

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201410015

赵宽, 吴沿友, 周葆华. 缺锌和  $\text{HCO}_3^-$  处理对诸葛菜和油菜有机酸特征的影响[J]. 广西植物, 2015, 35(2):206–212Zhao K, Wu YY, Zhou BH. Effects of zinc deficiency and bicarbonate treatments on the characteristics of organic acids of *Orychophragmus violaceus* and *Brassica napus* [J]. *Guihaia*, 2015, 35(2):206–212

# 缺锌和 $\text{HCO}_3^-$ 处理对诸葛菜和油菜有机酸特征的影响

赵宽<sup>1,2</sup>, 吴沿友<sup>2,3\*</sup>, 周葆华<sup>1</sup>

(1. 安庆师范学院 资源环境学院, 安徽 安庆 246011; 2. 现代农业装备与技术教育部重点实验室, 江苏大学农业工程研究院, 江苏 镇江 212013; 3. 中国科学院地球化学研究所, 环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002)

**摘要:** 以诸葛菜和油菜为材料, 水培环境下设置 4 个不同的缺锌和碳酸氢根离子胁迫处理, 分别为 +Zn0 (含 Zn 且不加  $\text{HCO}_3^-$  的处理组), +Zn10 (含 Zn 且加  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HCO}_3^-$  的处理组), -Zn0 (缺 Zn 且不加  $\text{HCO}_3^-$  的处理组) 和 -Zn10 (缺 Zn 且加  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HCO}_3^-$  的处理组), 利用离子色谱法分析了 4 个处理的两种植物幼苗器官(根、茎、叶)及根系分泌物中的有机酸特征。结果表明:(1) 高浓度碳酸氢根离子处理显著增加了两种植物器官及根系分泌的有机酸总量, 尤其是在缺锌和高浓度碳酸氢根离子双重胁迫下(-Zn10 处理), 诸葛菜器官和根系分泌的有机酸比油菜更敏感, 草酸、柠檬酸和苹果酸是诸葛菜器官和根系分泌物中的优势酸, 这三种有机酸的含量分别占其有机酸总量的 75% 及以上;(2) 叶片是两种植物有机酸产生的主要器官, 有机酸的含量和分配比例从地上部分(叶和茎)到地下部分(根)减少;(3) 两种植物器官和根系分泌物中的有机酸变化趋势一致, 叶片中有机酸主要来源于暗呼吸过程和光呼吸过程, 其他器官和根系分泌物中的有机酸主要来源于暗呼吸过程;(4) 诸葛菜对缺锌和高浓度碳酸氢根离子的适应能力强于油菜, 为诸葛菜的喀斯特适生性和低锌和高浓度碳酸氢根离子环境(如喀斯特环境)的生态修复提供了理论依据。

**关键词:** 有机酸; 植物器官; 根系分泌物; 喀斯特适生性; 诸葛菜

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)02-0206-07

## Effects of zinc deficiency and bicarbonate treatments on the characteristics of organic acids of *Orychophragmus violaceus* and *Brassica napus*

ZHAO Kuan<sup>1,2</sup>, WU Yan-You<sup>2,3\*</sup>, ZHOU Bao-Hua<sup>1</sup>

(1. School of Environmental Resources, Anqing Normal University, Anqing 246011, China; 2. Key Laboratory of Modern Agricultural Equipment and Technology of Ministry of Education, Institute of Agricultural Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China; 3. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China)

**Abstract:** The characteristics of organic acids in plant organs (roots, stems and leaves) and root exudates of seedlings of *Orychophragmus violaceus* and *Brassica napus* were investigated under the stress of Zn deficiency and excessive bicarbonate by ion chromatography. The two plant species were hydroponically grown and cultured in four different treatments: +Zn0 (the treatment of adequate Zn and none  $\text{HCO}_3^-$ ), +Zn10 (the treatment of adequate Zn and  $\text{HCO}_3^-$  addition), -Zn0 (the treatment of Zn deficiency and none  $\text{HCO}_3^-$ ) and -Zn10 (the treatment of Zn deficiency and  $\text{HCO}_3^-$  addi-

收稿日期: 2014-10-11 修回日期: 2014-12-29

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2013CB956703); 中国科学院战略性先导科技专项重大课题(XDA05070400); 江苏省高校优秀学科项目(苏财教[2011]8号); 安庆师范学院人才引进项目(140001000032)。

作者简介: 赵宽(1986-)男, 安徽池州人, 博士, 讲师, 主要从事植物逆境生理生化的研究。(E-mail)henry3408@126.com。

\*通讯作者: 吴沿友, 博士, 研究员, 从事生态环境和地球化学方面的研究。(E-mail)yanyouwu@ujs.edu.cn。

tion) respectively. The results were as follows: (1) The total content of organic acids in plant organs and root exudates of the two plant species were significantly increased under excessive bicarbonate treatment, particularly under the dual treatment of Zn deficiency and excessive bicarbonate conditions (-Zn10 treatment), the organic acids in organs and root exudates of *O. violaceus* were more sensitive than that of *B. napus*. Oxalic, citric and malic acids were the dominant organic acids in organs and root exudates of *O. violaceus*, the content of these three organic acids took account for more than seventy five percent of the total content of organic acids in organs and root exudates of *O. violaceus*; (2) The leaf was the main region of organic acids production of the two plant species, the content and the allocated proportion of organic acids decreased from aboveground parts (leaves and stems) to belowground parts; (3) The variation trends of organic acids contents of organs were identical with that of root exudates in *O. violaceus* and *B. napus*, and the source of organic acids in leaves of the two plant species was derived from the processes of dark respiration and photorespiration, while the source of organic acids in other organs such as stems and roots, as well as the source of organic acids in root exudates were come from the process of dark respiration; (4) The adaptability to the environment of low Zn and excessive  $\text{HCO}_3^-$  of *O. violaceus* was higher than that of *B. napus*, which provided evidences for the adaptability to karst environment of *O. violaceus* and ecological restoration in environments with low Zn and excessive  $\text{HCO}_3^-$ , such as a karst area.

**Key words:** organic acid; plant organs; root exudates; the adaptability to karst; *Orychophragmus violaceus*

锌是影响喀斯特土壤中植物生长发育所必需的微量元素之一,它是碳酸酐酶、乙醇脱氢酶和谷氨酸脱氢酶等六大酶类的构架组成部分(Barker *et al.*, 2006)。锌缺乏影响植物-土壤界面的许多生理过程,如碳水化合物代谢、活性氧类、磷-锌交互作用(Dickinson *et al.*, 2011; Gianquinto *et al.*, 2000; Rehman *et al.*, 2012)。石灰土中缺锌的主要因素是高浓度  $\text{HCO}_3^-$ ,高  $\text{HCO}_3^-$  浓度是喀斯特石灰土壤的主要理化特征之一,它通过影响植物光合系统和调节根际环境  $\text{HCO}_3^-$  浓度影响蛋白质的合成、呼吸作用和营养吸收,从而影响植物的生长发育(徐晓燕等, 2001; Alhendawi *et al.*, 1997; McCray *et al.*, 1992)。

草酸、苹果酸、柠檬酸和丁二酸等低分子量有机酸在植物器官(根、茎、叶)中广泛存在,这些有机酸来源于糖酵解、三羧酸循环和补给反应,对于维持植物体内离子平衡和植物-土壤-大气生态系统平衡具有重要作用(Araújo *et al.*, 2012; Sweetlove *et al.*, 2010)。有机酸在植物体内的积累和分泌与植物种类、营养状况、生长年限和器官类型(根、茎、叶)有关(López-Bucio *et al.*, 2000)。有机酸通过根部释放到根际土壤中,活化土壤中难溶性化合物,增加植物吸收所需的有效营养,从而增强植物对环境的适应能力。根系分泌的有机酸组成和含量变化是植物应对环境胁迫的一种重要适应性机制,如养分活化机制、排铝和解铝毒机制、成土作用机制等(Jones, 1998; Ryan *et al.*, 2001; Walker *et al.*, 2003; 吴柳杰等, 2014)。在高浓度  $\text{HCO}_3^-$  或缺 Zn 处理下,植物体内有机酸的积累和分泌受到较大影响。不同锌基

因型水稻体内有机酸的累积和分泌有显著差异,高浓度  $\text{HCO}_3^-$  的诱导耐锌水稻根系分泌物中的苹果酸、柠檬酸和莽草酸大量增加,而锌敏感水稻根系大量积累苹果酸、柠檬酸和丁二酸(Hajiboland *et al.*, 2003; Hajiboland *et al.*, 2005)。 $\text{HCO}_3^-$  处理刺激不同锌基因水稻根系有机酸的累积和释放,短期处理下的锌敏感和耐锌水稻根系苹果酸的累积和分泌量增加,而长期处理下的柠檬酸和苹果酸在根系的累积量和向根际分泌量均增加(Broadley *et al.*, 2010; Rose *et al.*, 2011)。在 Zn 缺乏下,白杨根系分泌的有机酸含量增加以应对这种逆境胁迫,主要是根系甲酸的分泌量增加(Qin *et al.*, 2007)。在铁缺乏下  $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{HCO}_3^-$  处理增加了葡萄藤根部苹果酸和柠檬酸的积累(Ollat *et al.*, 2003)。然而,对缺 Zn 和  $\text{HCO}_3^-$  互作下的研究仅有它们对植物生长影响的报道,而对植物器官有机酸的累积和根系有机酸分泌的影响,以及有机酸之间的联系鲜有报道。

诸葛菜和油菜同属十字花科植物,诸葛菜作为喀斯特适生植物已进行了多方面的研究,如光合作用、无机营养利用和碳酸酐酶作用等方面的研究(吴沿友, 1997; 吴沿友等, 2004, 2006),两种植物对逆境胁迫的适应能力都较强。因此,本文主要研究缺 Zn 和  $\text{HCO}_3^-$  处理下诸葛菜和油菜器官(根、茎、叶)有机酸的积累和根系有机酸的分泌,分析在该逆境下有机酸分配和分泌的特征,探讨不同植物有机酸分配和分泌的模式,为选择环境适应性植物提供了重要的技术支撑,也为喀斯特地区的生态修复提供了理论依据。

## 1 材料与方方法

### 1.1 实验材料与培养方法

选取两种草本十字花科植物诸葛菜 (*Orychophragmus violaceus*, *O. violaceus*) 和甘蓝型油菜 (*Brassica napus*, *B. napus*)。诸葛菜种子采自江苏省镇江市南山风景区;油菜品种为秦优7号,购于镇江市种子分公司。在江苏大学农业工程研究院的智能化温室中进行播种育苗,待其长出两片真叶后,移栽至  $3 \times 4$  的穴盘(有托底)中进行培养,每个穴孔中移栽3株幼苗。所有穴盘都在人工气候室环境中培养,培养条件:夜温/昼温为  $25\text{ }^{\circ}\text{C}/30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度控制在  $(360 \pm 10)\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 空气湿度控制为  $(70 \pm 10)\%$ , 光周期为 14 h, 光照强度为  $(600 \pm 20)\ \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 。

每天定量补充和更新 Hoagland 完全营养液,幼苗培养 15 d 后,将两种植物的幼苗进行随机分组,开始进行 Zn 胁迫和  $\text{HCO}_3^-$  处理。其处理方式如下:配置 Zn 浓度分别为  $0\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  (缺锌, -Zn) 和  $0.02\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  (含锌, +Zn) 的改良 Hoagland 营养液(其他营养元素含量不变)。Zn 以  $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  的加入量进行调节。两组营养液 pH 调节到  $8.0 \pm 0.2$ 。之后在这两种营养液中分别加入  $0\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  (不加  $\text{HCO}_3^-$ ) 和  $10\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$  以  $\text{NaHCO}_3$  溶液的加入进行调节。由此共得到 4 个处理的营养液,分别是 +Zn0 (含 Zn 且不加  $\text{HCO}_3^-$  的处理组), +Zn10 (含 Zn 且加  $10\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{HCO}_3^-$  的处理组), -Zn0 (缺 Zn 且不加  $\text{HCO}_3^-$  的处理组) 和 -Zn10 (缺 Zn 且加  $10\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{HCO}_3^-$  的处理组)。

处理 15 d 之后测定各项指标。每个处理含幼苗 3 株,重复处理 3 次。

### 1.2 植物器官(根、茎、叶)有机酸的提取方法

植物叶片中的有机酸提取参考 Oliveira *et al.* (2008) 的方法。称取植物新鲜叶片 3 g 剪碎,放入事先准备好的滤纸桶中,用 80 mL 80% 的甲醇在索氏提取器中回流提取 6 h,之后过滤甲醇提取液。整个提取和过滤重复两次以保证更完全的提取有机酸。将两次的甲醇提取液在  $40\text{ }^{\circ}\text{C}$  减压蒸馏,浓缩液用  $0.1\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  HCl 重新溶解并定容后,储存于  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$  冰箱中,待测。

新鲜的根和茎样品(1 g)用 5 mL 0.2% 的偏磷酸( $\text{HPO}_3$ )冰浴研磨,在  $10\ 000 \times g$  离心 15 min,取出上清液。残渣用 4 mL 同浓度的偏磷酸再次提取 15 min,离心之后取出上清液。合并两次的上清液,定容至 10 mL,储存于  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$  冰箱,待测(Nisperos-Carriedo *et al.*, 1992)。

所有的样品在上样分析之前都须过  $0.22\ \mu\text{m}$  水相滤膜。

### 1.3 根系分泌物中有机酸的分离纯化

利用  $\text{CaCl}_2$  溶液( $\text{pH} = 7.0$ )收集处理 15 d 后 4 个处理的植物根系分泌物,并分离纯化根系分泌物,分离纯化参考 Wang *et al.* (2007) 的方法。待植物叶片样品及根系分泌物中的有机酸测定完之后,将每个处理下的植物根茎叶样品在  $105\text{ }^{\circ}\text{C}$  杀青 0.5 h,之后在  $70\text{ }^{\circ}\text{C}$  烘干至恒重,由此得到植物的干重。

### 1.4 植物器官及根系分泌物中有机酸的分析

植物器官及根系分泌物中有机酸的组成和含量用离子色谱仪(883 Basic IC plus, Metrohm(万通), Swiss(瑞士))分析检测(赵宽等 2014)。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同处理下两种十字花科植物器官中有机酸的含量

从图 1 看出,无论是在含 Zn 还是缺 Zn 的情况下, $\text{HCO}_3^-$  处理都显著增加了两种十字花科植物根、茎、叶中有机酸的总量。+Zn10 处理下的诸葛菜器官中的有机酸总量高于油菜(图 1:A, B)。与 +Zn0 处理相比,+Zn10 处理下诸葛菜根、茎、叶中有机酸总量分别增加了 56.35%、114.38%、101.87%(图 1:A),油菜分别增加了 125.49%、70.56%、73.89%(图 1:B),其中草酸、柠檬酸和苹果酸对两种植物器官中有机酸总量的贡献率都在 75% 以上。与 +Zn0 处理相比,-Zn0 处理并未显著增加两种植物器官有机酸的累积量(图 1:A 和图 1:B)。与 -Zn0 处理相比,-Zn10 处理的两种植物器官中有机酸的总量也显著增加,诸葛菜(油菜)根、茎和叶中有机酸总量分别增加了 104.91%、93.98% 和 69.81% ( $64.86\%$ 、 $64.57\%$  和  $70.15\%$ )(图 1:A 和图 1:B)。与 +Zn10 处理相比,-Zn10 处理诸葛菜的增加不显著(图 1:A),而油菜根、茎和叶都增加了约 30%(图 1:B)。

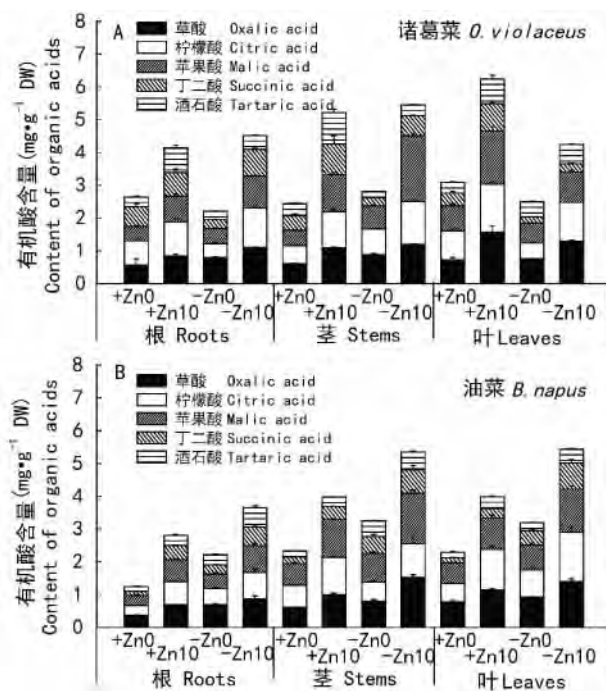


图 1 缺锌和高浓度碳酸氢根离子处理下诸葛菜和油菜器官(根、茎、叶)中有机酸的含量

Fig. 1 Organic acid contents in the organs (roots, stems, leaves) of *Orychophragmus violaceus* and *Brassica napus* exposed to excessive  $\text{HCO}_3^-$  and Zn deficiency

## 2.2 不同处理下两种十字花科植物根系分泌物中有机酸的含量

从图 2 可以看出,与对照组相比(+Zn0 处理),其他 3 个处理诸葛菜的有机酸总量均增加,尤其是在缺 Zn 的情况下(-Zn0 和 -Zn10 处理),其增加部分主要来源于柠檬酸和丁二酸含量的增加(图 2:A);油菜根系分泌的有机酸含量变化不显著,仅 -Zn10 处理下苹果酸的分泌量显著增加;4 个处理下的其他有机酸的分泌量无显著差异(图 2:B)。

## 2.3 两种十字花科植物器官和根系分泌物中有机酸的关系

表 1 反映了两种十字花科植物器官及根系分泌物中有机酸的相关关系。由表 1 可知,除 +Zn10 处理下诸葛菜根系分泌的有机酸与叶片中有机酸无线性相关之外,其他 3 个处理下的诸葛菜器官和根系分泌物中的有机酸均有相关性;4 个处理下的油菜器官与根系分泌物的有机酸均有相关性。

## 2.4 有机酸在两种十字花科植物器官中的分配

从表 2 可以看出,两种十字花科植物中有机酸

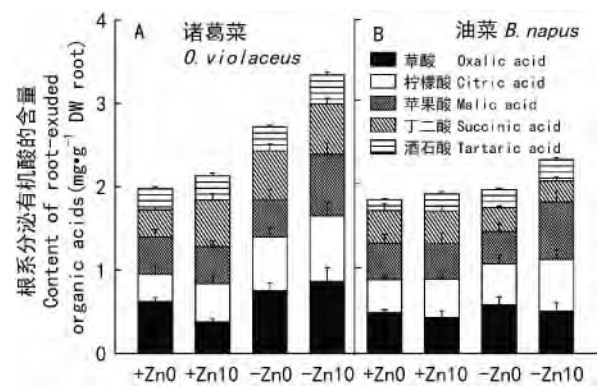


图 2 缺锌和高浓度碳酸氢根离子处理下诸葛菜和油菜根系分泌物中有机酸的含量

Fig. 2 Organic acid contents in the root exudates of *Orychophragmus violaceus* and *Brassica napus* exposed to excessive  $\text{HCO}_3^-$  and Zn deficiency

的比例从地上部(叶和茎)到地下部(根)减少。在 +Zn0 处理下,两种植物茎中柠檬酸和苹果酸的分配比差异较大,直接导致油菜茎中的有机酸累积量较多,而诸葛菜则在根部累积的有机酸含量较多;在 +Zn10 处理下,两种植物有机酸总量在器官中的分配比无显著差异,诸葛菜叶片中苹果酸和丁二酸的分配比高于其茎根中的比例;在 -Zn0 处理下,两种植物有机酸总量在器官中的分配比无显著差异,油菜叶片中柠檬酸的分配比较高,而诸葛菜叶片中酒石酸的分配比高;在 -Zn10 处理下,诸葛菜根中分配的有机酸总量较高,这是由于其 5 种有机酸的含量均较高;油菜叶片中积累了大量的有机酸(柠檬酸、苹果酸和丁二酸在叶片中的分配比高),但并未向根部转移。

## 3 讨论与结论

两种十字花科植物器官有机酸的累积对缺 Zn 处理都较不敏感,其有机酸在器官中的代谢能力与正常 Zn 处理下的两种植物的差异不显著,这说明 Zn 缺乏并不是影响两种植物有机酸分配的主要因素。诸葛菜和油菜有机酸在器官中的累积对  $\text{HCO}_3^-$  处理都很敏感,特别是草酸、柠檬酸和苹果酸的累积量高,这说明  $\text{HCO}_3^-$  处理可能促进了植物利用无机碳的能力,从而促进了植物的光合碳同

表 1 诸葛菜和油菜器官和根系分泌物中 5 种有机酸的相关关系

Table 1 Correlation coefficient (Pearson) of the five types of organic acids in plant organs (roots, stems, leaves) and in root exudates of *Orychophragmus violaceus* and *Brassica napus* ( $n = 5$ )

处理类别 Treatment		诸葛菜 <i>O. violaceus</i>			油菜 <i>B. napus</i>		
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
+ Zn0	茎 Stems	0.679 **			0.954 **		
	叶 Leaves	0.680 **	0.847 **		0.990 **	0.971 **	
	根系分泌物 Root exudates	0.690 **	0.961 **	0.879 **	0.827 **	0.776 **	0.781 **
+ Zn10	茎 Stems	0.916 **			0.939 **		
	叶 Leaves	0.861 **	0.791 **		0.933 **	0.956 **	
	根系分泌物 Root exudates	0.714 **	0.687 **	0.510	0.783 **	0.671 **	0.670 **
-Zn0	茎 Stems	0.951 **			0.905 **		
	叶 Leaves	0.949 **	0.921 **		0.958 **	0.917 **	
	根系分泌物 Root exudates	0.864 **	0.781 **	0.681 **	0.940 **	0.857 **	0.924 **
-Zn10	茎 Stems	0.746 **			0.960 **		
	叶 Leaves	0.832 **	0.708 **		0.928 **	0.959 **	
	根系分泌物 Root exudates	0.876 **	0.663 **	0.756 **	0.849 **	0.874 **	0.867 **

注: \*\* 表示在  $P < 0.01$  有显著性差异; \* 表示在  $P < 0.05$  有显著性差异。

Note: \*\* indicates the significant difference at  $P < 0.01$ ; \* indicates the significant difference at  $P < 0.05$ .

表 2 缺锌和高浓度碳酸氢根离子处理下诸葛菜和油菜器官中有机酸的分配

Table 2 Allocation percentage of organic acids per plant in the organs of *Orychophragmus violaceus* and *Brassica napus* exposed to excessive  $\text{HCO}_3^-$  and Zn deficiency ( $n = 3$ )

处理类别 Treatment	植物种类 Plant species	器官 Organ	草酸 Oxalic acid (%)	柠檬酸 Citric acid (%)	苹果酸 Malic acid (%)	丁二酸 Succinic acid (%)	酒石酸 Tartaric acid (%)	有机酸总量 Total content of organic acid (%)
+ Zn0	诸葛菜 <i>Orychophragmus violaceus</i>	根 Roots	29.91a	33.93a	26.31a	42.25a	29.92a	32.37a
		茎 Stems	32.09a	25.06a	28.49a	30.29a	37.25a	29.80a
		叶 Leaves	38.00a	41.01a	45.20a	27.46a	32.83a	37.83a
	油菜 <i>Brassica napus</i>	根 Roots	20.92b	19.56b	19.02b	26.58b	29.20a	21.21b
		茎 Stems	34.61a	44.06b	41.23b	43.52b	35.87a	39.73b
		叶 Leaves	44.47b	36.38b	39.75b	29.90a	34.93a	39.06a
+ Zn10	诸葛菜 <i>Orychophragmus violaceus</i>	根 Roots	24.01a	28.90a	22.08a	29.28a	30.12a	26.51a
		茎 Stems	31.12a	30.63a	32.06a	37.22a	39.22a	33.48a
		叶 Leaves	44.87a	40.47a	45.86a	33.50a	30.66a	40.01a
	油菜 <i>Brassica napus</i>	根 Roots	24.41a	22.93b	23.89a	38.99b	32.19a	26.07a
		茎 Stems	35.19a	37.05b	41.54b	35.33a	30.10b	36.92a
		叶 Leaves	40.40a	40.02a	34.57b	25.68b	37.71b	37.01a
-Zn0	诸葛菜 <i>Orychophragmus violaceus</i>	根 Roots	32.30a	25.58a	25.88a	37.66a	28.56a	29.35a
		茎 Stems	36.48a	46.16a	39.64a	35.75a	20.62a	37.42a
		叶 Leaves	31.22a	28.26a	34.48a	26.59a	50.82a	33.23a
	油菜 <i>Brassica napus</i>	根 Roots	28.61a	25.69a	21.46a	23.04b	29.59a	25.58a
		茎 Stems	33.22a	30.58b	42.12a	41.35a	46.47b	37.52a
		叶 Leaves	38.17a	43.73b	36.42a	35.61b	23.94b	36.90a
-Zn10	诸葛菜 <i>Orychophragmus violaceus</i>	根 Roots	30.73a	32.57a	24.95a	48.70a	31.42a	31.79a
		茎 Stems	33.26a	35.53a	51.18a	36.54a	24.94a	38.38a
		叶 Leaves	36.01a	31.90a	23.87a	14.76a	43.64a	29.83a
	油菜 <i>Brassica napus</i>	根 Roots	22.92b	24.28b	22.17a	27.24b	38.02b	25.29b
		茎 Stems	40.22b	30.84a	41.68b	34.57a	34.84b	37.04a
		叶 Leaves	36.86a	44.88b	36.15b	38.19b	27.14b	37.67b

注: 不同的小写字母表示在  $P < 0.05$  时, 同一处理类别下的两种植物同一器官中的有机酸分配比例有显著性差异。

Note: Different small letters indicates the significant difference of the allocation percentage of organic acid in two plant species under the same plant organs at  $P < 0.05$ .

化能力,间接地影响了这三种有机酸在两种植物体内的循环(吴沿友等,2011;van Rensen,2002;Wu *et al.*,2005)。在缺 Zn 和高浓度  $\text{HCO}_3^-$  的双重胁迫下,诸葛菜器官比油菜器官有机酸的累积更为敏感,这可能是由于与油菜相比,诸葛菜有较高的碳酸酐酶活性和碳酸氢根离子利用份额;锌是碳酸酐酶的辅基,缺锌和过多的碳酸氢根离子都严重地影响诸葛菜叶片的光合作用,使得缺锌和过多的碳酸氢根离子逆境下诸葛菜叶片光合产物变化大,导致来源于光合产物的有机酸向茎根的分配和转运受逆境影响显著(Wu *et al.*,2007;吴沿友等,2011)。

缺 Zn 或高浓度  $\text{HCO}_3^-$  下,植物根系分泌的有机酸含量增加以应对这种环境胁迫(Hajiboland *et al.*,2005;Rose *et al.*,2011;Qin *et al.*,2007),本研究的结果与这些研究结论类似。两种十字花科植物根系有机酸的分泌在缺 Zn 处理比在  $\text{HCO}_3^-$  处理更敏感,尤其是诸葛菜。在缺 Zn 和高浓度  $\text{HCO}_3^-$  的双重胁迫下,诸葛菜根系分泌物中的有机酸增加以应对这种胁迫,从而增强对这种环境的适应性;油菜根系分泌的有机酸则对这种胁迫不敏感,这说明油菜通过根系有机酸活化土壤中有效养分来适应环境的能力比诸葛菜弱。

植物体内有机酸主要产生于线粒体中暗呼吸的三羧酸循环以及光呼吸中乙醛酸循环(López-Bucio *et al.*,2000;Rees,1990) 这些有机酸主要来源于光合过程固定的碳(Jones,1998)。叶片是植物光合作用的主要场所,茎次之。本研究中,有机酸的含量从地上部向地下部减少,这说明根系分泌物中的有机酸可能来源于叶片,因为这些地上部器官是光合作用和初生代谢产物的主要累积场所(Jones *et al.*,2009;Nguyen,2003;Baetz *et al.*,2014)。

有机物通过茎从地上部(叶)向地下部(根)运输,两种十字花科器官中有机酸与根系分泌物中有机酸的变化一致。叶片是有机酸累积和分配最主要的器官,有机酸的分配也从地上部向地下部呈减少的趋势,并且根系分泌的有机酸含量低于地下部(根部)有机酸的含量,这与刘娣等(2010)关于缺锌条件下苹果树叶片中有机酸所占有机酸的比例显著高于茎根的研究结论一致。有机酸从叶片向根部转运的过程与茎部的生理过程相关,这也影响着根部和根系分泌物中有机酸的组成和含量。这说明从叶到茎,到根部,暗呼吸过程到光呼吸过程的有机酸的贡献增加。因此叶和茎有机酸的来源不同。叶片中

有机酸主要来源于暗呼吸和光呼吸,而茎、叶和根系分泌物中的有机酸可能主要来源于暗呼吸以及从叶片中转运出去的有机酸。本研究阐明了诸葛菜和油菜器官和根系分泌物中有机酸特征存在显著差异,诸葛菜器官及根系分泌有机酸在缺 Zn 或者高浓度  $\text{HCO}_3^-$  处理下累积及分泌量更敏感,诸葛菜对低 Zn 和高浓度  $\text{HCO}_3^-$  环境的适应能力强于油菜,为诸葛菜适应喀斯特环境提供了重要的理论依据,对喀斯特地区的生态修复具有重要的参考价值。两种植物叶片中的有机酸都主要来源于暗呼吸和光呼吸,而其他器官和根系分泌物中的有机酸主要来源于暗呼吸及其叶片转运的有机酸,在后续研究中我们将利用稳定碳同位素示踪技术,进一步确定其有机酸的来源比例。

#### 参考文献:

- Alhendawi RA, Römheld V, Kirkby EA, *et al.* 1997. Influence of increasing bicarbonate concentrations on plant growth, organic acid accumulation in roots and iron uptake by barley, sorghum, and maize [J]. *J Plant Nutr* **20**:1 731 - 1 753
- Araújo WL, Nunes-Nesi A, Nikoloski Z, *et al.* 2012. Metabolic control and regulation of the tricarboxylic acid cycle in photosynthetic and heterotrophic plant tissues [J]. *Plant Cell Environ* **35**(1):1 - 21
- Baetz U, Martinoia E. 2014. Root exudates: the hidden part of plant defense [J]. *Trends Plant Sci* **19**(2):90 - 98
- Barker AV, Pilbeam DJ. 2006. Handbook of Plant Nutrition [M]. London: Taylor and Francis Group: 411 - 422
- Broadley MR, Rose T, Frei M, *et al.* 2010. Response to zinc deficiency of two rice lines with contrasting tolerance is determined by root growth maintenance and organic acid exudation rates, and not by zinc-transporter activity [J]. *New Phytol* **186**:400 - 414
- Dickinson BC, Chang CJ. 2011. Chemistry and biology of reactive oxygen species in signaling or stress responses [J]. *Nat Chem Biol* **7**:504 - 511
- Gianquinto G, Abu-Rayyan A, di Tola L, *et al.* 2000. Interaction effects of phosphorus and zinc on photosynthesis, growth and yield of dwarf bean grown in two environments [J]. *Plant Soil* **220**: 219 - 228
- Hajiboland R, Yang XE, Römheld V. 2003. Effects of bicarbonate and high pH on growth of Zn-efficient and Zn-inefficient genotypes of rice, wheat and rye [J]. *Plant Soil* **250**:349 - 357
- Hajiboland R, Yang XE, Römheld V, *et al.* 2005. Effect of bicarbonate on elongation and distribution of organic acids in root and root zone of Zn-efficient and Zn-inefficient rice (*Oryza sativa* L.) genotypes [J]. *Environ Exp Bot* **54**:163 - 173
- Jones DL. 1998. Organic acids in the rhizosphere—a critical review [J]. *Plant Soil* **205**:25 - 44
- Jones DL, Nguyen C, Finlay RD. 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface [J]. *Plant Soil* **321**:5 - 33
- Liu D(刘娣), Liu AH(刘爱红), Wang JH(王金花). 2010. Organic

- acids in apple trees and their effects on zinc uptake and distribution under zinc deficiency (缺锌苹果树有机酸与锌吸收分配的关系) [J]. *Sci Agric Sin* (中国农业科学) **43**(16):3 381–3 391
- López-Bucio J, Nieto-Jacobo MF, Ramírez-Rodríguez V *et al.* 2000. Organic acid metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils [J]. *Plant Sci*, **160**:1–13
- McCray JM, Matocha JE. 1992. Effects of soil water levels on solution bicarbonate, chlorosis and growth of sorghum [J]. *J Plant Nutr* **15**:1 877–1 890
- Nguyen C. 2003. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls [J]. *Agronomie* **23**:375–396
- Nisperos-Carriedo MO, Buslig BS, Shaw PE. 1992. Simultaneous detection of dehydroascorbic, ascorbic and some organic acids in fruits and vegetables by HPLC [J]. *J Agr Food Chem* **40**:1 127–1 130
- Oliveira AP, Pereira JA, Andrade PB, *et al.* 2008. Organic acids composition of *Cydonia oblonga* Miller leaf [J]. *Food Chem* **111**:393–399
- Ollat N, Laborde W, Neveux M *et al.* 2003. Organic acid metabolism in roots of various grapevine (*Vitis*) rootstocks submitted to iron deficiency and bicarbonate nutrition [J]. *J Plant Nutr* **26**:2 165–2 176
- Qin R, Hirano Y, Brunner I. 2007. Exudation of organic acid anions from poplar roots after exposure to Al, Cu and Zn [J]. *Tree Physiol* **27**:313–320
- Rees TAP. 1990. Plant Physiology Biochemistry and Molecular Biology [M]. London: Longman Group:106–143
- Rehman HU, Aziz T, Farooq M *et al.* 2012. Zinc nutrition in rice production systems: a review [J]. *Plant Soil* **361**:203–226
- Rose MT, Rose TJ, Pariasca-Tanaka J *et al.* 2011. Revisiting the role of organic acids in the bicarbonate tolerance of zinc-efficient rice genotypes [J]. *Funct Plant Biol* **38**:493–504
- Ryan PR, Delhaize E, Jones DL. 2001. Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots [J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **52**:527–560
- Sweetlove LJ, Beard KF, Nunes-Nesi A *et al.* 2010. Not just a circle: flux modes in the plant TCA cycle [J]. *Trends Plant Sci* **15**(8):462–470
- van Rensen JJS. 2002. Role of bicarbonate at the acceptor side of photosystem II [J]. *Photosynth Res* **73**:185–192
- Walker TS, Bais HP, Grotewold E *et al.* 2003. Root exudation and rhizosphere biology [J]. *Plant Physiol* **132**:44–51
- Wang P, Zhou R, Cheng JJ *et al.* 2007. LC determination of trace short-chain organic acids in wheat root exudates under aluminum stress [J]. *Chromatographia* **66**:867–872
- Wu LJ (吴柳杰), Zhang YX (张永先), Ling GZ (凌贵芝), *et al.* 2014. Secretion of organic acids from root apices under Al stress in rye and wheat (铝胁迫下黑麦和小麦根尖分泌有机酸的研究) [J]. *Guihaia* (广西植物) **34**(4):455–459
- Wu YY (吴沿友). 1997. The Synthetic Study on Karst Adapted plant—*Orychophragmus violaceus* (喀斯特适生植物诸葛菜综合研究) [M]. Guiyang (贵阳): Guizhou Science and Technology Press (贵州科技出版社):1–25
- Wu Y, Li P, Zhao Y *et al.* 2007. Study on photosynthetic characteristics of *Orychophragmus violaceus* related to shade-tolerance [J]. *Sci Hortic Amsterdam* **113**:173–176
- Wu YY (吴沿友), Li XT (李西腾), Hao JC (郝建朝), *et al.* 2006. Study on the difference of the activities of carbonic anhydrase in different plants (模拟干旱胁迫下构树和桑树的生理特征比较) [J]. *Guihaia* (广西植物) **4**:366–369
- Wu YY (吴沿友), Liu CQ (刘丛强), Wang SJ (王世杰). 2004. The Study on Adaptability to Karst of *Orychophragmus violaceus* (诸葛菜的喀斯特适生性研究) [M]. Guiyang (贵阳): Guizhou Science and Technology Press (贵州科技出版社):1–43
- Wu YY, Wu XM, Li PP *et al.* 2005. Comparison of photosynthetic activity of *Orychophragmus violaceus* and oil-seed rape [J]. *Photosynthetica* **43**(2):299–302
- Wu YY (吴沿友), Xing DK (邢德科), Liu Y (刘莹). 2011. The characteristics of bicarbonate used by plants (植物利用碳酸氢根离子的特征分析) [J]. *Earth Environ* (地球与环境) **39**:273–277
- Xu XY (徐晓燕), Yang YE (杨肖娥), Yang YA (杨玉爱). 2001. Studies on the effect of  $\text{HCO}_3^-$  on distribution of main organic acids in root zones and the relation to rice cultivar adaptation to zinc deficiency (重碳酸氢根对水稻根区重要有机酸分布的影响与水稻品种耐缺 Zn 关系的研究) [J]. *Acta Agronomica Sin* (作物学报) **27**(3):387–391
- Zhao K (赵宽), Wu YY (吴沿友). 2014. Characteristics of low molecular weight organic acids of roots, stems and leaves and root exudates in four species seedlings (4种植物幼苗根茎叶及根系分泌物中低分子量有机酸的特征) [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报) **34**(5):1 002–1 007

( 上接第 241 页 Continue from page 241 )

*Plant Sci* **5**(9):380–386

- Wang J (王娟), Sun H (孙浩), Peng GS (彭桂莎), *et al.* 2012. Phylogenetic study on anthocyanin produced mutant of *Indosasa hispida* based on rDNA ITS sequences (浦竹仔红色秆变异个体的 rDNA ITS 序列及系统发育研究) [J]. *J West Chin For Sci* (西部林业科学) **41**(1):1–6
- Yoshida K, Toyama Y, Kameda K *et al.* 2000. Contribution of each caffeoyl residue of the pigment molecule of gentiodelphin to blue color development [J]. *Phytochemistry* **54**(1):85–92
- Zhang XM (张新明). 1999. Function and development tendency of

- ornamental bamboo in gardening (观赏竹在园林绿化中的功用及其发展方向) [J]. *J Bamboo Res* (竹子研究汇刊) **18**(4):24–26
- Zhao ZC, Hu GB, Hu FC *et al.* 2012. The UDP glucose:flavonoid-3-O-glucosyltransferase (UGFT) gene regulates anthocyanin biosynthesis in litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) during fruit coloration [J]. *Mol Biol Rep* **39**(6):6 409–6 415
- Zhou QM (赵启明), Li F (李范), Li P (李萍). 2012. Research advances on core enzymes of anthocyanidin biosynthesis (花青素生物合成关键酶的研究进展) [J]. *Biotechnol Bull* (生物技术通报) **12**:25–32