

文章编号:1001-1498(2004)03-0272-07

低 P 胁迫对马尾松不同种源根系形态和干物质分配的影响

谢钰容¹, 周志春^{1*}, 金国庆¹, 陈跃², 宋振英²

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400;

2. 福建省南纸股份有限公司, 福建 南平 353000)

摘要:利用不同地区 5 个典型马尾松种源, 布置 3 种 P 水平的盆栽实验, 研究马尾松应对低 P 胁迫时根系形态和干物质分配特征的种源差异。结果表明, P 素胁迫的加重导致马尾松干物质积累量的下降和一些根系参数的减小, 但植株地下部分的干物质分配量和根系形态参数的相对值却显著增加。低 P 胁迫下, 种源间干物质积累量(包括植株各部分和总的积累量)和侧根数等根系参数差异显著。低 P 下干物质生产能力较强的福建武平种源对磷肥的敏感性较低, 广东信宜和浙江淳安种源次之, 类似于大田和水培实验结果。遗传相关分析揭示: 侧根发达、须根数量多的种源干物质生产能力强, 根体积、侧根数、侧根总长、须根总数等可作为筛选马尾松耐低 P 种源的有效指标。

关键词:马尾松; 种源; 低 P 胁迫; 根系形态; 干物质分配

中图分类号: S722 S791.248 **文献标识码:** A

P 素是土壤中有效性较差的矿质养分。农林业生产中常通过施用磷肥以提高生产力, 但磷肥施入土壤后大部分被土壤固定, 因此通过大量施用磷肥来增产并不是解决“P 遗传学缺乏”问题的根本措施。低 P 胁迫下, 植物为活化和有效吸收利用土壤 P 形成了各种不同的适应机制^[1]。已有研究表明, P 高效基因型可通过增加根长和减少根半径^[2]、增加根体积^[3]、根毛和侧根数量^[4,5]扩大根系与土壤的接触面, 从而提高根系对 P 的吸收机会, 这是植物从根系形态学上适应低 P 胁迫的重要应对机制。最典型的例子是白羽扇豆 (*Lupinus albus* L.) 在缺 P 石灰性土壤上形成特殊的簇生根^[6]。低 P 胁迫下, 植物根冠比增大, 光合产物较多地分配至地下部分以促进根系的生长, 对缺 P 逆境作出主动的适应性反应。早在 20 世纪 70 年代, 林木根系状况被认为是反映土壤生态性质的一种土壤特征而为各国造林学、森林生态学和森林土壤学工作者广泛重视。然而, 由于直接观察根的难度, 有关根系生长与植物营养关系的研究不多。如张彦东等^[7]发现, 落叶松 (*Larix gmelini* Rupr.) 幼苗在 P 胁迫条件下通过加大根的生长来增加 P 的吸收, 在缺 P 和只施 $AlPO_4$ 时幼苗根冠比均大于正常供 P 情况。

马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 是我国南方重要的乡土造林和工业原料树种。田间磷肥试验表明, 马尾松不同种源对磷肥的反应式样不同, 有些种源对施用磷肥反应敏感, 有些种源

收稿日期: 2003-07-16

基金项目: 国家自然科学基金(30070632)、浙江省自然科学基金(300206)、福建省科技厅重点项目(2001Z114)

作者简介: 谢钰容(1974—), 男, 福建上杭人, 硕士, 现为中国科学院遗传与发育生物学研究所博士研究生。

* 通讯作者

的敏感性较低^[8]。通过设计3种P水平的水培和土培试验,作者已从P素吸收动力学参数、根际有机酸分泌物和酸性磷酸酶活性等层面研究揭示了造成马尾松不同种源对低P胁迫反应差异的部分机理^[9-11]。本文侧重从苗木根系形态建成和干物质分配格局角度阐明马尾松应对低P胁迫的种源差异及相应机制。

1 材料与方方法

1.1 盆栽试验

盆栽试验基质为亚林所虎山的贫瘠缺P酸性红壤,其有机质含量为20.28 g kg⁻¹,全N、全K、全P含量分别为0.23、21.95、0.94 g kg⁻¹,水解N、有效K、有效P含量分别为60.03、50.60、1.87 mg kg⁻¹,pH值4.55^[9]。

供试材料包括浙江淳安、福建武平、江西崇义、广东信宜和广西岑溪共5个马尾松种源,这些种源分布在亚热带不同地理区域,对低P胁迫和磷肥的遗传反应存在显著差异^[8]。盆栽试验于2002年3月在本所按种源与磷肥两因素完全随机区组设计进行,设置低P(不施P, P₀)、中P(1.0 g(过磷酸钙) kg⁻¹, P₁)和高P(2.0 g(过磷酸钙) kg⁻¹, P₂)3种磷肥处理,3次重复,24盆小区。营养杯直径8 cm、高10 cm。试验用磷肥为浙江绍兴产,含P₂O₅ 124 g kg⁻¹。N、K等其他养分保持正常水平。盆栽试验苗移植成活后正常管理直至收获。

1.2 试验收获和测定

盆栽试验苗于2002年10月收获。不同P水平下每种源选取5株平均大小的苗木,量测苗高和主根长、侧根数、侧根长、须根数、须根密度、根体积等根系形态学参数,其中根体积用排水法测定^[12],须根密度以调查侧根3 cm根段内的须根数表示,并换算侧根总长中的须根数目作为须根总数。然后将幼苗分成根、茎、叶3部分,经105℃杀青30 min,79℃烘干至恒质量,测定各部分干物质质量,估算干物质积累量的根冠比。

1.3 数据处理与分析

用SAS统计软件的ANOVA程序按种源、磷肥水平进行两因素和单因素方差分析,以检验种源、磷肥效应。低P水平处理下马尾松种源苗木生长与根系性状的遗传相关系数采用SPQG软件估算。方差分析和遗传相关分析时侧根数和须根数经X^{-1/2}数据转换。

2 结果与分析

2.1 不同P水平处理下马尾松各种源的苗高生长

方差分析表明不同磷肥处理间马尾松各种源苗高生长差异显著($p < 0.0001$),随着P营养的改善,5个参试种源的苗高均有较大幅度的增长,表现出P营养对种源生长的强烈促进作用(表1),然而磷肥的促进作用因种源不同而异。中P与低P处理比较,广东信宜和广西岑溪种源的苗高生长对磷肥增加反应敏感,

表1 不同P水平下马尾松种源的苗高生长

种源	P ₀ /cm	P ₁		P ₂	
		cm	> P ₀ /%	cm	> P ₁ /%
浙江淳安	5.06	6.60	30.4	9.38	42.1
福建武平	7.40	10.00	35.1	14.30	43.0
江西崇义	6.14	8.46	37.8	9.90	17.0
广东信宜	6.26	10.88	73.8	11.84	8.8
广西岑溪	7.40	11.32	53.0	14.16	25.1

其苗高增长分别为73.8%和53.0%,福建武平和浙江淳安种源对磷肥的敏感性则相对较差。

高 P 与中 P 处理比较,广东信宜种源苗高生长的增幅很小,仅为 8.8%,相反,福建武平和浙江淳安种源苗高生长增幅较大,分别为 43.0%和 42.1%,这一结果与大田试验和水培试验有一定的出入。在已有的大田和水培实验中,观测到广东信宜和福建武平两种源对磷肥的敏感程度较低,而其它参试种源的敏感程度较高^[8,9]。

在低 P 胁迫下,马尾松各种源苗高生长差异大($p < 0.000 1$),其中以福建武平和广西岑溪种源表现最好,其苗高生长量最大(7.40 cm),广东信宜和江西崇义种源次之(分别为 6.26 cm 和 6.14 cm),而浙江淳安种源最小(5.06 cm),不及最高种源的 70%,说明在低 P 或缺 P 立地上通过科学选用适宜种源可显著地提高马尾松的生长量。

2.2 不同 P 水平处理下马尾松各种源的干物质积累和分配

两因素方差分析表明,马尾松苗木根、茎、叶及总的干物质积累量存在显著的种源效应($p = 0.007 \sim 0.062$)和磷肥效应($p < 0.000 1$)。表 2 给出了不同 P 水平处理下各种源干物质积累量及种源显著性差异的检验结果。结果表明,土壤 P 素水平的提高导致马尾松各种源干物质积累量的显著增加(39.5%~193.9%),但种源间干物质积累量的差异性却因 P 素水平不同而异。统计分析发现,低 P 胁迫下种源间苗木根、茎、叶和总干物质积累量存在显著差异,其中福建武平种源各部分的干物质生产能力最强。在中 P 和高 P 水平,虽然种源间干物质积累量的绝对值差异很大,如总干物质质量在最高和最低种源间相差 53.9%(中 P)和 36.0%(高 P),但种源间的差异未达到统计学上的显著水平。比较不同 P 水平下种源的干物质积累量还可以发现,福建武平种源干物质积累量对磷肥的敏感性较低,广东信宜和浙江淳安种源次之,这与水培试验结果大致相同^[9]。

表 2 不同 P 水平下马尾松种源的干物质积累量

P 水平	项目	干物质积累量/g					显著水平 (<i>p</i> 值)
		浙江淳安	福建武平	江西崇义	广东信宜	广西岑溪	
P ₀	根	0.088 b	0.123 a	0.060 b	0.061 b	0.057 b	0.001 0
	茎	0.027 b	0.048 a	0.038 ab	0.021 b	0.024 b	0.060 7
	叶	0.085 b	0.167 a	0.075 b	0.103 b	0.102 b	0.001 9
	总量	0.199 b	0.337 a	0.172 b	0.188 b	0.180 b	0.000 6
P ₁	根	0.130	0.134	0.144	0.091	0.114	0.471 4
	茎	0.036	0.087	0.055	0.070	0.074	0.243 5
	叶	0.141	0.253	0.203	0.196	0.180	0.307 8
	总量	0.308	0.474	0.403	0.362	0.367	0.430 5
P ₂	根	0.132	0.161	0.136	0.150	0.149	0.698 9
	茎	0.059	0.086	0.085	0.074	0.101	0.116 7
	叶	0.198	0.223	0.220	0.215	0.279	0.128 5
	总量	0.389	0.470	0.441	0.440	0.529	0.249 7

干物质积累的根冠比可具体地说明植株生产的干物质在地上部分和地下部分的分配情况。虽然马尾松根、茎、叶和总的干物质积累量随 P 水平的降低而减小,但其根冠比却因之而增高。高 P、中 P 和低 P 处理下各种源根冠比的平均值分别为 0.508、0.523 和 0.572,由高 P 至低 P 提高了 12.6%。根冠比的提高是植物应对低 P 胁迫的一种主动反应机制,但从图 1 可以看出,不同参试种源的根冠比存在着一定的差异。较之于高 P 水平,浙江淳安、广西岑溪和江西崇义种源在低 P 和中 P 水平下的根冠比较高,而福建武平和广东信宜两种源却未发现这一规律。

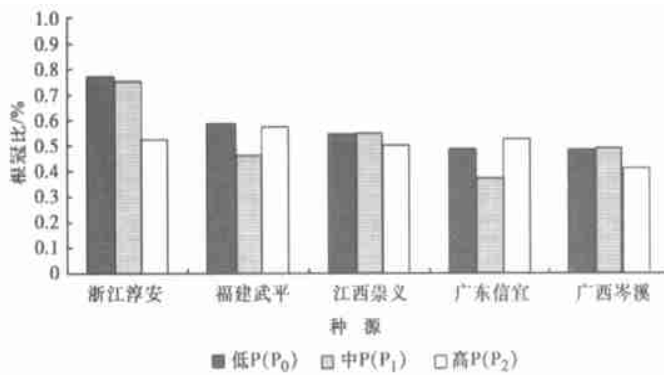


图 1 马尾松各种源在不同 P 水平下的干物质质量根冠比

2.3 不同 P 水平处理下马尾松各种源的根系形态特征

由于土壤中 P 素的移动性很小,植物根系形态特征对于其有效吸收利用土壤 P 具有决定性的作用。方差分析结果表明,不同 P 处理水平间马尾松根系形态参数(根体积、主根长、侧根长、侧根数、须根密度和须根总数)存在显著的差异($p = 0.001 \sim 0.0001$),随着土壤 P 水平的改善,盆栽苗根系长度和数量等指标的绝对值有所提高,然而与植株地上部、地下部或总的干物质积累量相比,这些根系形态学参数的相对值却显著下降。

不同 P 处理水平下 5 个参试种源根形态参数值及种源差异性列于表 3。比较分析发现,P 对种源根系形态参数差异的影响类似其对种源干物质积累量差异的影响,即在中 P 和高 P 水平时各种源间根系形态参数的绝对值差异较大,但在统计学上不显著;在低 P 水平下,除主根

表 3 不同 P 水平对马尾松各种源根系形态特征的影响

P 水平	种源	主根长/cm	侧根数/条	侧根总长/cm	平均侧根长/cm	根体积/cm ³	须根总数/条
P ₀	浙江淳安	20.54	14.8	115.86	7.80	0.492	579.0
	福建武平	19.04	14.4	129.72	9.18	0.796	555.8
	江西崇义	16.22	8.8	84.88	9.75	0.504	386.8
	广东信宜	23.60	11.4	88.50	7.77	0.458	403.8
	广西岑溪	22.80	9.6	75.18	7.92	0.444	399.0
	显著水平(<i>p</i> 值)	0.3097	0.0089	0.0191	0.1957	0.0051	0.0814
P ₁	浙江淳安	34.98	13.6	146.08	11.03	0.974	884.5
	福建武平	27.74	16.0	131.30	8.10	1.058	877.4
	江西崇义	41.84	12.0	139.14	11.78	0.994	826.0
	广东信宜	36.74	11.8	98.10	8.39	0.742	517.2
	广西岑溪	34.12	13.2	125.62	9.58	0.902	644.9
	显著水平(<i>p</i> 值)	0.4978	0.2948	0.4293	0.1048	0.4635	0.2786
P ₂	浙江淳安	31.20	16.0	187.94	13.75	0.850	1117.0
	福建武平	33.10	17.6	156.56	8.87	1.010	982.8
	江西崇义	33.24	21.4	187.58	8.79	0.994	1109.2
	广东信宜	67.54	17.0	150.20	8.73	1.140	740.8
	广西岑溪	27.50	18.2	180.68	10.23	0.944	731.6
	显著水平(<i>p</i> 值)	0.0014	0.5040	0.7569	0.4898	0.5977	0.0064

长和平均侧根长外,其它根系参数的种源差异都达到极显著水平,如福建武平种源的侧根总长达 129.72 cm,大于广西岑溪种源 72.5%。盆栽试验条件下种源间主根长和平均侧根长差异不显著,可能缘于育苗容器的限制,这两个指标不能真实反映大田情况。

2.4 低 P 条件下马尾松各种源生长与根系参数的相关

研究低 P 条件下苗高生长、干物质积累量与根系参数间的关系对于耐低 P 种质筛选和营养高效基因型选育意义重大。表 4 给出了低 P 胁迫下上述性状在种源水平的表型和遗传相关系数。低 P 水平下,马尾松苗木的总干物质积累量与根体积、侧根总长、侧根数和须根总数呈极显著的表型和遗传相关,侧根发达、须根数量多的种源其干物质生产能力强,这些指标可用于耐低 P 种质的筛选。盆栽条件下根冠比与总干物质积累量相关不显著,意味着根冠比这一指标在选种上作用不大。虽然马尾松主根长与其干物质积累量呈显著的负遗传相关,但因其主根生长受到育苗容器的限制,这种负相关关系较少实用价值。根据各种源苗高与根系参数的遗传相关,可以看出低 P 水平下根系发达的种源其苗高生长也较为突出,但未发现马尾松苗高生长与侧根总长间的显著遗传相关性。

表 4 低 P 水平下马尾松生长、干物质积累量与根系参数的表型(P)和遗传(G)相关

性状		根冠比	主根长	根体积	侧根总长	侧根数	须根总数
总干物质	G	0.174 8	- 0.455 4 *	0.936 0 **	0.881 0 **	0.635 1 **	0.801 4 **
	P	0.137 7	0.070 5	0.854 1 **	0.737 2 **	0.653 1 **	0.526 2 **
苗高	G	0.834 1 **	0.288 2	0.433 7 *	- 0.186 8	0.357 8 †	0.401 1 *
	P	0.430 8 †	0.048 5	0.422 1 *	0.020 8	0.057 2	0.018 0

注: +, *, ** 显著性概率分别为 0.10, 0.05 和 0.01。

3 结论与讨论

土壤中 P 的移动性很小,扩散距离仅有 1~2 mm,在高肥力土壤中的扩散速度仅为 $30 \mu\text{m} \cdot \text{h}^{-1}$,在缺 P 土壤中只有 $10 \mu\text{m} \cdot \text{h}^{-1}$ ^[13]。土壤养分需达到根表才能为植物吸收,养分距根系越近越易被吸收。对移动性差的 P,只有根系与土壤界面上的土体才能向植物提供营养^[14]。因此,根系粗细、长短、根毛和细根的数量及长度等根系形态学特征对植物吸收利用土壤 P 具有决定性的作用。Fohse 等^[15]发现,根的半径与 P 吸收效率呈反比,即使在根质量相同的情况下,根越细,P 吸收效率也越高。Anghinoni 等^[5]研究指出,缺 P 将导致根质量和根长的增加及根半径的减小,且随着缺 P 时间的延长,这种趋势愈加明显,认为这是植物对缺 P 的一种适应性机制。

基于已有研究基础^[8,9],本文选用对磷肥反应差异显著的 5 个马尾松种源开展磷肥盆栽实验,以研究不同 P 素水平下马尾松根系形态和干物质分配特征的种源差异,进一步揭示不同种源应对低 P 胁迫的适应机制。实验结果发现,P 素营养对马尾松生长具有强烈的促进作用。较之于低 P 水平,中 P 和高 P 水平下苗高生长分别增长了 46.5% 和 84.7%,这证实了生产上施用磷肥具有显著的增产效果。实验观察到马尾松各种源苗高生长对磷肥的反应式样差异很大。本文中马尾松种源苗高生长对磷肥增加的敏感性与大田和水培实验结果虽有一定的出入^[8,9],但以干物质积累作为测定指标,土培实验结果与大田和水培实验的结果则基本一致,福

建武平种源对P肥的反应敏感性较低,广东信宜和浙江种源次之,而广西岑溪和江西崇义种源则对P肥增加非常敏感。低P胁迫下,种源间干物质积累量(包括植株各部分和总的积累量)存在显著差异,其中以福建武平种源的干物质生产能力最强。随着P素的改善,虽然种源间干物质积累量的绝对值差异仍较大,但未达到统计学上的显著水平。

林木基因型间根系形态差异及与P素吸收和干物质积累关系的研究鲜有涉及。Theodorou等^[16]研究发现辐射松(*Pinus radiata* D. Don)家系的一级侧根数和二级侧根数与其干物质积累量相关密切,而植株干物质积累量又与P素吸收量呈显著相关。为揭示马尾松种源根系形态变化与其应对低P胁迫的关系,本文就不同P水平下各种源的主要根系参数作比较分析。统计结果表明,P素营养对根系参数的影响类同于对干物质积累的影响,低P胁迫虽导致马尾松根系参数的绝对值下降,但对于植株干物质积累量的相对值却显著提高。光合作用产物较多地分配至地下部分以提高根系参数的相对值是马尾松适应低P胁迫的重要机制之一。低P水平下,马尾松根体积、侧根数、侧根总长和须根总数等种源差异显著,侧根发达、须根数量多的种源干物质生产能力较强,这些根系参数在马尾松耐低P种质筛选上具有重要意义。由于盆栽条件下主根生长受到育苗容器的限制,本实验未观察到主根长和平均侧根长在种源间的显著差异性。

参考文献:

- [1] 冯锋,张福锁,杨新泉. 植物营养研究——进展与展望[M]. 北京:中国农业大学出版社,2000. 41~127
- [2] Barrow N J. Genotypic difference in phosphorus efficiency of wheat. Plant nutrition—from genetic engineering to field practice[M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993. 363~366
- [3] 王永锐,刘振声,周汉钦. 杂交水稻“汕油6号”和“威优6号”对磷(³²P)的吸收分配和干物质重增长情况研究[J]. 中国农业科学, 1983(3): 15~19
- [4] Itoh S, Barber S A. Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs[J]. Agronomy Journal, 1983, 75:457~461
- [5] Anghinoni I, Barber S A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply[J]. Agronomy Journal, 1980, 72:685~688
- [6] 严小龙,张福锁. 植物营养遗传学[M]. 北京:中国农业出版社,1997. 78~215
- [7] 张彦东,白尚斌,刘雪峰,等. 磷胁迫条件下落叶松幼苗对难溶性磷的利用[J]. 应用生态学报, 2000, 11(5):668~670
- [8] 周志春,谢钰容,金国庆. 马尾松不同种源对磷肥的遗传反应及其根际土壤营养差异[J]. 林业科学, 2003, 39(6):62~67
- [9] 谢钰容,周志春,金国庆,等. 马尾松不同种源磷素吸收动力学特征[J]. 林业科学研究, 2003, 16(5):548~553
- [10] 谢钰容,周志春,金国庆,等. 低磷胁迫与马尾松种源根系分泌物研究[J]. 林业科学研究, 2004, 17(专刊):45~49
- [11] 谢钰容,周志春,金国庆,等. 磷饥饿诱导下马尾松种源酸性磷酸酶活性差异[J]. 林业科学, 2004, 40(待发表)
- [12] W. 伯姆. 根系研究法[M]. 薛德榕译. 北京:科学出版社, 1985. 178~185
- [13] 刘建中,李振声,李继云. 利用植物自身潜力提高土壤中磷的生物有效性[J]. 生态农业研究, 1994, 2(1):16~23
- [14] 张福锁. 土壤与植物营养研究新动态(第一卷)[M]. 北京:北京农业大学出版社, 1992. 23~30
- [15] Fohse D, Claassen N, Jungk A. Phosphorus efficiency of plants II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx of seven plant species[J]. Plant and Soil, 1990, 132:261~272
- [16] Theodorou C, Bowen G D. Root morphology, growth and uptake of phosphorus and nitrogen of *Pinus radiata* families in different soils [J]. Forest Ecology and Management, 1993, 56(1~4):43~56

Root Morphology and Dry Matter Allocation of Masson Pine : Response of Different Provenances to Low Phosphorus Stress

XIE Yurong¹, ZHOU Zhi-chun¹, JIN Guo-qing¹, CHEN Yue², SONG Zhen-ying²

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China;

2. Nanping Paper Co., Ltd., Nanping 353000, Fujian, China)

Abstract : Pot experiments in 3 phosphorus levels were conducted with 5 masson pine (*Pinus massoniana*) provenances in various areas to study the differences of root morphology and dry matter allocation of these provenances under low-phosphorus stress. The results showed that the aggravation of phosphorus deficiency would lead to the decline of the dry matter accumulation and main root parameters, while the allocation of dry matter to roots and the relative value of root parameters would obviously increase. Under low phosphorus stress, there existed significant differences between provenances tested for the dry matter accumulation and root parameters such as number of lateral roots. It was found that the provenance from Wuping of Fujian with the highest productivity under low phosphorus was an excellent provenance with the least sensitivity to phosphorus supply, followed by that from Xinyi of Guangdong and Chun 'an of Zhejiang. This result was similar to that from field trials and liquid culture experiment. Genetic correlation analysis demonstrated that the provenances with extensive lateral root systems and more fibrous roots had greater dry matter accumulation. Some root parameters such as root volume, number and total length of lateral roots, and number of fibrous roots could be regarded as the efficient indexes for screening excellent provenances with high phosphorus efficiency in low phosphorus stress.

Key words : *Pinus massoniana*; provenances; low phosphorus stress; root morphology; dry matter allocation