

铁锌互作对苹果锌、铁吸收分配的影响

王衍安^{1,2}, 董佃朋¹, 李坤¹, 李新会¹, 刘娣², 李德全¹, 束怀瑞²

(¹ 山东农业大学生命科学学院/作物生物学国家重点实验室, 泰安 271018; ² 山东农业大学园艺科学与工程学院, 泰安 271018)

摘要:【目的】分析锌在苹果营养器官之间的分配特性以及锌铁交互关系, 解释锌铁吸收和分配机制, 指导合理施用锌铁肥料。【方法】测定了盛果期‘红富’士苹果缺锌小叶病树和正常树夏季不同器官的锌铁浓度; 以‘平邑甜茶’ (*Malus hupehensis* Rehd) 为试材, 采用正交设计方案、通过溶液培养法培养幼苗, 分析不同锌铁供应水平下营养器官的锌铁分配特性及其锌铁交互作用关系。【结果】夏季, 缺锌小叶病树各器官锌浓度低于正常树, 铁浓度高于正常树。水培试验中, 锌铁供应水平提高, ‘平邑甜茶’ 幼苗各器官锌铁累积均显著升高, 其变化幅度依次是根>茎>叶; 锌铁交互对根、茎、叶锌、铁浓度影响的显著性逐渐降低, 缺锌时各器官转运系数均高于 1.00; 在中、低锌水平下, 根部锌、铁呈正相关, 与大田结果一致, 高锌处理则呈负相关; 叶锌、铁均呈负相关。高铁水平下, 根中锌铁正相关达极显著水平。【结论】在苹果树中, 根系是锌的调节库, 并在一定程度上调节树体的锌铁平衡; 锌促进了铁在根系的累积, 高铁对缓解锌的毒害起到一定的平衡作用; 锌与铁在叶中相互抑制。

关键词: 苹果; 平邑甜茶 (*Malus hupehensis* Rehd); 锌; 铁; 分配

Effects of Regulation of Zinc and Iron Uptake and Distribution in Apple Trees Under Zinc and Iron Interaction

WANG Yan-an^{1,2}, DONG Dian-peng¹, LI Kun¹, LI Xin-hui¹, LIU Di², LI De-quan¹, SHU Huai-rui²

(¹ National Key Laboratory for Crop Biology/College of Life Science, Shandong Agricultural University, Taian 271018;

² College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Taian 271018)

Abstract:【Objective】In order to explain the uptake and distribution mechanism of zinc and iron in apple trees for directing zinc and iron fertilizer use properly, the distribution characteristic and interaction relation of zinc and iron in nutrition organs of apple trees was studied. 【Method】Zinc and iron concentrations of organs from the diseased trees (lack zinc) and the normal trees in fruition stage were determined. Distribution characteristic of zinc and iron in organs of apple stock—*Malus hupehensis* Rehd under zinc and iron interaction was analyzed, with solution culture and orthogonal design. 【Result】Zinc concentration in nutrition organs of the diseased trees was lower than the normal trees, while iron concentration was higher than the normal trees. At solution culture research, the zinc and iron concentrations in the organs significantly increased upon increase at zinc and iron supply; The size order of range for zinc and iron change was roots>stems>leaves. The effects of zinc and iron concentrations in roots, stems and leaves reduced little by little in zinc and iron interaction. Organs transfer coefficients are all higher than 1.00 at zinc deficiency supply. At moderation or deficiency zinc, zinc and iron concentrations were positive correlation in roots, the consistent result was determined in field; at excess zinc, zinc and iron concentrations was negative correlation in roots. In leaves, zinc and iron concentrations were all negative correlation. At excess zinc, zinc and iron concentrations were significantly positive correlation in roots. 【Conclusion】For apple tree, the roots were zinc regulation storeroom, and regulated zinc and iron homeostasis at a certain extent; zinc advance iron accumulation in roots. Excess iron may play a role to postpone zinc toxicity. In leaves, zinc and iron interactively restrained.

Key words: Apple; *Malus hupehensis* Rehd; Zinc; Iron; Distribution

收稿日期: 2006-10-24; 接受日期: 2007-03-07

基金项目: 国家重点基础发展规划资助项目 (G1999011700); 作物生物学国家重点实验室资助项目 (200505)

作者简介: 王衍安 (1968-), 男, 山东肥城人, 副教授, 博士研究生, 研究方向为果树营养生理。Tel: 0538-8249144; E-mail: wyasdau@126.com.
通讯作者李德全 (1955-), 男, 山东龙口人, 教授, 博士生导师, 研究方向为果树逆境生理。Tel: 0538-8249137; E-mail: dqli@sdau.edu.cn

0 引言

【研究意义】苹果是世界四大果品之一，是中国第一大果树栽培树种，其产量、出口数量和金额均居国内水果之首^[1,2]。锌是植物生长发育必需的营养元素^[3]，也是人和动物生长发育所必需的营养元素^[4]，锌铁缺乏是世界各国目前最主要的微量营养元素失调症^[5]。锌、铁缺乏是石灰质土壤普遍存在的微量元素缺乏症^[6-8]，苹果缺锌小叶病和缺铁黄叶病是当前苹果产区普遍存在的两种生理病害，在某些地区已成为苹果产量和品质提高的重要限制因子之一^[9-10]，研究苹果锌铁平衡规律对改善果树生长状况、提高苹果产量和品质具有重要意义。【前人研究进展】Graham and Rengel 认为，锌肥不能完全改善锌的缺乏状况，这是由于多种因素如底土层的限制、干燥的表土层或疾病交互影响^[11]。Jackson 等在缺锌的甜玉米上发现了较高浓度的铁，Warnock 也有类似的报道^[12]。Giordano 等研究证明，高浓度的铁会抑制锌吸收和运转^[12]。近年来的研究表明，植物一方面可通过调控植物生理状态调节金属离子平衡^[13]。另一方面，植物细胞吸收锌铁等矿质元素时，铁与锌的转运载体（PS）竞争相同的转运位点^[14]，植物可通过调控载体蛋白基因的表达调节金属离子平衡^[14]，如 Judith 等报道，拟南芥的锌铁平衡涉及 ZIP 基因家族、FRO 基因家族和 MTP 基因家族等，这些基因在不同锌浓度下表达的情况不同^[14]。【本研究切入点】土壤及植物体内锌铁浓度的不平衡可能是限制锌铁吸收和转运的因素之一。调查发现，目前果农对缺锌小叶病补锌普遍重视，但是在用量上缺乏依据，由于局部过量投入而造成苹果锌中毒和/或锌、铁营养失调现象在各苹果产区均有发生。关于正常苹果树锌铁等营养元素运转分配规律已有较多研究^[12]，但是在锌营养失调状态下，尤其是在苹果局部锌过量供应条件下锌分配特点有何变化、锌铁间的互作关系及其生物学机制等尚未见报道。【拟解决的关键问题】本研究分析了大田盛果期‘红富士’苹果营养器官间的锌、铁分配特性，并以苹果砧木——‘平邑甜茶’为试材，进一步验证锌铁互作与锌、铁分配特点的关系，为指导苹果平衡施肥提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

1.1.1 大田试验 试验在泰安肥城市潮泉镇进行。以盛果期‘红富士’苹果为试材，选取树龄一致、管理

水平相当、气候条件相同但是小叶病发生程度不同的两片典型果园进行试验。采用五点法取样，分别于生理落果期(2006年5月28日)和秋梢开始生长期(2006年7月18日)，每片果园选取5株树，每株在不同方向剪2~3根枝条，取春梢中段枝、叶分析，其中病树植株取两类样品，一类为表现小叶病的病枝和病叶，另一类为外在形态正常的潜在发病枝和叶。根样为所选样品树取样枝下方0~40 cm 土层的毛细根，土样取自根样所在土层。

将新鲜的根、茎、叶用自来水冲洗，枝、叶加少许洗洁精除去黏附灰尘，然后用自来水冲洗干净，根用 20 mmol·L⁻¹ 的 EDTA-Na 浸泡 15 min，然后用无离子水冲洗 3 次，吸水纸拭干表面水迹。在 105℃ 下杀青 20 min，在 80℃ 下烘至恒重，用玛瑙研钵研碎，混匀待测。

1.1.2 水培试验 水培试验于 2006 年在山东农业大学人工气候室进行。以山东省最常用的苹果砧木——平邑甜茶 (*Malus hupehensis* Rehd) 为试材，将种子放入 4℃ 冰箱中层积处理 40 d，用泡沫固定滤纸条，将种子播于其中，用蒸馏水培养。待苗子长至三叶期分别用 1/4、1/2 浓度无锌、铁营养液各过渡处理 3 d。

采用韩振海^[15]的方法配制缺锌、铁基本营养液，参照正常营养液中的锌、铁浓度。试验设锌、铁两个因素，低（锌 0.5 μmol·L⁻¹，铁 5 μmol·L⁻¹）、中（锌 5 μmol·L⁻¹，铁 25 μmol·L⁻¹）、高（锌 25 μmol·L⁻¹，铁 125 μmol·L⁻¹）3 个水平正交设计（表 1，其中锌、铁元素均用等浓度 Na-EDTA 螯合）。幼苗均在透明塑料杯中培养，每杯 3 株，9 个重复。培养杯用白色泡沫板固定，外加黑色纸杯遮光，光照强度 400~500

表 1 锌铁处理试验设计

Table 1 The experimental design of different zinc and iron concentration treatments

处理 Treatment	Zn 浓度 (μmol·L ⁻¹) Zn concentration	Fe 浓度 (μmol·L ⁻¹) Fe concentration
1	0.5	5
2	0.5	25
3	0.5	125
4	5	5
5	5	25
6	5	125
7	25	5
8	25	25
9	25	125

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光、暗温度 $28^{\circ}\text{C}/22^{\circ}\text{C}$ (16/8 h)、相对空气湿度 90%/80%。每 3~5 d 换 1 次营养液, 调 pH 为 6.50。培养 7 周后, 将幼苗分为根、茎、叶 3 部分, 称其鲜重, 用蒸馏水清洗, 于 105°C 杀青 15 min, 80°C 烘至恒重, 称重。用玛瑙研钵研磨, 待测。

1.3 指标测定

1.3.1 植物试材元素测定 植物样品总锌、铁含量提取采用 $\text{HNO}_4\text{-HClO}_4$ 消化法, 用原子吸收分光光度计

(英国 PYE 公司生产的 SP9-400 型) 测定锌、铁浓度^[16]。

1.3.2 土壤指标测定 有机质含量采用硫酸重铬酸钾稀释热法测定, 速效氮采用碱解扩散法测定, 速效磷用钼锑抗法测定, 交换态钾用火焰光度计法测定; 有效铁、铜、锰、锌元素采用 DTPA 法浸提, 原子吸收分光光度计测定; 土壤 pH 测定水: 土=1:1 浸提、电位法测定^[17] (表 2)。

表 2 供试土壤基础营养状况

Table 2 Basic properties of the experimental soil

土壤情况 State of soil	pH (H_2O) (1:1)	有机质 O.M (%)	碱解氮 NaOH-N ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	速效磷 Olsen-P ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	交换态钾 NH ₄ OAC-K ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	交换态钙 NH ₄ OAC-Ca ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	交换态镁 NH ₄ OAC-Mg ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	有效锌 DTPA-Zn ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	有效铜 DTPA-Cu ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	有效铁 DTPA-Fe ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	有效锰 DTPA-Mn ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)
正常树土壤 Normal tree soil	4.86	1.09	58.2	62.5	0.20	1.71	0.19	1.31	11.5	19.6	13.3
病树土壤 Disease tree soil	6.52	1.39	58.8	75.3	0.33	2.17	0.27	2.49	6.2	15.1	12.3

1.4 统计方法

试验数据的处理、相关性分析、显著性检验和交互效应分析采用 Excel 和 SAS 统计软件完成。

2 结果与分析

2.1 大田苹果不同器官器官锌、铁分配

由表 3 可知, 正常树根锌铁浓度均高于病树根, 其中秋梢开始生长期病树根锌浓度是正常树根的 46%, 铁浓度是正树根的 35%。正常树枝锌、铁浓度几乎相等, 生理落果期病枝锌浓度是潜病枝的 2

倍, 秋梢开始生长期病树枝条均为正常枝的 1/3, 病枝铁浓度显著高于潜病枝和正常枝, 秋梢开始生长期病树枝铁浓度均显著下降。生理落果期病树叶锌浓度明显低于正常树叶, 至秋梢开始生长期病树正常叶锌浓度升高到正常树叶水平, 病叶则变化不显著; 病叶铁浓度显著高于正常叶和潜病叶, 生理落果期病叶铁浓度约为正常叶和潜病叶的 4 倍, 至秋梢开始生长期铁浓度显著下降。上述说明病树枝、叶锌浓度低于正常树, 铁浓度高于正常树, 病树根锌、铁浓度均低于正常树。

表 3 大田苹果不同器官锌、铁分配

Table 3 The concentrations of zinc and iron for tree organs of apple tree in field at the stage of physiological dropping of fruits and the stage of starting growing of fall-branches

器官病征 Organ characteristic	生理落果期 Stage of physiological dropping of fruits			秋梢开始生长期 Stage of starting growing of fall-branches		
	总锌 Total Zn($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	总铁 Total Fe($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	Fe/Zn	总锌 Total Zn($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	总铁 Total Fe($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	Fe/Zn
	根 正常树 Normal tree	45.1±0.6	651.5±55.4	14.4±1.4	52.3±1.0	378.2±9.2
Root 病树 Disease tree	39.7±1.1	560.3±20.3	14.1±0.9	23.9±1.1	134.2±6.6	5.6±0.2
枝 正常树 Normal tree	24.2±7.2	22.6±3.8	0.8±0.1	23.0±1.7	26.8±3.3	1.2±0.1
Branch 潜病枝 Normal branch of disease tree	14.7±1.2	28.8±4.5	2.0±0.5	8.8±0.1	13.3±4.6	1.5±0.5
病树 Disease tree	26.2±0.2	112.7±0.9	4.3±0.1	8.2±1.3	69.0±6.2	8.5±0.5
叶 正常树 Normal tree	23.6±1.8	98.9±5.6	4.2±0.3	18.8±1.0	57.0±2.5	3.0±0.0
Leaf 潜病枝 Normal leaf of disease tree	12.6±0.4	115.5±3.0	9.1±0.2	21.0±0.4	68.8±1.2	3.3±0.1
病树 Disease tree	13.5±1.2	404.6±22.1	30.0±1.0	12.6±0.1	105.0±2.4	8.4±0.1

2.2 锌铁互作对‘平邑甜茶’锌分配影响

从表 4 可知, 锌对‘平邑甜茶’各器官锌浓度及器官间的转运系数影响的差异均达到超显著水平。根、茎、叶各器官锌浓度均与营养液锌浓度呈极显著正相关(相关系数分别为 0.949、0.960、0.948), 其中以高锌低铁处理各器官的锌浓度最高。随着营养液锌浓

度提高, 地上部/根的锌转运系数显著减小, 其中低锌处理锌的转运系数均大于 1.00。高锌处理比中锌处理中根的锌浓度增加了 4~7 倍, 茎锌浓度增加 3 倍, 叶锌浓度增加 2 倍。表明高锌胁迫下, 根是富集锌的主要器官。

营养液铁浓度对根、茎中锌浓度影响差异极显著,

表 4 锌、铁处理与平邑甜茶器官间锌分配的关系

Table 4 Concentration and translocation coefficients of zinc in *Malus hupehensis* Rehd treated with zinc and iron

处理 Treatment ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)		锌浓度 Zn concentration ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ DW)			锌转运系数 Zn translocation coefficient		
Zn	Fe	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	叶/根 Leaf/Root	叶/茎 Leaf/Stem	茎/根 Stem/Root
0.5	5	5.1±2.2	8.2±1.7	9.8±1.1	2.10±0.60	1.22±0.13	1.70±0.33
0.5	25	5.0±1.3	4.9±0.6	9.1±2.5	1.93±0.82	1.87±0.39	1.00±0.22
0.5	125	7.5±2.8	4.2±0.7	8.4±0.6	1.32±0.73	2.05±0.34	0.67±0.43
5	5	37.6±2.8	25.2±2.4	23.0±1.8	0.62±0.10	0.92±0.15	0.67±0.03
5	25	43.1±2.1	23.3±6.3	20.3±2.1	0.47±0.03	0.90±0.18	0.54±0.13
5	125	40.1±3.1	15.7±1.0	17.9±1.0	0.45±0.02	1.14±0.02	0.39±0.01
25	5	277.5±36.3	76.±13.3	42.3±7.0	0.15±0.02	0.55±0.06	0.28±0.05
25	25	206.2±19.0	67.6±4.1	40.1±13.3	0.19±0.05	0.59±0.19	0.33±0.04
25	125	151.4±14.6	50.0±9.5	31.8±1.1	0.21±0.03	0.65±0.11	0.33±0.07
ANOVA test							
Zn ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)							
0.5		5.80 c	5.70c	9.10c	1.78a	1.71a	1.12a
5		40.3 b	21.4b	20.4b	0.51b	0.99b	0.53b
25		211.7a	64.7a	38.1a	0.19b	0.60c	0.31b
Fe ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)							
5		106.7a	36.6a	25.0a	0.96a	0.90b	0.88a
25		84.8 b	31.9a	23.2a	0.86a	1.12a	0.62a
125		66.3 c	23.3b	19.4a	0.66a	1.28a	0.46b
F test							
Zn		***	***	***	***	***	***
Fe		***	***	NS	NS	**	**
Zn×Fe		***	*	NS	NS	*	**

NS, $P \geq 0.05$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

采用 Duncan 法比较, 每列数据标有不同英文字母表示 5% 的水平上差异显著。下同

Different letters mean the significantly difference at 5% level by Duncan's multiple-range test. The same as below

而对叶锌浓度和叶/根锌的转运影响不显著。高锌低铁处理根中锌浓度最高, 约为高锌高铁处理的 2 倍, 表明在高锌胁迫下, 低铁促使锌在根中积累; 而茎、叶锌浓度并无相应比例增加, 高铁抑制了锌的吸收和转运。在不同锌供应水平下, 低铁处理均使茎中锌浓度升高, 高铁处理则与之相反。

交互检验结果显示, 锌铁互作对根、茎、叶锌浓度影响的显著性依次降低, 其中对根的影响达极显著水平, 而对叶的影响则不显著, 表明锌铁互作主要是影响了锌在根部的转运和积累, 随着生长位点的提高, 该影响逐渐减弱, 对叶片锌浓度变化影响不显著。

2.3 锌铁互作对‘平邑甜茶’铁分配的影响

营养液铁浓度对平邑甜茶各器官铁浓度和转运系数影响均达到极显著水平。营养液铁浓度与根、茎、叶铁浓度呈显著正相关(相关系数依次为 0.872、0.926、0.872), 同一浓度胁迫处理不同器官之间铁浓

度也有较大差异, 呈根>叶>茎的变化趋势。低铁处理显著提高铁的转运效率, 高铁处理使铁在根部大量积累, 从而使茎/根、叶/根转运系数极低。

营养液锌浓度对根、叶铁浓度的影响均极显著,

表 5 锌、铁处理与‘平邑甜茶’铁的分配的关系

Table 5 Concentrations and translocation coefficients of iron in *Malus Hupehensis* Rehd treated with zinc and iron

处理 Treatment ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)		铁浓度 Fe concentration ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ DW)			铁转运系数 Fe translocation coefficient		
锌 Zn	铁 Fe	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	叶/根 Leaf/Root	叶/茎 Leaf/Stem	茎/根 Stem/Root
0.5	5	85.0±12.5	26.7±9.0	80.0±2.9	0.96±0.16	3.18±0.86	0.33±0.16
0.5	25	260.5±48.5	31.4±6.4	89.7±0.6	0.35±0.07	2.95±0.67	0.13±0.05
0.5	125	708.0±182.6	57.6±19.0	130.9±9.0	0.19±0.06	2.45±0.78	0.09±0.06
5	5	91.3±16.5	15.3±4.3	69.5±3.5	0.77±0.13	4.78±1.34	0.17±0.02
5	25	301.0±23.0	31.5±3.8	96.8±10.6	0.32±0.05	3.07±0.07	0.11±0.02
5	125	1261.6±119.5	57.1±17.5	109.5±9.4	0.09±0.01	2.04±0.57	0.05±0.02
25	5	98.8±13.9	15.2±8.4	58.8±5.6	0.60±0.08	5.04±3.38	0.15±0.07
25	25	351.3±126.7	27.5±6.8	89.4±6.8	0.27±0.07	3.43±1.05	0.08±0.03
25	125	1971.7±151.0	84.5±12.7	109.7±7.8	0.06±0.01	1.33±0.31	0.04±0.01
ANOVA test							
Zn ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)							
0.5		351.1c	38.6a	100.2a	0.50a	2.86a	0.18a
5		551.3b	34.6a	91.9a	0.40b	3.30a	0.11a
25		807.3a	42.4a	85.9b	0.31c	3.27a	0.09b
Fe ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)							
5		91.7c	19.1c	69.4c	0.78a	4.34a	0.21a
25		304.2b	30.1b	91.9b	0.32b	3.15ab	0.10a
125		1313.7a	66.4a	116.7a	0.11c	1.94b	0.06b
F test							
Zn		***	NS	**	***	NS	*
Fe		***	***	***	***	**	***
Zn×Fe		***	***	*	NS	NS	NS

但其影响趋势相反。在高锌处理下, 根中铁浓度是低锌处理的 2~3 倍, 而在叶中高锌处理铁浓度是低锌处理的 60%。锌对铁转运系数的影响也极为显著, 溶液锌浓度提高, 可显著降低铁从地下部向地上部的转运, 对叶/茎转运系数影响不明显。根中铁浓度变化趋势表明, 高锌胁迫促进铁在根部累积, 从转运系数看, 锌对铁的转运产生抑制效应。换言之, 当供锌不足时, 加剧铁从地下部向地上部转运^[12]。营养液锌浓度与叶中铁浓度相关系数为-0.253, 这可能是苹果缺锌小叶病果园发生缺铁症相对较轻的原因之一。

交互检验结果显示, 锌铁互作对根、茎、叶铁浓

度的影响显著或极显著, 其中对叶铁浓度影响的显著性相对较低, 表明锌铁互作主要是影响了铁在茎、叶间的分配。

2.4 大田苹果各器官锌铁含量相关性分析

从表 6 可知, 生理落果期各器官锌浓度与根、枝铁浓度呈正相关, 其中枝锌浓度与根铁浓度呈极显著正相关; 各器官锌浓度与叶铁浓度呈负相关。表明锌对根、枝中铁的累积具有协同效应, 而对铁向叶中分配起抑制作用。叶中锌与根、枝锌呈显著正相关, 根与叶铁浓度呈显著负相关。

苹果秋梢开始生长期(表 7) 根中锌与铁呈极显著正相关, 叶中锌与枝中铁呈极显著负相关, 叶中铁

与锌浓度呈负相关。表明在根中锌对铁累积有极显著促进作用，枝中铁对叶中锌累积有极显著抑制效应。根中锌与枝中锌呈显著正相关，根中铁与叶中铁呈显

著负相关。

上述结果表明，锌对铁向叶中分配有抑制效应，而锌对铁向根、枝分配在不同时期表现不一致。

表 6 生理落果期‘大田’富士各器官锌铁相关性

Table 6 Correlation between concentrations of zinc and iron in the roots, branches and leaves of tree in field at the stage of physiological dropping of fruits

	R-Zn	B-Zn	L-Zn	R-Fe	B-Fe	L-Fe
R-Zn	1					
B-Zn	0.532	1				
L-Zn	0.768*	0.783*	1			
R-Fe	0.402	0.852**	0.616	1		
B-Fe	0.152	0.400	0.317	-0.118	1	
L-Fe	-0.633	-0.500	-0.517	-0.768*	0.450	1

R-Fe. 根铁浓度; B-Fe. 枝铁浓度; L-Fe. 叶铁浓度; R-Zn. 根锌浓度; B-Zn. 枝锌浓度; L-Zn. 叶锌浓度。下同

R-Fe. Iron concentration of root; B-Fe. Iron concentration of branch; L-Fe. Iron concentration of leaf; R-Zn. Zinc concentration of root; B-Zn. Zinc concentration of branch; L-Zn. Zinc concentration of leaf. The same as below

表 7 秋梢开始生长期大田富士各器官锌铁相关性

Table 7 Correlation between concentrations of zinc and iron in the roots, branches and leaves of tree in field the at the stage of starting growing of fall-branches

	R-Zn	B-Zn	L-Zn	R-Fe	B-Fe	L-Fe
R-Zn	1					
B-Zn	0.751*	1				
L-Zn	-0.084	0.067	1			
R-Fe	0.863**	0.549	0.051	1		
B-Fe	0.068	0.000	-0.933***	-0.034	1	
L-Fe	-0.700*	-0.717*	-0.417	-0.700*	0.483	1

2.5 水培条件下平邑甜茶幼苗各器官锌铁相关性分析

从表 8 可以看出，锌胁迫条件下，‘平邑甜茶’根、茎、叶各器官间铁浓度均呈显著或极显著正相关，但是锌浓度与各器官铁浓度间均存在负相关。表明锌对铁向各器官分配具有抑制效应；根锌浓度与各器官铁浓度在中、低锌条件下呈正相关，高锌胁迫时呈负相关；茎、叶锌浓度与各器官的铁浓度间均呈负相关。茎、叶锌浓度间均呈正相关，而根与茎、叶的锌浓度则随着外界锌浓度的升高由不显著负相关转为显著正相关。

在铁胁迫条件下（表 9），‘平邑甜茶’根、茎、叶各器官间锌浓度均呈极显著正相关，根铁浓度与各器官锌浓度均呈正相关，且在高铁胁迫下达到极显著水平；茎铁浓度与各器官锌浓度在中、低铁环境下呈负相关，高铁环境胁迫下呈正相关；叶铁浓

度与各器官锌浓度在低铁和高铁胁迫下负相关性均显著提高。

3 讨论

3.1 苹果器官间锌分配特点

Guillermo 认为根系是树体锌的一个调节库^[18]。器官间元素浓度的差异及其转运系数反映了该元素在植物体内的转运能力。‘平邑甜茶’幼苗水培条件下研究结果显示，随着供锌水平的提高，锌的转运系数明显下降，其中低锌处理转运系数高于 1，表明低锌条件下锌转运效率高，高锌条件下则与之相反。从大田试验可知（表 3），正常树和病树根部锌浓度均显著高于枝、叶。根系储存过量的锌，使其成为向地上部分转运锌的储备^[18]。Mitch 等报道即使在根部共质体大量积累锌，但不能完全说明增强了向地上部的运输^[19]。本研究中，低锌条件下地上部锌浓度显著高于

表 8 不同锌胁迫强度下各器官锌铁浓度相关性分析

Table 8 Correlation between concentrations of zinc and iron in the roots, stems and leaves of *Malus Hupehensis* Rehd under different zinc stress

处理 Treatment	项目 Item	相关系数 Correlation coefficient					
		R-Zn	S-Zn	L-Zn	R-Fe	S-Fe	L-Fe
低锌 Lower zinc (0.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	R-Zn	1					
	S-Zn	-0.500	1				
	L-Zn	-0.350	0.717*	1			
	R-Fe	0.467	-0.700*	-0.217	1		
	S-Fe	0.317	-0.700*	-0.417	0.617	1	
中锌 Middle zinc (5 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	L-Fe	0.600	-0.850**	-0.600	0.833**	0.850**	1
	R-Zn	1					
	S-Zn	0.400	1				
	L-Zn	-0.100	0.700*	1			
	R-Fe	0.450	-0.533	-0.800**	1		
高锌 High zinc (25 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	S-Fe	0.333	-0.500	-0.750*	0.933***	1	
	L-Fe	0.500	-0.233	-0.500	0.817**	0.900***	1
	R-Zn	1					
	S-Zn	0.850**	1				
	L-Zn	0.733 *	0.600	1			
	R-Fe	-0.867**	-0.700*	-0.533	1		
	S-Fe	-0.817**	-0.583	-0.667*	0.883**	1	
	L-Fe	-0.867**	-0.783*	-0.483	0.917***	0.867**	1

R-Fe. 根铁浓度; S-Fe. 茎铁浓度; L-Fe. 叶铁浓度; R-Zn. 根锌浓度; S-Zn. 茎锌浓度; L-Zn. 叶锌浓度。下同

R-Fe. Iron concentration of root; S-Fe. Iron concentration of stem; L-Fe. Iron concentration of leaf; R-Zn. Zinc concentration of root; S-Zn. Zinc concentration of stem; L-Zn. Zinc concentration of leaf. The same as below

表 9 不同铁胁迫强度下各器官锌铁浓度相关性分析

Table 9 Correlation between concentrations of zinc and iron in the roots, stems and leaves of *Malus Hupehensis* Rehd under different iron stress

处理 Treatment	项目 Item	相关系数 Correlation coefficient					
		R-Zn	S-Zn	L-Zn	R-Fe	S-Fe	L-Fe
低铁 Lower iron (5 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	R-Zn	1					
	S-Zn	0.983***	1				
	L-Zn	0.917***	0.933***	1			
	R-Fe	0.583	0.567	0.333	1		
	S-Fe	-0.400	-0.333	-0.433	0.117	1	
中铁 Middle iron (25 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	L-Fe	-0.883**	-0.867**	-0.900***	-0.217	0.633	1
	R-Zn	1					
	S-Zn	0.883**	1				
	L-Zn	0.933***	0.950***	1			
	R-Fe	0.250	0.267	0.283	1		
高铁 High iron (125 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	S-Fe	-0.383	-0.233	-0.317	-0.033	1	
	L-Fe	0.333	0.117	0.300	-0.017	0.117	1
	R-Zn	1					
	S-Zn	0.917***	1				
	L-Zn	0.867**	0.917***	1			
	R-Fe	0.883**	0.983***	0.950***	1		
	S-Fe	0.667*	0.483	0.533	0.433	1	
	L-Fe	-0.683*	-0.733*	-0.617	-0.700*	-0.167	1

根中锌浓度, 显然, 低锌促进了锌向地上部转运, 但低锌处理却造成植株生长受阻、代谢失调(数据待发表); 高锌胁迫下, 植物在根部形成储存锌的区域, 过量锌可能是在液泡中储存或被某些有机配体螯合^[18,20]。Bert 与 Kobae) 等认为, 拟南芥对锌的耐性与 ZAT 蛋白过表达密切相关, 受高锌诱导, 该蛋白位于液泡膜上将过量的锌泵入液泡中避免高锌毒害^[20~21]。拟南芥中过表达 PtdMTP1 载体蛋白使其具有对锌的耐性, 该蛋白也位于液泡膜上^[22]。表明当环境中锌过量时, 植物体可能主动将锌储存于液泡中以减小锌的毒害; 当环境锌不足时, 优先满足地上部分的锌需求。

3.2 高锌促进了根系对铁的吸收与累积以及铁对锌毒害的缓解作用

大田病树中, 随着根系锌浓度的降低, 铁浓度也降低, 锌和铁在根中呈正相关(表 3、6、7)。在 3 个锌水平下, ‘平邑甜茶’根系铁浓度随锌处理浓度提高而升高, 高锌处理更为显著(表 5)。这与 Judith 等报道的拟南芥和遏兰菜根中铁浓度受供锌水平影响一致, 原因是过量锌供应诱导了 *FRO1*、*2,3* 和 *IRT1,2* 基因的表达^[13]。Wu 等指出 *AtFRO2* 和 *AtFRO3* 是铁的两种还原酶, 其主要功能是维持拟南芥根系铁的吸收和平衡^[23]。Natasha 等认为 ZIP 蛋白是生物体中普遍存在的维持金属离子定向积累和动态平衡的一类载体^[24]。Grégory 等报道, 拟南芥中 *IRT1* 和 *IRT2* 蛋白是吸收锌、铁的载体, 二者均在缺铁条件下被诱导, 其中 *IRT1* 蛋白是高亲和力载体^[25, 26], ‘平邑甜茶’在低铁处理下仍能维持一定的铁浓度的机制可能与之相同。Zhao 等指出 ZIP 家族 *ZRT2* 载体是高锌条件下酵母吸收锌的主要载体之一, 同时受到铁的抑制^[27]。高锌高铁显著降低了根中的锌浓度(表 4), 铁在高锌处理中与锌竞争低亲和力的 *ZRT2* 等转运载体, 而在中锌和低锌时, 未出现抑制作用。表明一方面高锌诱导‘平邑甜茶’产生铁转运载体, 增强根系对铁的吸收, 另一方面诱导产生锌、铁共转运载体, 其中后者可能起主要促进作用, 这种促进作用可能是与维持根系的金属离子平衡有关。低铁处理 Zn : Fe=5 : 1, 而高铁处理 Zn : Fe=1 : 5, 铁处理浓度提高了 25 倍, 根中的锌浓度降低了 1/2(表 4), 表明高锌处理中, 铁对缓解锌的毒害起到一定的平衡作用。

3.3 叶中锌铁相互抑制

叶中锌铁浓度变动幅度一般比根中小, 锌与铁的平衡受到更为严格调节。高锌低铁处理根系锌浓度是高锌高铁处理的 2 倍, 至叶中其锌浓度降为 1.3 倍(表 4); 高锌高铁处理根系铁浓度是低锌高铁处理的 2.8 倍, 至叶中其铁浓度降为 84%(表 5)。大田富士与 水培 ‘平邑甜茶’叶中的锌铁浓度均呈负相关, 表明锌与铁在叶中是相互抑制的。Judith 报道, 在缺锌条件下, 拟南芥叶中铁浓度最高, 锌过量时, 拟南芥中表观的锌铁交互作用导致铁浓度降低, 但并不使叶中铁浓度明显降低, 表明由于不同供锌水平导致相关基因表达的改变避免了叶中的铁缺乏^[14]。Natasha 报道, 在拟南芥中克隆的锌的第一类转运载体的基因 *zip1*, *zip2*, *zip3* 和 *zip4*, 这些基因均在根中表达, *zip4* 也在缺锌植株地上部分表达, *zip4* 载体可能在细胞内部或在组织间运输锌^[24]。Tama 等报道, *zip* 基因并不具有锌转运特异性, 而是普遍的阳离子转运载体^[28]。本试验结果表明, 平邑甜茶根中锌对铁的累积具有促进作用, 铁对锌的累积起抑制作用; 叶中锌铁相互拮抗, 这可能与 ZIP 基因在地上部分表达的种类少有关。

在本研究中大田 ‘富士’病叶锌浓度显著低于正常叶, 而病叶铁浓度比正常叶高近 3 倍, 与正常叶相比锌铁严重失衡。这一现象可能与病叶的新陈代谢失调和膜系统受到严重破坏有关(数据待发表), 细胞失去了对锌铁平衡的主动调控, 但其机理尚不明确。

4 结论

环境锌过量时, 根系起“锌库”的作用; 当环境供锌不能满足其需求时, 根系优先满足地上部需要。根系调节苹果树体的锌铁平衡, 锌促进了铁在根系的累积, 高铁对缓解锌的毒害起到一定的平衡作用。锌与铁在叶相互抑制。

References

- [1] 束怀瑞. 我国果树业生产现状和待研究的问题. 中国工程科学, 2003, 5(2): 45-48.
Shu H R. Development status of fruit industry in China and several problems to be studied. *Engineering Science*, 2003, 5(2): 45-48. (in Chinese)
- [2] 翟 衡, 赵政阳, 王志强, 束怀瑞. 世界苹果产业发展趋势分析. 果树学报 2005, 22(1): 44-50.
Zhai H, Zhao Z Y, Wang Z Q, Shu H R. Analysis of the development trend of the world apple industry. *Journal of Fruit Science*, 2005,

- 22(1): 44-50. (in Chinese)
- [3] Sommer A L, Lipman C B. Evidence of indispensable nature of zinc and boron for higher green plants. *Plant Physiology*, 1926, 1: 231-249.
- [4] Prasad A S. Discovery of human zinc deficiency and studies in an experimental human model. *American Journal of Clinical Nutrition*, 1991, 53: 403-412.
- [5] Welch R M, Graham R D. Breeding for micronutrients in staple food crops from a human nutrition perspective. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55: 353-364.
- [6] Sillanpää M. Micronutrients and the nutrient status of soils: A global study. *FAO Soils Bulletin*, 1982: 48.
- [7] Vose P B. Iron nutrition in plants: a world overview. *Journal of Plant Nutrition*, 1982, 5: 233-249.
- [8] White J G, Zasoski R H. Mapping soil micronutrients. *Field Crops Research*, 1999, 60: 11-26.
- [9] 姜远茂, 顾曼如, 束怀瑞. 山东省苹果园土壤养分成分分析. *果树科学*, 1997, 14(增刊): 35-37.
- Jiang Y M, Gu M R, Shu H R. Nutrient composition in apple orchard soil in Shandong Province. *Journal of Fruit Science*, 1997, 14(Suppl.): 35-37. (in Chinese)
- [10] 王衍安, 范伟国, 张方爱, 李玲, 李德全. 施肥方式对缺锌小叶病苹果树锌营养的影响. *中国农业科学*, 2002, 35: 1249-1253.
- Wang Y A, Fan W G, Zhang F A, Li L, Li D Q. Effect of different fertilizing methods on zinc nutrition in Zn-deficiency apple trees. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35: 1249-1253. (in Chinese)
- [11] Graham R D, Rengel Z. Genotypic variation in Zn uptake and utilization by plants. In: Robson A D (ed). *Zinc in Soils and Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1993: 107-114.
- [12] 李辉桃, 周建斌, 王健, 马文哲, 党涛, 雷正贤. 红富士苹果树小叶病与营养条件的关系. *水土保持研究*, 1996, 3(2): 158-162.
- Li H T, Zhou J B, Wang J, Ma W Z, Dang T, Lei Z X. Relationships between little leaf and nutrient condition of *Fuji* apple trees. *Research of Soil and Water Conservation*, 1996, 3(2): 158-162. (in Chinese)
- [13] van de Mortel J E, Villanueva L A, Schat H, Kwekkeboom J, Coughlan S, Moerland P D, van Themaat E V L, Koornneef M, Aarts M G M. Large expression differences in genes for iron and zinc homeostasis, stress response, and lignin biosynthesis distinguish roots of *Arabidopsis thaliana* and the related metal hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Plant Physiology*, 2006, 142: 1127-1147.
- [14] von Wirén N, Marschner H, Römheld V. Roots of iron-efficient maize also absorb phytosiderophore-chelated zinc. *Plant Physiology*, 1996, 111: 1119-1125.
- [15] Han Z H, Wang Q, Shen T. Comparison of some physiological and biochemical characteristics between iron-efficient and inefficient species in genus *Malus*. *Journal of Plant Nutrition*, 1994, 17(7): 1257-1264.
- [16] 全月澳, 周厚基. 果树营养诊断法. 北京: 农业出版社, 1981: 81-86.
- Tong Y A, Zhou H J. *Diagnostics of Fruit Nutrition*. Beijing: Agricultural Press, 1984: 81-86. (in Chinese)
- [17] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社 1999: 24-214.
- Lu R K. *Analytical Methods of Soil Agrochemistry*. Beijing: Chinese Agriculture Science and Technology Press, 1999: 24-214. (in Chinese)
- [18] Santa-María G E, Cogliatti D H. The regulation of zinc uptake in wheat plants. *Plant Science*, 1998, 137: 1-12.
- [19] Lasat M M, Baker A J M, Kochian L V. Physiological characterization of root Zn^{2+} absorption and translocation to shoots in Zn hyperaccumulator and nonaccumulator species of *Thlaspi*. *Plant Physiology*, 1996, 112: 1715-1722.
- [20] Kobae Y, Uemura T, Sato M H, Ohnishi M, Mimura T, Nakagawa T, Maeshima M. Zinc transporter of *Arabidopsis thaliana* AtMTP1 is localized to vacuolar membranes and implicated in zinc homeostasis. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45: 1749-1758.
- [21] van der Zaal B J, Neuteboom L W, Pinas J E, Chardonnens A N, Schat H, Verkleij J A C, Hooykaas P J J. Overexpression of a novel *Arabidopsis* gene related to putative zinc-transporter genes from animals can lead to enhanced zinc resistance and accumulation. *Plant Physiology*, 1999, 119: 1047-1055.
- [22] Blaudez D, Kohler A, Martin F, Sanders D, Chalot M. Poplar metal tolerance protein 1 confers zinc tolerance and is an oligomeric vacuolar zinc transporter with an essential leucine zipper motif. *The Plant Cell*, 2003, 15: 2911-2928.
- [23] Wu H L, Li L H, Du J, Yuan Y X, Cheng X D, Ling H Q. Molecular and biochemical characterization of the Fe(III) chelate reductase gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 2005, 46: 1505-1514.
- [24] Grotz N, Fox T, Connolly E, Park W, Lou Guerinot M, Eide D.

- Identification of a family of zinc transporter genes from *Arabidopsis* that respond to zinc deficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95: 7220-7224.
- [25] Vert G, Grotz N, Dédaldéchamp F, Gaymard F, Lou Guerinot M, Briat J F, Curie C. IRT1, an *Arabidopsis* transporter essential for iron uptake from the soil and for plant growth. *The Plant Cell*, 2002, 14:1223-1233.
- [26] Vert G, Briat J F, Curie C. *Arabidopsis* IRT2 gene encodes a root-periphery iron transporter. *The Plant Journal*, 2001, 26 (2): 181-189.
- [27] Zhao H, Eide D. The ZRT2 Gene Encodes the low affinity zinc transporter in *Saccharomyces cerevisiae*. *The Journal of Biological Chemistry*, 1996, 271: 23203-23210.
- [28] Fox T C, Lou Guerinot M. Molecular biology of cation transport in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1998, 49: 669-696.

(责任编辑 曲来娥)