

亚铁胁迫对水稻生长及矿质元素积累的影响

赵燕[#] 项华[#] 熊娜 黄奇娜^{*} 李春生^{*}

(中国水稻研究所, 杭州 310006; [#] 共同第一作者; ^{*} 通讯作者: lichunsh12@163.com)

摘 要: 亚铁胁迫导致植株生长发育受抑制, 影响了水稻产量和稻米品质。因此, 明确亚铁胁迫的分子与生理机制, 对水稻耐受型亚铁品种的选育至关重要。本文选用对亚铁毒害有显著差异的 10 个籼型水稻品种为材料, 通过亚铁毒害胁迫水培处理, 研究亚铁毒害对不同基因型水稻生长与 Zn、Mn、P、K、Mg、Ca 等矿质元素积累的影响。结果表明, 高浓度 Fe^{2+} 处理后, 水稻株高、根长和植株(地上部和根系)干物质量均受到显著抑制, 同时水稻植株叶片中叶绿素含量降低, SOD、CAT 活性和 MDA 含量明显高于根系, 根膜、根系和地上部中 Fe 元素含量明显增高, 而根系和地上部中其他矿质元素含量则显著低于正常供铁植株。可见, 过量的 Fe^{2+} 会对水稻产生毒害, 导致植株中 Zn、Mn、P、K、Mg、Ca 等营养元素严重缺乏, 影响植株的正常生长发育, 进而影响稻米产量和品质。因此, 铁毒害造成水稻植株缺乏其他营养进而影响其生长发育, 是铁毒害作用的重要生理机制。

关键词: 水稻; 亚铁胁迫; 矿质元素; 生理指标

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1006-8082(2018)03-0030-09

水稻是我国的主要粮食作物, 其种植面积约占粮食作物种植面积的 27%, 而稻谷总产量约占我国粮食总产量的三分之一左右。水稻亚铁毒害现象主要发生在中国南方丘陵地区的潜育性稻田^[1-2]。遭受亚铁毒害后的水稻单产一般比未发生毒害稻田低 50~150 kg/667 m²^[3-4], 是影响水稻产量和稻米品质的重要因素。因此, 解决潜育性稻田的亚铁毒害问题, 进而提高水稻的产量和品质是国内外的重点研究课题。

有研究表明, 由于土壤缺氧导致 pH 发生变化, 根际土壤环境形成还原性较强的有机酸, 导致土壤中以游离态形式存在的 Fe^{2+} 浓度过高, 引起植株铁吸收和积累过量, 最终诱发铁毒害^[5]。水稻亚铁毒害发生时, 植株生长发育受到明显抑制, 根系呈暗黑色且生长停滞, 生物量(地上部和根系干物质量等)明显降低, 叶片上表现出明显的黄褐色斑点^[3]。研究认为, 水稻亚铁毒害发生的直接原因是植株叶片铁积累过量, 致使细胞内铁稳态失衡, 并诱发氧自由基爆发, 同时 SOD、POD 等抗氧化活性酶活性降低^[6-7], 最终导致植株生长受到抑制^[8], 细胞死亡, 产量和稻米品质下降。

另一方面, 水稻亚铁毒害通常被认为是一种矿质营养元素代谢不平衡而引起的紊乱症, 从而导致植株中矿质营养元素的缺乏。关于亚铁胁迫对水稻植株中矿质元素积累变化的研究较多, 但研究结果存在差异和矛盾。比如 Stein 等^[9-10]研究发现, 在过量的 Fe^{2+} 毒害下, 植株中大量元素 Ca、Mg、P 以及微量元素 Cu、Zn、

Mn 含量均呈明显降低的趋势。而 Sophie 等^[11]研究发现, 施加 125 mg/kg FeSO_4 时植株中大量矿质元素 P、Ca、Mg 及微量矿质元素 Mn、Mo、Zn、Cu 的积累量受到显著抑制, 而在 250 mg/kg FeSO_4 用量处理下的结果则与之相反, 元素含量显著增加, 但亚铁胁迫下植株中 N 和 K 的含量并不会受到明显影响。同时根际表面形成的铁膜对植物体 Fe 和其他元素的吸收至关重要。但水稻根系铁膜在受亚铁胁迫后由红棕色变成明显的黄褐色^[12], 尤其是在有效态元素含量过多的情况下, 根际表面形成大量的铁膜。主要原因是由于铁膜是一种胶体, 对根际表面各种矿质元素具有很强的吸附能力。有研究表明, 根表大量铁膜的形成不利于水生植物根系对养分的需求^[13], 即根系对其他营养元素的吸收不足以维持植物体正常生命活动所需。这可能是亚铁胁迫导致植物体生长发育受抑制的主要原因之一。

目前, 对于解决水稻土壤中过量的铁元素对水稻产生毒害作用有以下几种方法。第一, 通过改善植株对其他元素的吸收和利用(除 Fe), 以此维持正常生命活动所需营养的稳态, 抵御亚铁对植物的毒害作用。如通

收稿日期: 2018-02-17

基金项目: 国家自然科学基金(31571616, 31070243); 农业部公益性行业(农业)科研专项(201403015); 中国农业科学院协同创新工程项目(CAAS-XTCX2016018); 绿色性状基因聚合与种质创新(2014AA10A603)

过施用 K、P、Zn 和 Mn 等矿质元素肥料可有效缓解水稻的亚铁毒害症状^[12,14-18]。第二,亚铁胁迫下水稻对亚铁毒害的耐性在不同品种间存在显著差异,且对其他矿质元素的吸收和积累在不同亚铁毒害耐性水稻品种间存在差异性。因此,筛选出耐亚铁毒害的水稻品种被认为是减少水稻亚铁毒害发生最经济有效的途径^[19-20],可通过优化施肥技术进一步控制和缓解水稻亚铁毒害。

本文以前期试验初步筛选出来的 10 个有显著性差异的耐亚铁毒害粳型水稻品种为材料,研究亚铁胁迫对水稻生长的影响及其部分矿质元素的变化,为矿质营养元素缓解水稻亚铁毒害及其改良施肥技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本文以前期试验初步筛选出来的 10 个有显著性差异的耐亚铁毒害粳型水稻品种为研究材料:ITA245 (1)、IR36 (2)、ITA244 (3)、TOX3100-12-1-2-2(4)、IR20 (5)、ITA247 (6)、IR52 (7)、ITA242 (8)、IR1416-131-5(9)、CR94-13(10),均由国家水稻种质库提供。

1.2 试验方法

浸种前先用 5% 的次氯酸钠溶液对试验材料的种子消毒 5 min,然后浸没水中 48 h,35℃催芽 24 h,播种于长方形的沙土中。待水稻育苗至 3 叶 1 心时,筛选长势一致的幼苗,用海绵固定并置于体积为 5L 的黑色塑料桶内,每桶种植 5 丛,每丛 3 株。先用自来水预培养 1 d,再用全营养液预培 7 d(水培营养液配方参照国际水稻研究所的方法进行配置)。试验过程中以 $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 为 Fe^{2+} 源进行亚铁胁迫处理,每个品种均设置正常浓度 2 mg/kg Fe^{2+} 作为空白对照 (CK), Fe^{2+} 处理浓度为 200 mg/kg,每个处理设置 3 次重复,采用完全随机区组设计。每 3 d 更换 1 次营养液,用 0.1 mol/L 的 HCl 和 NaOH 将 pH 值调至 4.5。

1.3 取样与指标测定

亚铁胁迫处理后第 20 d 取样,先利用 SPAD 仪 (SPAD-502PLUS, Japan) 测定植株最上面的完全展开叶的 SPAD 值,再测定株高、根长、分蘖等农艺性状。用 80% 丙酮测定除新叶外叶片的叶绿素 a 和叶绿素 b 含量;用氮蓝四唑法测定 SOD 活性、紫外吸收法测定 CAT 活性、TBA 比色法测定 MDA 含量^[21]。将植株分为地上部(茎秆和叶片)和地下部(根系)进行取样,

经 105℃ 杀青 2 h 后,60℃ 烘干至恒质量。先称取干样质量然后充分粉碎,每个样品称取 0.25 g,用 HNO_3 - HClO_4 (1:3, V:V) 混合酸进行消化,蒸馏水定容至 50 mL。采用全谱直读电感耦合等离子体原子发射光谱仪 (ICP-AES, IRIS Intrepid II XSP, Thermo Electron CO. LTD, America) 测定根膜提取液和植株消化液的 Fe、Mn、Zn、K、P 等元素含量^[22]。

1.4 数据统计与分析

采用 Excel 2013 进行平均值和标准差统计,用 DPS 数据处理系统进行 LSD 多重比较^[23]。

2 结果与分析

2.1 亚铁胁迫对不同基因型水稻生长发育的影响

研究发现,在亚铁胁迫处理 (200 mg/kg) 20 d 后,10 个水稻材料的株高、根系长度、分蘖数、根系干物质质量和地上部干物质质量均受到极显著抑制 (图 1)。与 CK 相比,10 个水稻材料的株高在亚铁胁迫处理后平均降低约 24.30%,其中 IR36 的株高降低最多,约 31.64%;而 ITA245 的株高降低最少约 18.25%。同时检测亚铁毒害对植株分蘖数的影响后发现,10 个供试水稻的分蘖数均极显著降低,下降幅度平均为 41.35%,其中 TOX3100-12-1-22 和 ITA242 的分蘖数下降幅度最大,为 59.30%,而 CR94-13 的分蘖数下降最少,为 15.38%。亚铁毒害不仅对株高和分蘖数产生影响,同时对 10 个水稻材料植株的干物质质量也产生显著的毒害作用,导致 10 个供试品种的水稻干物质质量极显著降低。与水稻地上部的干物质质量相比,根系的干物质质量受亚铁毒害更为严重。测定结果显示,在亚铁胁迫 20 d 后 10 个供试材料根系干物质质量平均下降幅度高达 74.40%,其中 ITA244 的下降幅度最高,为 82.37%,ITA247 的下降幅度最少,为 57.81%;而地上部的干物质质量也极显著降低,平均降低 38.78%,其中 ITA242 的下降幅度最高,为 56.63%,而下降最少的是 IR52,约 18.15%。综上所述,高浓度 Fe^{2+} 胁迫显著影响了 10 个不同水稻品种的农艺性状,尤其是根系干物质质量。

2.2 亚铁胁迫对不同基因型水稻生理活性的影响

2.2.1 亚铁胁迫对不同基因型水稻叶绿素含量的影响

研究表明,在正常供铁浓度下 (CK, 2 mg/kg),叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量在 10 个不同水稻品种中无显著差异。但在高浓度亚铁胁迫下,不同水稻品种的叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量均呈下降趋势,且普遍低于正常供铁处理 (CK) (图 2)。在亚铁胁迫处理 20

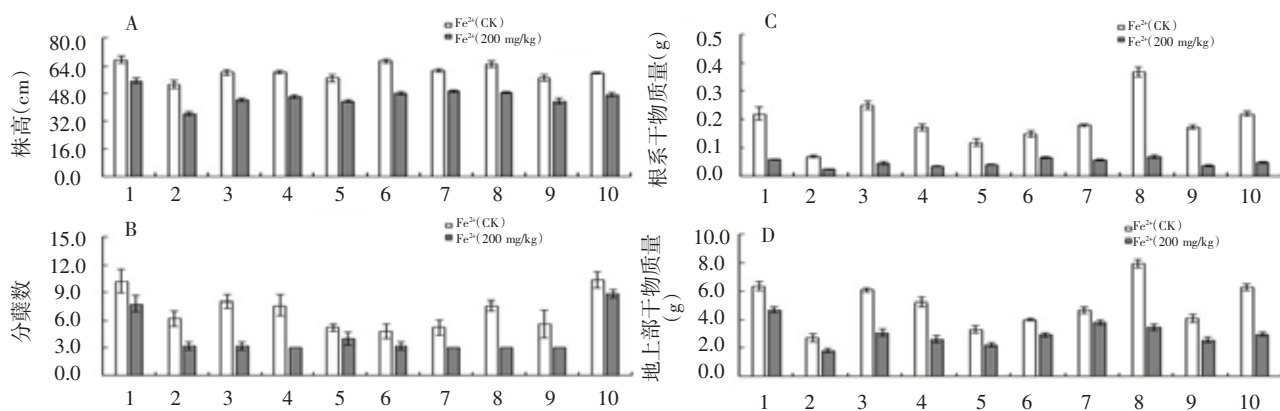


图1 亚铁胁迫对水稻株高、分蘖数、根系和地上部干物质质量的影响(处理后20 d)

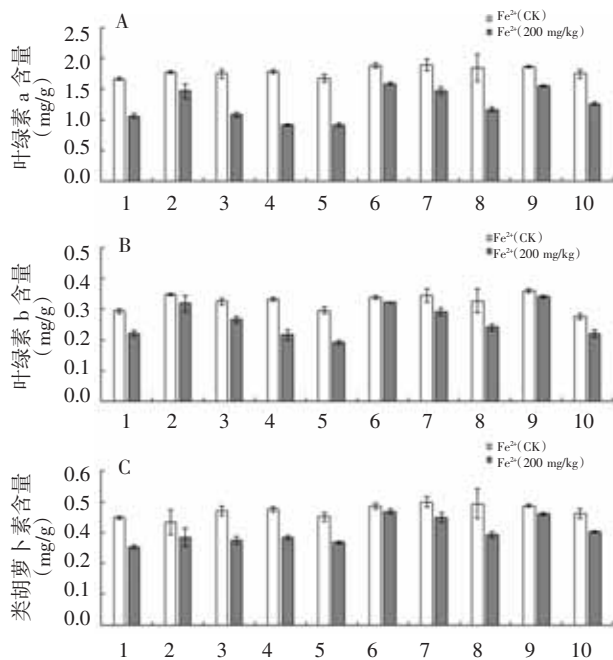


图2 亚铁胁迫对水稻叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量的影响(处理后20 d)

d后,10个参试材料的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量的平均下降幅度分别为 30.53%、19.32% 和 18.22%。其中 TOX3100-12-1-2-2(4)的叶绿素 a 含量下降幅度最高约 48.72%, 而下降幅度最少的 ITA244(6)降低近 15.67% (图 2A); IR20(5)的叶绿素 b 含量下降幅度最高约为 35.24%, IR1416-131-5(9)的叶绿素 b 含量下降最少, 约 5.64% (图 2B); ITA245(1)的类胡萝卜素含量降低最多, 达 27.27%, 而 ITA247(6)的下降幅度最小, 约 4.81% (图 2C)。说明, 在高浓度 Fe²⁺ 胁迫处理下, 10 个水稻品种叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均显著降低, 表明不同亚铁浓度与水稻叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量呈显著负

相关。

2.2.2 亚铁胁迫对不同水稻品种 SOD、CAT 活性和 MDA 含量的影响

高浓度亚铁胁迫处理下, 10 个水稻品种根系和叶片中的 SOD 活性变化不同, 且叶片中的 SOD 活性显著高于根系。同时, 叶片中的 SOD 活性变化因水稻品种而异(图 3)。高浓度 Fe²⁺ 胁迫下, IR36(2)、ITA247(6)、ITA242(8)的 SOD 活性均极显著增加, 但 ITA245(1)、ITA244(3)、IR52(7)、IR1416-131-5(9)和 CR94-13(10)无显著差异, 而 TOX3100-12-1-2-2(4)和 IR20(5)的 SOD 活性极显著降低(图 3A); 但在 IR36(2)、ITA244(3)、IR52(7)、IR1416-131-5(9)和 CR94-13(10)根系中的 SOD 活性极显著增加, ITA245(1)、TOX3100-12-1-2-2(4)、IR20(5)、ITA247(6)和 ITA242(8)的 SOD 活性无显著差异(图 3D)。同时对水稻体内 CAT 活性的测定结果表明, 在 200 mg/kg Fe²⁺ 处理时, 10 个水稻根系中的 CAT 酶活性无法检测, 但 TOX3100-12-1-2-2(4)、IR20(5)、ITA242(8)和 CR94-13(10)这 4 个品种的 CAT 活性无显著变化, 其他品种叶片中的 CAT 活性均显著上升(图 3B)。表明高浓度的胁迫导致植物体内的抗氧化酶活性产生变化, 但不同植物体器官的酶活性变化不同, 即水稻植株叶片与根系中抗氧化酶的活性对 Fe²⁺ 毒害反应有较大差异。

MDA 是细胞脂膜过氧化作用的代谢产物, 可以直接反映植物体细胞的脂质过氧化程度。对 10 个供试材料的 MDA 含量进行检测, 结果发现高浓度 Fe²⁺ 处理(200 mg/kg) 20 d 后, 叶片中 MDA 含量均极显著, 平均增加约 94.41%, 其中 ITA247(6)增加的幅度最高达 239.52%, 而 CR94-13(10)则增加 22.36%。同时根系中的 MDA 含量平均增加 28.92%, 其中 IR20(5)的增加幅

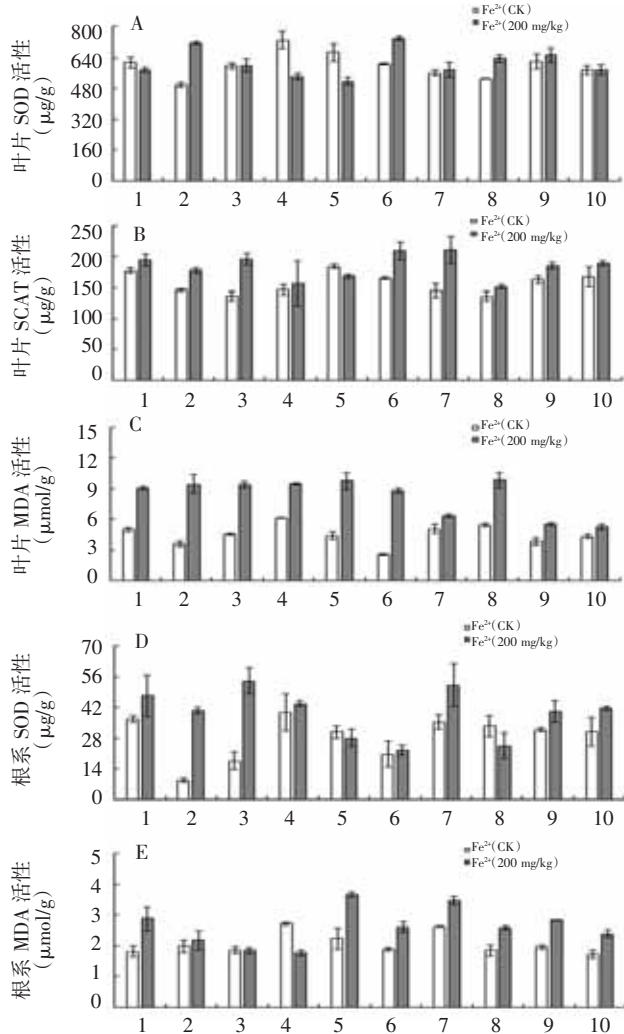


图3 亚铁胁迫对水稻叶片和根系 SOD、CAT 活性和 MDA 含量的影响(处理后 20 d)

度最大约 63.29%,但 TOX3100-12-1-2-2(4)在高浓度亚铁处理后的 MDA 含量极显著降低近 34.62%(图 3C,E)。表明在高浓度 Fe^{2+} 胁迫处理后,不同水稻品种的 MDA 含量不同,且同一品种叶片和根系的 MDA 含量变化亦不同,即不同植物细胞中脂膜过氧化作用的强度不同。

2.3 亚铁胁迫对不同基因型水稻营养元素含量的影响

2.3.1 亚铁胁迫处理对不同基因型水稻各组织中铁与铜元素含量影响

对 10 个试验水稻材料进行元素含量测定,结果发现,与 CK 相比,高浓度 Fe^{2+} 胁迫处理下水稻植株根系、根膜和地上部的 Fe 元素含量均极显著增加(图 4)。其中,根系、根膜和地上部的 Fe 含量分别平均增加 13.47 倍、76.86 倍和 8.84 倍。在根系中,与 CK 相比,材料 I-

TA244(3)在 200 mg/kg Fe^{2+} 处理后的 Fe 元素含量增加最少,为 3.47 倍,而 IR52(7)的根系中 Fe 元素含量增加最多,达 22.63 倍;在水稻根膜中,发现 IR20(5)中根膜 Fe 含量增加最少,仅 35.93 倍,TOX3100-12-1-2-2(4)中 Fe 含量增加最多,为 109.33 倍;在水稻叶片中检测发现,ITA242(8)的 Fe 含量增加 6.27 倍,而 TOX3100-12-1-2-2(4)增加倍数最多,为 13.11 倍。

对亚铁处理后对 Cu 元素含量测定发现,与 CK 相比,10 个水稻品种植株根系、根膜和叶片的 Cu 元素含量均极显著降低(图 4)。与 CK 相比,高浓度 Fe^{2+} 胁迫下水稻 ITA245(1)和 IR36(2)根系中的 Cu 含量无法检测,其他品种的 Cu 含量平均极显著降低约 75.70%。同时检测 10 个品种植株根膜发现,在 200 mg/kg Fe^{2+} 处理下,根膜中的 Cu 含量无法检测到;植株叶片中的 Cu 含量与 CK 相比平均降低 41.83%,其中 ITA245(1)的 Cu 含量降幅最小,为 22.71%,IR52(7)中 Cu 含量降低最多,近 52.16%。

综上所述,在高浓度 200 mg/kg Fe^{2+} 处理后,与对照相比,10 个水稻品种根系、根膜和叶片中的 Fe^{2+} 含量均极显著增加,但检测植株中的 Cu 元素含量发现,10 个品种的根系、根膜和地上部叶片中的 Cu 含量均极显著降低。研究表明,在亚铁胁迫处理下,水稻植株中 Fe 含量受外源 Fe 浓度的影响,根膜、根系和叶片中的 Fe 含量均随外源 Fe 浓度的增加而显著增加,且 Fe 和 Cu 在植株吸收、转运和积累等相关途径中存在竞争性抑制。

2.3.2 亚铁毒害胁迫处理对水稻植株其他元素的影响

总体来看,亚铁胁迫处理对不同元素的影响程度不同,因水稻品种而异,各元素含量在植株的不同部位也存在差异。检查不同部位其他元素含量的变化情况表明,在高浓度 Fe^{2+} 处理后,与 CK 相比,根系中 K、Mg、Zn 和 Mn 的含量均显著的下降,而 Ca 和 P 的含量无明显变化(图 5);在高浓度 Fe^{2+} 处理后,与 CK 相比,根膜中 Zn、P、Ca 元素含量均显著增加,而 K 元素无明显变化,但 Mg 元素含量呈现极显著降低趋势,同时 Mn 元素在过量亚铁处理植株根膜中几乎检测不到(图 6);对高浓度亚铁胁迫处理后 10 个供试水稻材料植株地上部叶片的其他元素含量进行测定发现,与 CK 相比,200 mg/kg Fe^{2+} 处理后植株叶片中的 P、K、Ca、Mg、Zn、Mn 含量均显著下降,其中 P、Mg、Zn、Mn 元素含量的下降幅度较大,下降 50%左右,导致植株营养缺乏严重,同时 Fe-P、Fe-Mg、Fe-Zn、Fe-Mn 表现出强烈的拮抗作用(图 7)。

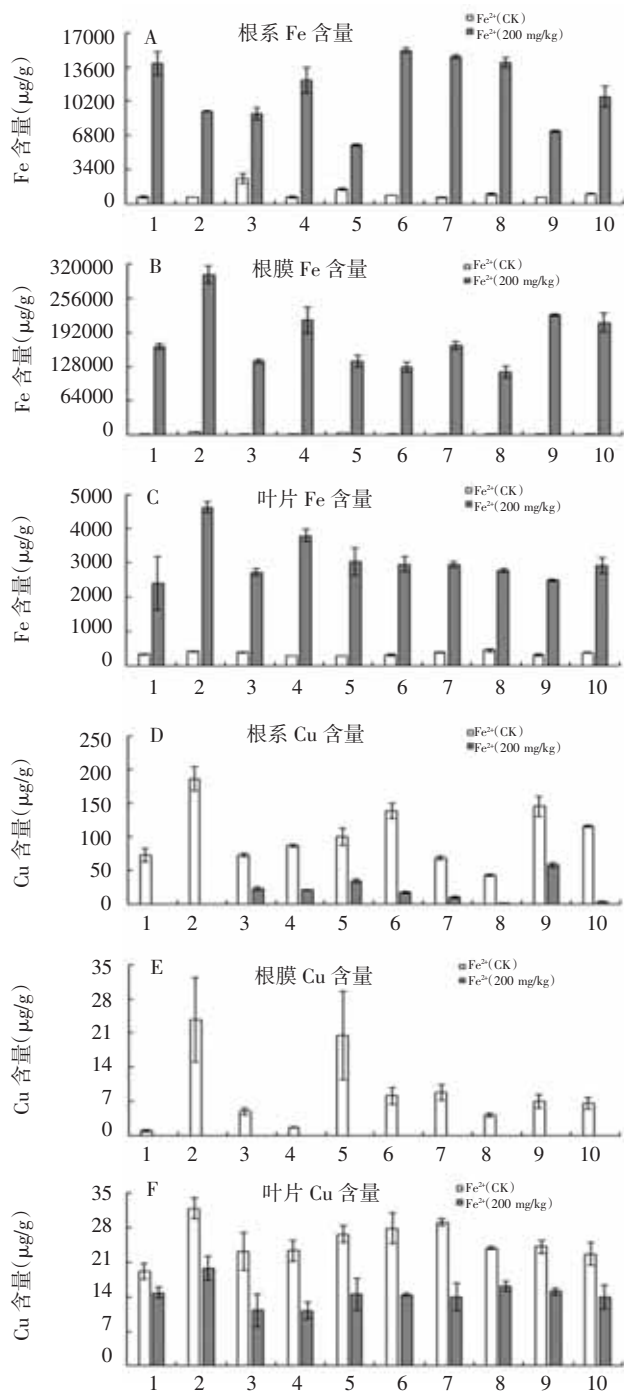


图4 亚铁胁迫对不同水稻品种 Fe 和 Cu 含量的影响

3 讨论

在浓度为 200 mg/kg 的亚铁处理下,水稻植株对亚铁毒害的耐性表现出了显著的品种间差异,株高、根长、分蘖数、根系和地上部干物质质量等农艺生态指标均受到严重影响。从水稻植株高度、地上部干物质质量、根系干物质质量和分蘖数等生理指标受抑制程度判断,IR-

TA244(3)、ITA242(8)、IR1416-131-5(9)对亚铁毒害的耐性较差,而 ITA245(1)、IR20(5)、IR52(7)对亚铁胁迫的耐性较好。同时检测 10 个水稻材料叶片的叶绿素含量发现,高浓度亚铁胁迫处理 20 d 后,与 CK 相比,10 个水稻材料叶片中的叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量均显著降低。但不同品种间叶绿素含量降低程度不同,如 IR36(2)、ITA247(6)、IR52(7)、IR1416-131-5(9)、CR94-13(10)的叶绿素 a、b 类胡萝卜素含量的下降幅度较小,而 ITA245(1)、ITA244(3)、TOX3100-12-1-2-2(4)、IR20(5)、ITA242(8)的下降幅度较大。表明在高浓度亚铁毒害胁迫下,植株根系吸收过量 Fe²⁺转运至植物体其他组织器官中,Fe²⁺在进入植株后通过光合作用等离子通道部分积累到叶绿体中,致使自由基大量产生,导致叶片中的叶绿素被氧化分解,叶色逐渐变浅甚至呈现淡绿色,进而显著性降低叶绿素含量。同时在高浓度亚铁胁迫下,铁耐受型品种利用其优越的避逆性和耐逆性减少亚铁毒害^[14]。由此可见,水稻对植株体内 Fe²⁺的积累能力品种间存在差异,其对抗亚铁毒害的应答反应速度也不同,导致植物叶片失绿程度有所差异,也就是说,通过叶绿素的含量来反映植株对亚铁胁迫的耐性状况在一定程度上是可行的。

亚铁毒害是由于土壤中 Fe²⁺浓度过高,植物体从土壤中吸收过量的 Fe²⁺,通过自身细胞生化生命活动(如 Fenton 反应等)诱发活性氧等自由基爆发,激发细胞质膜的过氧化反应,破坏细胞骨架、细胞膜结构和功能,改变植物体内生化功能^[25-26],导致植株出现严重的亚铁毒害现象,进而植株枯萎死亡,最终引起植物减产和品质降低。丙二醛(MDA)是膜脂过氧化最重要的产物之一,与植物在逆境下遭受伤害与活性氧积累诱发的膜质过氧化作用密切相关。在高浓度 Fe²⁺处理 20 d 后检测发现,与 CK 相比,10 个水稻材料根系和叶片中的 MDA 含量均显著降低,但叶片中 MDA 的毒害程度显著高于根系中,同时水稻叶片细胞内 MDA 含量的高低与亚铁浓度具一定相关性。10 个供试水稻材料在 200 mg/kg Fe²⁺胁迫 20 d 后,检测植物体内抗氧化相关酶活性发现,SOD 和 CAT 的活性提高,可能是由于植株体通过自身的生化作用对 Fe²⁺胁迫诱导的自由基伤害形成了防御应答机制;同时还观察到,与 CK 相比,TOX3100-12-1-2-2(4)、IR20(5)和 ITA242(8)等品种的 SOD 和 CAT 活性显著降低或无显著差异。这可能是由于植株体内的 Fe²⁺含量过高,导致自由基大量产生,其含量超过了植物体的生理阈值,因而不能利用自身清除机制,致使清除自由基的抗氧化

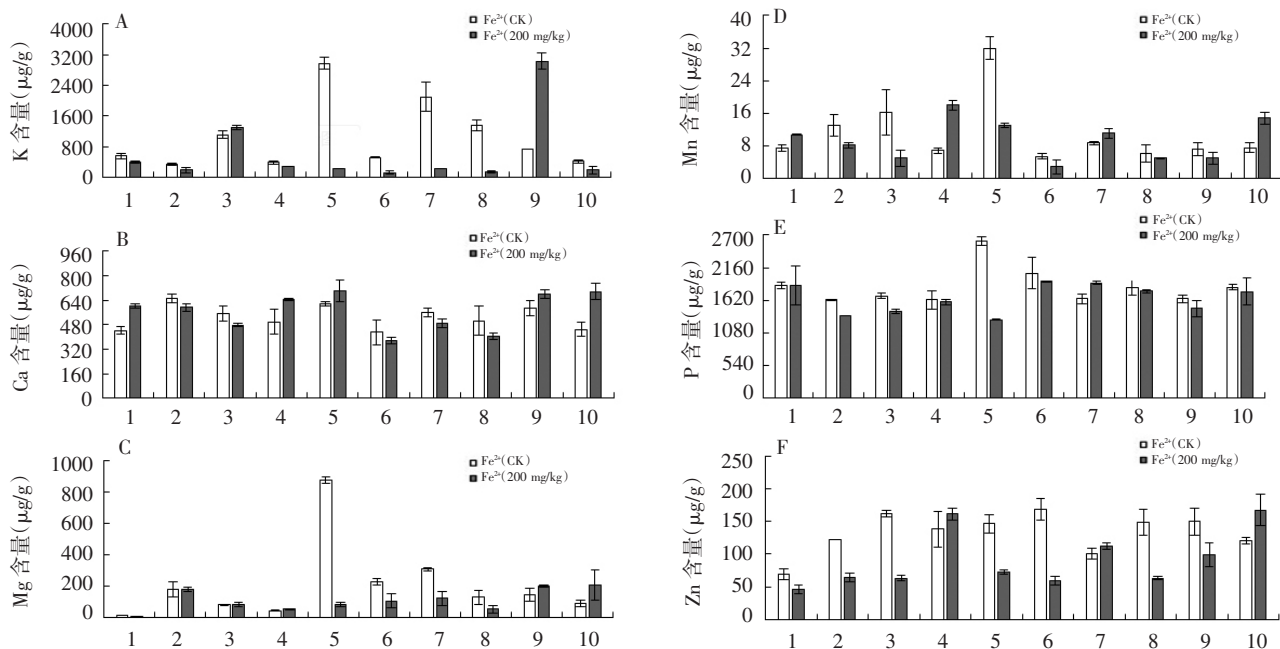


图5 亚铁胁迫对不同水稻品种根系中 K、Ca、Mg、Mn、P 和 Zn 含量的影响

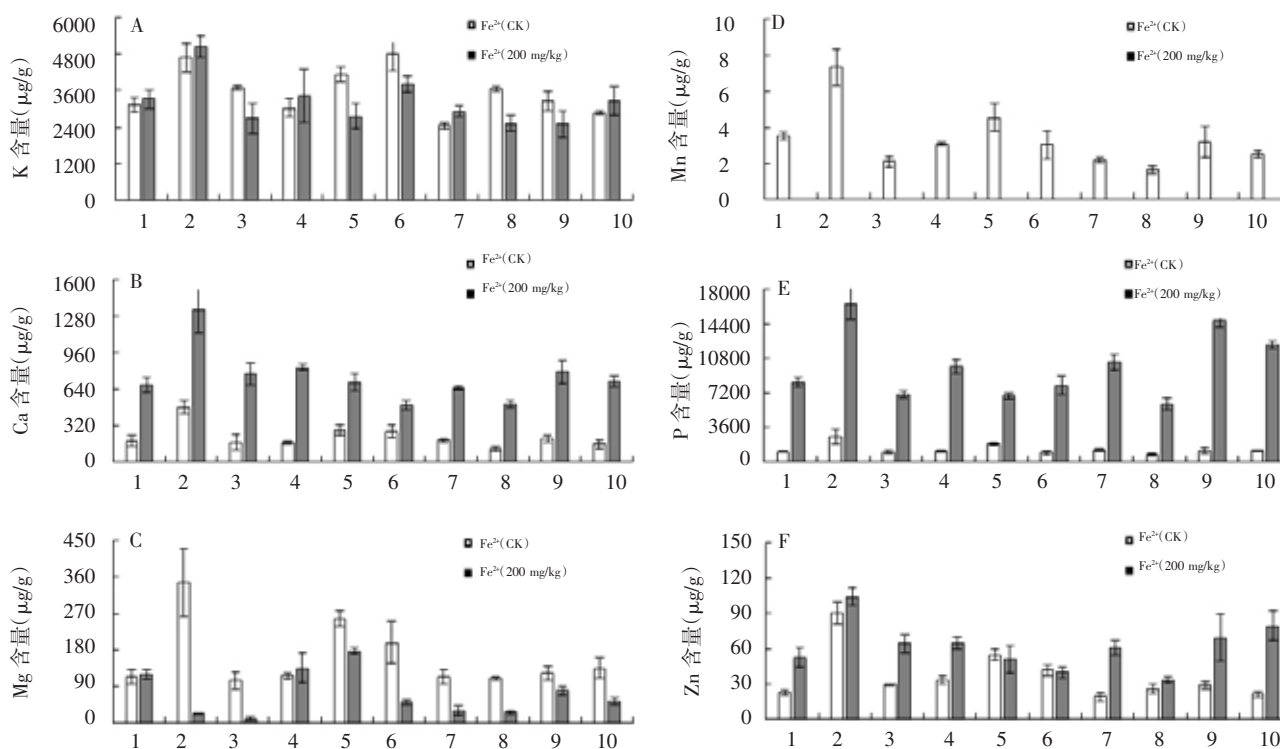


图6 亚铁胁迫对不同水稻品种根中 K、Ca、Mg、Mn、P 和 Zn 含量的影响

酶 SOD 和 CAT 等的活性受到抑制,且在 200 mg/kg Fe^{2+} 处理下,叶片中的 SOD 的活性明显高于根系,而根系中的 CAT 酶活性无法检测。综上所述,不同器官中抗氧化相关酶活性变化不同,叶片与根系对 Fe^{2+} 毒害的防御应答反应有较大的差异,叶片中 SOD 和 CAT 等

酶活性较强,启示植物的亚铁毒害胁迫主要发生在叶片中。同时研究表明,植物叶片铁含量的高低与水稻亚铁毒害程度存在一定的相关性,是水稻亚铁毒害程度的关键指标^[27-28]。

铁毒害是一个复杂的营养元素紊乱过程,对植物

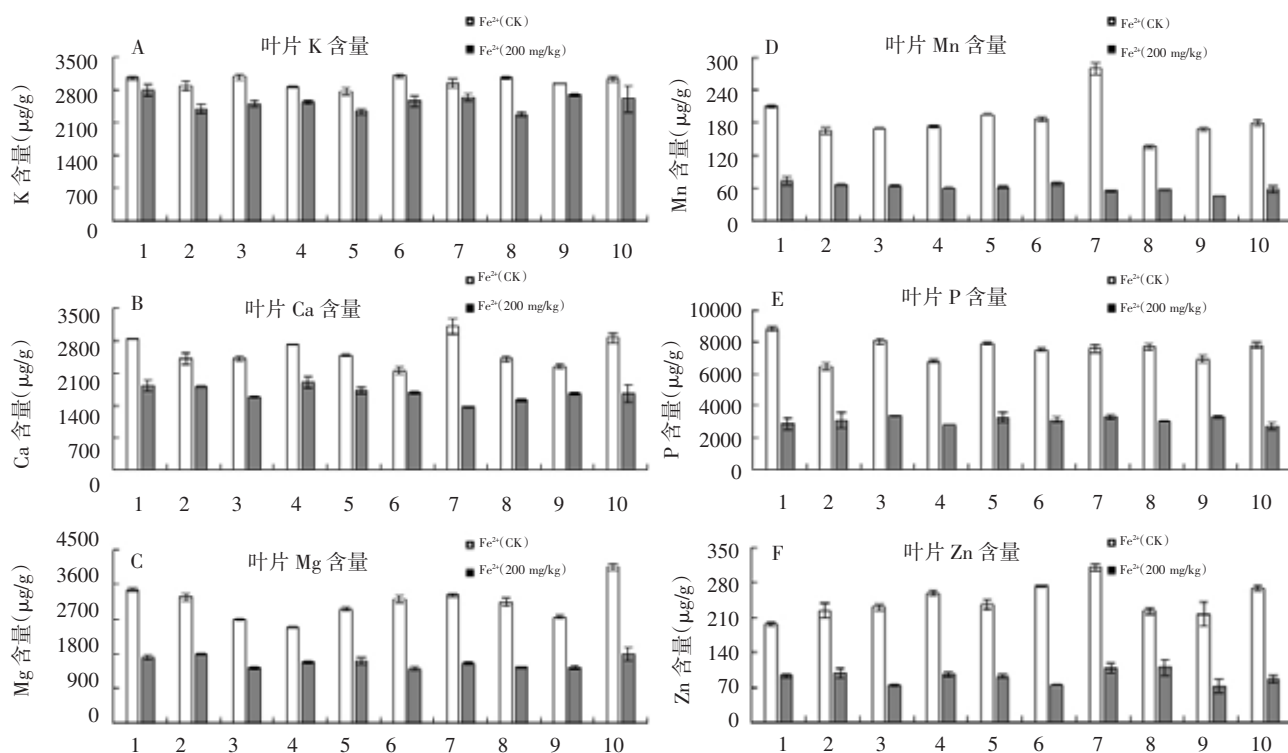


图7 亚铁胁迫对不同水稻品种叶片中 K、Ca、Mg、Mn、P 和 Zn 含量的影响

造成其他营养元素的缺乏^[29]。在亚铁毒害下,水稻中含有大量活性 Fe 破坏养分间的代谢平衡,导致 P、K、Zn、Ca、Mg 等元素供应不足,进一步加剧铁毒害的发生^[30]。在本试验中对 10 个供试水稻的元素含量进行测定,在 200 mg/kg Fe²⁺处理下,10 个供试水稻根系、根膜和叶片中的 Fe 含量均极显著增加,而 Cu 元素的含量在植株中均极显著降低,尤其在水稻根膜中,高浓度 Fe²⁺处理下的 Cu 元素含量无法检测到,说明 Fe-Cu 之间存在着拮抗关系,两种元素相互抑制植物对另一元素的吸收和利用。同时检测 K、Ca、Mg、Mn、P、Zn 等元素含量的积累程度,除去个别品种元素含量变化存在差异外,发现与 CK 相比,在根膜中,P 元素含量极显著增加,但在根系中两者的差异不显著,而在叶片中 P 元素含量显著降低近 50%。这可能是由于铁氧化物能专一性吸附磷酸根,在根际表面形成难溶的 Fe-P 复合物,减少了根系对 P 的吸收,导致 P 元素向地上部转运的过程受到抑制。植物体呈现缺磷状态引起次生反应,诱导根系分泌大量的有机酸,致使 Fe 可溶性增强,根系吸收大量 Fe²⁺转运至植物体各个部位,导致亚铁毒害程度加剧。由于根膜中的铁氧化物是两性胶体,其周围带有较多的负电荷基团,当根膜 Fe 元素含量较高时,根表铁膜对 Ca、Zn 的吸附能力增加,致使植物根系对

Ca、Zn 的吸收受阻,转运到叶片中的 Ca、Zn 元素含量也相对减少。在 200 mg/kg Fe²⁺处理下检测发现,10 个水稻品种根膜中的 Mn 元素含量无法测定,但在叶片中 10 个品种的 Mn 元素含量均降低 50%以上,而在根系中 Mn 含量也呈现下降趋势。同时检测 Mg 元素含量发现,在根系、根膜和叶片中的含量均显著降低,且在叶片中 Mg 含量降低近 50%。综上所述,通过对 10 个水稻材料根系、根膜和叶片中元素含量测定发现,在高浓度亚铁处理下,植物体内的其他元素,如 Cu、Zn、Mn、P、Mg 与 Fe 具有强烈的拮抗作用。

铁毒引起水稻植株部分营养元素严重的缺乏,过量的 Fe²⁺影响水稻地上部和根系的 N、P、K、Ca、Zn、Mn、Mg 和 Fe 等微量元素的吸收及分配,而 P、Mg、Cu、Zn、Mn 是满足植物生长所必需的矿质元素,其含量降低会影响植株正常的生长发育。进一步表明亚铁毒害破坏植株对矿质元素吸收和利用的平衡,造成营养紊乱,同时加剧了铁毒的发生,进而对植株的生长发育产生严重影响,这可能是 Fe 胁迫下植株受伤害的机理之一。

4 结论

综上所述,亚铁毒害影响水稻的生长发育,表现为株高降低,分蘖减少,根系和地上部干物质质量降低,且

水稻受亚铁毒害的影响程度与水稻基因型有关。亚铁胁迫下,水稻叶片中叶绿素含量显著降低,因此通过叶绿素的含量来反映植株对亚铁胁迫的耐性状况在一定程度上是可行的。亚铁胁迫下水稻叶片中的MDA含量显著性降低,表明水稻叶片中的MDA含量与亚铁浓度存在一定关系。水稻不同部位对 Fe^{2+} 胁迫的反应存在较大的差异,叶片中抗氧化酶活性高于根系,间接表明亚铁毒害主要发生在叶片中。亚铁胁迫导致营养元素代谢紊乱,本试验中,10个试验材料的水稻品种其大量元素P、K、Mg、Ca及其微量元素Zn、Mn、Cu在叶片中的含量均低于正常供铁植株, Fe-P 、 Fe-Mg 、 Fe-Zn 、 Fe-Mn 表现出强烈的拮抗作用,可见,铁毒造成水稻植株其他营养缺乏是铁毒发生的重要机理。

参考文献

- [1] Wan J L, Zhai H Q, Wan J M, et al. Mapping QTL for traits associated with resistance to ferrous iron toxicity in rice (*Oryza sativa* L.), using *japonica* chromosome segment substitution lines[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2003, 30(10): 893-898.
- [2] 崔宏浩,陈正刚,朱青,等. 外源物对冷浸田土壤亚铁量及水稻产量的影响[J]. 西南农业学报, 2015, 28(1): 220-225.
- [3] Becker M, Asch F. Iron toxicity in rice—conditions and management concepts [J]. *J Plant Nutr Soil Sci*, 2005, 168(4): 558-573.
- [4] Audebert A, Fofana M. Rice yield gap due to iron toxicity in West Africa[J]. *J Agron Crop Sci*, 2010, 195(1): 66-76.
- [5] Yamauchi M, Peng X X. Iron toxicity and stress-induced ethylene production in rice leaves [J]. *Plant Soil*, 1995, 173(1): 21-28.
- [6] Fageria N K, Santos A B, Barbosa Filho M P, et al. Iron toxicity in lowland rice[J]. *J Plant Nutr*, 2008, 31(9): 1 676-1 697.
- [7] 邢承华,李方,徐根娣,等. 铁毒胁迫对水稻幼苗中POD和CAT同工酶的影响[J]. 浙江农业学报, 2008, 20(6): 457-460.
- [8] 王贵民,陈国祥,杨艳华,等. 亚铁对杂交水稻幼苗生长和部分生理生化特性的影响[J]. 南京师大学报:自然科学版, 2003, 26(2): 56-60.
- [9] Stein R J, Duarte G L, Spohr M G, et al. Distinct physiological responses of two rice cultivars subjected to iron toxicity under field conditions[J]. *Ann Appl Biol*, 2009, 154(2): 269-277.
- [10] Bashir K, Ishimaru Y, Nishizawa N K. Iron uptake and loading into rice grains [J]. *Rice*, 2010, 3: 122-130.
- [11] Lutts S. Effects of ferrous iron toxicity on the growth and mineral composition of an interspecific rice[J]. *J Plant Nutr*, 2005, 28(1): 1-20.
- [12] 白红红,章林平,王子民,等. 锰对水稻亚铁毒害的缓解作用[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(5): 491-502.
- [13] Green M S, Etherington J R. Oxidation of ferrous iron by rice (*Oryza sativa* L.) roots: a mechanism for waterlogging tolerance [J]. *J Exp Bot*, 1977, 28(104): 678-689.
- [14] Audebert A, Sahrawat K L. Mechanisms for iron toxicity tolerance in lowland rice [J]. *J Plant Nutr*, 2000, 23: 1 877-1 885.
- [15] 周锋利,江玲,王松凤,等. 钾离子对水稻亚铁毒害的缓解作用[J]. 南京农业大学学报, 2005, 28(4): 6-10.
- [16] 蔡妙珍,林咸永,罗安程,等. 过量 Fe^{2+} 对水稻生长和某些生理性状的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(1): 96-99.
- [17] Sahrawat K L, Toriyama K, Heong K L, et al. Managing iron toxicity in lowland rice: the role of tolerant genotypes and plant nutrients[C]. // World Rice Research Conference Held at Tsukuba, Japan, 2004: 452-454.
- [18] 何鑫,张存政,刘贤金,等. 外源硝酸钙对水培生菜生长及矿质元素吸收的影响[J]. 核农学报, 2016, 30(12): 2 460-2 466.
- [19] Sikirou M, Saito K, Achigandako E G, et al. Genetic improvement of iron toxicity tolerance in rice—progress, challenges and prospects in West Africa[J]. *Plant Prod Sci*, 2015, 18(4): 423-434.
- [20] Mathus E, Wu L B, Ueda Y, et al. Loci, genes, and mechanisms associated with tolerance to ferrous iron toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2015, 128(10): 2 085.
- [21] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [22] Huang Q N, An H, Yang Y J, et al. Effects of Mn-Cd antagonistic interaction on Cd accumulation and major agronomic traits in rice genotypes by different Mn forms [J]. *Plant Growth Regul*, 2017, 82: 317-331.
- [23] Tang Q Y, Zhang C X. Data Processing System (DPS) software with experimental design, statistical analysis and data mining developed for use in entomological research[J]. *Insect Sci*, 2013, 20(2): 254-260.
- [24] 朱鹤健. 水稻土[M]. 北京: 农业出版社, 1985.
- [25] Becana M, Moran J F, Iturbe-Ormaetxe I. Iron-dependent oxygen free radical generation in plants subjected to environmental stress: toxicity and antioxidant protection [J]. *Plant Soil*, 1998, 201(1): 137-147.
- [26] Hell R, Stephan U W. Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants[J]. *Planta*, 2003, 216(4): 541-551.
- [27] Shimizu A, Yanagihara S, Kawasaki S, et al. Phosphorus deficiency-induced root elongation and its QTL in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(7): 1 361-1 368.
- [28] Dufey I, Hiel M P, Hakizimana P, et al. Multi-environment quantitative trait loci mapping and consistency across environments of resistance mechanisms to ferrous iron toxicity in rice [J]. *Crop Sci*, 2012, 52(2): 539-550.
- [29] Tanaka A, Loe R, Navasero S A. Some mechanisms involved in the development of iron toxicity symptoms in the rice plant [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 1966, 12(4): 32-38.
- [30] Jeg O, Benekiser G, Watanabe I, et al. Multiple nutritional soil stress as the prerequisite for iron toxicity of wetland rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Trop Agric*, 1983, 60(2): 102-106.

