

不同光照条件对缺铁黄瓜根系 Fe^{3+} 还原酶活性的影响

许良政^{1, 2}, 刘志伟¹, 刘惠娜¹, 廖富林¹

(¹嘉应学院生物系, 广东梅州 514015; ²中国农业大学农业部植物营养与养分循环重点开放实验室, 北京 100094)

摘要: 【目的】研究不同光照条件对黄瓜根表 Fe^{3+} 还原酶活性的影响及机理。【方法】在室内营养液培养条件下, 用分光光度法分别测定不同光照条件下供铁 ($1 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Fe-EDTA}$) 和不供铁黄瓜根系的 Fe^{3+} 还原酶活性、叶片叶绿素含量、组织的碳水化合物含量与含铁量, 测定各处理植株地上部、根部的干重并计算其根冠比, 分析不同光照条件影响黄瓜根系 Fe^{3+} 还原酶活性的原因。【结果】与 6 d 光强 I 相比, 4.5 d 光强 I + 1.5 d 光强 II、6 d 光强 II、4.5 d 光强 I + 1.5 d 黑暗处理的缺铁植株根表 Fe^{3+} 还原酶活性分别减少 68.9%、84.6% 与 93.1%。在不同光照条件下, 根系质膜 Fe^{3+} 还原酶活性的变化与植株叶绿素含量的变化无直接关系, 而与碳水化合物向根部运输及植株地上部 Fe 累积量的变化相一致; 然而, 缺铁植株经 4.5 d 光强 I + 1.5 d 黑暗处理后与 6 d 光强 I 下相比, Fe^{3+} 还原酶活性的变化则与其地上部叶绿素含量、碳水化合物的输出及全株 Fe 累积量的变化趋势均不一致; 各种光照条件下, 茎尖的 Fe 累积量与根表 Fe^{3+} 还原酶活性的变化趋势一致。【结论】黄瓜根表 Fe^{3+} 还原酶活性显著受光照有无和不同光照条件影响, 照光条件下黄瓜根表 Fe^{3+} 还原酶活性随光强减弱及低光处理时间的延长而下降, 与蔗糖等糖类向根中积累减少有关。不同光照条件下根表 Fe^{3+} 还原酶活性均受地上部对铁的生理需求调节。黄瓜幼苗茎尖的铁含量较地上部其它部分更能快速衡量植株铁营养需求状况。

关键词: 黄瓜; 缺铁; 光照条件; 根系; Fe^{3+} 还原酶活性

Influence of Different Light Conditions on Root Fe^{3+} Reductase Activity of Iron-Deficient Cucumber Plants

XU Liang-zheng^{1,2}, LIU Zhi-wei¹, LIU Hui-na¹, LIAO Fu-lin¹

(¹Department of Biology, Jiaying University, Meizhou 514015, Guangdong; ²Key Laboratory of Plant Nutrition and Nutrient Cycling, Ministry of Agriculture, China Agricultural University, Beijing 100094)

Abstract: 【Objective】To ascertain the influence of different light conditions on root Fe^{3+} reductase activity of iron-deficient cucumber plants. 【Method】The effects of different light conditions on Fe^{3+} reductase activity in Fe-deficiency cucumber (*Cucumis sativus* L.) were studied in solution culture. Fe^{3+} reductase activity in roots of cucumber plants, chlorophyll content in leaves of cucumber seedling, soluble total sugar and sucrose content in shoot and root of cucumber plants, Fe uptake were determined by spectrophotography under different light intensities and Fe nutritional status. Shoot and roots dry weights and root/shoot ratio of cucumber plants were weighed and counted. 【Result】The results showed that Fe^{3+} reductase activity of Fe-deficiency plants under 4.5 d light intensity I + 1.5 d light intensity II, 6 d light intensity II, 4.5 d light intensity I + 1.5 d darkness decreased respectively by 68.9%, 84.6% and 93.1% to the 6 d light intensity I. Comparing to changes of chlorophyll, Fe and carbohydrate contents in plants under different light treatments, we know there no direct relations between effects of light on Fe^{3+} reductase activity and changes of chlorophyll were observed, but significant relations to accumulation of carbohydrate from shoots to roots and Fe uptake in shoots of cucumber plants were observed, demonstrating the effects of carbohydrate and Fe on Fe^{3+} reductase activity by light is a direct reaction. The changes between Fe^{3+} reductase activity and chlorophyll, Fe and carbohydrate contents in plants were not identical under 4.5 d light intensity I + 1.5 d darkness. However the changes between Fe^{3+} reductase activity and Fe contents of shoot tip in plants were identical under different light treatments. 【Conclusion】The Fe^{3+} reductase activity in Fe-deficiency

收稿日期: 2007-02-02; 接受日期: 2007-05-28

基金项目: 广东省科技计划项目 (2005B33302017)

作者简介: 许良政 (1965-), 男, 湖北阳新人, 副教授, 研究方向为植物及植物生理学。Tel: 0753-2186891; E-mail: xuliangzheng@tom.com

cucumber was obviously regulated by carbohydrate contents of roots, and physiological demand of shoot for iron under different light conditions. Fe contents of shoot tip could be an good physiological demand index for iron supply in cucumber plants.

Key words: Cucumber (*Cucumis sativus* L.); Iron-deficiency; Light conditions; Roots; Fe³⁺ reductase activity

0 引言

【研究意义】根表原生质膜 Fe³⁺还原酶活性升高,是双子叶和单子叶非禾本科植物(机理 I 植物)在缺铁胁迫时主要的适应性反应^[1],也是筛选铁高效基因型品种的基础生理生化指标^[2~5]。深入研究植物根表 Fe³⁺还原酶活性的变化规律和调控机理,是植物缺铁反应机理研究中引人注目的问题,更合理地运用根表 Fe³⁺还原酶活性鉴定和筛选铁高效基因型品种,了解黄瓜在不同光照和缺铁胁迫下的根表 Fe³⁺还原酶活性变化及其对缺铁胁迫的反应机理具有重要现实指导意义。【前人研究进展】缺铁诱导机理 I 植物根表 Fe³⁺还原酶从细胞内的 NAD(P)H 转移电子至根际的 Fe³⁺螯合物,将 Fe³⁺还原为 Fe²⁺。目前,从番茄根细胞质膜中已部分纯化了 Fe³⁺还原酶,一种 35 kD 的多肽和一种 70 kD 的蛋白已被证实具有 Fe³⁺还原酶活性,并且还发现多种植物细胞均有此还原酶同工型的表达^[6~9]。Fe³⁺还原酶活性受植物基因型、介质 pH、缺铁诱导时间、供铁浓度及光强和温度等因子的影响^[10,11]。实践上,根表 Fe³⁺还原酶活性已用于筛选苹果^[4,12]、柑橘^[13]、花生^[14]、毛白杜鹃^[15]、梨^[16]等植物的铁高效基因型。【本研究切入点】迄今,光照的有无是否影响根表原生质膜 Fe³⁺还原酶活性以及不同光照条件影响 Fe³⁺还原活性的机制均未见报道。【拟解决的关键问题】本试验通过设置 4 种不同光照条件研究缺铁胁迫

对黄瓜根表 Fe³⁺还原酶活性的影响,在此基础上探讨黄瓜根表 Fe³⁺还原酶活性受不同光照条件调节与控制的生理机制,以期为深入了解黄瓜等双子叶植物和单子叶非禾本科植物(机理 I 植物)在缺铁胁迫时的主要适应性反应的生理基础,进而为合理运用根表 Fe³⁺还原酶活性筛选铁高效基因型品种和作物铁营养管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及处理

黄瓜(*Cucumis sativus* L. cv. 新泰密刺)种子用 3%的 H₂O₂ 溶液消毒 30 min,清水冲洗后在饱和 CaSO₄ 溶液中浸泡 16 h,再用清水冲洗后于室内(25℃)催芽。2 d 后移入石英砂中育苗。8 d 后选取生长均一的幼苗,用蒸馏水冲洗干净后移栽于 pH 6.3 的 1/2 完全培养液中培养,培养液的组成为(mol·L⁻¹)^[17]: K₂SO₄ 7.5×10⁻⁴; Ca(NO₃)₂ 2×10⁻³; MgSO₄ 6.5×10⁻⁴; K₂HPO₄ 2.5×10⁻⁴; KCl 1×10⁻³; H₃BO₃ 1×10⁻⁴; MnSO₄ 1×10⁻⁶; CuSO₄·5H₂O 5×10⁻⁷; (NH₄)₆MO₇O₂₄ 5×10⁻⁸; Fe-EDTA 1×10⁻⁴。每盆(2.5 L)移入 8 株苗,以电动气泵连续充气。移栽 6 d 后在全培养液中进行如下处理(表 1):

光强 II 通过在光强 I (实验室光强)下设置小荫棚获得、即对幼苗地上部分遮光处理,暗处理在暗箱进行。各处理中幼苗根系均在暗中生长。荫棚、暗箱

表 1 试验处理一览表
Table 1 Light treatments and Fe status in the experiment

光处理代号 Light treatments	光处理的强度和时间 Light intensity (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹) and days (d) of treatments	铁营养状况 Fe status
A	6 d 光强 I 6 d light intensity I	+Fe
A	6 d 光强 I 6 d light intensity I	-Fe
B	4.5 d 光强 I +1.5 d 光强 II 4.5 d light intensity I +1.5 d light intensity II	+Fe
B	4.5 d 光强 I +1.5 d 光强 II 4.5 d light intensity I +1.5 d light intensity II	-Fe
C	6 d 光强 II 6 d light intensity II	+Fe
C	6 d 光强 II 6 d light intensity II	-Fe
D	4.5 d 光强 I +1.5 d 黑暗 4.5 d light intensity I +1.5 d darkness	+Fe
D	4.5 d 光强 I +1.5 d 黑暗 4.5 d light intensity I +1.5 d darkness	-Fe

光强 I 和光强 II 的光强分别为 147 μmol·m⁻²·s⁻¹ 和 20 μmol·m⁻²·s⁻¹; 每两株黄瓜幼苗为一个样本,每处理均为 40 株; +Fe 表示培养液含 1×10⁻⁴ mol·L⁻¹ 的 Fe-EDTA, -Fe 指培养液中不含 Fe。下同
Light intensity I and Light intensity II are respectively 147 μmol·m⁻²·s⁻¹ and 20 μmol·m⁻²·s⁻¹; Two plants of cucumber as a sample, each treatment of light and Fe status includes 40 plants of cucumber; +Fe means 1×10⁻⁴ mol·L⁻¹ Fe-EDTA in solution culture, -Fe means solution culture without Fe. The same as below

内外 CO_2 浓度和温度均保持一致。培养液每 2 d 换 1 次,光照时间 14 h/d,昼/夜温度为 $23\sim 28^\circ\text{C}/16\sim 20^\circ\text{C}$ 。取样时,各种光照条件处理的时间均为 6 d。试验于 2006 年 4 月~7 月在中国农业大学植物营养系农业部植物营养与养分循环重点开放实验室进行。

1.2 测定方法

1.2.1 根系细胞原生质膜 Fe^{3+} 还原酶活性的测定 各处理重复 3 次,按文献[17]方法用上海精科 UV757T 型紫外可见分光光度计测定根表原生质膜的 Fe^{3+} 还原酶活性。

1.2.2 样品制备 用于测定干重与根冠比及碳水化合物含量的植株,分地上与根两部分取样;用于测定地上部铁含量的植株,按茎尖、茎、子叶、真叶 4 部分取样。取样后用去离子水冲洗植物组织表面,样品经 105°C 杀青 15 min 后,在 80°C 下烘干备用。

1.2.3 干重与根冠比 称取各处理植株地上部、根部的干重,并计算根冠比。每个处理重复 3 次。

1.2.4 叶绿素含量的测定 称取 0.1 g 叶片鲜样,按文献[18]的方法用上海精科 UV757T 型紫外可见分光光度计分别测定第一与第二展开叶片的叶绿素含量。每处理 3 个重复。

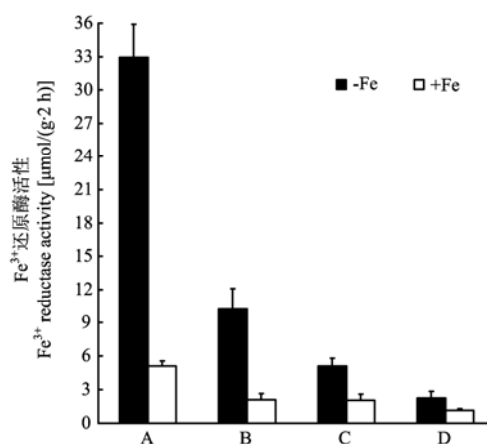
1.2.5 碳水化合物含量的测定 定量称取各处理植株地上与根干样,按文献[19]的方法用上海精科 UV757T 型紫外可见分光光度计测定组织中的可溶性总糖与蔗糖的含量。每处理 3 个重复。

1.2.6 地上部不同部分铁吸收量的测定 定量称取各处理植株茎尖、茎、子叶、真叶的干样,在 550°C 马福炉中灰化 7~8 h,冷却后,加入 1:30 的 HNO_3 溶解并过滤,用 PERKIN-KLIMER2100 原子吸收分光光度计测定各样品铁的含量。根据样品的含铁量及其对应的干重计算各处理植株地上部茎尖、茎、子叶、真叶的铁吸收量。每处理重复 3 次。

2 结果与分析

2.1 不同光照条件和铁营养状况下根表原生质膜的 Fe^{3+} 还原酶活性

图 1 表明,光照条件显著影响黄瓜根表原生质膜 Fe^{3+} 还原酶活性。 $-\text{Fe}$ 植株的 Fe^{3+} 还原酶活性依 6 d 光强 I、4.5 d 光强 I + 1.5 d 光强 II、6 d 光强 II、4.5 d 光强 I + 1.5 d 黑暗处理的顺序渐次减弱,与 6 d 光强 I 相比,上述其它 3 种光处理的 $-\text{Fe}$ 植株根表 Fe^{3+} 还原酶活性分别约降低 68.9%、84.6%与 93.1%。 $+\text{Fe}$ 植株根表的 Fe^{3+} 还原酶活性均显著低于对应的缺铁植



A: 6 d 光强 I ($147\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); B: 4.5 d 光强 I + 1.5 d 光强 II; C: 6 d 光强 II ($20\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); D: 4.5 d 光强 I + 1.5 d 黑暗。下同
A: 6 d light intensity I; B: 4.5 d light intensity I + 1.5 d light intensity II; C: 6 d light intensity II; D: 4.5 d light intensity I + 1.5 d darkness. The same as below

图 1 不同光照条件和铁营养状况下黄瓜根系的 Fe^{3+} 还原酶活性

Fig. 1 Fe^{3+} reductase activity in roots of cucumber plants under different light intensities and Fe nutritional status

株根表 Fe^{3+} 还原酶活性,且 1.5 d 黑暗处理对 $+\text{Fe}$ 植株根表 Fe^{3+} 还原酶活性抑制作用也同样最为强烈。

2.2 不同光照条件及铁营养状况对叶片叶绿素含量的影响

对不同光照条件及铁营养状况下植株的取样测定结果表明(图 2),无论是 $-\text{Fe}$ 还是 $+\text{Fe}$, 6 d 光强 II 下

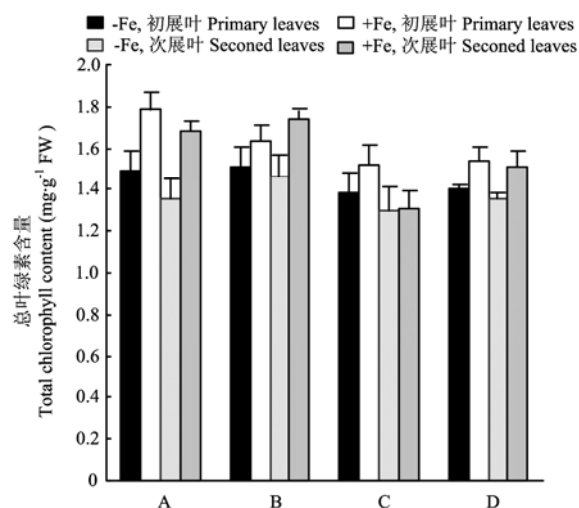


图 2 不同光照条件和铁营养状况下黄瓜叶片的总叶绿素含量

Fig. 2 Chlorophyll content in leaves of cucumber seedling under different light intensities and Fe nutritional status

叶片总叶绿素含量最低，而且，由于光是最低限制因子，表现出+Fe 与 -Fe 植株第二展开叶的叶绿素含量相近。4.5 d 光强 I +1.5 d 黑暗处理的叶绿素含量略高于 6 d 光强 II 处理的，原因可能是黑暗一方面阻止了叶绿素合成，另一方面加速叶绿素分解而影响了叶绿素的更新；除 6 d 光强 II 处理的 -Fe 与 +Fe 植株第二叶总叶绿素含量相近外，其它各 -Fe 植株的总叶绿素含量均低于同一叶位、同一光照处理的 +Fe 植株。但是，缺铁植株在不同光照处理下叶绿素含量的差异并不与根表 Fe^{3+} 还原酶活性的改变相一致。

2.3 不同光照条件和铁营养状况下植株干重及根冠比的变化

6 d 光强 II 下生长的 -Fe 和 +Fe 植株，其地上部和

根系干重均显著低于另外的 3 种光照处理，表明较长时间的较低光强显著抑制植株生长。将同一光处理的 -Fe 与 +Fe 植株之间根及地上部的干重相比较，根的干重在 6 d 光强 II 下二者一致，另外 3 种光处理的 -Fe 植株根干重都分别高于 +Fe 植株；地上部干重的结果为，4 种光处理的 -Fe 植株地上部干重均明显地低于 +Fe 植株。由于上述差别，使得 -Fe 植株的根冠比都分别高于 +Fe 植株，高出幅度在 25%~56%（表 2）。

2.4 不同光照条件和铁营养状况对植株中碳水化合物含量的影响

图 3、图 4 显示，地上部可溶性总糖与蔗糖含量，除 6 d 光强 I 的 -Fe 植株稍高于 +Fe 植株外，其它 3 种光照条件下则是 +Fe 植株显著高于 -Fe 植株；然而，

表 2 不同光照条件和铁营养状况下黄瓜地上部及根系干重（g/株）与根冠比

Table 2 Shoot and roots dry weights and root/shoot ratio of cucumber plants grown under different light conditions and Fe status

光处理 Light treatments	干重 Dry weight (g/plant)				根冠比	
	地上部 Shoot		根 Root		Ratio of root/shoot	
	+Fe	-Fe	+Fe	-Fe	+Fe	-Fe
A (6 d light intensity I)	0.49±0.03	0.47±0.02	0.05±0.01	0.07±0.01	0.10±0.01	0.14±0.01
B (4.5 d light intensity I +1.5 d light intensity II)	0.47±0.05	0.43±0.02	0.06±0.00	0.07±0.01	0.12±0.01	0.15±0.02
C (6 d light intensity II)	0.23±0.03	0.20±0.03	0.02±0.00	0.02±0.00	0.08±0.00	0.10±0.01
D (4.5 d light intensity I +1.5 d darkness)	0.45±0.04	0.35±0.03	0.04±0.01	0.05±0.01	0.09±0.01	0.14±0.01

光强 I 和光强 II 的光强分别为 $147\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $20\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ；数据以平均值±标准差方式表示。下同

Light intensity I and Light intensity II are respectively $147\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $20\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; Values are means ±SD of 3 replicates. The same as below

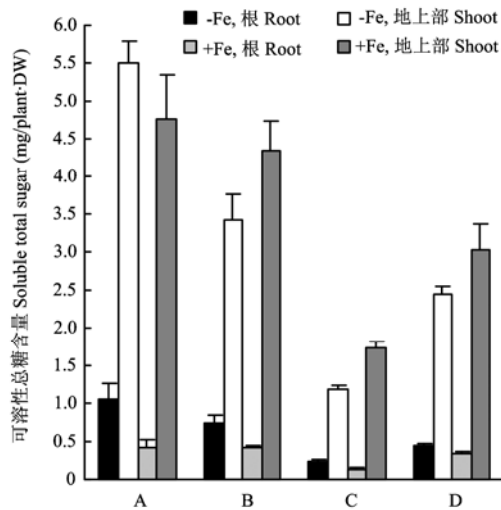


图 3 不同光照条件和铁营养状况下黄瓜地上部及根的可溶性总糖含量

Fig. 3 Soluble total sugar content in shoot and root of cucumber plants under different light intensities and Fe nutritional status

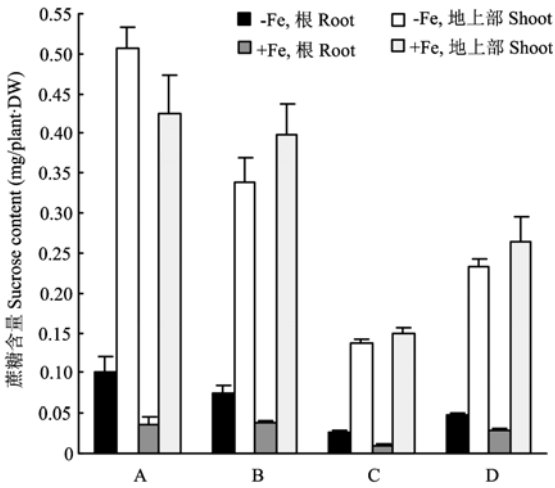


图 4 不同光照条件和铁营养状况下黄瓜地上部及根中的蔗糖含量

Fig. 4 Sucrose content in shoot and root of cucumber plants under different light intensities and Fe nutritional status

各种光处理的-Fe 植株根中可溶性总糖与蔗糖的含量均明显高于+Fe 植株，说明缺铁时可溶性总糖与蔗糖更多地向根部运输。不过，-Fe 植株根部的可溶性总糖与蔗糖含量依 6 d 光强 I、4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II、4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗、6 d 光强 II 而渐减，与光处理对-Fe 植株 Fe³⁺ 还原酶活性的影响不相吻合，-Fe 植株 Fe³⁺ 还原酶活性在 6 d 光强 I 下最高，4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II 次之，再次是 6 d 光强 II，最低为 4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗的处理（图 1）。

2.5 不同光照条件和铁营养状况下植株地上部不同部分的铁吸收量

分别比较同一光处理的-Fe 与+Fe 植株，-Fe 植株地上部不同部分的铁吸收量均较低（表 3）。但是，不同光处理下-Fe 和+Fe 植株地上部不同部分铁吸收量的高低差异不尽相同，其中-Fe 和+Fe 植株茎段、展开真叶的铁吸收量依 6 d 光强 I、4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II、4.5 d 光强 I+1.5d 黑暗、6 d 光强 II 而降低；

-Fe 和+Fe 植株子叶的铁吸收量则依 6 d 光强 I、4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II、6 d 光强 II、4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗而下降；有趣的是-Fe 和+Fe 植株茎尖的铁吸收量，与其相应光处理-Fe 与+Fe 植株的 Fe³⁺ 还原酶活性有共同的变化特征，即均依 6 d 光强 I、4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II、6 d 光强 II、4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗而下降，其中 4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II、6 d 光强 II、4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗处理的缺铁植株茎尖的铁吸收量分别比 6 d 光强 I 下的植株少 17.1%、63.4%与 82.9%。然而，-Fe 和+Fe 植株地上部的总铁吸收量，却与茎段、真叶的铁吸收量的变化类似，也依 6d 光强 I、4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II、4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗、6 d 光强 II 而降低。其中，4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II、6 d 光强 II、4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗处理的-Fe 植株地上部的总铁吸收量与 6 d 光强 I 处理的相比，分别下降了 21.6%、52.0%与 50.8%。

表 3 不同光照条件和铁营养状况下黄瓜地上部不同部分的铁吸收量
Table 3 Fe uptake in different parts of cucumber plants' shoots at different light conditions and Fe nutritional status (μg/plant)

光处理 Light treatments	茎 Stem		子叶 Cotyledon		真叶 Leaf		茎尖 Shoot tip		总吸收量 Total	
	+Fe	-Fe	+Fe	-Fe	+Fe	-Fe	+Fe	-Fe	+Fe	-Fe
A 6 d light intensity I	10.7±1.0	9.4±1.5	7.8±0.5	7.5±1.0	32.6±1.6	30.4±3.9	4.3±0.7	4.1±0.5	55.4±3.8	51.4±6.9
B 4.5 d light intensity I +1.5d light intensity II	9.8±0.2	9.3±1.1	7.4±0.8	6.1±0.7	26.9±1.5	21.5±4.1	4.2±0.4	3.4±0.2	48.3±2.9	40.3±6.1
C 6 d light intensity II	6.5±0.6	5.8±0.7	7.0±0.2	5.4±1.5	12.7±1.6	12.0±1.6	1.6±0.3	1.5±0.4	27.8±2.7	24.7±4.2
D 4.5 d light intensity I +1.5d darkness	6.6±0.8	6.2±1.6	6.6±0.6	4.6±0.5	19.9±1.0	13.8±2.0	1.1±0.1	0.7±0.1	34.2±2.5	25.3±4.2

3 讨论

光照条件下，黄瓜根表 Fe³⁺还原酶活性随光照强度减弱而下降，这与棉花和苹果^[10]上的结果一致。黄瓜根表 Fe³⁺还原酶活性明显受光照调节的结果未见报道（图 1）。

缺铁植物根表 Fe³⁺还原酶的活动与 H⁺-ATP 酶的偶联^[20,21]、电子供体 NADH 的供给及有机酸、特别是参与铁转运的柠檬酸^[2,22,23]等因子有关，缺铁植物根中积累较多的干物质（表 2）和碳水化合物（图 3、图 4），可为根表 Fe³⁺还原酶提供更多能量。但不同光照条件对 Fe³⁺还原酶活性的影响（图 1）与根中碳水化合物含量的变化趋势（图 3、图 4）并非完全一致 4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗处理将 Fe³⁺还原酶活性降至最低水平，而该处理根中碳水化合物含量却高于 6 d 光强 II 处理的植株，说明蔗糖等糖类对 Fe³⁺还原酶活性的影响受

到了 1.5 d 暗处理的限制。

Jiang 等^[24,25]以大豆和玉米为材料的研究表明，缺铁导致光合系统 PS II 反应中心与天线的连接发生变化，从而降低激发能从天线向反应中心的传递效率而使 PS II 受体侧电子传递受阻，当植物捕获的激发能超过光合作用所能利用的能力时，过剩的激发能会用于形成活性氧，多余的活性氧若不能及时清除就会导致叶片光氧化而使光合反应中心的功能受到影响。为了避免光氧化伤害，缺铁叶片能充分启动叶黄素循环而增加叶片激发能耗散。因此，在正常光照下的缺铁环境中，一方面植物借地上部激发能耗散的逆境响应机制以降低或避免缺铁胁迫的伤害，另一方面通过提高 Fe³⁺还原酶活性来增加铁的吸收，以缓解其铁饥饿。但当缺铁植物处在较低光强或黑暗环境中时，植物叶片可能由于较少或不存在过剩的激发能，地上部对铁的生理需求较低，Fe³⁺还原酶活性的提高并不如强光

下那样强烈。地上部铁吸收量对 Fe^{3+} 还原酶活性的调节, 关键取决于地上部在特定环境中对铁的生理需求的高低, 而不是笼统地取决于地上部铁吸收总量的多少。这可能是本试验中不同光照条件下, Fe^{3+} 还原酶活性(图 1)与地上部分铁吸收总量的变化趋势(表 3)不相一致的原因。相反, 茎尖中的铁含量与根表 Fe^{3+} 还原酶活性的变化趋势一致, 均按 6 d 光强 I、4.5 d 光强 I+1.5 d 光强 II、6 d 光强 II、4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗而依次减弱(图 1, 表 3), 表明黄瓜茎尖中铁含量比地上部其它部分及地上部全铁含量更能准确体现幼苗对铁的生理需要, 就像多年生果树的花铁含量比叶片全铁和活性铁更能快速反映树体铁营养状况一样^[26,27]。主要因为植物茎尖是地上部的生长中心和物质交换中心, 由于铁在韧皮部中的移动性差, 地上部其它部位的铁无法向茎尖中转移。

4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗处理使 Fe^{3+} 还原酶活性下降最多, 可能与机理 I 植物在暗下对铁胁迫的信号转导反应系统与响应机制有关。根据 Robinson 等^[28]1999 年首次从拟南芥中分离的 Fe^{3+} 还原酶基因—FRO2 基因转录产物的积累结果, 人们认为在缺铁时, Fe^{3+} 还原酶活性的增强既可能缘于业已存在的还原酶的激活, 也可能是酶的重新合成^[9,29]。Gregory 等^[30]近期的研究表明, 拟南芥铁吸收基因 FRO2、IRT1 的表达受昼夜生理节律调节, 在光照期间它们的表达显著加强, 在暗期则明显减弱。如果黄瓜的 FRO2 等基因也受昼夜生理节律调节, 那么 4.5 d 光强 I+1.5 d 黑暗处理使 Fe^{3+} 还原酶活性下降最多的根本原因, 可能首先是受基因表达水平、而不是蛋白质活性水平的调节。不同光照条件调节黄瓜根表 Fe^{3+} 还原酶活性的信号转导网络与分子途径有待进一步探明。

4 结 论

在照光条件下, 黄瓜根表 Fe^{3+} 还原酶活性随光强减弱及低光处理时间的延长而下降, 与蔗糖等糖类向根中积累减少的适应性变化有关。1.5 d 暗处理时, 黄瓜根表 Fe^{3+} 还原酶活性与黄瓜根中蔗糖等糖类的变化不相一致, 此时根中蔗糖等糖类对 Fe^{3+} 还原酶活性的影响受到限制, 根表 Fe^{3+} 还原酶活性更受地上部活动控制。不同光照条件下, 根表 Fe^{3+} 还原酶活性均明显受地上部对铁的生理需求调节, 各种光照条件下黄瓜茎尖的铁含量与根表 Fe^{3+} 还原酶活性变化一致, 茎尖中的铁含量可作为衡量植株铁营养需求状况的有效生理指标。

致谢: 承蒙中国农业大学植物营养系李春俭教授对本文的悉心指导和修改, 特此致谢!

References

- [1] Marschner H, Römheld V, Kissel M. Different strategies in higher plant in mobilization and uptake of iron. *Journal of Plant Nutrition*, 1986, 9(3-7): 695-713.
- [2] Jolley V D, Fairbanks D J, Stevens W B, Terry R E, Orf J H. Root iron-reduction capacity for genotypic evaluation of iron efficiency in soybean. *Journal of Plant Nutrition*, 1992, 15(10): 1679-1690.
- [3] Tipton C L, Thowsen J. Fe^{3+} reduction in cell walls of soybean roots. *Plant Physiology*, 1985, 79: 432-435.
- [4] 张福锁, 刘书娟, 毛达如, 韩振海. 苹果抗缺铁基因型差异的生理生化指标研究. *园艺学报*, 1995, 22(1): 1-6.
Zhang F S, Liu S J, Mao D R, Han Z H. Genotypic differences in iron-deficiency stress responses in *Malus*. *Acta Horticultural Sinica*, 1995, 22(1): 1-6. (in Chinese)
- [5] 曹 慧, 韩振海, 许雪峰, 张 勇. 高等植物的铁营养. *植物生理学通讯*, 2002, 38(2): 180-186.
Cao H, Han Z H, Xu X F, Zhang Y. Iron nutrition in higher plants. *Plant Physiology Communications*, 2002, 38(2): 180-186. (in Chinese)
- [6] Chaney R L, Brown J C, Tiffin L O. Obligatory reduction of ferric chelates in iron uptake by soybeans. *Plant Physiology*, 1972, 50: 208-213.
- [7] Moog P R, Bruggemann W. Iron reductase systems on the plant plasma membrane—a review. *Plant and Soil*, 1994, 165: 241-260.
- [8] Bienfait H F, van der Briel W, Mesland-Mul N T. Free space iron pools in roots: generation and mobilization. *Plant Physiology*, 1985, 78: 596-600.
- [9] 吴 平, 印莉萍, 张立平. 植物营养分子生理学. 北京: 科学出版社, 2001: 228-237, 259-264.
Wu P, Yin L P, Zhang L P. *Molecular Physiology of Plant Nutrition*. Beijing: Science Press, 2001: 228-237, 259-264. (in Chinese)
- [10] 周厚基, 全月澳. 苹果树缺铁失绿研究的进展. I. 生态因子对缺铁失绿的影响. *中国农业科学*, 1987, 20(3): 23-27.
Zhou H J, Tong Y A. Advances in the research of iron chlorosis of apple plants. I. The influence of ecological factors on the severity of chlorosis. *Scientia Agricultura Sinica*, 1987, 20(3): 23-27. (in Chinese)
- [11] 李振侠, 徐继忠, 高 仪, 张玉梅. 不同铁浓度对苹果砧木 Fe^{3+} 还原酶活性的影响. *河北农业大学学报*, 2004, 27(1): 48-51.
Li Z X, Xu J Z, Gao Y, Zhang Y M. Effect on Fe^{3+} reductase activity

- of apple stocks under different Fe concentration. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2004, 27(1): 48-51. (in Chinese)
- [12] 张凌云, 翟衡, 张宪法, 李 佳. 苹果砧木铁高效基因型筛选. *中国农业科学*, 2002, 35(1): 68-71.
- Zhang L Y, Zhai H, Zhang X F, Li J. Screening of Fe-efficient apple rootstock genotypes. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(1): 68-71. (in Chinese)
- [13] 吕 滨, 杨玉爱, 孙 羲. 海涂柑桔缺铁敏感性差异机理研究. *广东微量元素科学*, 1996, 3(7): 60-65.
- Lü B, Yang Y A, Sun X. The Susceptibility of iron chlorosis on genotypes of citrus rootstock in beach-silt. *Guangdong Trace Elements Science*, 1996, 3(7): 60-65. (in Chinese)
- [14] 高 丽, 史衍玺, 杨守祥. 花生耐低铁性的基因型差异及其生理特性研究. *植物营养与肥科学报*, 2003, 9(4): 480-483.
- Gao L, Shi Y X, Yang S X. Study on resistance to iron deficiency in peanut cultivars and physiological traits. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2003, 9(4): 480-483. (in Chinese)
- [15] 孙振元, 徐文忠, 刘淑兰, 赵梁军. 毛白杜鹃耐碱突变体的离体筛选与鉴定. *中南林业学院学报*, 2003, 23(5): 53-55.
- Sun Z Y, Xu W Z, Liu S L, Zhao L J. *In vitro* selection and identification of lime-tolerant mutant of *Rhododendron mucronatum*. *Journal of Central South Forest University*, 2003, 23(5): 53-55. (in Chinese)
- [16] 安华明, 樊卫国, 何承鹏, 张景荣. 缺铁胁迫下 4 种野生梨砧木介质 pH 值及根系 Fe^{3+} 还原酶活性的变化. *果树学报*, 2004, 21(1): 64-66.
- An H M, Fan W G, He C P, Zhang J R. Changes of culture medium pH and roots' Fe^{3+} reductase activity in 4 wild pear rootstocks under iron deficiency. *Journal of Fruit Science*, 2004, 21(1): 64-66. (in Chinese)
- [17] 许良政, 张福锁, 李春俭. 双子叶植物根系 Fe^{3+} 还原酶活性的 2, 2'-联吡啶比色测定法. *植物营养与肥科学报*, 1998, 4(1): 63-66.
- Xu L Z, Zhang F S, Li C J. 2, 2'-Bipyridyl colorimetric method for measurement of Fe(III) reductase activity in roots of dicotyls. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1998, 4(1): 63-66. (in Chinese)
- [18] 陈福明, 陈顺伟. 混合液法测定叶绿素含量的研究. *林业科技通讯*, 1984, (2): 4-8.
- Chen F M, Chen S W. Study on mixed liquor method for chlorophyll content. *Forest Science and Technology*, 1984, 2: 4-8. (in Chinese)
- [19] 张振清. 蔗糖、可溶性总糖的测定. 见: 上海植物生理学会编. *植物生理学实验手册*. 上海: 上海科学技术出版社, 1985: 137-138.
- Zhang Z Q. Measured method of sucrose and soluble total sugar. In: Shanghai Society of Plant Physiology. ed. *The Experimental Handbook for Plant Physiology*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985: 137-138. (in Chinese)
- [20] Schmidt W. Iron stress-induced redox reactions in bean roots. *Physiologia Plantarum*, 1993, 89: 448-452.
- [21] 刘书娟, 张福锁, 毛达如. 缺铁敏感度不同的大豆品种对缺铁的适应机制. *植物生理学报*, 1996, 22(1): 1-5.
- Liu S J, Zhang F S, Mao D R. Genotypic difference in responses to iron deficiency of *Glycine max*. *Acta Phytophysiology Sinica*, 1996, 22(1): 1-5. (in Chinese)
- [22] Clark R B, Tiffin L O, Brown J C. Organic acids and iron translocation in maize genotypes. *Plant Physiology*, 1973, 52: 147-150.
- [23] Tiffin L O. Translocation of iron citrate and phosphorus in xylem exudates of soybean. *Plant Physiology*, 1970, 45: 280-283.
- [24] 姜闯道, 高辉远, 邹 琦. 缺铁使大豆叶片激发能的耗散增加. *植物生理与分子生物学学报*, 2002, 28(2): 127-132.
- Jiang C D, Gao H Y, Zou Q. Increase in excitation energy dissipation by iron deficiency in soybean leaves. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2002, 28(2): 127-132. (in Chinese)
- [25] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q. Changes of donor and acceptor side in photosystem 2 complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves. *Photosynthetica*, 2003, 41 (2): 267-271.
- [26] Belkhdja R, Morales F, Sanz M, Abadía A, Abadía J. Iron deficiency in peach trees: effects on leaf chlorophyll and nutrient concentrations in flowers and leaves. *Plant and Soil*, 1998, 203: 257-268.
- [27] 叶优良, 张福锁, 史衍玺, 韩秀香, 姜学玲, 于忠范. 用花铁含量作为苹果和桃缺铁诊断指标的研究. *中国农业大学学报*, 2002, 7(1): 89-94.
- Ye Y L, Zhang F S, Shi Y X, Han X X, Jiang X L, Yu Z F. Flower Fe as an index to diagnosing Fe nutrition status of apple and peach trees. *Journal of China Agricultural University*, 2002, 7(1): 89-94. (in Chinese)
- [28] Robinson N J, Procter C M, Conolly E L, Guerinot M L. A ferric-chelate reductase for iron uptake from soils. *Nature*, 1999, 397: 694-697.
- [29] 戚金亮, 王 忆, 印莉萍, 韩振海. 与植物铁素营养相关的蛋白和基因. *植物生理学通讯*, 2003, 39(3): 294-299.
- Qi J L, Wang Y, Yin L P, Han Z H. Proteins and genes related to plant iron nutrition. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39(3): 294-299. (in Chinese)
- [30] Vert G A, Briat J F, Curie C. Dual regulation of the *Arabidopsis* high-affinity root iron uptake system by local and long-distance signals. *Plant Physiology*, 2003, 132: 796-804.

(责任编辑 曲来娥)