

不同供硼水平对绿豆植株形态和生长发育的影响

卢涛¹, 徐强^{1,2*}, 杨利伟¹

(1. 濮阳市园林绿化处, 河南 濮阳 457000; 2. 西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 在生长室利用水培研究了不同供硼水平对绿豆植株形态和生长发育的影响。结果表明, 缺硼抑制绿豆生长, 对地下部的影响比对地上部的影响大, 冠根比增加; 缺硼明显抑制叶面积, 比叶面积(SLA)下降; 缺硼使叶重比(LWR)提高和叶片脉间失绿、变厚、变脆。与适量供硼相比, 过量供硼也影响绿豆的生长, 但对冠根比没有影响, 过量供硼对植株地上部和地下部具有相同的抑制作用; 硼中毒导致成熟叶片过早脱落, 使光合面积变小; 过量供硼对比叶面积和叶重比没有影响。

关键词: 硼; 绿豆; 植物形态; 生长

中图分类号: S522.062 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2007)02-0067-05

硼是在 20 世纪 20 年代被证实为植物必需元素, 1923 年 Warington^[1] 在豌豆试验中证实了硼对植物的必需性。硼的缺乏会对高等植物生理学和形态学特征造成严重伤害^[2,3]。对大多数植物种类来说, 植株体内的硼一旦卸载到“库”中, 就很难被激活进入韧皮部而被植物再利用, 这可能是因为在细胞壁内形成稳定的硼复合物^[4,5]。因此, 植株的缺硼症状首先出现在新生组织, 而不是在成熟组织。缺硼也会抑制扦插枝条的生根^[6]。植株地上部的缺硼症状首先出现在茎尖和幼嫩叶片。缺硼植株会出现叶片脉间失绿、新叶的伸展停止、叶片畸形和节间变短, 植株呈现丛枝状等^[3]。前人对植物体内硼的生理功能已做了大量研究^[2,7~10], 但对硼的原初作用仍不清楚。本试验的目的是明确硼对绿豆植株形态和生物量分配的影响, 为进一步研究硼在植物体内的生理功能提供依据。

1 材料与与方法

1.1 供试材料与生长条件

供试植物为绿豆 (*Phaseolus aureus* Roxb.), 品种为“晋引 2 号”, 由山西省农科院种质资源研究所提供。种子用 5% H₂O₂ 消毒 15 min 后, 用无离子水冲洗干净后播入装有蛭石的育苗盘中, 加超纯水置于生长室内育苗。待幼苗的两片初生叶完全展开, 露出第 1 片三出复叶时(播种后第 7 d), 挑选生长一致、健壮的幼苗移栽到 Rorison's 营养液^[11] 进行培养, 同时进行不同的供硼浓度处理。营养液的 pH 值为 6.5。

生长条件: 光照强度为 $350 \pm 20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 以钠灯为光源, 光照时数为每天 14 h (7:00~21:30); 温度: 25°C/18°C (白天/夜晚); 营养液组成为 2 mmol Ca(NO₃)₂·4H₂O, 1 mmol MgSO₄·7H₂O, 1 mmol K₂HPO₄·3H₂O, 9 μmol MnSO₄·H₂O, 1.5 μmol ZnSO₄·7H₂O, 1.5 μmol CuSO₄·5H₂O, 68 μmol EDTA-NaFe·3H₂O, 0.15 μmol (NH₄)₆Mo₂₄·4H₂O。

整个试验过程都是使用超纯水, 由北京先路公司的 XL-200 净水系统制备。水中硼的含量非常低, 用电感耦合等离子发射光谱仪(ICP)检测不出。配制营养液的药品均为分析纯, 以防硼污染。

1.2 试验设计与测定方法

硼的处理设 5 个水平: 0, 5, 50, 250, 500 μmol , 分别在处理后的第 20 d 和 35 d 取样。硼以 H₃BO₃ 形式加入营养液, 以元素硼计算加入量。每个处理设 5 个重复(5 桶), 每桶 3 株苗, 桶(直径 13 cm, 高 13 cm)外进行遮光处理。各个处理在生长室的平台上随机排列, 同时定期更换位置以保证受光均匀, 整个试验的过程中营养液每隔 3 d 更换 1 次。

每次取样是从各个处理的 5 个重复中各取 1 株。所有取样的植株被分成叶、茎和根 3 部分。叶面积用 WDY-500A 型微电子叶面积测量仪测定。取样的植株材料放在干燥箱 80°C 下烘 48 h。依据 Hunt 的方法^[12]测定植株的生长参数。叶面积比率(LAR)是植株的总叶面积与植株干重之比。叶重比(LWR)是植株的叶片干重与植株干重之比。比叶面积(SLA)是植株的叶面积与叶片干重之比。相对生长率(RGR)用下面公式计算:

收稿日期: 2006-07-15

基金项目: 山西省自然科学基金项目(20031082)

作者简介: 卢涛(1978—), 男, 河南濮阳人, 学士, 主要从事园林植物生理生态和园林设计方面的研究。

* 通讯作者: 徐强, E-mail: qiang_xu1015@163.com。

$$RGR = (\log_e W_2 - \log_e W_1) / (t_2 - t_1)$$

式中, W_2 为后一次取样时植株干重(g); W_1 为前一次取样时植株干重(g); $t_2 - t_1$ 为两次取样之间的时间间隔(d)。

2 结果与分析

2.1 不同供硼水平对绿豆植株形态的影响

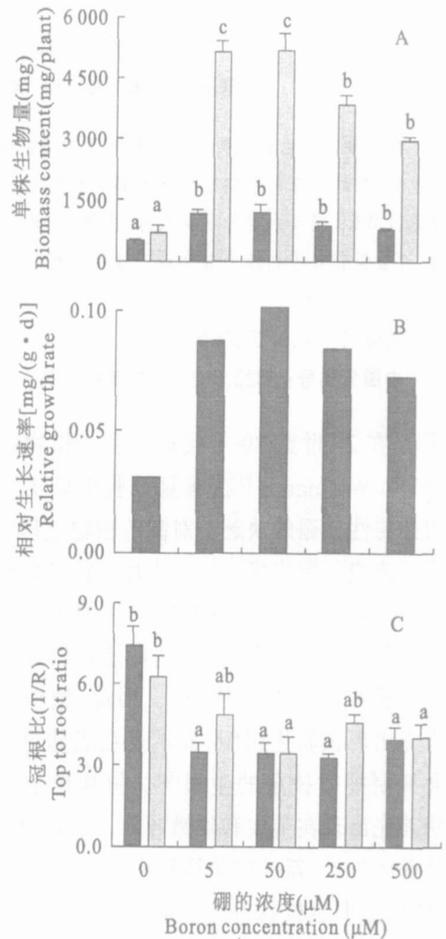
植株在缺硼处理 2 d 后就在根部出现症状, 根尖呈棕褐色, 末端膨大变粗, 生长受到抑制。处理 10 d 后第 1 片三出复叶的伸展明显受阻, 第 2 片三出复叶停止生长, 以后再没有新叶出现。处理 20 d 后, 植株的初生叶呈暗绿色; 顶芽死亡, 随后 2 d 初生叶叶腋处长出侧芽但不能存活, 24 h 内死亡。第 1 片三出复叶 4 d 后表现脉间失绿, 处理 35 d 后初生叶呈现脉间失绿。供硼 500 μmol 处理的植株 8 d 后首先在初生叶上出现硼中毒症状, 叶缘失绿, 随后 2 d 根的生长也受到抑制。供硼 500 μmol 处理的植株 14 d 后第 2 片三出复叶也表现叶缘失绿。处理 20 d 后初生叶脱落。供硼 250 μmol 处理的植株在同样的时间内也表现出相似的症状。供硼 500 μmol 处理的植株在处理 35 d 后叶缘失绿扩展到其它叶片, 但新叶不表现叶缘失绿, 根的生长也被抑制。供硼 50 μmol 处理的植株未表现缺硼和硼中毒症状。

2.2 不同供硼水平对绿豆植株生物量、RGR 和冠根比的影响

与无硼处理相比, 所有供硼处理都有利于植株生物量的累积(图 1A)。处理 20 d 后第 1 次取样时无硼处理植株的生物量仅 $498.8 \pm 40.21 \text{ mg}$, 而供硼 50 μmol 植株的生物量为 $1\,179.6 \pm 200.7 \text{ mg}$ (图 1)。无硼处理植株的生长缓慢, 甚至停止, 因此 RGR 仅 $0.031 \text{ g}/(\text{g} \cdot \text{d})$ (图 1B)。超过植株最佳生长浓度的更高硼浓度也导致 RGR 减少。因此, 处理 35 d 后, 无硼处理植株的生物量仅 $690.1 \pm 70.5 \text{ mg}$, 而供硼 5 μmol 和 50 μmol 处理的植株的干重分别为 $5\,170.2 \pm 40.7 \text{ mg}$ 和 $5\,200.4 \pm 63.4 \text{ mg}$ 。无硼处理的单株生物量仅为供硼 50 μmol 处理的 13%。供硼超过植株最佳生长浓度的 250 μmol 和 500 μmol 处理生物量也大于无硼处理, 差异显著(图 1A)。

两次取样发现无硼处理植株的生物量在地上部与地下部间的分配发生了变化, 冠根比下降, 与其它供硼处理的变化趋势不同, 而供硼处理植株的冠根比有上升趋势。无硼处理植株的冠根比较高, 为 7.5 ± 0.7 与其它处理间差异显著(图 1C)。两次取样中供硼 250 μmol 和 500 μmol 处理没有像对生物学

产量那样对植株的冠根比产生显著的影响。这说明超过植株最佳生长硼浓度处理对植株地上部和地下部生长的影响相似。



■为处理 20 d 后取样, □为处理 35 d 后取样。小写字母表示处理间在 5% 水平的差异显著, 下同。■ The sample after treatment 20 d, □ the sample after treatment 35 d, the small letters mean the difference between treatments is significant. The same as below.

图 1 硼对植株生物量、相对生长速率和冠根比的影响

Fig. 1 Effects of boron on total biomass (A), relative growth rate (B) and top to root ratio (C)

2.3 不同供硼水平对绿豆植株的叶片数、叶面积和单叶面积平均值的影响

从图 2A 可知, 两次取样中无硼处理植株的叶片数较少, 整个试验过程中仅有 2 片叶, 即初生叶和 1 片三出复叶。处理 20 d 后取样, 供硼 250 μmol 和 500 μmol 处理植株的叶片数与供硼 5 μmol 和 50 μmol 处理的相近。但由于老叶的脱落, 供硼 500 μmol 处理植株在处理 35 d 后取样时叶片数比第 1 次取样时少。

供硼的浓度也显著影响了植株的叶面积(图 2B)。处理 20 d 后取样时, 无硼处理植株的叶面积最小, 与 5、50 和 250 μmol 处理植株的差异显著。

无硼处理植株的叶片自第 1 次取样后再没有伸展, 单株叶面积仍是 60 cm^2 。处理 35 d 后取样时 $5 \mu\text{mol}$ 和 $50 \mu\text{mol}$ 处理植株的叶面积几乎为无硼处理的 10 倍。供硼 $250 \mu\text{mol}$ 和 $500 \mu\text{mol}$ 处理, 虽然超过了植株最佳生长浓度, 与无硼处理相比植株叶片也有显著伸展。供硼 $5 \mu\text{mol}$ 和 $50 \mu\text{mol}$ 处理植株的叶片面积达 600 cm^2 , 而供硼 $500 \mu\text{mol}$ 处理仅 250 cm^2 , 处理间差异显著。

处理植株的相似(图 3A), 处理间差异不显著。而处理 35 d 后, 无硼处理植株的 LAR 与供硼 5 、 50 和 $250 \mu\text{mol}$ 处理植株相比显著降低, 但与供硼 $500 \mu\text{mol}$ 处理间的差异不显著。处理 35 d 取样时所有处理植株的 LAR 比处理 20 d 取样时低。无硼处理植株的 LAR 较小, 但 LWR 较大(图 3B)。处理 35 d 后无硼处理植株的 LWR 为 0.6, 而供硼 $250 \mu\text{mol}$ 处理为 0.4。

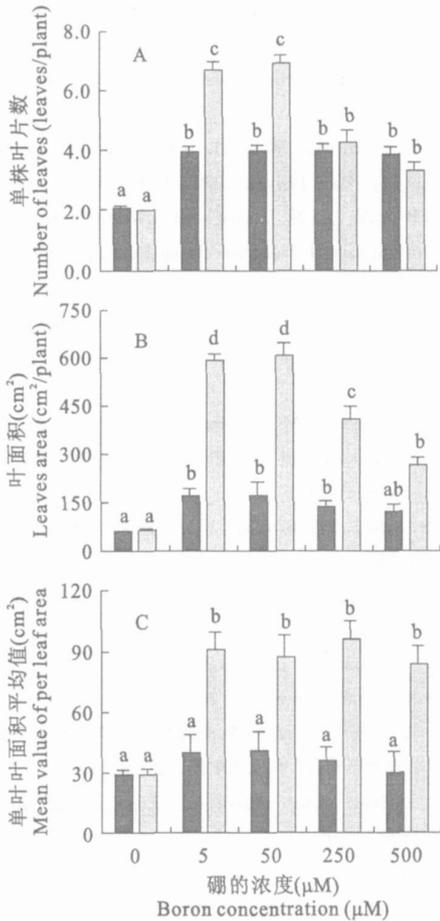


图 2 硼对叶片数、叶面积和单叶面积平均值的影响
Fig. 2 Effects of boron on number of leaves(A), leaf area(B) and mean value of per leaf area(C)

从图 2C 知, 处理 20 d 后, 不同供硼浓度处理对单叶片面积平均值的影响不明显, 处理间差异不显著, 范围在 $29.4 \sim 40.5 \text{ cm}^2$ 。然而处理 35 d 后, 无硼处理植株的单叶片面积平均值最小, 仅 $30.6 \pm 2.5 \text{ cm}^2$, 与其它处理间的差异显著。供硼处理的植株单叶片面积平均值处理间差异不显著, 范围在 $84.4 \sim 96.7 \text{ cm}^2$ 。单叶片面积平均值的减小可能因为缺硼抑制了细胞的分裂, 从而阻止了叶片的伸展。

2.4 不同供硼水平对绿豆植株叶面积比率(LAR)、叶重比(LWR)和比叶面积(SLA)的影响

处理 20 d 后, 4 个供硼处理植株的 LAR 与无硼

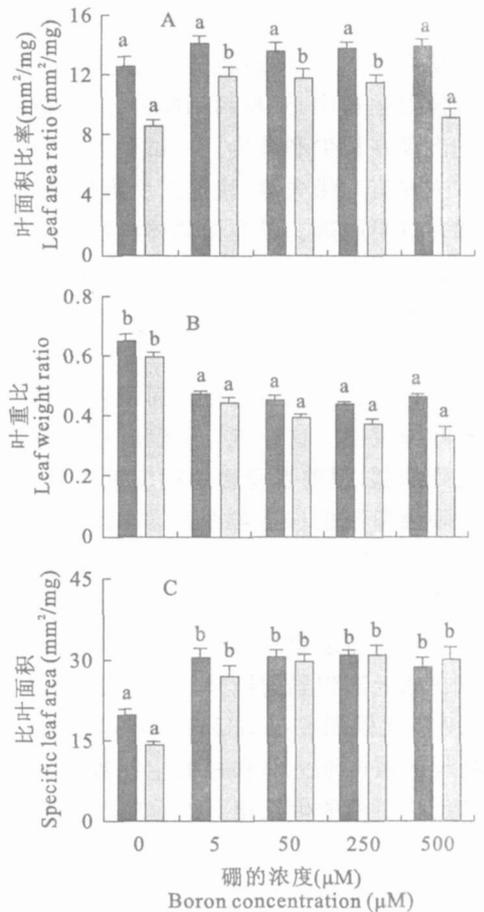


图 3 硼对叶面积比率(LAR)、叶重比(LWR)和比叶面积(SLA)的影响

Fig. 2 Effects of boron on leaf ratio(A), leaf weigh ratio(B) and specific leaf area(C)

缺硼对 SLA 也有显著的影响(图 3C)。在两次取样中, SLA 的变化趋势相似, 处理间的差异不显著。与供硼 $50 \mu\text{mol}$ 处理相比, 无硼处理植株的 SLA 在处理 20 d 后取样时减少 30%, 在处理 35 d 后取样时减少 50%。

3 小结与讨论

硼是植物正常生长的必需微量元素之一。无硼处理植株的生长点很快死亡进一步说明硼是植

物生长的必需元素。本试验运用较宽范围的供硼浓度,展示了植物的缺硼和硼中毒症状。生长在缺硼环境下的植株侧根变色,根尖膨大,这和早期的报道一致^[3]。Mansbridge 形象地把缺硼植株的根描述为“鲑骨型结构”^[13]。植物还表现了其它缺硼症状,包括叶片发育抑制,脉间失绿、节间变短,株高降低、和顶端优势的丧失,生长侧芽等。植株顶端生长依赖于细胞分裂和细胞伸长,缺硼抑制分生组织细胞分裂和细胞伸长^[14],因此无硼处理植株的缺硼症状首先出现在根尖和茎尖,再者,硼在大多数植物韧皮部中移动性差^[3,5],缺硼胁迫下硼不能从成熟部分激活运输到生长中心,再利用能力差,也造成缺硼症状首先出现在根尖和茎尖。本试验展示的植物硼中毒症状主要有叶缘失绿、快速扩展到侧脉间,叶子呈枯萎状并过早脱落。硼在植物体内的运输主要通过木质部进行^[3,15],植物体内硼累积位点并不一定是其需硼量大的位点,主要与蒸腾作用产生的水流大小密切相关^[16],硼 250 μmol 和 500 μmol 处理中植株的硼中毒症状首先出现在叶面积较大的中下部叶尖端和叶缘说明了这一点。缺硼时根和地上部的生长都受到抑制,但前者受影响程度重于后者。

缺硼会抑制植株生物量的累积(图 1A)。缺硼处理的植株生物量积累减少,但伴随着冠根比增加(图 1A、图 1C)。本试验观察到的冠根比变化趋势与前人观察到的现象相似^[2],这可能是碳水化合物过多地在地上部积累的结果。处理 20 d 后,无硼处理的 LWR 比供硼 5 μmol 和 50 μmol 的大(图 3A)。无硼处理的植株地上部和根的生物量都减少,LWR 的提高反映了根的生长相对地上部的生长受到抑制较早。

缺硼和硼中毒对叶片的发育也有显著的影响。无硼处理植株仅有 1 片三出复叶,这表明了硼为叶片发育的早期阶段所必需,表明缺硼影响了细胞分裂^[2],这与硼是根生长过程中细胞分裂所必需的观点一致^[6]。无硼处理植株的叶面积较小。供硼 5 μmol 和 50 μmol 处理植株不仅叶片数和叶面积较多而且其它叶片特征,如单叶片面积平均值,也与缺硼处理植株不同。

SLA 对缺硼的反应是负向的(图 3C),LWR 对缺硼的反应是正向的(图 3B)。缺硼植株的 SLA 下降反映了叶片密度或厚度提高,或两者兼之,与 Witkowski 和 Lamout 指出的一样^[17],SLA 是衡量

叶片密度和厚度的指标。缺硼和硼中毒引会引起植物叶片物理特征改变,如变脆、解剖结构改变等^[18,19]。

参考文献:

- [1] Warrington K. The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants[J]. *Ann Bot.* 1923, 37:229—262.
- [2] Dell B, Huang L. Physiological response of plants to low boron [J]. *Plant and Soil.* 1997, 193:103—120.
- [3] Marschner H. *Mineral Nutrition of Higher Plants* [M]. 2nd Ed. Academic Press, San Diego, USA, 1995. 279—296.
- [4] Hu H, Brown P H. Localisation of boron in cell walls of squash and tobacco and its association with pectin. Evidence for a structural role of boron in the cell wall[J]. *Plant Physiol.* 1994, 105: 681—689.
- [5] Oertli J J, Richardson W F. The mechanism of boron immobility in plants[J]. *Plant Physiol.* 1970, 23:108—116.
- [6] Jarvis B C, Ali A H N. Irradiance and adventitious root formation in stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb [J]. *New Phytol.* 1984, 97:31—36.
- [7] Cakmak I, Römheld V. Boron deficiency induced impairments of cellular functions in plants[J]. *Plant and Soil.* 1997, 193:71—83.
- [8] Dale G B, Krystyna M L. Boron in plant structure and function [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology.* 1998, 49:481—500.
- [9] H L B, Pant J, Dell B, et al. Effects of boron deficiency on another development and floret fertility in wheat (*Triticum aestivum* L. *wilgoyne*) [J]. *Annals of Botany.* 2000, 85:493—500.
- [10] Luis B, Krystyna L, Idefonso B, et al. Why boron? [J]. *Plant Physiology and Biochemistry.* 2004, 42:907—912.
- [11] 徐 强, 焦晓燕, 王云中, 等. 硼对绿豆植株生长发育及矿质营养状况的影响[J]. *华北农学报*, 2004, 19(1):89—92.
- [12] Hunt R. *Basic growth analysis* [M]. London, UK: Unwin Hyman, 1990. 26—61.
- [13] Mansbridge L S. Some effects of boron on plant growth and metabolism[J]. *Developmental Biology.* 1992, 215:407—419.
- [14] 杨玉华, 吴礼树, 王运华, 等. 硼营养与植物细胞壁关系的研究进展[J]. *武汉植物学研究*, 1999, 17(2):173—177.
- [15] Raven J A. Short and long-distance transport of boric acid in plant[J]. *New Phytol.* 1980, 84:231—249.
- [16] Oertli J J. Non-homogeneity of boron distribution in plants and consequence for foliar diagnosis[J]. *Comm Soil Sci Plant Anal.* 1994, 25:1133—1147.
- [17] Witkowski E T, Lamout B B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness[J]. *Oecologia.* 1991, 88:486—493.
- [18] 魏文学, 王运华. 硼对芝麻解剖结构的影响[J]. *华中农业大学学报*, 1992, 11(2):161—165.
- [19] 魏文学, 王运华, 孙香枝. 缺硼对向日葵叶组织及花粉结构的影响[J]. *华中农业大学学报*, 1993, 12(1):464—467.

- [19] Rumberger, A. Marschner, P. Phenylethylisothiocyanate liberated by living canola roots affects the microbial community composition in the rhizosphere [J]. *Soil Biol Biochem*, 2003, 35: 445—452.
- [20] Maschner P, Crowley D E, Yang C H. Development of specific rhizosphere bacterial communities in relation to plant species, nutrition and soil type [J]. *Plant Soil*, 2004, 261: 199—208.
- [21] Liljeroth, E, Bååth, E, Mathiasson, I, et al. Root exudation and rhizoplane bacterial abundance of barley (*Hordeum vulgare* L.) in relation to nitrogen fertilization and root growth [J]. *Plant Soil*, 1990, 127: 81—89.

Effects of drought stress on Rhizospheric available N, Enzyme activities and bacteria related to N transformation in maize

HAN Xi-ying^{1,2}, SONG Feng-bin^{1*}

(1. *Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, Chinese Academy of Science, Changchun, Jilin 130012, China*; 2. *Graduate School of the Chinese Academy of Science, Beijing 100039, China*)

Abstract: Rhizospheric soil available N, enzyme activities and bacteria related to N transformation under drought stress in two genotypes of maize were investigated with a pot experiment. The results showed that except Baidan⁹ at seedling, rhizospheric NH_4^+ -N of maize was increased under drought stress, and the increment of Baidan³¹ was higher than Baidan⁹. The changes of rhizospheric NO_3^- -N were not evident under drought stress. Rhizospheric protease activity was enhanced at seedling, but decreased at jointing and tasseling-anthesis under drought stress. Changes of rhizospheric urease activity under drought stress were different along with different genotypes and phases. Drought stress weakened the rhizosphere effect of ammonifying bacteria. Under drought stress, rhizospheric ammonifying bacterium amount of Baidan³¹ was very significantly different at seedling and jointing, and significantly different at tasseling-anthesis from that of control. Rhizospheric nitrifying bacteria tended to increase under drought stress. Drought stress changed the correlation of NH_4^+ -N and NO_3^- -N with protease, urease activity, ammonifying bacteria and nitrifying bacteria.

Keywords: drought stress; rhizosphere; N; Enzyme activity; bacteria

(上接第 70 页)

Effects of different boron concentration on the morphology and growth of mung bean

LU Tao¹, XU Qiang^{1,2*}, YANG Li-wei¹

(1. *Landscape greening bureau of Puyang city, Puyang, He'nan 457000, China*;
2. *Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China*)

Abstract: Under conditions of growth chamber, hydroponic culture was employed to investigate the effects of different boron concentration on the morphology and growth of mung bean (*Phaseolus aureus* Roxb.). The results showed that limited supply of boron reduced mung bean biomass production, which was accompanied with an increased shoot to root ratio. Leaf expansion also was inhibited together with specific leaf area (SLA) by boron deficiency. The boron deficiency plant appears inter-venial chlorosis, thickening, crisping leaves and increased leaf weight ratio (LWR). Compared with optimum boron supply concentration, too high boron supply levels badly influenced plant growth, however did not induce significant changes in shoot to root ratio, which suggest that supra-optimum boron supply has similar influence on above-ground and below-ground growth. Boron toxicity led to early abscission of the older leaves, reducing total photosynthesis leaf area, but did not influence SLA or LWR.

Keywords: boron; mung bean (*Phaseolus aureus* Roxb.); plant morphology; growth