

硼胁迫对植物的影响及硼与其它元素关系的研究进展

刘 鹏

(浙江师范大学生命与环境科学学院, 浙江 金华 321004)

摘 要: 从硼的缺乏和中毒对植物营养器官和生殖器官、植物生理特性的影响等方面, 综述了植物必需微量元素硼在胁迫条件下对植物的影响及硼在植物体中与其它元素的相互作用, 为植物硼营养的研究提供了新资料。
关键词: 硼胁迫; 硼与植物的关系; 元素间相互作用
中图分类号: X173 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000 – 0267(2002)04 – 0372 – 03

Effects of Stress of Boron on Plants and Interaction Between Boron and Other Elements

LIU Peng
(College of Life and Environment Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China)

Abstract: The effects of the stress of boron (an essential trace element) on plants and the interaction between boron and other elements has been summarized in the present review paper. The contents of summarization mainly are involved in the effects of low and high boron on nutrition origins, reproduction origins and physiological characteristics of plants. This paper also offers new reference materials to plant boron nutrition.
Keywords: stress of boron; interrelation between boron and plant; interaction among elements

硼是上个世纪 20 年代被证实的植物必需元素, 1923 年 Warington 在豌豆试验中证实了硼对植物的必需性, 目前已报道具有缺硼症状(即缺硼对其生长发育有显著影响)的植物已超过 100 种。但硼的研究在 20 世纪上半叶进展较为缓慢, 直到当年日本大面积发生的油菜“萎缩不实”或“花而不实”奇病于 1953 年通过施硼而解决, 植物硼营养的研究才开始进入一个新的阶段。目前缺硼土壤在世界各地有广泛分布, 有关缺硼影响作物品质、导致作物产量减少的报道增多, 关于硼胁迫对植物影响及硼与其它元素关系的研究越来越受到重视, 在实际生产中也有较大的意义。

1 硼的缺乏和中毒对植物的影响

1.1 植物对缺硼胁迫的反应

植物对低硼胁迫反应最迅速的是根系, 缺硼将导致根尖组织的细胞分裂和延伸严重受阻^[1], 主根或侧根的生长受抑制或停止, 根系呈短粗丛枝状。缺硼严重将使根系开裂或空心霉烂, 甚至坏死脱落, 叶片畸形产生种种不正常的外形, 如茎曲、

扭曲、折皱、变厚易碎、凋萎、焦灼, 有时有失绿叶斑; 叶柄和茎都肥厚、开裂, 有木栓化现象, 有时有水渍状坏死区; 整个植株呈丛生状, 节间缩短、生长停滞; 花数少, 花粉粒变形, 授精不良; 果实发育受阻, 结实少或者不结实, 果皮上有分散的暗色或干枯区域, 果肉有褐色下陷区域和木栓化现象。不同植物种类, 缺硼性状有所不同, 从整体上看, 由于硼在植物中的移动性很低, 缺硼症状首先在生长点和繁殖器官上出现。且营养生长阶段的缺硼表现不如生殖生长阶段显著, 受缺硼影响最大的是近尖端细胞和分生组织细胞。

从对植物细胞营养和生殖器官的影响来看, 缺硼使分生组织退化, 形成层组织和薄壁细胞分裂不正常, 易于破裂, 形成空腔; 形成层细胞在形成木质部和韧皮部过程中受阻退化, 使木质部和韧皮部分离, 木质部和韧皮部之间的细胞增生, 使输导组织受损, 维管组织柔弱, 形成层维管组织紊乱^[2]。缺硼使油菜叶肉细胞叶绿体变小, 脂质小球明显增多, 膜发生碎片化和液化, 基液粒片层解体而呈囊泡状, 基粒遭破坏^[3]; 或叶绿体退化, 淀粉积累, 细胞壁具有异样结构, 线粒体折缩增加, 核仁发展成稠密斜方的六面体结构^[4]。植物生殖器官受缺硼的伤害远较营养器官大, 如缺硼将导致油菜花的各部分发育不良或异常^[3]; 产生如花柱扭曲、花柱内导管断裂或被堵塞等现象; 花粉粒发育不良或畸形, 绒毡层肥大、液泡化或解体消失; 花粉囊空虚, 花粉细胞败育, 柱头发育不良, 胚囊分化受阻; 花粉萌发和

花粉萌发率下降,花粉管伸长缓慢,花粉无法正常授粉。

植物对低硼胁迫的反应在生理上的变化早于外部形态上的改变^[5]。缺硼使细胞壁成分和结构完整性^[6]发生改变,如果胶类物质含量增多,初生壁不光滑,泡状聚集物在壁上不规则沉积等。碳水化合物的代谢与运输、有机物的运输受到阻碍^[7],细胞的生长和分化受到抑制^[8],降低了膜的稳定性^[9],影响核酸和蛋白质代谢,对繁殖器官产生伤害,使酚类化合物的代谢发生紊乱,IAA 氧化酶的活性降低,导致 IAA 累积^[2],改变植物体内酶的活性,如多酚氧化酶^[9]、纤维素酶和果胶酶、硝酸还原酶、过氧化氢酶、过氧化物酶、抗坏血酸氧化酶、超氧化物歧化酶、蛋白酶、肽酶、酸性磷酸酯酶、ATP 酶、磷酸核酮糖羧化酶、RNA 酶^[3]。此外,缺硼还影响植物的固氮作用、光合作用、光氧化作用等。

尽管缺硼条件下生理生化变化特性的研究很多,但有关其变化的机理却研究甚少,即使有生理生化变化的报道但在同一种植物上也可能相互矛盾,因而许多问题仍处于推测和不断争论之中。如有的学者认为缺硼抑制细胞分裂,而另一部分人坚持缺硼对细胞分裂并无阻碍,甚至还有促进作用^[10];又如关于缺硼引起碳水化合物代谢和转运的紊乱的解释也众说不一, Gauch 和 Dugger(1953)^[11] 提出了硼与糖可形成硼糖络合物在植物体内比糖类更易于运输,同时硼也可直接作用于细胞膜上,影响膜的活性和透性,而有利于蔗糖在韧皮部的装载; Birnbaum 等(1977)^[12] 认为硼参与了尿嘧啶的合成,尿嘧啶是葡萄糖二磷酸尿苷的前身,后者是蔗糖形成所必需的辅酶,而蔗糖是碳水化合物最重要的运输形式; Vandebenter(1977)^[12] 发现缺硼导致植物筛管中形成胼胝质,使筛孔阻塞,使运输受阻; Mitchell 等(1953)^[13] 提出硼与生长素的转运有关,生长素的转运需要糖,硼可促进生长素的转运,从而也促进了糖转运,缺硼将产生相反的结果; Birnbaum 等(1977)^[12]认为缺硼抑制了UDPG 焦磷酸酶的作用,使UDPG 合成降低,影响蔗糖和脂肪的生物合成; Lee 和 Aronoff(1967)^[14]推测存在一种戊糖磷酸的旁路(PPC)途径,缺硼时 G-6-P 脱氢酶(GPDH)活性增加,促进了芳香环化合物前体的形成,从而增加了酚类化合物的含量,进一步对碳水化合物运输产生障碍。此外,还有人认为硼通过 α -淀粉酶、 β -淀粉酶而作用于碳水化合物的运输。由此可见,植物硼营养机理的研究工作极为艰巨。

1.2 植物对高硼胁迫的反应

植物对硼非常敏感,因而植物硼的缺乏、适量和中毒含量之间的变幅很小,是所有元素中最小的。在实际中,硼中毒远不如缺硼普遍,硼中毒主要发生在 3 种条件下^[15]:在土壤形成过程中,本身的含量高或在自然界中逐渐积累;过量施用高含硼量的无机肥;灌溉含硼量高的水而在土壤中发生硼富集。不同植物对高硼的耐受性不同,差异较大,如甜菜、甘蓝、芥菜、番茄、芜菁、萝卜、棉花等耐性最强,而梨、桃、葡萄、无花果、黄瓜、菜豆、豇豆等很敏感。植物种类间的这种差异并不是因为特殊的植物组织,而是由于植物硼的积累速度不同,耐硼植物硼积累很慢,敏感植物硼积累较快。植物中毒的一般症状是,首先叶尖或叶缘退绿,(具平行叶脉的单子叶植物先在叶尖,具放射

形叶脉的双子叶植物先在叶缘),接着出现黄褐色的坏死斑,扩展到侧脉 间并伸向中脉,最后导致叶片坏死或呈枯萎状,并过早地脱落。这种中毒症状先表现在老叶上,再逐渐波及到其他叶片。由于不同植物对高硼的反应差异较大,植物不同种类硼中毒的临界水平也有较大不同。一般来说,当土壤中热水溶性硼的水平超过 $5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,植物可能出现中毒。植物中毒时叶缘的含量可能在 $100\text{—}1\,000\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 之间;对作物进行灌溉时,灌溉水的临界硼浓度大致为 $1\text{—}10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,即灌溉水硼浓度超过 $1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 可能会引起某些植物硼中毒,因此要求灌溉水硼的含量在 $0.3\text{—}0.6\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 之间。常见的植物硼中毒的解除方法有:用水或其它盐溶液充分淋洗土壤;用三异丙醇胺(TTPA)与硼酸形成螯合物来降低有效硼;适当施用石灰减轻硼毒害。

2 硼与其它元素的关系

2.1 硼与钙

通常情况下硼钙是一种拮抗关系。早在 1944 年,Reeve 和 Shive 就发现施钙会加重番茄的缺硼症状。由于 50% 的硼和 70% 的钙都集中于细胞壁中,硼和钙二者之一缺乏时,生长点上往往表现出相似的缺乏症状,其中一个元素的增加,会抑制植物对另一个元素的吸收^[16],而一个元素过多时,增加另一个元素的供应能够消除该过多的症状。张承林(1994)^[17]认为,油菜在低硼低钙条件下,两者没有明确关系,当它们达到中高浓度时,两者存在明显的抑制作用。沈振国(1992)^[18]发现油菜体内硼的转化系数随钙水平的提高而逐渐下降;在低硼条件下,钙不足和过量均对油菜硼素的吸收具有抑制作用;硼对老叶的含钙量影响不明显,但对新叶的钙量有明显的影响。由于钙硼关系对硼作用较大,有人认为可用植物体内钙硼比率来判断硼的供应情况。钙硼比率有一个临界值,超过这个临界值,植物将发生缺硼症状,如大豆为 500,烟草为 1200,甜菜 100,燕麦为 200。Sanik(1952)^[19]还认为钙镁比率也会影响植物对硼的吸收。董玉琴和孙运琴(1988)^[20]观察到施硼降低了 Ca/B 比值,叶片由上而下 Ca/B 比值减小,有人甚至将 Ca/B 比值达到 500 时作为大豆缺硼临界值。

2.2 硼与钾

硼钾之间的关系非常复杂,在不同条件下两者之间或许是拮抗关系,或许是相互促进关系。在硼的供应水平较低时,增加钾的供应量,玉米和番茄等作物的缺硼症状加重;而在硼的供给水平很高时,硼的中毒症状又会因钾的增多而加重。有人在油菜中发现硼钾存在着相互依存关系,适当提高一个元素的含量会促进油菜对另一个元素的吸收。由于钙钾间存在明显的负相关,因而硼钾之间的关系还与钙的水平有关。植物在缺钾情况下仅仅低浓度的硼就会发生硼中毒,此时增加钙的供给会减轻硼的毒害,但增加钾的供给则没有同样的效果。此外,硼钾的相互关系与氮的水平也有密切联系,在低氮水平下,施钾加重缺硼,而在高氮水平下,施钾促进植物对硼的吸收。

2.3 硼与氮

多数研究证明在植物体内硼与氮有相互促进作用,关键是

保持氮硼平衡的原则。只有在氮充足的基础上,施硼才能表现出明显的增产效果;也只有在硼适量的条件下,施氮才会达到预期的效果;且硼氮适量同施,具有最佳效果。先前有关硼氮拮抗关系的报道,都是由于破坏了氮硼平衡的结果。如有报道,在缺硼条件下单施氮肥或氮肥过量,将导致或加重植物缺硼;在低氮水平下,施硼使植物含氮量显著下降。另外,硼与植物蛋白质合成有关,缺硼植物含有的蛋白质-氮减少,而氨态氮、可溶态氮发生积聚,吸收硝态氮能力下降;而硼中毒时,植物中蛋白质-氮增加,可溶态氮减少。此外,有研究报道,通过增加施氮肥可以控制植物硼中毒。

2.4 硼与磷

由于磷酸根与硼酸和羟基的反应相似,植物对硼和磷的吸收也相似,硼与磷在植物体中相互间有明显的促进作用,在植物体内的化合物运输方面也起着共同的作用,可能还有部分替代作用。当硼不足时,植物对磷的吸收减少;磷不足时,植物对硼的吸收也减少;增加硼或磷的供应,植物对磷或硼的吸收相应增加;在低硼条件下,施磷可减轻植物缺硼症状,使硼的吸收增加;同样在低磷条件下,施硼也有相同效果^[3]。缺硼会阻碍体内磷的转移,缺磷也不利于硼的运输^[10],但过量施硼将对植物吸收磷有抑制作用。土壤中硼的活动也可干扰磷酸根的活动,不利于植物根系对磷酸根的吸收。

2.5 钼、硼关系

从目前大多数研究来看,钼和硼在植物体内呈现相互促进的作用。不少研究^[1, 10, 19]指出,钼、硼同施,非常显著地促进了植物体内原有的各种矿物营养元素的有效利用,共同促进了体内的碳和氢代谢,大大提高了作物产量。还有研究报道,施钼提高了茶树叶片中硼的含量。

此外,硼与铁、铜、锌之间可能存在着拮抗关系。而硼与镁、硼与锰的关系较为复杂,有人报道施硼降低了一些植物镁或锰的含量,也有人证实施硼可提高一些植物镁或锰的含量,还有人认为施硼对有些植株镁或锰的含量没有什么影响。出现这种结果可能与植物的种类、生育期有关。同时也有动物体中的硼与其它元素关系的研究报道,如认为硼与镁有协同作用,硼可作为人和动物氟中毒的重要解毒剂等。

参考文献:

[1] Dell B, Huang L. Physiological response of plants to low boron[J]. *Plant and Soil*, 1997, 193: 103 – 120.

[2] Birnbaum E H, Beasley C A, Dugger W M. Interaction of boron with components of acid metabolism in cotton ovules cultured in vitro[J].

Plant Physiol, 1977, 59: 1034 – 1038.

[3] 刘 鹏, 杨玉爱. 油菜在低硼胁迫下的生理反应研究进展[J]. 中国油料作物学报, 1999, 21(1): 74 – 78.

[4] Allber L S. Induction and antagonism of boron deficiency symptoms of tomato plant by selected nitrogen bases[J]. *Plant Physiol(Supplement)*, 1967, 43: 51.

[5] Patrick H, Brand H H. Does boron play only a structural role in the growing tissues of higher plant?[J]. *Pant and Soil*, 1997, 96: 211 – 215.

[6] Matoh T. Boron in plant cell walls[J]. *Plant and Soil*, 1997, 193: 59 – 70.

[7] Goldbach H E. A critical review on current hypotheses concerning the role of boron in higher plants; Suggestion for further research and methodological requirements[J]. *J Trace and Microprobe Techniques*, 1997, 15: 51 – 91.

[8] Loomis W D, Durst R W. Boron and cell malls. In, Raddell D G, Blevins D G, Miles C D eds: current topics in topics in plant biochemistry and physiology[M]. University of Missouri – Columbla, 1991. 149 – 178.

[9] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants[M]. Academic Press, San Diego USA, 1995. 379 – 396.

[10] 刘 鹏. 钼、硼对大豆产量和品质影响的营养和生理机制研究[D]. 杭州:浙江大学博士学位论文, 2000.

[11] Gauch H G, Dugger W H. The role of boron in the translocation of sucrose[J]. *Plant Physiol*, 1953, 28: 457 – 467.

[12] Vanderebenter N A. The effect of boron deficiency on callose formation and ¹⁴C translocation bean and cotton [J]. *AM J Bot*, 1977, 64: 1 229 – 1 239.

[13] Mitchell J W, Dugger W M J, Gauch H G. Increased translocation of plant growth – modifying substances due to application of boron[J]. *Science*, 1953, 128: 354 – 355.

[14] Lee S, Aronoff S. Boron in plants: a biochemical role[J]. *Science*, 1967, 158: 798 – 799.

[15] Gupta, et al. Boron toxicity and deficiency: A review[J]. *Can J of Soil Sci*, 1984, 37: 428 – 433.

[16] 刘 铮. 微量元素的农业化学[M]. 北京:农业出版社, 1991. 141 – 170.

[17] 张承林. 曲江黄花草钙硼关系的研究. 见现代土壤科学研究[M]. 北京:中国农业科学技术出版社, 1994. 146 – 152.

[18] 沈振国, 沈 康, 张秀省. 油菜幼苗对硼的吸收与运转的影响[J]. 植物学通报, 1992, 9(4): 33 – 37.

[19] Sanik J, et al. The effect of Ca: Mg ratio on the sloubility of plant nutrition[J]. *Proc S S S A*, 1952, 16: 263.

[20] 董玉琴, 孙运玲. 大豆硼营养研究[J]. 大豆科学, 1988, 7(2): 159 – 166.

更正