

在控制条件下云南松幼苗根系对低磷胁迫的响应

戴开结^{1,2}, 沈有信^{1,3*}, 周文君¹, 邓 云⁴, 刘文耀¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223; 2. 中南林学院, 湖南 长沙 410004;

3. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 4. 云南大学生命科学院, 云南 昆明 650091)

摘要:磷是控制生命过程的重要元素, 植物在生长过程中需要大量的磷, 低磷常导致一些植物发生适应性变化。云南松(*Pinus yunnanensis* Franch.) 以云南高原为起源和分布中心, 其对低磷土壤环境表现出了很强的适应能力, 广泛分布并正常生长于贫瘠的低磷红壤上, 研究云南松对低磷环境的适应机制, 对人类探索高效利用有限的磷素资源的方法具有现实意义。本实验通过对不同磷处理水平下培养的云南松幼苗根系生物量和根冠比等的研究, 分析了云南松幼苗根系对低磷胁迫的响应。实验所用云南松种子采集自云南省通海县秀山森林公园内的健壮云南松林。结果表明: 当磷浓度下降到 0.5mmol/L 时, 云南松幼苗主根长度开始随磷浓度的降低而增加, 根冠比随磷浓度的降低而增大, 而侧根发生数没有随磷浓度的降低而显示出显著的增减规律, 根系生物量也没有随磷浓度的降低而呈现出有规律的增减, 根系生物量始终保持在一定的水平。进一步的分析表明: 低磷胁迫下, 云南松幼苗保证了物质分配对根的优先地位, 以维持其根的生物量在一定水平, 进而维持整个生命; 云南松幼苗主要是靠主根长度的增加而不是靠侧根数量的增加来适应低磷环境。

关键词:云南松; 根系形态; 低磷胁迫; 响应

文章编号:1000-0933(2005)09-2423-04 **中图分类号:**Q143, Q945, Q948 **文献标识码:**A

Mechanism of *Pinus yunnanensis* seedlings root response to phosphorus deficiency under controlled conditions

DAI Kai-Jie^{1,2}, SHEN You-Xin^{1,3}, ZHOU Wen-Jun¹, DENG Yun⁴, LIU Wen-Yao¹ (1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming, Yunnan 650223 China; 2. Central South Forestry University, Changsha, Hu'nan 410004 China; 3. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039 China; 4. School of Life sciences, Yunnan university, Kunming, Yunnan 650091 China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(9): 2423~2426.

Abstract: Phosphorus is an important element that controls the process of plant life, especially during its growth phase. Low-phosphorus in the soil usually leads to adaptive changes to plants. Yunnan Plateau, being origin and its distribution range, *Pinus yunnanensis* Franch. reflects great capability of adapting to low-phosphorus red soil. Therefore, to study such mechanism of adaptation towards low-phosphorus becomes an important reason to understand basic resource utilization. Present study was to analyze root response of seedlings (*Pinus yunnanensis* Franch.) to various phosphorus levels looking at the root morphological characters, like biomass and root/shoot ratio. The test results showed that both the length of taproots and the root/shoot ratio increased as phosphorus supply decreased to 0.5mmol/L. However, the number of lateral roots and the biomass did not show any particular change. Further analysis indicated that, under phosphorus deficiency, growth continues maintaining root biomass by assuring dry matter allocation to the roots. Conclusively, such an adaptation by the seedlings does not depend on its number of lateral roots, rather on the increment of taproot's length.

Key words: *Pinus yunnanensis* Franch.; root morphology; phosphorus deficiency; response

基金项目:云南省自然科学基金资助项目(2002c0069m)

收稿日期:2005-03-08; **修订日期:**2005-07-02

作者简介:戴开结(1966~), 男, 博士生, 副研究员, 主要从事林木育种和土壤生态学研究. E-mail: dkj@xtbg.ac.cn

* 通信作者 Author for correspondence. E-mail: yxshen@xtbg.ac.cn

Foundation item: Natural Science Foundation of Yunnan Province (No. 2002c0069m)

Received date: 2005-03-08; **Accepted date:** 2005-07-02

Biography: DAI Kai-Jie, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in soil ecology. E-mail: dkj@xtbg.ac.cn

磷是控制生命过程的重要元素,植物在生长过程中需要大量的磷。但是由于磷具有极易被固定的特性,因此土壤中磷的有效性常常很低,尤其在热带和亚热带地区,土壤缺磷更加严重^[1,2]。植物根系形态构型特征在低磷条件下的适应性变化可能是植物有效吸收和利用土壤磷的特异性机理^[3,4],例如,低磷条件下,菜豆的整个根系变浅,以利于根系对土壤表层磷的吸收^[5],而根毛长度和根毛数量的增加则是某些植物对缺磷胁迫的适应性反应之一^[6],缺磷还导致植物光合产物分配的变化,使根冠比增加^[7]。近年来,有关植物根系适应低磷环境和有效利用土壤磷素资源的研究已成为热点^[8~12],人类试图通过这些研究,探询植物对磷营养胁迫的抗性机理,进而发掘植物本身的潜力,寻找出能高效利用土壤磷或难溶性磷的方法。

云南松(*Pinus yunnanensis*)对低磷土壤环境有很强的适应能力,广泛分布并正常生长于贫瘠的低磷红壤上^[13,14],是荒山造林的先锋树种和重要的用材树种,我国西南地区广泛用于人工造林。关于云南松根系对低磷环境响应的研究尚见报道不多,本研究通过不同磷浓度下的幼苗培养,探询云南松幼苗根系对低磷环境的适应性变化,以期对云南松的低磷适应对策有所揭示。

1 材料与方法

在云南省通海县秀山森林公园内,采集健壮云南松林的成熟种子。将种子在洗净的砂中萌发成苗,之后将两周龄的幼苗移入分别装有不同磷处理水平培养液的培养皿中进行培养,共设置 9 个磷处理水平,每个处理 5 次重复,每个重复(每皿)植 4 株小苗,6 个月后进行观测、分析。

除磷浓度差异外,保持其它处理条件相同,也就是在微量元素和其它大量元素相同的条件下,比较磷元素的影响。所使用的培养液母液配方为大量元素(g/L):KNO₃ 0.51;Ca(NO₃)₂·4H₂O 1.18;MgSO₄·7H₂O 0.49;KCl 0.075。微量元素(mg/L):H₂BO₃ 2.86;CuSO₄·5H₂O 0.08;ZnSO₄·7H₂O 0.22;MnCl₂·4H₂O 1.81;H₂MoO₄ 0.05;Fe-EDTA 20。磷使用 NaH₂PO₃,培养时,在培养液中加入各处理需要的磷后,其培养液 pH 值都在 6 左右,培养液每 5d 更换 1 次。各处理磷浓度见表 1。

取出皿中幼苗,洗净,用直尺测量主根长度,侧根数用计数器计数。以皿为单位将根、冠分别合并,烘干称重,计算根冠比。

表 1 云南松幼苗低磷胁迫实验的磷含量

Table 1 P content of the test on *Pinus yunnanensis* seedlings under phosphorus deficiency

处理 Treatment	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₆	T ₇	T ₈ (无磷) (NO-P)	T ₉ (空白)* (CK)
P 含量 P content (mmol/L)	2.00000	0.50000	0.12500	0.03125	0.00781	0.00195	0.00049	0.00000	0.00000

* 无培养液 Cultivating solution

2 结果与分析

2.1 不同磷处理水平下云南松幼苗根系形态构型特征的变化

从图 1 可以看出,从 T₂(0.5mmol/L 磷浓度)开始,云南松幼苗的主根长度随培养液磷浓度的降低而增加,T₃、T₄、T₅、T₆、T₇ 处理的主根长度分别比 T₂ 的主根长度增加 11.51%、26.77%、38.29%、47.01%和 85.24%,T₈(无磷)和 T₉(空白)则更是分别增加了 172.87%和 176.57%。方差分析结果表明,处理间主根长度的差异极为显著($F=21.322^{**}$, $p<0.001$)。

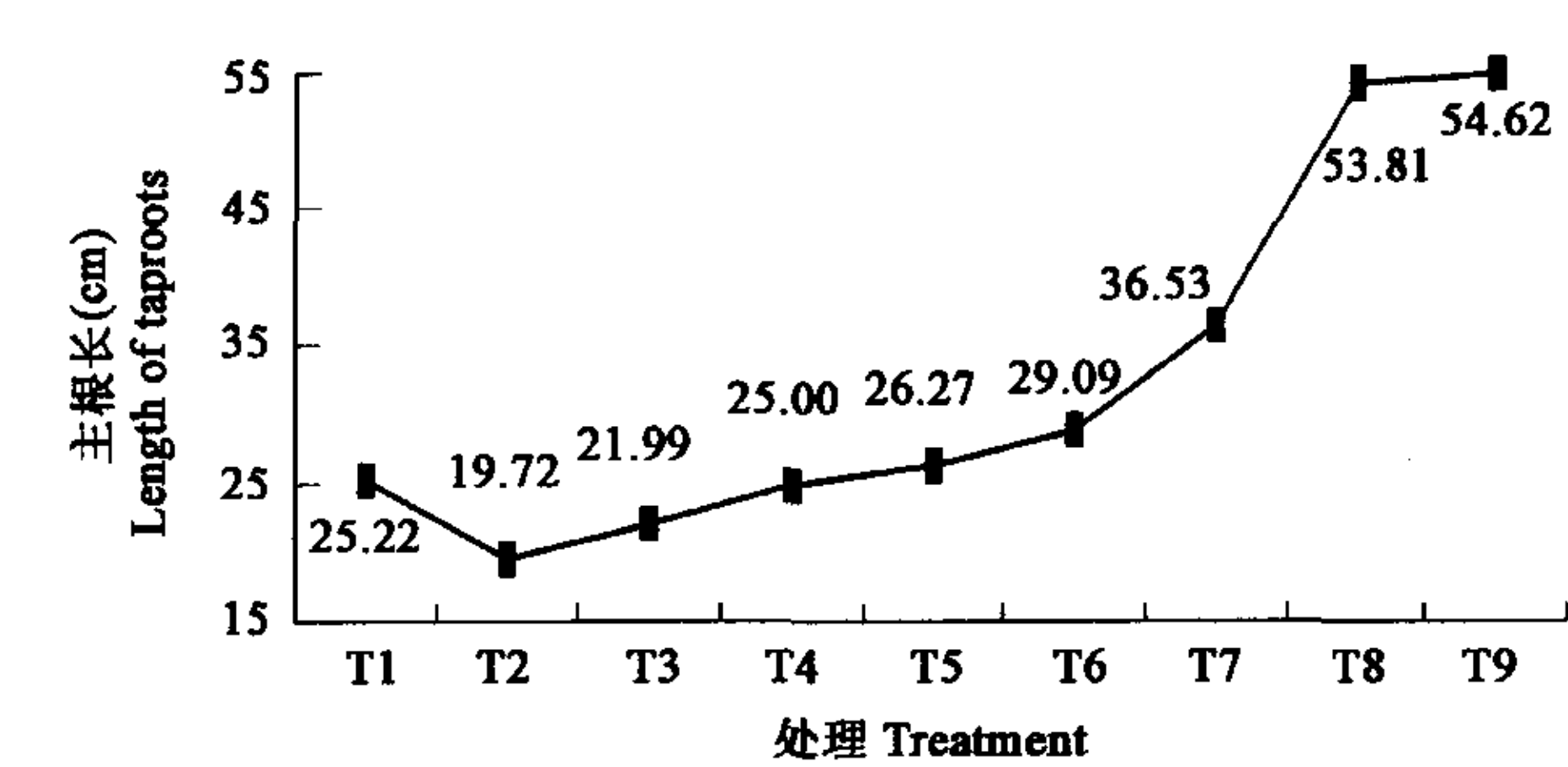


图 1 不同磷处理水平下云南松幼苗主根长度变化曲线图
Fig. 1 Length of taproot of *Pinus yunnanensis*' seedlings under different phosphorus supplies

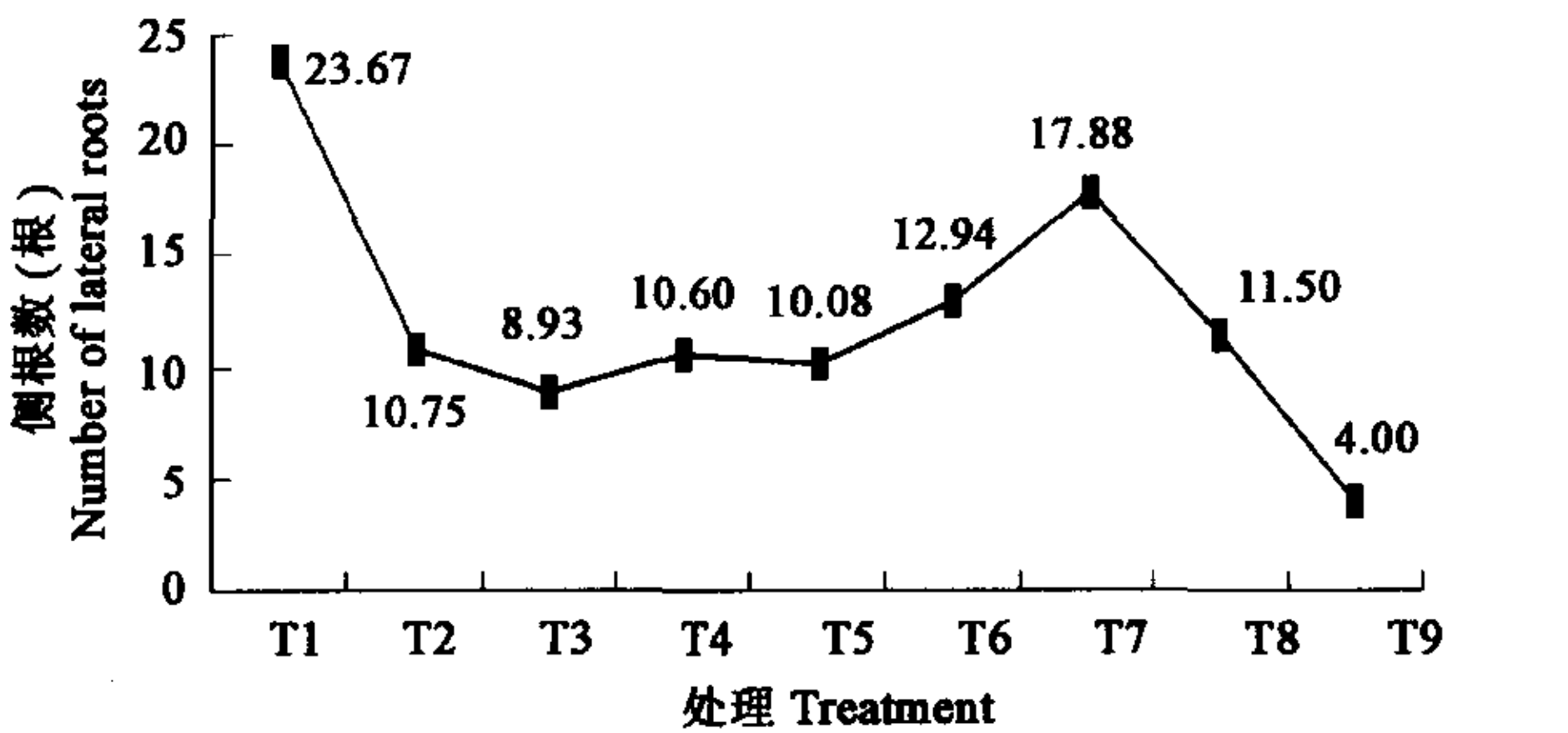


图 2 不同磷处理水平下云南松幼苗侧根发生数
Fig. 2 Number or lateral roots of *Pinus yunnanensis* seedlings under differentphosphorus supplies

而云南松幼苗侧根发生数却没有随培养液磷浓度变化而呈现出显著的增减规律(图 2)。本实验中,以 T₁ 和 T₇ 的侧根发生数为多,分别达到 23.67 根和 17.88 根,而 T₂、T₃ 和 T₄ 等的侧根发生数较少,只有 10 根左右,T₉(空白)处理的侧根发生数最少,平均只有 4 根。SPSS 软件二元定序变量非参数相关分析表明,云南松幼苗侧根发生数与培养液磷浓度之间没有相关性,二者间相关系数的绝对值远远小于 0.3(Kendall's tau-b 相关系数 $|r|=0.086$, $P=0.208$;Spearman's rho 相关系数 $|r|=0.120$,

$P=0.207$)。

2.2 不同磷处理水平下云南松幼苗的根系生物量

表 2 的资料表明,在有磷供应的全部 7 个处理中,磷浓度从 2mmol/L 降到 0.0005mmol/L 以下,降低了 4000 多倍,但根系鲜重保持在 0.788~1.026g/株之间,干重保持在 0.168~0.238g/株之间,根重在处理间没有清晰的增减趋势。也就是说,在本实验范围内,云南松幼苗根系生物量并没有随培养液磷浓度的降低而呈现出有规律的增减,有磷供应的 7 个不同处理间根系生物量的差异不明显($F_{\text{根鲜重}}=0.378, P_{\text{根鲜重}}=0.887; F_{\text{根干重}}=1.057, P_{\text{根干重}}=0.412$),根系生物量基本保持在一定的水平(图 3)。只有在无磷(T_8)和空白(T_9)两个处理里,根系生物量才出现明显减小($F_{\text{根鲜重}}=2.581, P_{\text{根鲜重}}=0.027; F_{\text{根干重}}=3.083, P_{\text{根干重}}=0.011$),这也说明云南松幼苗根系对磷的忍耐不是无限的。

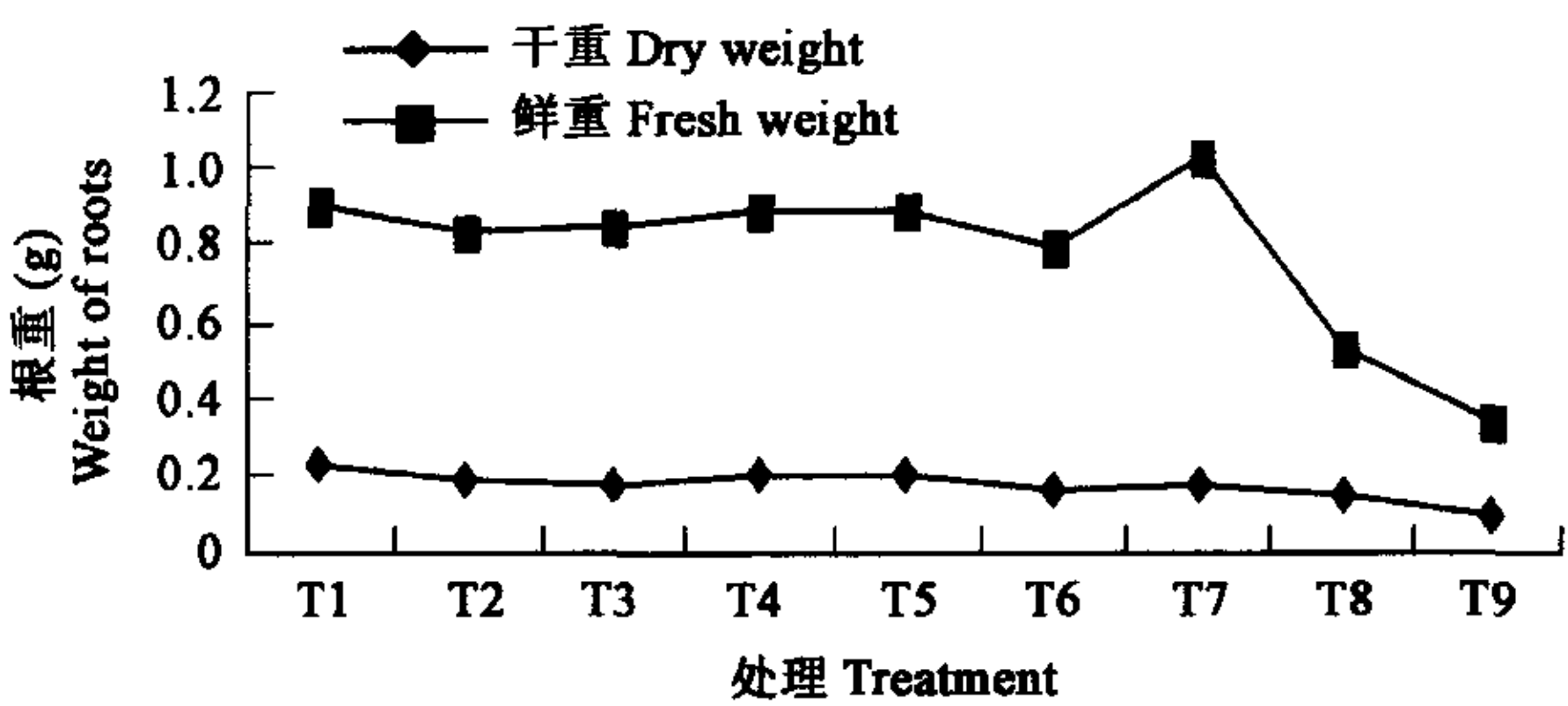


图 3 不同磷处理水平下云南松幼苗根重

Fig. 3 the weight of roots of *Pinus yunnanensis* seedlings under different phosphorus supplies

2.3 不同磷处理水平下云南松幼苗的根冠比

表 2 以根冠比最低的处理即 T_2 为基础,得出其它处理相对于 T_2 根冠比增加的百分数。可以看出,从 0.5mmol/L 磷浓度开始,云南松幼苗根冠比随培养液磷浓度的降低而增加,磷浓度越低,根冠比增加的幅度越大,鲜重根冠比与干重根冠比呈现了一致的增加趋势, T_8 (无磷)和 T_9 (空白)处理的根冠比已经是 T_2 处理的 4~5 倍。进一步的分析结果表明,处理间鲜重根冠比的差异极为显著($F=38.429^{**}, p<0.001$),干重根冠比的差异也极为显著($F=10.529^{**}, p<0.001$),鲜重根冠比与干重根冠比的变化趋势高度一致(Pearson 相关系数 $r_{0.01}=0.845^{**}$)。

表 2 不同磷处理水平下云南松幼苗的生物量和根冠比

Table 2 biomass and root/shoot ratio of *Pinus yunnanensis* seedlings under different phosphorus supplies

处理 Treatment	根鲜重 Fresh weight of root (g/ind.)	茎叶鲜重 Fresh weight of shoot (g/ind.)	根干重 Dry weight of root (g/ind.)	茎叶干重 Dry weight of shoot (g/ind.)	鲜重根冠比 Fresh root/ shoot ratio	干重根冠比 Dry root/ shoot ratio	鲜重根冠比增 长百分数 Increase of fresh root/ shoot ratio(%)	干重根冠比增 长百分数 Increase of dryroot/shoot ratio(%)
T1	0.902	4.721	0.238	1.212	0.191	0.196	3.24	16.77
T2	0.833	4.501	0.188	1.116	0.185	0.168	0.00	0.00
T3	0.842	3.988	0.184	1.063	0.211	0.173	14.05	2.98
T4	0.889	3.698	0.208	1.031	0.240	0.202	29.73	20.24
T5	0.885	3.020	0.210	0.825	0.293	0.255	58.38	51.79
T6	0.788	2.187	0.168	0.655	0.360	0.256	94.59	52.38
T7	1.026	2.147	0.183	0.648	0.478	0.282	152.97	67.86
T8	0.538	0.588	0.151	0.227	0.915	0.665	389.19	295.83
T9	0.336	0.328	0.094	0.094	1.024	1.000	453.51	495.24

3 讨论

植物根系的形态与空间分布受遗传系统与土壤环境因子的共同影响,具有很高的可塑性^[15],根系发育是植物内部遗传系统和外部生物与非生物因素共同作用的结果^[16]。已有研究表明,低磷胁迫下,植物根系会发生适应性改变,包括根变细、变长、侧根与根毛的数量和长度增加以及簇生根的产生等,但不同植物对低磷胁迫的反应不同,例如,低磷能诱导菜豆主根上侧根的生长而抑制基根上侧根的生长,从而增加分布在土壤表层的总根长和吸收面积,在低磷胁迫下,菜豆的整个根系变浅,以利于根系对土壤表层磷的吸收^[5];低磷胁迫能诱导白羽扇豆形成一种特殊的簇生根(Proteoid),显著提高了磷吸收效率^[17]。李海波等的研究表明,低磷对水稻的侧根发生发育具有明显的诱导作用^[9],李锋等的实验结果也表明,耐低磷水稻品种的侧根长、侧根数及侧根密度在低磷条件下均明显增加^[7]。而在本实验中,低磷胁迫下的云南松幼苗侧根发生数没有随培养液磷浓度的变化而呈现出显著的增减规律,低磷胁迫下的云南松幼苗主要是靠主根长度的增加而不是靠侧根数量的增加来适应低磷环境。

已有研究还表明,低磷胁迫还会引起植物根系与茎叶之间物质分配比例的变化,从而导致根/冠比的增加。例如,低磷胁迫下耐低磷水稻品种光合同化物向地下部分分配的比率提高,从而使根冠比增加^[7];Håkan Wallander 等的研究表明,只供应磷灰石(Apatite)和不供应磷的樟子松(*Pinus sylvestris*)幼苗的冠根比(0.3~0.7)显著比理想条件下的樟子松幼苗的冠根比(1.0)小^[18,19],即只供应磷灰石或不供应磷时,樟子松幼苗的根冠比增加。本实验也表明,从 T_2 处理开始,云南松幼苗根冠比随培养液磷浓度的降低而显著增加。但同时,还可以从表 2 和图 3 看出,随着磷浓度的降低,虽然云南松幼苗茎叶生物量也在呈规律地

递减,最低的茎叶生物量与最高的茎叶生物量之间相差近 13 倍,但根系生物量却不随磷浓度的降低而增减而是基本保持在一定的水平。也就是说,低磷胁迫下,云南松幼苗的根冠比明显增加,保证了物质分配对根的优先地位,以维持其根的生物量在一定的水平来维持整个生命。

低磷胁迫能使根/冠比增加被认为是植物耐低磷胁迫的机制之一,其中存在两种观点:一种认为低磷相对促进根系生长,是植物适应贫瘠土壤的主动反应;而另一种认为是由于低磷条件下地上部生长速率下降比根系生长速率下降更明显所致,是植物对磷贫瘠的一种被动反应^[20]。例如,不同水稻品种根/冠比增加的机理不同,耐低磷品种大粒稻和莲塘早 3 号由于适应低磷胁迫而向地下部转运更多的碳水化合物而促进根系生长,使根/冠比增加,低磷敏感品种沪占七和新三百的地上部和地下部均受到抑制,而地下部受抑制的程度更小,从而使根/冠比亦有所增加^[7]。而在本低磷胁迫实验中,虽然云南松幼苗茎叶生物量随磷浓度的降低而递减,但在有磷供应范围内,根系生物量却始终维持在一定的水平,而幼苗主根长度随磷浓度降低而出现的生长却非常明显。因此,云南松幼苗对低磷胁迫的响应是主动的。

References:

- [1] Zou X. Plant and biogeochemical cycle of phosphorus. In: Zhang F S ed. *New research development on soil and plant nutrient* (Vol 3). Beijing: Chinese Agriculture Press, 1995. 170~184.
- [2] Zhang F S ed. *Environment menace and plant nutrient at rhizosphere*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1998. 42~50.
- [3] Lynch J P. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol*, 1995, **109**: 7~13.
- [4] Bonser A, Lynch J P, Snapp S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. *New Phytol.*, 1996, **132**: 281~288.
- [5] Liao H, Yan X L. Adaptive changes and genotypic variation for root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **42**(2): 158~163.
- [6] Fohse D, Claassen N, Jungk A. Phosphorus efficiency of plants I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant and Soil*, 1998, **210**: 101~109.
- [7] Li F, Pan X H, Liu S Y, et al. Effect of phosphorus deficiency stress on root morphology and nutrient absorption. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, **30**(5): 438~442.
- [8] Bertrand I. Dynamics of phosphorus in the rhizosphere of maize and rape grown on synthetic, phosphated calcite and goethite. *Plant and Soil*, 1999, **211**(1): 111~119.
- [9] Li H B, Xia M, Wu P. Effect of phosphorus deficiency stress on rice lateral root growth and nutrient absorption. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **43**(11): 1154~1160.
- [10] Frank W Smith. Sulphur and phosphorus transport systems in plants. *Plant and soil*, 2001, **232**(1): 109~118.
- [11] Gyaneshwar P, Naresh Kumar G, Parekh L J, et al. Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. *Plant and Soil*, 2002, **245**(1): 83~93.
- [12] CHEN Y L, GUO Y Q, HAN S J, et al. Effect of root derived organic acids on the activation of nutrients in the rhizosphere soil. *Journal of Forestry Research*, 2002, **13**(2): 115~118.
- [13] Wang W F. *Yunnan Soil*. Kunming: Yunnan Science Press, 1996. 228~260, 420~429.
- [14] Wu Z Y. *Yunnan vegetation*. Beijing: Science Press, 1987. 417~419.
- [15] Robinson D. The response of plant to nonuniform supplies of nutrient. *New Phytol*, 1994, **127**: 635~647.
- [16] Schiefelbein J W, Benfy P N. The development of plant root: New approaches to underground problem. *Plant Cell*, 1991, **3**: 1147~1154.
- [17] Brewster J, Bhat K, Nye P. The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics IV. The growth and uptake of rape in solution of different phosphorus concentrations. *Plant and Soil*, 1976, **44**: 279~293.
- [18] Wallander H. Apatite as a P source in mycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* seedlings. *Plant and Soil*, 1997, **196**(1): 123~131.
- [19] Wallander H. Uptake of P from apatite by *Pinus sylvestris* seedlings colonised by different ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 2000, **218**(1): 249~256.
- [20] Ouyang Y S, Yu J H, Jiang T H. Study on response of forage grass of gramineae to low concentration phosphorus. *Pratacultural Science*, 1995, **12**(3): 53~59.

参考文献:

- [1] Zou X. 植物与磷的生物地球化学循环. 张福锁主编: 土壤与植物营养研究新动态(第 3 卷). 北京: 中国农业出版社, 1995. 170~184.
- [2] 张福锁. 环境胁迫与植物根际营养. 北京: 中国农业出版社, 1998. 42~50.
- [5] 廖红, 严小龙. 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异. 植物学报, 2000, **42**(2): 158~163.
- [7] 李锋, 潘晓华, 刘水英, 等. 低磷胁迫对不同水稻品种根系形态和养分吸收的影响. 作物学报, 2004, **30**(5): 438~442.
- [9] 李海波, 夏铭, 吴平. 低磷胁迫对水稻苗期侧根生长及养分吸收的影响. 植物学报, 2001, **43**(11): 1154~1160.
- [13] 王文富. 云南土壤. 昆明: 云南科学出版社, 1996. 228~260, 420~429.
- [14] 吴征镒. 云南植被. 北京: 科学出版社, 1987. 417~419.
- [20] 欧阳延生, 余继红, 张芸兰, 等. 禾本科牧草对低磷反应的研究. 草业科学, 1995, **12**(3): 53~59.