗期生物量指标的遗传率都较低。可见,植物 K 效率的基因控制非常复杂,尚有待进一步研究。

参 考 文 献

- 1 胡笃敬等. 植物钾营养的理论与实践,长沙:湖南科学技术出版社,1993. 228~261.
- 2 鲁如坤. 我国土壤氮磷钾基本状况. 土壤学报,1989,26(3):280~286.
- 3 Clarkson DT and Hawkesford MJ. Molecular biological approaches to plant nutrition. In: Barrow N. J. (ed). Plant Nutrition from Genetic Engineering to Field Practice; Kluwer Academic Publishers, 1993, 23~33.
- 4 Epstein R and Jefferies RL. The genetic basis of selective ion transport in plants. Ann. Rev. Plant Physiol, 1964, 15: 169~184.
- 5 Glass AD and Perley JE. Varietal differences in potassium uptake by barley plant. Physiol., 1980, 65: 160.
- 6 Glass ADM and Siddiqi MY. Cation-stimulated H^+ efflux by intact roots of barley. Plant Cell Environ., 1982, 5: 385~393.
- 7 Graham RD. Yield responses by modern wheat genotypes to phosphates fertilizer and their implications for breeding. Euphytica., 1984, 33: 81~89.
- 8 Martin SW. Plant food utilization for maximum economic yields. Better Crops Plant Food, 1983, 63(1): 3.
- 9 Mengel K. Response of various crop species and cultivars to fertilizer application. Plant soil, 1983, 72: 305.
- 10 Wild A, Skarlob V, Clement CR and Suaydon RW. Comparison of potassium uptake by four plant species grown in sand and in flowing solution culture. J. Appl. Ecol., 1974, 11: 801~812.