西北林学院学报 2021,36(4):94-102
Journal of Northwest Forestry University

doi:10.3969/j.issn.1001-7461.2021.04.14

不同磷利用效率杉木在低磷胁迫下的形态及养分分配差异

杨楚童[1],邹显花[1,2*],孙雪莲[1],胡亚楠[1],吴鹏飞[1,2],马祥庆[1,2]

(1.福建农林大学 林学院,福建 福州 350002;2.福建省杉木种质创新及产业化工程研究中心,福建 福州 350002)

摘　要:为充分挖掘植物对低磷胁迫的适应潜力,揭示P高效利用植物对低P逆境的响应机制,选育P高效利用基因型以应对森林土壤有效P匮乏。选择前期研究筛选出的P高效利用杉木M1、M4与P利用效率一般的M24为研究对象,解析不同P利用效率杉木在低P胁迫下的形态及养分分配差异。结果表明,P利用效率一般的M24地上部分生长受低P胁迫的影响大于M1与M4,且地下部的根系增生能力也弱于P高效利用杉木。应对低P胁迫,M1与M4的响应策略也存在差异,其中,M1地上部生长量大,M4地下根系增生能力强,以吸收更多培养介质中的P养分,且更多的物质分配到根系。结合根系解剖结构分析发现,低P胁迫条件下M1表现为高维根比和低皮层比,以加快养分在体内的循环。而M4表现为低维根比和高皮层比,其养分运输能力相对较弱,吸收功能较强。通过不同的策略行为,M1与M4体内的P养分分配表现出一致的规律,二者根系中的P含量均呈现随处理时间延长而逐渐增加的趋势。可见,P高效利用杉木比P利用效率一般的杉木对低P的耐受能力更强,且通过不同的策略适应低P胁迫,其中,M1主要通过加快P养分循环利用的途径增加植株地上部正常生长所需P养分,M4则主要通过根系增生,增加对介质中P养分的吸收,以供地上部生长所需。

关键词:低P胁迫;杉木;形态生长;解剖结构;干物质及养分分配

中图分类号:S718.43　　**文献标志码:**A　　**文章编号:**1001-7461(2021)04-0094-09

Differences in Morphology and Nutrient Distribution of Chinese Fir with Different Phosphorus Use Efficiency under Low Phosphorus Stress

YANG Chu-tong[1], ZOU Xian-hua[1,2*], SUN Xue-lian[1], HU Ya-nan[1], WU Peng-fei[1,2], MA Xiang-qing[1,2]

(1. *Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou* 350002, *Fujian, China*;
2. *Fujian Engineering Research Centre of Chinese Fir Germplasm Enhancement and Industrialization, Fuzhou* 350002, *Fujian, China*)

Abstract: The objectives of this study were to fully tap the adaptation potential of plants to low phosphorus stress, to reveal the response mechanism of plants which can use phosphorus efficiently under low phosphorus stress, and to select the genotypes with highly efficient use of phosphorus to deal with the lack of available phosphorus in forest soil. Two Chinese fir clones (M1 and M4) with high phosphorus use efficiency under low phosphorus stress that were screened out from our previous study and clone M24 with ordinary phosphorus use efficiency were taken as the research objects to examine the morphological and nutrient distribution differences of the clones with different phosphorus use efficiency under low phosphorus stress. The results showed that compared with M1 and M4, the aboveground part growth of M24 was more affected by the low phosphorus stress, and the underground root proliferation ability of M24 was also lower than those of M1 and M4. Differences were also observed in response strategies to low phosphorus stress be-

收稿日期:2020-07-04　**修回日期:**2021-04-27

基金项目:福建省自然科学基金项目"杉木对异质供磷环境中根系资源获取策略的整合调控机制"(2020J01519);国家自然科学基金项目(31600502);福建农林大学科技创新专项基金(CXZX2019038G)。

作者简介:杨楚童。研究方向:水土保持与荒漠化防治。E-mail:654372965@qq.com

* **通信作者:**邹显花,助理研究员,博士。研究方向:林木营养生理。E-mail:zhouxianhua111@163.com

tween M1 and M4: the growth of aboveground part of M1 was higherer than M4, while M4 demonstrated stronger ability for the proliferation of underground root system, so as to absorb more phosphorus nutrients from culture medium and distribute more material to the root system. The root anatomical structure indicated that under low phosphorus stress, M1 showed high v/r ratio and low cortex ratio, thus the circulation of nutrients in plants was speeded up. M4 showed low v/r ratio and high cortical ratio, its nutrient transport capacity was relatively weak, but the absorption ability was stronger. Through different strategic behaviors, the phosphorus nutrient distribution in M1 and M4 was the same, and the phosphorus content in both roots showed a trend of increasing gradually with the treatment time. In conclusion, the clones with high phosphorus use efficiency was more tolerant to low phosphorus than the clone with ordinary phosphorus use efficiency, and the former could adapt to low phosphorus stress through different strategies: M1 increased the phosphorus nutrient needed for normal growth in plant shoot mainly by accelerating phosphorus nutrient recycling, and M4 increased the absorption of phosphorus nutrient in medium through root proliferation, so as to supply the upper growth.

Key words: low phosphorus stress; Chinese fir; morphology growth; anatomical structure; dry matter and nutrient distribution

在植物生长发育过程中,P 以多种途径参与植物的代谢过程,对植物的生长发育起到尤为重要的作用[1]。但由于 P 在土壤中易与其他元素形成化合物,导致土壤中有效 P 含量低,植物从土壤中获取的有效 P 极为缺乏,制约了农林植物优质高产的目标[2-3]。传统农林业经营通过施加 P 肥改良土壤营养来保证作物产量,但是大部分 P 都被土壤固定或流失,一方面导致了 P 矿资源的浪费和枯竭,另一方面也会造成一系列的环境污染问题[4]。因此,越来越多研究人员将研究重心转移至植物 P 高效利用基因型的筛选方面[5-6]。

长期进化和环境适应导致不同植物或同种植物不同基因型养分利用效率差异明显[7]。与 P 低效基因型相比,P 高效基因型植物在低 P 时能够迅速做出一系列抗逆反应,从而减轻低 P 胁迫带来的危害和维持较高 P 效率[8-9]。有研究表明,处于低 P 逆境时,P 高效型的干物质产量总是高于 P 低效型[10]。且 P 高效基因型植物在低 P 胁迫下将较多的光合产物分配到根系,加快根系增生[11],从而有效利用环境中的 P 素[12]。因此,P 高效利用型植物体内可溶性 P 高于 P 低效型[13],为 P 高效植株提供更多的 P,以有效维持植物在低 P 胁迫下的生产力。另一方面,不同 P 高效利用基因型植物应对低 P 胁迫的抗逆策略也存在显著差异[14],通过对体内养分的高效利用或提高对养分的吸收效率等途径来抵御生长过程中的养分亏缺[9]。在低 P 胁迫下,P 高效利用基因型植物能改善根际环境或扩大根际面积来实现养分的高效吸收[15-16]。另外 P 高效利用基因型植物还会加速分泌活性物质和渗透物质来提高对 P 养分的吸收[17]。在低 P 胁迫下,根系养分供应不足时,P 高效利用植物还可以通过对体内养分的高效利用,改变不同器官的 P 含量,使 P 素在植物中再分配,提高 P 素在植物中的利用率[18],以保证植物的正常生长。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为我国南方最重要的造林用材树种之一,近年,课题组致力于杉木对低 P 胁迫的响应研究[3,5,9,19],通过大量的研究筛选出 2 个 P 高效利用杉木基因型[3]。研究表明,不同杉木基因型对土壤 P 吸收、转运及利用效率方面存在显著差异,以致土壤 P 素利用效率的种内差异明显[3]。在前期研究基础上,进一步比较不同 P 高效利用杉木基因型对低 P 胁迫的响应策略差异,揭示 P 高效利用杉木对低 P 逆境的响应机制,对植物 P 高效利用基因型的选育具有重要的理论意义。鉴于此,本研究选择前期研究筛选出的 P 高效利用杉木 M1 与 M4 为研究对象,同时以 P 利用效率一般的 M24 为对照,采用自主设计的水培装置,设置低 P 与正常供 P 2 种不同供 P 处理,同时设置 3、10、30 d 3 个处理时间梯度,比较不同 P 利用效率杉木在不同处理时间的地上部生长、根系形态变化及根尖解剖结构参数差异,结合不同处理条件下的植株体内的物质及养分分配情况分析,探讨不同 P 利用效率杉木对低 P 胁迫的响应策略差异,揭示 P 高效利用杉木对低 P 胁迫的响应机制,为充分挖掘杉木对低 P 逆境的适应潜力,缓解杉木林因有效 P 亏缺而产生的地力衰退提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

本试验选择课题组在福建省漳平市五一国有林

场筛选出的半同胞杉木家系苗:2 个 P 高效杉木家系 1 号(M1)与 4 号(M4)[3]及 P 利用效率一般的杉木家系 24 号(M24)杉木为试验材料。在试验前,将其在温室(平均气温 20.3℃,相对湿度 78%)内培育 5 个月。选取长势均一、根系完整、无病虫害的苗木进行试验(平均苗高 15.96 cm,平均地径 3.30 mm)。

1.2 试验装置

设置低 P 与正常供 P 条件于自主设计的水培装置内。如图 1 所示,由供液装置、植苗槽及通气系统构成了试验装置,2 个储液桶分别用于储存正常供 P 和低 P 浓度的营养液,并且使用电子阀控制营养液输入植苗槽的时间来确保不同处理的时间统一性。植苗槽采用黑色钢化玻璃材质制成(长×宽×高为 300 cm× 30 cm ×30 cm)。采用聚乙烯泡沫板固定供试苗木(长×宽为 30 cm×30 cm),在泡沫板中心开一个直径为 3 cm 的植苗孔,植苗孔放置海绵以固定供试苗木。通气系统由空气泵与通气管组成,在通气管上钻有通气孔,以保证被测幼苗的供氧条件相同。在试验过程中为确保苗木供氧充足,使用自动定时器设置每 2 h 向装置通气 20 min。

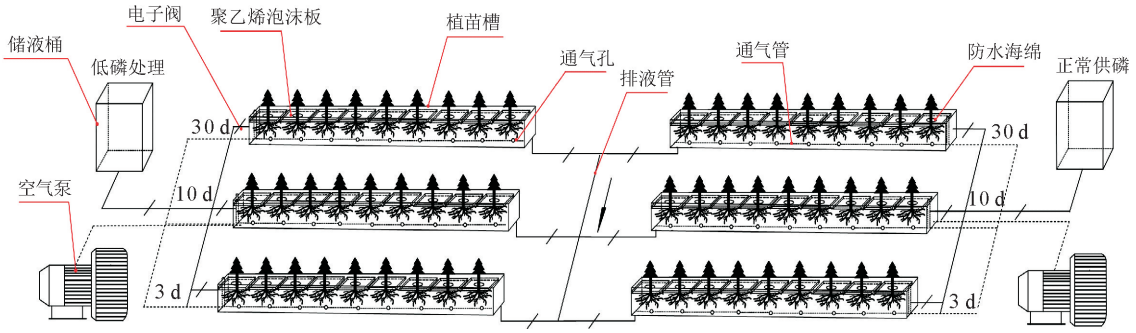


图 1 试验装置

Fig. 1 The equipment drawing of this study

1.3 试验设计

利用图 1 所示的试验装置,设置 3 个不同的处理时间梯度:3、10 d 和 30 d[5,20]。为了确保其他条件一致,相同处理时间下的 M1、M4 和 M24 供试苗放置于同一植苗槽,为避免边缘效应对试验结果产生影响,M1、M4 与 M24 在同一植苗槽中的位置按随机区组设计种植。并根据不同的处理时间将低 P 与正常供 P 的苗木分别置于 3 个植苗槽,共设 3 个重复。每个处理时间结束后,测定低 P 处理与正常供 P 的供试苗木的相关指标。

供 P 浓度参照南方杉木人工林土壤有效 P 的测定结论[21]设置(适宜值为 0.42 mmol·L^{-1},缺乏值为 0.03 mmol·L^{-1})。因此在本试验中,将 KH_2PO_4 作为 P 源供应,并设置 2 个 P 浓度处理,分别为正常供 P 处理(0.42 mmol·L^{-1} KH_2PO_4)和低 P 处理(0.03 mmol·L^{-1} KH_2PO_4),在试验过程中,不同处理下的营养液 K 含量使用 KCl 调节。基础营养液参考 Hoagland 配方并结合吴鹏飞等[3]改良的方案调整:122.5 mg·L^{-1} $MgSO_4·7H_2O$、294.92 mg·L^{-1} $Ca(NO_3)_2·4H_2O$、127.5 mg·$L^{-1}$$KNO_3$;Arnon 微量元素(0.055 mg·$L^{-1}$ $ZnSO_4·7H_2O$、0.452 5mg·L^{-1} $MnCl_2·4H_2O$、0.71 mg·L^{-1} H_3BO_3、0.02 mg·L^{-1} $CuSO_4·5H_2O$、0.015mg·L^{-1} $H_2MO_4·4H_2O$);1 mL·L^{-1}铁盐溶液(FeEDTA)。用稀 HCl 和 NaOH 将营养液的 pH 调节到 5.5,3 d 更换 1 次营养液以保证培养介质中的供 P 浓度。

试验开始前先将供试苗木在沙床上缓苗 30 d,小心取出用去离子水清洗根部 4~5 次后移入试验装置。试验装置放置于福建农林大学林学院温室(平均光照 14 h·d^{-1},温度 25~30℃,相对湿度>80%)进行。

1.4 指标测定

1.4.1 地上部生长量 分别用尺子与游标卡尺对试验前后供试苗木的苗高及地径进行测量并计算增量。

1.4.2 根系形态指标 试验处理结束后与试验处理前比较计算根系形态各指标的增量,根系形态利用加拿大数字化扫描仪(STD1600 Epson,USA)进行扫描,幼苗的总根长、总表面积、总体积与平均直径等指标使用配套的 WinRHIZO(version4.0B,Rengent Instruments Inc.,Canada)根系分析系统软件进行分析。

1.4.3 根尖解剖结构参数分析 取根系形态指标扫描结束的供试苗木,每个处理每株选取新生白根 2 条,用刀片切取距根尖 1~2 cm 的根段,进行横切片观察根尖的解剖结构。将所取材料切成小块,迅速放入 2.5%戊二醛固定液中,0℃~4℃固定 3 h 以上。经 0.1 mol/L 的 P 酸缓冲液清洗后,锇酸(OsO_4)后固定,丙酮逐级脱水,Epon 树脂浸透包

埋。最后在 60℃烘箱中聚合。将不同材料的包埋块置于超薄切片机(LeicaUC6)上进行切片,半薄切片厚度 1 μm,切片捞在载玻片并置于 70℃恒温电热板(LeicaEMMP)上展片和干燥,将半薄切片用甲苯胺蓝染液染色,置于光学显微镜下(OlympusBX51)观察,用附带的成像系统(Nikon-DigitalSightDS-L1)拍照。每条根做一张横切切片,每个处理共 6 张切片。平均每张切片上随机选 10 个完整无损的横截面进行拍照与数据的测量,每个处理共进行 60 个重复横截面的指标分析。利用 Image-Pro Plus 6.0 软件进行根直径、维管束直径、皮层厚度等根系解剖结构参数的分析,并根据解剖结构参数计算维根比与皮层比。其中,维根比与皮层比的计算公式如下:

维根比=维管束直径/根直径×100%

皮层比=皮层面积/根横切总面积×100%

1.4.4　*生物量*　采用烘干法进行试验苗木地上部及根系的生物量计算,根据根冠比对试验苗木的生物量分配进行规律分析。

1.4.5　*植株 P 养分含量测定*　采用 H_2SO_4—$HClO_4$ 消煮法(H_2SO_4 ∶ $HClO_4$ 为 10 ∶ 1)消化烘干后的供试苗木粉碎样,用于不同 P 利用效率杉木家系的地上部叶、茎及地下部根系中的 P 养分含量测定[22],并利用 AA3 型连续流动分析仪进行测定。

1.4.6　*数据统计*　采用 SPSS(22.0)进行数据统计分析,Origin 2018 软件进行图表的绘制。

2　结果与分析

2.1　不同 P 利用效率杉木生长量比较

3 个不同 P 利用效率杉木家系在不同 P 处理条件下,苗高(图 2A)与地径(图 2B)增量均随处理时间延长呈逐渐增加的趋势。不同家系比较可见,不同处理 M1 的苗高与地径增量均高于 M4 与 M24。可见,低 P 胁迫对 M24 地上部分的生长影响大于 P 高效利用效率杉木 M1 与 M4。其中,不同 P 高效利用杉木比较可见,随着处理时间的延长,低 P 胁迫下 M1 的地上部分生长量高于 M4。

通过对 3 个不同 P 利用效率杉木家系地下部生长量的对比可见,M1 与 M24 的变化规律一致,在整个处理过程中,低 P 处理条件下二者的根长(图 2C)、根表面积(图 2D)及根体积增量(图 2E)均小于正常供 P。但从根系增生量角度分析,M1 在 3 d 时的根长增量显著高于 M4 与 M24 且根系增生量显著高于 M24。M4 在不同处理时间的根长、根表面积及根体积增量均表现为低 P 处理>正常供 P,且随着处理时间的延长呈逐渐提高的趋势。三者的根系平均直径(图 2F)均表现为在不同处理时间的差异未达到显著性水平($P>0.05$)。可见,低 P 胁迫条件下,P 高效利用杉木的根系增生现象比 M24 的更为明显,其中,M4 的根系增生能力优于 M1。

2.2　不同 P 利用效率杉木根尖解剖结构参数比较

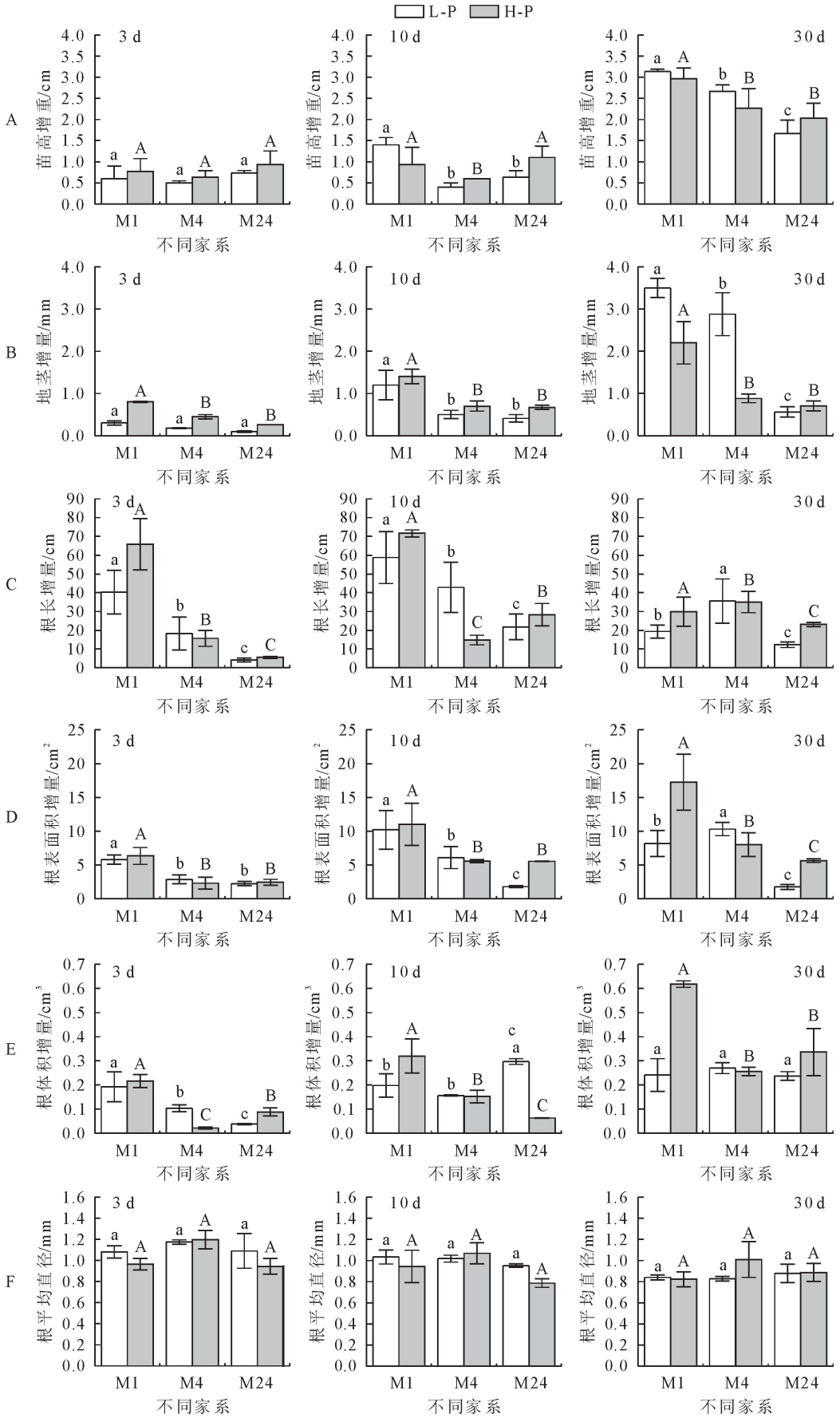
不同 P 利用效率杉木的维根比及皮层比 2 个指标如图 3 所示。在低 P 条件下,不同处理时间 M1 的维根比均高于 M4 与 M24,其中,处理 30 d 时分别达到 M4、M24 的 2.00、1.54 倍。可见,在低 P 胁迫条件下,M1 的输导组织较 M4 与 M24 发达,其运输 P 养分能力也更强。在不同时间的低 P 处理下,不同 P 利用效率杉木的皮层比均高于正常供 P。可见,低 P 胁迫增加了根系对养分横向运输的阻力,使根系吸收 P 养分通过表皮、皮层向中柱运输的速度变慢,从而滞留在皮层组织中。不同 P 利用效率杉木比较可见,在不同的处理时间,M4 的皮层比均高于 M1 与 M24。可见,低 P 胁迫条件下 M4 的 P 养分吸收能力高于 M1 与 M24。而 M1 的皮层薄,所占比例小,说明根系吸收 P 养分通过表皮、皮层向中柱运输的速度快。

2.3　不同 P 利用效率杉木的物质分配规律比较

不同 P 利用效率杉木的根冠比均<1,地上部分的干物质积累显著高于根系(图 4)。处理过程中,M1 与 M4 的根冠比呈现先增加后减小的趋势,而 M24 则随时间的增加而逐渐减小。在处理 3 d 与 10 d 时,M1 与 M24 在低 P 处理条件下的根冠比均小于正常供 P。M4 则在整个处理过程中均表现为低 P 处理的根冠比大于正常供 P。对不同 P 利用效率杉木根系与地上部的 P 含量比较可见(图 5),在不同处理时间,3 个家系基本表现为地上部 P 含量显著高于根系,根系吸收 P 养分后转运至地上部供植株正常生长所需。低 P 胁迫条件下,M1 与 M4 根系中的 P 含量均呈现随处理时间延长而逐渐增加的趋势,而 M24 根系 P 含量呈现随处理时间延长先增加后减少的趋势。M1 与 M4 地上部分 P 含量总体上呈增加趋势,M24 地上部分 P 含量则表现出随时间延长而逐渐降低的趋势。可见,相对于 P 利用效率一般的家系 M24 随培养介质中 P 养分的减少而导致植株体内 P 含量降低,低 P 胁迫条件下,随着处理时间的延长,P 高效利用杉木 M1 与 M4 依然能够增加根系 P 含量,以供地上部生长所需。

2.4　不同 P 利用效率杉木的形态生长与养分分配相关性分析

由表 1 所示,M1 地上部 P 含量仅表现为在低 P 处理条件下与根表面积增量、维管束平均直径及皮层比3个指标呈显著正相关($P<0.05$)。M1根系



注：L-P 代表低 P 处理，H-P 代表正常供 P。不同小写字母表示低 P 处理条件下不同家系的地上部生长量差异达到显著水平（$P<0.05$），不同大写字母表示正常供 P 条件下不同家系的地上部生长量差异达到显著水平（$P<0.05$）。下同。

图 2 不同 P 利用效率杉木在不同处理时间的生长量比较

Fig. 2 Comparison of the growth of different Chinese fir with different phosphorus (P) use efficiency at different time

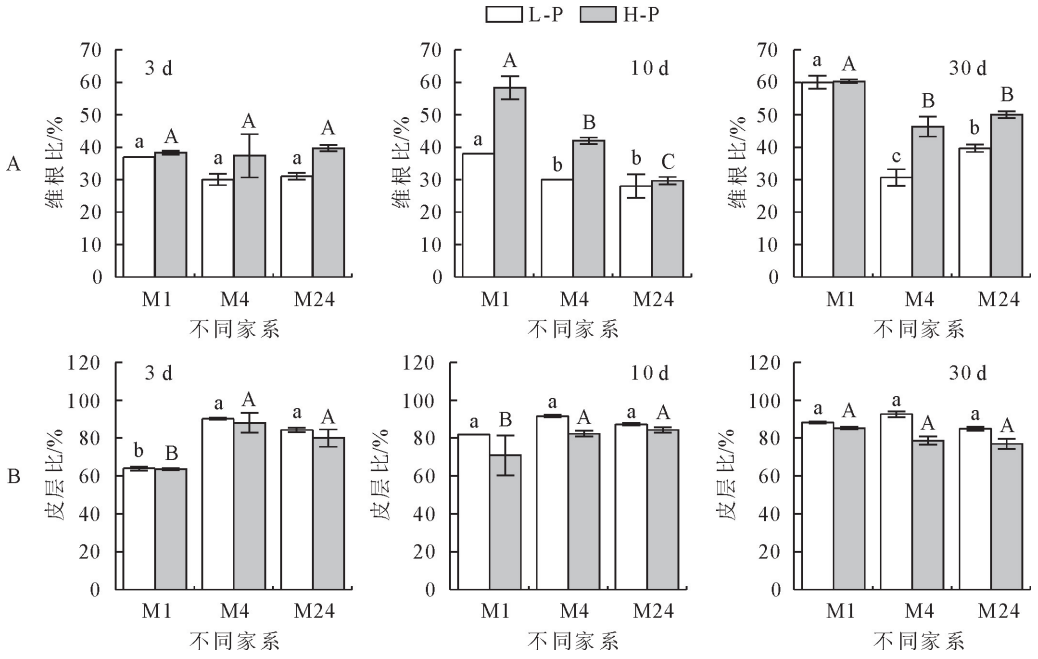


图 3　不同 P 利用效率杉木在不同处理时间的维根比及皮层比比较

Fig. 3　Comparison of the ratio of vascular bundle diameter to root diameter and the percentage of cortex in the total cross-sectional area of different Chinese fir with different P-use efficiency at different time

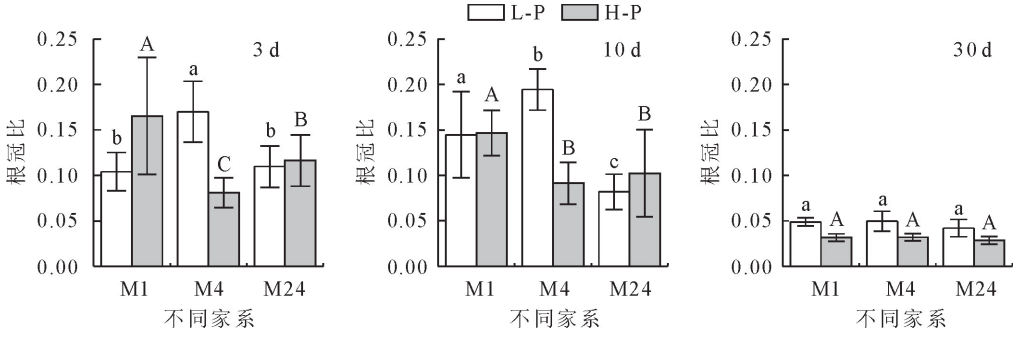


图 4　不同 P 利用效率杉木在不同处理时间的根冠比比较

Fig. 4　The root/shoot ratio of Chinese fir with different P-use efficiency at different time

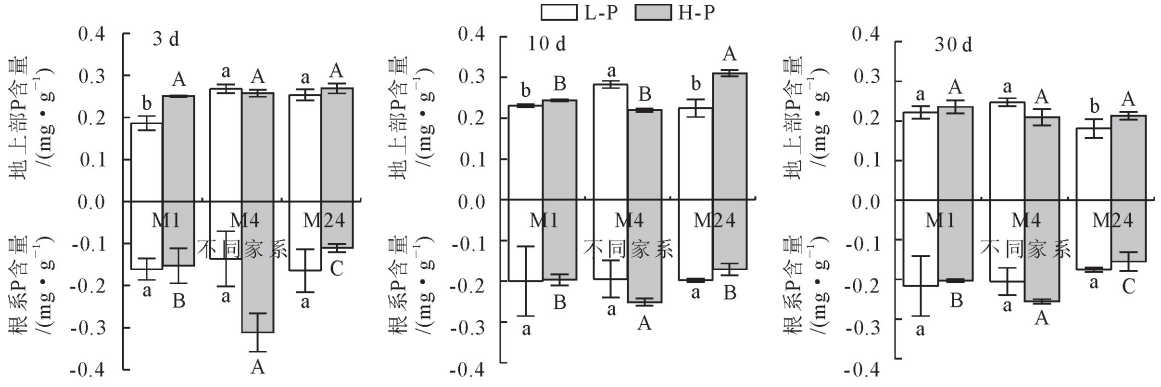


图 5　不同 P 利用效率杉木的 P 分配规律比较

Fig. 5　Phosphorous distribution patterns in the aerial parts and roots of Chinese fir seedlings with different P-use efficiency

P 含量在低 P 处理下与地上部的苗高、地径增量呈显著正相关($P<0.05$),其中,与苗高增量的相关性达到极显著水平($P<0.01$),与根系的增长则无显著相关性。在不同处理条件下,M4 地上部分 P 含量除根长增量外,与其余指标的相关性均达到显著或极显著水平。与地上部 P 含量相反,低 P 处理下 M4 根系 P 含量与苗高、地径、根长、根表面积与根体积等生长增量均呈显著($P<0.05$)或极显著

($P<0.01$)正相关关系,与平均直径呈显著负相关关系($P<0.05$)。与 M4 相同,低 P 处理下 M24 地上部 P 含量与苗高、地径增量也呈极显著负相关($P<0.01$)。与 M1、M4 不同,低 P 处理下 M24 根系 P 含量除了与根长增量呈极显著正相关($P<0.01$)、与根体积增量呈显著正相关外($P<0.05$),其他指标的相关性并未达到显著性水平。

可见,低 P 处理下 M1 与 M4 的根系形态变化主要影响其根系的 P 含量,对地上部的 P 含量影响较小。其中,M1 的根系 P 含量仅受根结构指标变化影响显著,而 M4 在受根结构变化影响的同时,根系增生也显著影响其根系的 P 含量。另外,根系的 P 含量又显著影响了地上部的生长。与 M1 及 M4 相比,M24 未体现出明显的规律。

表 1 不同 P 利用效率杉木的形态生长与养分分配相关性分析

Table 1 Correlation analysis of morphological growth and nutrient distribution of Chinese fir clones with different phosphorus use efficiency

形态生长指标		供 P 处理	不同家系					
			M1		M4		M24	
			地上部 P 含量	根系 P 含量	地上部 P 含量	根系 P 含量	地上部 P 含量	根系 P 含量
地上部生长量	苗高增量	L-P	0.525	0.844**	−0.888**	0.690*	−0.869**	−0.264
		H-P	−0.548	0.581	−0.615	−0.392	−0.793*	0.389
	地径增量	L-P	0.466	0.793*	−0.843**	0.763*	−0.907**	0.443
		H-P	−0.547	0.792*	−0.900**	−0.834**	−0.144	0.914**
根系形态	根长增量	L-P	0.167	−0.242	−0.118	0.800**	−0.339	0.883**
		H-P	0.426	−0.433	−0.598	−0.391	0.128	0.948**
	根表面积增量	L-P	0.760*	0.640	−0.784*	0.875**	0.745*	−0.510
		H-P	−0.492	0.808**	−0.900**	−0.832**	−0.109	0.929**
	根体积增量	L-P	0.352	0.653	−0.784*	0.866**	−0.646	0.717*
		H-P	−0.545	0.707*	−0.864**	−0.825**	−0.621	0.162
	根平均直径	L-P	−0.264	−0.284	0.501	−0.749*	0.497	−0.423
		H-P	−0.308	−0.472	0.902**	0.538	−0.546	−0.870**
根尖解剖结构	维管束平均直径	L-P	0.752*	0.926**	0.087	0.680*	−0.872**	−0.403
		H-P	−0.567	0.924**	−0.892**	−0.827**	−0.878**	0.260
	维根比	L-P	0.302	0.682*	0.116	0.133	−0.723*	−0.279
		H-P	−0.542	0.964**	−0.895**	−0.807**	−0.952**	−0.253
	皮层厚度	L-P	0.656	0.933**	−0.840**	0.706*	−0.731*	0.633
		H-P	−0.609	0.919**	−0.274	−0.023	0.898**	0.499
	皮层比	L-P	0.789*	0.942**	−0.354	0.720*	−0.203	0.440
		H-P	−0.552	0.762*	0.867**	0.815**	0.981**	0.305

注:L-P 代表低 P 处理,H-P 代表高 P 对照。* 表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关,** 表示在 0.01 水平(双侧)上极显著相关。

3 讨论

在土壤有效态 P 长期缺乏的条件下,植物通过对环境的适应和长期以来的进化,导致了不同或同一种植物的不同基因型对养分的利用效率存在差异[9]。大量研究表明[23],在低 P 胁迫下植物株高受到抑制,但是不同品种受到的抑制程度存在差异,P 高效利用型品种体内可溶性 P 高于 P 低效品种,能够为 P 高效植株提供更多的 P,保证了植物的正常生长。有研究验证,不同 P 效率基因型在 P 充足情况下的产量差异并不大,而处于低 P 逆境时,P 高效型的干物质产量总是高于 P 低效型[24]。与此研究结果一致,本研究中,P 高效利用杉木 M1 与 M4 在低 P 胁迫条件下地上部仍然具有较高的产量,而 M24 的地上部生长量受低 P 胁迫影响较大。植物根系是植物获取水分和营养的重要器官,与地上部构成一个了完整的物质生产系统[25]。前人的研究表明,在自身遗传的影响和外界环境的干扰下,植物的根系通常能表现出较强的可塑性反应,其响应特性会因为植物基因型的不同而发生差异。因此,良好的根系形态与生理特性对植物有效利用土壤 P 素具有重要意义[26]。相对不耐低 P 基因型,P 高效基因型植物可以在低 P 胁迫下将光合产物较多的分配到根系,使根系生长较发达,从而有效的利用环境中的 P 素[12]。植物还能通过改变根的形态来适应低 P 逆境,包括根总表面积与总根长等根构型的改变[27],增加了根与土壤接触的面积,增强了对不溶性的 P 的活化、转运与分配,进而提高了植物对 P 素的吸收效率[25,28]。低 P 胁迫下根冠比的增加,也是植物对低 P 胁迫的有效适应机制[29]。低 P 条件下,作物的根冠比显著提高[7]。这是因为在低 P 胁迫下,根系改变构型来增强对养分的吸收,不仅加快

同化物向根系转运的量,还提高了根对同化物的利用率,进而提高了植物的根冠比[30]。本研究与前人研究一致,在低 P 胁迫下,P 高效利用杉木 M4 的根长、根表面积及根体积增量均有所增加,且根系增生能力强于 P 利用效率一般的 M24,且 P 高效利用杉木 M4 的根冠比在低 P 胁迫下均大于正常供 P 水平。

与 P 低效基因型相比,P 高效基因型植物在低 P 时能够迅速做出一系列抗逆反应,从而减轻低 P 胁迫带来的危害和维持较高 P 效率[8-9]。前人研究表明,不同 P 高效利用基因型植物的抗逆策略也不尽相同[16],通过对体内养分的高效利用或对生长介质中养分的高效吸收等途径来抵御生长过程中养分亏缺的逆境[9]。其中,植物能通过改善根际环境或扩大根际面积来实现养分的高效吸收,这是植物在养分亏缺下极为重要的生物生理学挽救机制之一。根系对低 P 胁迫的适应性变化是 P 高效利用品种的重要适应机制[31]。一些 P 高效利用植物通过根系形态的变化来增加根系与土壤接触面积以获得更多的 P 养分[32]。说明了低 P 胁迫下,植物根系形态会向吸收更多 P 素的方向变化以维持正常生长。低 P 胁迫还会加速植物分泌一些活性物质和渗透物质[19],植物能通过根系活化作用分泌这些物质,使植物在逆境中能更多的吸取养分[33]。此外,体内养分转移是植物重要的养分保存机制,实现了体内养分的高效利用,有效地维持了植物的生产力,提高了植物在生境中的竞争力[9]。一些 P 高效利用植物拥有较高的 P 利用率,这也是应对低 P 逆境的策略之一[34]。在低 P 胁迫下,当植物根系在介质中无法获得充足的养分供应时,会调节体内各器官的养分含量,使 P 素再分配,以发挥各个器官的最大作用提高 P 的利用率[18]。Rao 等[35]的研究发现,植物能改变在不同器官的 P 含量以抵抗低 P 逆境,并能将更多的 P 分配到地上部分来提高 P 的利用率。与前人研究一致,本研究中 P 高效利用杉木 M1、M4 分别通过不同的策略来适应低 P 胁迫,其中,M1 主要通过加快 P 养分循环利用的途径增加植株地上部正常生长所需 P 养分,P 高效利用杉木 M4 则主要通过根系增生,增加对介质中 P 养分的吸收,以供地上部生长所需。

4　结论

对不同 P 利用效率杉木的生长量比较分析可见,低 P 胁迫对 M24 地上部分的生长影响大于 P 高效利用效率杉木 M1 与 M4。其中,低 P 胁迫下 M1 的地上部分生长量高于 M4,M4 的根系增生能力优于 M1。从根尖解剖学角度分析可见,M1 的输导组织较 M4 与 M24 发达,其运输 P 养分能力更强,而 M4 的 P 养分吸收能力高于 M1 与 M24。从干物质及 P 养分的分配规律看,因 M4 的根系增生能力强,对应的,M4 在整个处理过程中均表现为低 P 处理的根冠比大于正常供 P,相对于 M1 与 M24,M4 把更多的物质分配到根系。结合 P 养分的分配规律可见,P 高效利用杉木 M1 与 M4 根系中的 P 含量随着处理时间的延长表现为增加趋势,以供地上部生长所需。通过相关性分析也同样证明,低 P 胁迫条件下,M1 的根结构指标变化显著影响根系 P 含量,M4 的根系 P 含量则与根结构变化及根系增生呈显著或极显著正相关关系。综上可见,P 高效利用杉木比 P 利用效率一般的杉木对低 P 的耐受能力更强,且通过不同的策略适应低 P 胁迫,其中,M1 主要通过加快 P 养分循环利用的途径增加植株地上部正常生长所需 P 养分,M4 则主要通过根系增生,增加对介质中 P 养分的吸收,以供地上部生长所需。

参考文献:

[1] HOU X,TIGABU M,ZHANG Y,*et al*. Root plasticity,whole plant biomass,and nutrient accumulation of *Neyraudia reynaudiana* in response to heterogeneous phosphorus supply[J]. Journal of Soils and Sediments,2017,17(1):172-180.

[2] AMADE M M,AUKE P J,PAUL L J. Phene synergism between root hair length and basal root growth angle for phosphorus acquisition. [J]. Plant physiology,2015,167(4):1430-1439.

[3] WU P,MA X,TIGABU M,*et al*. Root morphological plasticity and biomass production of two Chinese fir clones with high phosphorus efficiency under low phosphorus stress[J]. Canadian Journal of Forest Research,2011,41(2):228-234.

[4] ZHANG H,UDDIN M S,ZOU C,*et al*. Meta-analysis and candidate gene mining of low-phosphorus tolerance in maize[J]. Journal of Integrative Plant Biology,2014,56(3):262-270.

[5] XIANHUA Z,DAN W,PENGFEI W,*et al*. Strategies of organic acid production and exudation in response to low-phosphorus stress in Chinese fir genotypes differing in phosphorus-use efficiencies[J]. Trees,2018,32(3):897-912.

[6] 罗佳,候银莹,程军回,等. 低磷胁迫下不同磷效率基因型棉花的根系形态特征[J]. 中国农业科学,2016,49(12):2280-2289.

[7] 沈宏,施卫明,王校常,等. 不同作物对低磷胁迫的适应机理研究[J]. 植物营养与肥料学报,2001,7(2):172-177.
SHEN H,SHI W M,WANG X C,*et al*. Study on adaptation mechanisms of different crops to low phosphorus stress[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science,2001,7(2):172-177. (in Chinese)

[8] 吴鹏飞. P 高效利用杉木无性系适应环境磷胁迫的机制研究[D]. 福州:福建农林大学,2009.

[9] 吴鹏飞,马祥庆. 植物养分高效利用机制研究进展[J]. 生态学报,2009,29(1):427-437.
WU P F,MA X Q. Research advances in the mechanisms of high nutrient use efficiency in plants[J]. Acta Ecologica Sinica,

2009,29(1):427-437. (in Chinese)

[10] 杨青,张一,周志春,等. 异质低磷胁迫下马尾松家系根构型和磷效率的遗传变异[J]. 植物生态学报,2011,35(12):1226-1235.
YANG Q,ZHANG Y,ZHOU Z C,*et al*. Genetic variation in root architecture and phosphorus efficiency in response to heterogeneous phosphorus deficiency in *Pinus massoniana* families[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2011,35(12):1226-1235. (in Chinese)

[11] 刘灵,廖红,王秀荣,等. 不同根构型大豆对低磷的适应性变化及其与磷效率的关系[J]. 中国农业科学,2008,41(4):1089-1099.

[12] 陈海英,余海英,陈光登,等. 低磷胁迫下磷高效基因型大麦的根系形态特征[J]. 应用生态学报,2015,26(10):3020-3026.
CHEN H Y,YU H Y,CHEN G D,*et al*. Root morphological characteristics of barley genotype with high phosphorus efficiency under phosphorus stress[J]. The Journal of Applied Ecology,2015,26(10):3020-3026. (in Chinese)

[13] 龚丝雨,梁喜欢,杨帅强,等. 低磷胁迫对不同磷效率基因型烟草苗期生长及生理特征的影响[J]. 核农学报,2019,33(6):1217-1224.
GONG S Y,LIANG X H,YANG S Q,*et al*. Effect on growth and physiological characteristics of tobacco genotypes with different pefficiency at seedling stage under low-phosphorus stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences,2019,33(6):1217-1224. (in Chinese)

[14] 陈春霞,胡延玉,倪苏,等. 5 个马铃薯品种组培幼苗的磷效率差异研究[J]. 中国马铃薯,2008,22(6):332-336.

[15] 张芳,艾昊,王丹凤,等. 磷转运蛋白 OsPT6 在水稻武育粳 7 号苗期磷素吸收利用中的作用[J]. 中国水稻科学,2014,28(1):1-8.

[16] 杨明号,何进,刘鸿雁. 大豆低磷适应策略研究进展[J]. 山地农业生物学报,2019,38(1):68-73.
YANG M H,HE J,LIU H Y. Research advances on adaptation strategies of soybean under low phosphorus conditions [J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology,2019,38(1):68-73. (in Chinese)

[17] 杨春婷,张永清,董璐,等. 不同基因型苦荞幼苗对低磷胁迫的响应[J]. 植物科学学报,2018,36(6):859-867.

[18] 汪攀. 低磷胁迫下杉木根系形成通气组织与磷利用效率的关系研究[D]. 福州:福建农林大学,2015.

[19] ZOU X,WU P,CHEN N,*et al*. Chinese fir root response to spatial and temporal heterogeneity of phosphorus availability in the soil[J]. Canadian Journal of Forest Research,2015,45(4):402-410. (in Chinese)

[20] 陈思同,邹显花,蔡一冰,等. 基于^{32}P 示踪的不同供磷环境杉木幼苗磷的分配规律分析[J]. 植物生态学报,2018,42(11):1103-1112.
CHEN S T,ZOU X H,CAI Y B,*et al*. Phosphorus distribution inside Chinese fir seedlings under different P supplies based on ^{32}P tracer[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2018,42(11):1103-1112. (in Chinese)

[21] 盛炜彤,范少辉等著. 杉木人工林长期生产力保持机制研究[M]. 北京:科学出版社,2005:251.

[22] 国家林业局发布. 中华人民共和国林业行业标准森林土壤分析方法[M]. 北京:中国标准出版社,2000:334.

[23] 董秋平,赵恢,张小芳,等. 低磷胁迫下不同野生大豆的形态和生理响应差异[J]. 江苏农业科学,2017,45(9):79-83.

[24] LI K,XU Z,ZHANG K,*et al*. Efficient production and characterization for maize inbred lines with low-phosphorus tolerance[J]. Plant Science,2007,172(2):255-264.

[25] OSMONT K S,SIBOUT R,HARDTKE C S. Hidden branches:developments in root system architecture. [J]. Annual review of plant biology,2007,58(1):93-113.

[26] 梁思明. 低磷胁迫下植物的形态响应研究进展[J]. 现代化农业,2019(8):28-30.

[27] 季萌萌,许海港,彭玲,等. 低磷胁迫下五种苹果砧木的磷吸收与利用特性[J]. 植物营养与肥料学报,2014,20(4):974-980.
JI M M,XU H G,PENG L,*et al*. Characteristics of phosphorus absorption and utilization in five apple rootstocks under low phosphorus stress[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer,2014,20(4):974-980. (in Chinese)

[28] HERNÁNDEZ G,RAMÍREZ M,VALDÉS-LÓPEZ O,*et al*. Phosphorus stress in common bean:root transcript and metabolic responses[J]. Plant Physiology,2007,144(2):752-767.

[29] RAMAEKERS L,REMANS R,RAO I M,*et al*. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants [J]. Field Crops Research,2010,117(2-3):169-176.

[30] 邢素芝,张平,周毅,等. 低磷胁迫下氮素形态对玉米苗期生物学性状、花青苷含量及糖含量的影响[J]. 热带作物学报,2013,34(2):254-258.
XING S Z,ZHANG P,ZHOU Y,*et al*. Effects of nitrogen forms on sugar metabolism and anthocyanin content under phosphorus stress in maize seedling[J]. Chinese Journal of Tropical Crops,2013,34(2):254-258. (in Chinese)

[31] 谢璐. 甘蔗高效吸收利用磷的根系形态及构型机理初探[D]. 南宁:广西大学,2019.

[32] 高成杰,崔凯,张春华,等. 干旱胁迫对不同种源云南松幼苗生物量与根系形态的影响[J]. 西北林学院学报,2020,35(3):9-16.
GAO C J,CUI K,ZHANG C H,*et al*. Effects of drought stress on biomass and root morphology of *Pinus yunnanensis* seedlings from different provenances[J]. Journal of Northwest Forestry University,2020,35(3):9-16. (in Chinese)

[33] 明凤,米国华,张福锁,等. 水稻对低磷反应的基因型差异及其生理适应机制的初步研究[J]. 应用与环境生物学报,2000,6(2):138-141.
MING F,MI G H,ZHANG F S,*et al*. Studies on varietal difference of rice in reponse to low-P stress and its physiological adaptive mechanism[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology,2000,6(2):138-141. (in Chinese)

[34] PENG Z,LI C. Transport and partitioning of phosphorus in wheat as affected by P withdrawal during flag-leaf expansion [J]. Plant and Soil,2005,268(1):1-11.

[35] RAO I M,TERRY N. Leaf phosphate status,photosynthesis,and carbon partitioning in sugar beet:I. changes in growth,gas exchange,and calvin cycle enzymes[J]. Plant Physiology,1989,107:814-819.