

钼胁迫对植物的影响及钼与其它元素相互作用的研究进展

刘 鹏

(浙江师范大学生命与环境科学学院, 浙江 金华 321004)

摘 要: 从钼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钼在胁迫条件下, 对植物的影响及钼在植物体中与其它元素的相互作用, 为植物钼营养的研究提供了新资料。
关键词: 钼胁迫; 钼与植物的关系; 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)03 – 0276 – 03

Effects of Stress of Molybdenum on Plants and Interaction between Molybdenum and Other Elements
LIU Peng
(College of Life and Environment Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, P. R. China)
Abstract: The effect of the stress of molybdenum (an essential trace element) on plants and the interaction between molybdenum and other elements are summarized in the present review paper. The contents of summarization mainly are composed of the effects of low and high molybdenum on nutrition origins, reproduction origins and physiological characteristics of plants. This paper offers new reference materials to plant molybdenum nutrition.
Keywords: stress of molybdenum; interrelation between molybdenum and plant; interaction among elements

钼是较晚被证实的植物必需元素。1939 年 Arnon 和 Stout 才在试验中证实番茄的一些病症是由缺钼所引起, 由此证明钼是高等植物所必需的。目前已报道在 40 多种植物中证明了钼的必需性。同时, 钼也被认为是动物生长所必需的微量元素。1953 年钼被证实在哺乳类动物体内代谢中具有重要作用。1981 年钼又被进一步证实也是人类必需的微量元素。由于钼是许多重要粮食作物, 尤其是豆科植物根瘤固氮酶的重要组成成分, 植物钼营养研究的不断深入已经产生了较高的经济效益, 因而有人将近几十年土壤和植物中钼的研究成果作为农业和生物学领域的重大事件之一。现将有关钼胁迫对植物的影响及钼与其它元素关系的研究进行综合论述。

1 钼的缺乏和中毒对植物的影响

1.1 植物对缺钼的反应

根据多数研究及我们的实验^[1], 从形态学和解剖学的特征来看, 缺钼胁迫下植物的共同特征是植株矮小、生长缓慢、叶片脉间失绿, 且有大小不一的黄色或橙黄色斑点, 严重时叶缘萎蔫, 叶片扭曲呈杯状, 老叶变厚、焦枯, 以致死亡。缺钼症状一

般开始出现在中间和较老的叶子, 以后向幼叶发展。植物不同种类, 其缺钼症状有所不同, 如豆科植物的症状与缺氮症状相似, 且根瘤发育不良, 形状很小, 不同之处是严重缺钼叶片, 由于 NO₃⁻ - N 积累, 致使叶缘出现坏死组织; 十字花科荠菜属植物, 叶肉坏死、脱落, 只余下主脉或靠近主脉处有少量叶肉, 呈不规则的畸形叶或形成鞭尾状叶, 通称“鞭尾病”或“鞭尾现象”(Whiptail)。芸香科柑桔类出现水渍状区域, 继而扩大为失绿斑点, 略呈圆形, 黄色, 分散在叶脉间, 严重时可出现坏死, 叶背有褐色的胶状小突起, 称“黄斑病”^[2]。缺钼降低了大豆植株的根长、根的干重和株高, 使大豆根系的体积和叶面积大大减少。低钼胁迫还使大豆降低了主茎节数、总荚数、百粒重及单株粒数和粒重等。

从植物营养器官和生殖器官来看, 低钼胁迫下植物坏死区的叶绿体变成鳞茎状并增大, 基粒片层减少, 类囊体膨胀且不规则, 叶绿体表面膜发展成圆形状突起, 最终可能破裂。花椰菜“鞭尾叶”病斑上的薄壁组织和栅栏组织呈蜂窝状, 细胞增大破裂。缺钼时玉米植株抽雄延迟, 花的数目减少, 大部分花不能开放, 花粉生产力降低, 花粉活力显著受到抑制, 花粉中蔗糖酶活性很低, 萌发能力差。当玉米籽粒含钼量低于 0.03 mg · kg⁻¹ (干物重), 穗轴上籽粒提早萌芽的危险性就大大增加。缺钼使西瓜类花粉受到损害, 结果率大大降低。

低钼胁迫使 NR 的钼酶不能形成, 硝酸盐的还原受阻, 氮

的同化力下降,植物体内硝酸盐的积累导致大部分氨基酸和蛋白质的数量明显减少^[3],叶绿体结构受到破坏,光合作用强度降低,还原糖的含量减少。缺钼使植物体内 ABA、IAA 激素水平和维生素代谢也受到影响,导致 ABA 含量下降,影响种子的休眠,维生素 C 也大幅度降低^[4]。我们的实验显示^[5,6],低钼胁迫大大降低了大豆的根系活力和叶片的抗坏血酸和脯氨酸含量,抑制了过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶的活性,促进了大豆的质膜透性和丙二醛的含量及抗坏血酸氧化酶和多酚氧化酶的活性,对大豆的整个体内保护系统都产生较大的影响。

1.2 植物对高钼的反应

虽然植物缺钼的临界值较低(0.10 mg·kg⁻¹,干物重),但忍耐高钼的浓度很强,缺钼和钼中毒之间的差异很大,差异的倍数可达 10⁴。大多数植物在钼的浓度大于 100 mg·kg⁻¹ 的条件下并无不良反应,Adriano(1986)报道^[7],当大豆、棉花和萝卜的叶片钼含量分别达 80 mg·kg⁻¹、1 585 mg·kg⁻¹ 和 1 800 mg·kg⁻¹ 时,生长仍未见异常;在我们的大豆盆栽实验中^[1,6],当土壤施钼量达 17.61 mg·kg⁻¹,大豆叶片钼的含量最高可达 61.87 mg·kg⁻¹ 时,大豆叶片中的硝酸还原酶活性与正常施钼相近,大豆根系活力虽低于正常施钼,但仍高于低钼胁迫处理。Warington(1955)^[8]在极端条件下观察到,植物钼中毒时将产生褪绿和黄化现象,可能与 Fe 代谢受阻有关。Hecht-Bucholz 的研究结果显示,植物钼中毒时叶片畸形、茎组织变色呈金黄色,可能是由于液泡中形成了钼儿茶酚复合体。植物在大田条件下发生钼中毒的情况极少,但对于饲用植物来说,植物中钼含量超过 10 mg·kg⁻¹ 将对动物,尤其是反刍动物产生毒害(常见的腹泻病)。不同种类动物忍耐钼的能力也有差异,牛最稳定,羊次之,而马和猪忍耐最大。一般要求饲料中含钼量不超过 5 mg·kg⁻¹,以防止动物中毒。饲料含钼大于 5 mg·kg⁻¹,将使钼和铜平衡失调,造成动物生长受阻和畸形。施用硫酸盐等酸性肥料可降低土壤中钼的有效性,从而降低植物的钼中毒。

2 钼与其它元素的关系

钼在植物体内与其它许多元素都存在一定的关系,这些元素或多或少影响钼对植物的生理作用,钼也同样影响这些元素在植物中的生理功能。尽管钼与其它元素相互作用的机理仍不太明确,但了解这种相互作用在生产实践中具有一定的意义。

2.1 钼、氮关系

钼氮关系较为复杂,不同的植物种类,不同的浓度水平,其作用方式将不同。一方面,不少人认为钼与氮之间的相互作用不明显或是负相关^[1,9],施氮将使植物对钼的吸收减少,植物中钼的含量降低,而缺钼使植物氮的含量显著增加,施钼植物体内氮下降^[10],施钼能消除高氮肥用量所引起的作物减产。另一方面,也有不少人认为钼氮之间为相互促进的正相关,钼是固氮酶和硝酸还原酶的组成成分,缺钼将使植物固氮能力大大削弱^[11,3,6],NO₃⁻ 向 NH₄⁺ 转化受阻,NO₃⁻ 积累,植物往往表现缺氮症状,而施钼肥,将促进植物体内氮素营养的吸收转化积

累^[3,10,11]。此外,有人认为,钼氮作用方式取决于植物种类,有根瘤的种类,氮和钼是负相关;非根瘤的种类,氮和钼为正相关。还有人认为,钼氮作用与所施氮肥的类型有关,在缺钼土壤上施用铵肥,缺钼症状消失,施用硝态氮肥,缺钼症状加重。施用硝态氮肥,植物钼的含量减少,也显著减少植物吸收钼的数量,施用铵态肥,植物钼的含量增加。还有人认为,不同氮水平下,施钼结果不同。高氮下施钼植物普遍增产,而低氮下施钼,植物效果极不稳定^[10]。程素贞(1990)的试验显示^[12],大豆植株各生育期对钼的吸收量均与氮、磷、钾的吸收量呈极显著的线性相关,其中钼与氮的相关性最显著($r=0.99^{**}$, $n=8$)。

2.2 钼、磷关系

钼和磷之间存在着相互促进的有益关系,施磷能显著促进植物对钼的吸收。在酸性土壤上磷对钼的可溶性作用最为显著^[13],当磷以 H₂PO₄⁻ 的形态存在时,促进植物吸收钼的作用更为突出;施钼也将促进植物对磷的吸收,增加植物磷的含量;缺钼将引起植物无机磷的积累及有机磷/无机磷比例减少。磷促进植物吸收钼的功能可以从两个方面理解,一方面是磷可使土壤胶体吸附的 MoO₄⁻ 被释放出来利于被植物吸收,另一方面是磷可与钼形成磷钼酸离子(Phosphomolybdata)或形成磷钼酸盐络合物,更易于被植物吸收^[13]。朱洪等(1963)^[11]认为,大豆中钼与磷存在着明显有益的相互作用,施钼有利于增加大豆叶的磷含量,增加叶绿素-蛋白质-磷脂络合物的稳定性以及对磷酸的抑制作用。另一方面,也有不同的研究报道,有人发现磷对植物幼苗吸收和积累钼有明显的抑制作用;钼使植物对磷的吸收减少;施磷肥会降低植物钼肥的效应。

2.3 钼、硫关系

钼和硫之间在多数情况下为拮抗关系。自 Stout(1951)报道硫对植物吸收钼具有抑制作用^[15]之后,陆续有人在抱子甘蓝(*Brassels sprouts*)、Baya(*Brassica juncea*)、三叶草、多年生黑麦草、Berseem(*Trifolium alexandrinum*)和西红柿都得到相同的结果。钼和硫的这种拮抗关系,Hewitt 等(1957)认为钼可减少植物体内的-SH 基及增加-S-S-化合物的含量,而硫在植物体内往往以-S-S-或-SH 的形态存在,这种形态间的转变对植物的生理生化作用有重要影响^[14]。也有人提出 SO₄⁻ 和 MoO₄⁻ 两者均为两价的阴离子,可在植物根部吸收养分时产生竞争性抑制。也有人认为钼与硫之间的关系可能与钼的供给水平有关,当土壤钼的供给水平很低时,施硫使植物生长不良,而在钼的供给水平高时,钼硫之间呈正相关^[16]。还有人发现,不同的植物种类,钼、硫之间的关系会发生变化,如施硫肥于碱土中,三叶草吸钼有一定的减少,而苜蓿吸钼并无减少^[3]。Sing and Kumar(1979)的试验显示^[16],施硫(SO₄⁻)将降低大豆钼的含量,但到第 45 d 和 110 d 时,大豆对钼的吸收有所增加,说明钼、硫关系与植物的生育期也有一定的联系。

2.4 钼、铜关系

钼与铜之间存在显著的拮抗关系,由于铜剂对钼过量所引起家畜的腹泻病“teartness”^[17]有特殊疗效,故钼铜的拮抗作用广泛用于家畜生产中。在植物营养研究中发现,施钼肥可使植

物铜的含量下降;施铜肥也会使植物钼的含量减少,加重缺钼,因而施铜肥可降低富钼土中植物对钼的吸收,缺铜则会促进植物对钼的吸收。在动物营养中有关钼铜拮抗作用机理的研究不少,目前较普遍的是硫代钼酸盐(Thiomolybdate)假说^[18],认为动物摄入硫酸盐经过细菌还原作用导致 S²⁻及 HS⁻离子产生, S²⁻离子逐步取代钼酸根离子中的氧形成氧硫钼酸盐或四硫代钼酸盐,它们可与铜形成一些不溶性的铜硫化物,降低了铜的生物等利用。

2.5 钼与锰、铁关系

多数研究都认为钼与铁、钼与锰之间都是一种拮抗作用,其中钼锰拮抗关系在多种植物上都得到了证实,且钼锰拮抗关系与铁的供给水平有一定的相关。Kirsch 等(1963)^[19]认为铁与钼及铁与锰的相互作用对作物产量的影响比锰与钼的相互作用大,因而推测锰与钼能通过其它作用间接存在。钼铁关系较为复杂,通常施用钼肥使铁的含量下降,可能导致缺铁症状,而高铁又会使植物产生缺钼^[20]。但也有报道认为钼对铁的作用与铁的供应水平相关,钼对缺铁性缺绿病是阻止作用还是加重作用取决于植物种类与外界条件^[8],也有人观察到钼铁关系也会因锰的水平发生变化^[19]。Warington(1955)^[8]在大豆植物体内观察到了钼和铁的拮抗作用,高钼可加重大豆的缺铁病,而施铁可减轻大豆高钼的中毒程度。

2.6 钼与硼及其它元素的关系

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^[1,3,5,6,10]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。

此外,钼与其它一些元素关系的研究也有报道,但对其中一些元素与钼之间的关系有截然相反的研究结果。一般认为,钼与铝、钼与钴、钼与镍、钼与铬、钼与锌、钼与钨之间存在着或多或少的拮抗关系,而钼与钾、钼与钠、钼与镁有一定的正相关效应。

由于缺钼和钼毒的土壤在世界各地分布较为广泛^[1],缺钼和钼毒对作物产量和品质的影响、钼胁迫对植物的影响及钼与其它元素关系的研究在生产实际中越来越重要,但钼胁迫对植物的影响和钼与其它元素相互作用机理非常复杂,真正弄清这些还需要进一步的研究和探讨。

参考文献:

[1] 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.

[2] Agarwala S C, Hewitt E J. Molybdenum as a plant nutrient IV: The interrelationships of molybdenum and nitrate supply in chlorophyll and

ascorbic acid fraction in cauliflower plants grown in sand culture[J]. *J Hort Sci*, 1954, 29: 296 – 300.

[3] 刘 鹏, 杨玉爱. 硼钼胁迫对大豆叶片硝酸还原酶与硝态氮的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2000, **26**(2): 151 – 158.

[4] Gupta U C, Lipsett J. Molybdenum in soils, plants, and animals[J]. *Advances in agronomy*, 1981, 34: 73 – 115.

[5] 刘 鹏, 杨玉爱. 钼、硼对大豆叶片膜脂过氧化和体内保护系统的影响[J]. 植物学报, 2000, **42**(5): 461 – 466.

[6] 刘 鹏, 杨玉爱. 钼、硼对大豆氮代谢的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 1999, **5**(4): 347 – 351.

[7] Adriana. Trace elements in the terrestrial environment[M]. New York: Springer – verlag Inc, 1986.

[8] Warington K. The influences of high concentrations of commonium and sodium molybdates on flax, soybean and pea grown in nutrient solutions containing deficient or excess[J]. *Ann Appl Biol*, 1955, 43: 709 – 719.

[9] 魏学文, 谭启玲, 王运华. 冬小麦钼营养与无机养分平衡关系的初步研究[J]. 华中农业大学学报, 1996, **15**(3): 427 – 443.

[10] 杜应琼, 王运华, 王治荣, 等. 两种氮水平下施钼对小麦生长和产量的影响[J]. 华中农业大学学报, 1994, **13**(4): 378 – 383.

[11] 朱 淇. 微量元素对大豆产量和品质的影响初步试验[J]. 植物学报, 1956, **5**(6): 439 – 444.

[12] 程素贞, 罗孝荣. 大豆对钼与氮、磷、钾的吸收分配动态及相互关系的初步研究[J]. 大豆科学, 1990, **9**(3): 241 – 246.

[13] Barshad I. Factors affecting the molybdenum content of pasture plants. I. Nature of soil molybdenum , growth of plants and soil pH[J]. *Soil Sci*, 1951, 71: 259.

[14] Hewitt E J , Agarwala S C, Williams A H. Molybdenum as a plant nutrient. VIII. The effect of different molybdenum levels and nitrogen supplies on the nitrogen fractions in cauliflower plants grown in sand culture[J]. *J Hort Sci*, 1957, 32: 34 – 48.

[15] Stout P R, et al. Molybdenum nutrition of crop plants[J]. *Plant and Soil*, 1951, 3: 51 – 87.

[16] Singh M, Kumar V. Sulfur, phosphorus, and molybdenum interactions on the concentration and uptake [J]. *Soil Sci*, 1979, **127**(5): 307 – 312.

[17] Suttle N F In, Nicholas D J N, Egan A R eds: Trace element in soils plant – animal systems[M]. New York: Academic Press. 1975, 271 – 298.

[18] Mills C F, Davies C K. Trace element in human and animal nutrition [M]. Vol 1(Mertz W eds). Acadmic Press, 1987, 429.

[19] Kirsch P K, et al. Interrelationship among iron, manganese and molybdenum in the growth and nutrition of tomatoes grown in culture solution[J]. *Plant and Soil*, 1963, 12: 259.

[20] Gerloff C C. Molybdenum – manganese iron antagonism in the nutrition of tomato[J]. *Plant physiol*, 1959, 34: 608.