

不同基因型作物及其根际钾素高效利用机理的研究进展

汪霄 张过师 陈防*

(中国科学院武汉植物园, 武汉 430074)

摘要: 近年来, 由于集约化种植、高产作物品种的应用及农民传统习惯上偏施氮肥、磷肥等原因, 造成我国土壤缺钾更加普遍。同时随着植物营养学、根系生物学及分子遗传学等学科的交叉发展, 国内外学者从多方面对钾素高效利用机理进行了研究, 并进行钾高效基因型作物种质的选育工作。本文简要综述了钾肥对作物生产的重要性、我国土壤钾素肥力及钾肥使用现状、从根际微域环境的角度对不同基因型作物钾素营养遗传学性状的差异机理、根际环境和根系分泌物对钾素有效性的影响、钾高效基因型作物种质资源的选育及存在的一些问题进行了探讨。

关键词: 基因型; 钾效率; 根际; 根际分泌物; 种质选育

1 钾对作物生产的重要作用及中国钾肥使用状况

钾是植物三要素之一, 对植物的生长、发育、代谢、抗性等生理过程都有重要影响。土壤中钾素含量一般为1-3%, 虽然显著高于氮和磷, 但绝大部分不能被植物当季吸收利用, 植物可吸收的有效钾含量一般不超过全钾量的2%。由于多年来集约化种植、高产作物品种的应用、农民传统习惯上偏施氮肥和磷肥等原因, 目前我国耕地土壤缺钾面积已达60%, 其中80%在南方地区^[1], 农田土壤缺钾已成为限制作物高产的全国性问题。因此, 目前通过施用钾肥来补充作物带走的钾素是农田土壤培肥和保持作物高产的主要措施。中国是一个钾肥资源贫乏的国家, 目前中国50%以上钾肥来自进口。然而这些昂贵的进口钾肥没有很好地被利用, 其当季利用率一般为40%左右(35-50%), 比发达国家低10%以上。因此, 如何大幅度提高钾肥的利用率是生产中的重要问题, 对我国农业的可持续发展意义重大。

钾也是土壤中含量最高的营养元素之一, 按其在土壤中的存在形态和对作物的有效性可分为矿物钾(难溶性钾), 缓效钾(非代换性钾)和速效钾(代换性钾+水溶性钾), 这些形态的钾可以互相转化, 处于动态平衡中, 但转化关系十分复杂。植物当季利用的钾主要包括水溶性和交换性钾, 外源钾的施入和土壤固定态钾的释放对土壤钾有效性有重要影响。从养分资源的角度来看, 土壤中各形态的钾都是植物钾素的重要资源, 要维持土壤钾的长期

供应, 主要靠层间钾和矿物钾, 关键是如何挖掘利用这些土壤的供钾潜力。

2 植物钾素营养遗传学性状的差异机理及其改良研究

随着植物营养遗传学和分子生物学的发展, 利用植物自身遗传资源来鉴定和筛选钾素利用高效型农作物, 再通过遗传育种和基因工程技术来培育高产、高效利用土壤养分的基因型种质材料, 以大幅提高肥料钾素利用率、充分挖掘土壤钾库中的钾素释放潜力, 是解决植物养分供应问题的一条有效途径。植物营养遗传学研究的核心问题是以植物遗传资源代替或补充改土、施肥等工程措施所需要的能源和化学资源。通过此途径可以在提高作物产量的同时, 降低能源和化学物质的投入, 从而达到良好的经济和生态效益。上世纪初人们就注意到了作物不同品种对矿质营养胁迫的反应存在差异, 到20世纪70年代以后, 随着人口、粮食、能源和环境污染等问题的日益突出, 对作物品种的营养遗传改良更提出了迫切要求, 为土壤-植物营养学同遗传学、分子生物学、环境科学等学科交叉融合发展提供了新的平台。愈来愈多的科学工作者研究利用植物营养性状的基因潜力, 筛选养分高效或逆境高抗的品种, 进而改良植物的某些营养性状以适应其生长对环境条件和营养的要求。已相继报道了抗缺铁、锌、铜、氮、磷、钾及耐铝、锰毒害等基因型差异及遗传特性的研究, 植物营养性状的遗传改良正在蓬勃开展。

基金项目: 国家支撑计划项目(2007BAD87B09)和国际植物营养研究所基金项目(IPNI-HB-37)

作者简介: 汪霄(1986-), 女, 安徽淮北人, 硕士研究生, (电子信箱) wangxiao0510237@126.com;

* 通讯作者: 陈防, 研究员, 博士生导师, (电子信箱) fchen@ipni.ac.cn。

不同植物或同一植物不同品种对钾的吸收、分配、转运和利用效率等方面存在着很大的差异。耐低钾作物品种筛选和研究在国外进行较早,并在拟南芥、大麦等作物上取得了较好的进展。国内起步虽较晚,但研究进展较快,已涉及了包括有拟南芥、水稻、小麦、玉米等主要的植物,并在耐低钾基因型的耐低钾机理、筛选及利用方面进行了较深入的研究。张志勇等^[2]和姜存仓等^[3]在棉花钾高效种质资源筛选和基因型机理差异方面做了一定的探索。吕福堂等^[4]发现低钾胁迫下不同基因型玉米吸收土壤中各种形态钾素的比例不同,其吸钾量和吸收不同形态钾的比例可以作为判定其吸钾能力强弱的重要指标。另据报道,不同钾效率棉花基因型对钾素营养的反应也存在较大的差异,这既表现为不同钾效率棉花基因型体内钾的积累、转运、分配等钾素利用效率的差异,也表现为不同钾效率棉花基因型吸收土壤钾库中速效钾或者活化缓效钾、矿物钾能力的差异。因此,提高植物钾营养效率、选择钾营养高效基因型植物将是有效利用钾素资源、缓解我国农业生产中缺钾问题的有效途径。

近年来利用钾高效和低效棉花基因型为材料进行了生理机制方面的初步探索,研究发现钾高效棉花基因型能以较低的K含量构建较多的有机物,其植物体有较强的K素利用能力和较强的吸收和活化土壤K素的能力,这或许是其钾高效机制的部分原因。另外,钾高效棉花基因型对有机物和钾素的转运、分配的协调能力强。缺钾时,钾高效棉花基因型的繁殖器官—棉桃钾素的积累量是钾低效棉花基因型的约2倍,施钾时低效棉花基因型桃的钾积累量只有高效棉花基因型的49.6%。缺钾和施钾时,低效基因型落蕾铃损失的钾分别为高效基因型的1.65倍和1.91倍。所以,高效棉花基因型座桃率高而产量较高,对钾素具有较高的利用率。现有研究表明,一般情况下,钾高效基因型具有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;理想的根系吸收动力学参数,即吸钾速率高(I_{max} 大), K^+ 亲和力强(低 K_m 、 C_{min} 值);钾向地上部的逆运转速率快,再利用、再运转效率高;细胞质对 K^+ 的功能要求低,即钾的利用效率高;钾可部分被其他元素(如Na、Ca)替代;遭受营养胁迫时根际有强烈适应性反应。相关的研究结果还表明,棉花钾高效基因型在土壤缺磷和水分胁迫的条件下,与低效基因型相比也表现出了较高的生物学和经济产量。那么这些方面的差异,是否与二者的酶学、光合效率、器官微观结构的内在机制,以及棉花吸钾后根际与非根际土壤粘土矿物类型和表面化学性质差异有关,值得进一步研

究。有不少研究表明,土壤矿物钾的有效化与作物有很大关系。植物对土壤矿物钾会产生直接的活化作用。随着现代测试技术的发展,X射线衍射仪、扫描电子显微镜、各种分光仪(红外光谱、核磁共振、电子自旋共振等)、透射电子显微镜、原子力显微镜等在土壤学领域的应用,对土壤粘土矿物中钾素的转化过程有了进一步加深认识的可能。

3 根际环境与土壤钾素有效性的关系研究

根际是植物与土壤接触的微域环境,是植物提取养分的主要区域,是植物—土壤—微生物相互作用的场所。根际微域环境由于受根系新陈代谢活动的影响,在理化性质上与土体土壤有很大差异,不仅影响土壤养分向根表的迁移和吸收,而且影响土壤养分的有效性和利用率,以及作物的产量。

研究表明,植物不同基因型活化,吸收和利用土壤中不同形态钾的能力存在着较大的差异。吕福堂等^[4]的研究结果指出,越是吸钾量大、吸钾能力强的品种,吸收来自矿物钾的比例更大,来自速效钾和缓效钾的比例更小。Lars等^[5]指出,在植物吸收K方面,不同种类存在较大差异,水稻能够比棉花、玉米、大豆等其他作物利用较多的非交换性钾。姜存仓等^[3]通过盆栽土培实验对不同钾效率基因型棉花进行研究指出,钾高效高潜力基因型棉花品种在缺钾的环境条件下具有较强的吸收土壤速效K,活化土壤缓效K的能力。

作物生长所必需的钾除由种子供给外,绝大部分来自土壤,而根系是植物连接土壤与植物地上部分的桥梁,是植物吸收养分的主要部位,也是植物从土壤中获取钾的主要途径。因而,发育良好的根系是作物从外界环境中获取养分的重要动力来源。由于根系生长在地表以下,因此土壤物理、化学和生物学环境条件的改变会影响植物根系的生长发育和养分的吸收状况,进而导致地上部分生物量的改变。但是,随着时间的发展,植物根系也会通过改变自身形态,不断适应不同的土壤环境。研究表明,植物根系与土壤的接触面积和养分利用率成正相关性。相同环境下,根系发达,表面积大的植物有可能获得更多的养分。徐国华等^[6]指出,根系的活跃吸收面积与作物吸钾量具有显著的相关性;小麦能大量吸收钾正是因其有较大的根系吸收面积。邹春琴等^[7]用6个小麦品种作为试验材料,研究了钾效率不同小麦的根系形态学和生理学特征,得出钾高效型作物具有以下特征: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，根多且长，根毛细且密；理想的根系吸收动力学参数，即吸钾速率高（ I_{max} 大）， K^+ 亲和力强（低 K_m , C_{min} 值）；根系周转速率高（形成较大的钾素浓度梯度）等。由此可见，根系的发育情况和生理活性与其耐低钾能力有关，钾高效和低效品种的根系形态和生理特征存在一定的差异，这种差异在一定程度上影响了钾的吸收效率。

4 植物根系分泌物与土壤钾素有效性的关系研究

植物获取养分的能力除了受根系形态和活力的影响外，还受到土壤母质、根系分泌物、根际微生物等对养分的活化及植物自身吸收和运输能力等因素的综合影响。相关研究已经证实，不同基因型作物在根际和土体其他部分的养分浓度、养分可利用性、土壤理化性质和微生物群落组成等方面有很大差别。

根系分泌物（RE）是植物-土壤-微生物的重要媒介，在养分循环、能量流动及有机物周转等方面起着十分重要的作用，是植物改善根际营养环境的重要手段。它的种类有 200 种以上，主要包括粘胶、外酶、有机酸、糖、酚及各种有机酸。不同营养基因型的植物，其 RE 的组分、含量明显不同。根系分泌物对植物钾素养分吸收和土壤钾素有效性及土壤肥力状况的影响，主要表现在以下几个方面：

4.1 提高土壤钾素养分有效性的作用

根系分泌物的种类繁多，质子和无机离子是根系分泌物成分之一，对根际土壤的 pH 值及氧化还原电位有一定的调节作用，进而可以影响营养元素在根际的有效性。根系钾素动态的研究结果表明，根际土壤钾呈亏缺状态，而靠近根表处却有相对富集的现象。应用分室贴根培养和地上部同位素示踪技术研究表明，根表钾的富集现象与根分泌物密切相关。根系分泌的有机酸可以通过对根际难溶性养分的酸化、螯合、离子交换作用及还原作用等提高根际土壤养分的有效性，增加植物对根际养分的吸收，从而促进植物的生长发育。李廷轩等^[8]通过模拟籽粒苋根系分泌物对土壤矿物态钾的活化作用，探明低 K 处理时，籽粒苋富 K 基因型根系分泌物含大量苹果酸，柠檬酸和草酸，尤其是草酸，约占有机酸总量的 95% 以上。进一步的研究还表明，草酸对土壤矿物钾具有超强的释放作用，从而揭示了籽粒苋的高效富钾机理。

4.2 促进土壤团聚体形成的作用

土壤的基本结构单元是团聚体或称为土壤自然结构体，良好的土壤团聚体对水土保持，提高土壤养分利用率起至关重要的作用。试验表明对土壤颗粒起团聚作用的粘合物，主要包括微生物分解有机质的产物和合成物质，以及根系分泌物，如腐殖质、多糖类和糖醛类高分子化合物，微生物的菌丝体和粘液等，其中最重要的就是腐殖质和多糖类。而多糖是作物根系分泌物主要组分之一，植物根系分泌物产生的高分子粘质多糖对土壤颗粒有很强的粘着力，高分子粘胶物质与土壤颗粒相互作用，促进团聚体的形成。当土壤干燥时，根系分泌物和微生物释放的多糖具有缓冲作用，使局部保持湿润，降低对团聚体的破坏性。团聚体的形成对保持土壤的通透性，改善土壤环境条件，进而促进根系生长发育起着重要作用，而发达的根系是植物充分吸收钾素养分的基础。

4.3 促进土壤微生物活性的作用

由于根系可以向环境中释放大量的有机化合物，因此根际及根表面的微生物种群密度和种类要明显高于非根际土壤。微生物是土壤生态系统中最具活力的组成部分，土壤微生物包括原核微生物如细菌、蓝细菌、放线菌及超显微结构微生物，以及真核生物如真菌、藻类（蓝藻除外）、地衣等，并且在养分充足或贫瘠的根际土壤中，微生物的群落结构不同。植物通过根系分泌有机营养物质，为微生物繁殖提供养分，而微生物的繁衍又可以促进土壤有机质的矿化，分解矿物质，以利于作物吸收利用，提高土壤养分利用率。根际微生物可以通过改变根际营养状况和植物体内激素含量来改变植物体内生理生化过程，从而影响根分泌物的种类和数量。根际微生物还可以通过有选择地利用根分泌物中的特定成分来改变根分泌物的组成成分及其占总量的比例。磷细菌能分解磷矿石中的磷，钾细菌能分解钾矿石中的钾。Li 等^[9]在不同基因型籽粒苋的缺钾土培和水培试验中发现，富钾基因型籽粒苋的根际真菌和细菌的数量是一般基因型的 3 倍以上。

5 钾高效基因型作物种质的选育

理想的钾高效基因型作物种质应具备三方面的优势：

- ① 植物根系对钾的高效吸收，
- ② 高效活化土壤中的钾素，
- ③ 高效利用植物体中的钾。实际上，自然界中很难找到兼具这三方面优势的种质资源。如果能够通过现代分子生

物学手段和遗传工程技术将各种优秀基因用于选育作物品种,对于解决我国农业生产中钾素匮乏的问题具有重要意义。与传统的通过改良作物生长环境提高产量的途径相比,现代分子遗传育种技术可以减少人力、资源(化肥、农药等)浪费,避免由于化肥的不当投入而引发的一系列环境污染问题,具有良好的经济、环保意义。

近年来,随着植物营养学、分子生物学、遗传学等众多学科不断发展,国内外很多学者已经在钾高效利用型转基因作物的选育工作中取得了很大的突破。研究发现,在低钾条件下,钾高效基因型的钾素利用效率和钾素经济利用效率都显著高于钾低效基因型。施卫明等^[10]通过棉花花粉管通道导入法培育出的钾高效利用型棉花新品种,已经得到分子验证,并且能在子代稳定遗传。此外,邹春琴等^[7]在研究了钾效率不同小麦的根系形态学和生理学特征后指出,筛选指标最好是将根系形态和生理特性相结合。

6 今后研究的展望

尽管理论上可以通过改良植物营养的遗传学性状来提高植物对环境中钾素养分资源的有效利用,国内外学者

也在钾高效营养基因型作物的选育和根际钾素高效利用机理的研究上取得了长足的进展,但由于不同基因型作物钾营养高效的机理和根际微域环境与钾素有效性之间相互作用关系的复杂性,不同基因型作物及其根际钾素高效利用的机理还不十分明确,将转基因技术应用于提高农作物钾素高效利用尚未能真正实现,一些关键问题还有待进一步的深入研究和解决。这些问题主要包括:

(1) 种质资源的筛选方法、评价指标尚未统一。具有可靠基因型性状差异的种质资源是植物营养遗传学研究的有利条件之一,因此,尽快确定一种快速、准确、简便易行的植物营养遗传学特性的鉴定方法和评价指标是当务之急。

(2) 研究方法和手段需要改善。目前植物营养遗传学试验多在水培条件下进行,但实践证明由于水培试验的局限性,其结果与大田试验的结果并不完全一致;但在大田试验条件下,许多影响因子又难以做到准确控制,不利于从多学科的角度深入进行机理的探讨。因此,更加可靠的植物营养遗传学研究新成果有赖于更加科学可靠的研究方法和手段的创新。

参考文献

- [1] 陈防,郑圣先.我国南方作物高效施钾技术的研究进展[J].土壤肥料,2004,6:28-32.
- [2] 张志勇,王刚卫,田晓莉,等.棉花品种间苗期钾吸收效率的差异研究[J].棉花学报,2007,19(1):47-51.
- [3] 吕福堂,张秀省,张保华,等.不同玉米基因型吸钾和耐低钾能力的研究[J].植物营养与肥料学报,2005,11(4):556-559.
- [4] 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,2003,22(6):564-568.
- [5] Lars D Hylander, Nofiharua Ae, Tamao Hatta et al. Exploitation of K near roots of cotton, maize, upland rice, and soybean grown in all ultisol [J]. Plant and Soil. 1999, 208:33-41.
- [6] 徐国华,鲍士旦,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.
- [7] 邹春琴,李振声,李继云.小麦对钾高效吸收的根系形态学和生理学特征[J].植物营养与肥料学报,2001,7(1):36-43.
- [8] 李廷轩,马国瑞,张锡洲.富钾基因型籽粒苋主要根系分泌物及其对土壤矿物态钾的活化作用[J].应用生态学报,2006,17(3):368-372.
- [9] Li T X, Ma G R. Nutrition of potassium in rhizosphere and characteristics of roots in different grain amaranth genotypes [J]. J Soil Water Conserv, 2004, 18(3):90-93.
- [10] 施卫明,严蔚东,黄骏麒,等.钾高效利用型转基因棉花的培育[J].江苏农业学报,2001,17(3):188-189.