

文章编号: 1001-1498(2003)05-0548-06

马尾松不同种源 P 素吸收动力学特征^{*}

谢钰容¹, 周志春^{1*}, 金国庆¹, 陈跃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:通过水培试验研究田间试验下对 P 肥反应存在显著差异的 5 个马尾松种源在 3 种 P 水平(水培试验中为 0、5、20 $\mu\text{mol L}^{-1}$)下根系 P 素吸收总量、离子动力学参数 (I_{max} 、 K_m 和 C_{min}) 等特征。研究表明, 随着溶液 P 素浓度的升高, 马尾松各参试种源的苗高生长、P 素吸收总量均有不同程度的增加, 但其变化因种源而异。福建武平和广东信宜两种源对 P 素增加的反应敏感性(高生长和 P 素吸收增长率)远低于其他 3 个参试种源, 与大田 P 肥试验结果一致。对 1 年生和半年生水培幼苗离子动力学参数测定结果揭示, 随着培养溶液 P 素浓度的升高, 各参试种源的 I_{max} 下降, K_m 和 C_{min} 增加。比较分析发现, 低 P 水平下广东信宜和福建武平两种源具有相对较小的 K_m 和 C_{min} , 相对较大的 I_{max} , 对分布于武夷山脉南端的福建武平种源尤其如此。

关键词:马尾松; 种源; 低 P 胁迫; 离子动力学

中图分类号: S791.248 **文献标识码:** A

在不断衰退和肥力较低的林地上, 依靠林木的遗传潜力及与环境的有效整合, 培育有效利用土壤营养元素的林木新品种是实现商品用材林低投入、高产、无污染发展的重要途径之一。我国现有森林土壤有效 P 含量很低, 但却贮藏有巨大的潜在 P 库, 选育适应低 P 胁迫、营养高效利用型优良基因型, 可从根本上解决土壤有效 P 缺乏的难题。

植物对土壤中低浓度 P 的有效吸收是植物适应低 P 胁迫的重要机制之一, 这一方面体现于根系形态建成的变化, 另一方面体现在 P 素吸收动力学参数的变化和菌根利用等方面。 I_{max} (最大吸收速率)、 K_m ($1/2 I_{\text{max}}$ 时介质的离子浓度) 和 C_{min} (吸收速率为 0 时的介质离子浓度) 等是表征影响养分离子吸收的重要参数。研究发现甘蔗 (*Saccharum sinensis* Roxb.) 等作物在低 P 胁迫下, P 高效基因型有 I_{max} 大、 K_m 和 C_{min} 均小的特点^[1]。由于木本材料的特殊性, 关于林木适应低 P 胁迫的遗传机制研究较少, 涉及不同林木基因型 P 素吸收动力学的研究更少。

马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 是我国南方重要的工业用材树种。已有研究表明, 马尾松不同种源对 P 肥的反应存在巨大的遗传差异^[2]。本文依据植物根系养分吸收动力学理论和方程^[3,4], 通过水培试验, 以离子消耗技术测定不同 P 素水平下马尾松种源 P 素吸收的动力学

收稿日期: 2003-02-12

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, 林木遗传育种专业硕士研究生。

* 试验得到国家林业局“亚热带林木培育”重点实验室费学谦、吴明等同志的帮助和指导, 谨以谢忱。

* * 通讯作者。

参数,以阐明不同种源 P 素吸收的动力学特征,从而为筛选耐低 P 和 P 高效利用的马尾松优良基因型提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验材料为来自不同地理区域的马尾松种源,即浙江淳安、福建武平、江西崇义、广东信宜和广西岑溪种源,这 5 个种源对 P 肥的遗传反应式样研究得较清楚^[2]。盆栽试验基质为本所虎山的贫瘠缺 P 酸性红壤,其有机质含量为 20.28 g·kg⁻¹,全 N、全 K 和全 P 含量分别为 0.23、21.95、0.94 g·kg⁻¹,水解 N、有效 K 和有效 P 含量分别 60.30、50.60、1.87 mg·kg⁻¹,pH 值 4.55。

1.2 试验设计

1.2.1 盆栽试验 试验设置在亚林所,按种源和 P 肥两因素完全随机区组设计进行。设置低 P(不施 P, P₀)、中 P(过磷酸钙 1.0 g·kg⁻¹土壤, P₁)和高 P(过磷酸钙 2.0 g·kg⁻¹土壤, P₂) 3 种 P 肥处理,3 次重复,24 盆小区。试验用磷肥为浙江绍兴产,含 P₂O₅ 124 g·kg⁻¹。营养杯直径 8 cm,高 10 cm。盆栽试验分 2 批(2001 年 8 月和 2002 年 3 月)进行,每营养杯移植芽苗 2 株,至苗木生长正常后保留 1 株。

1.2.2 幼苗水培试验 2002 年 5 月在上述 2 批盆栽试验中,每试验种源和 P 肥处理各选取平均大小盆栽苗 3 株用于水培试验。清水浸泡根系 2 h 后,小心清洗去除根表土壤以保证小苗根系的完整,再用蒸馏水冲洗根系 3 次,并置于盛有 100 mL 营养液的试管中培养。每试管培养 1 株,以塑料泡沫固定并封住试管口以减少水分蒸发,用黑纸包住试管防止根系因照光而生长苔藓。为与盆栽试验一致,水培试验也同样设置 3 种水平的 P 肥处理:P₀(不施 P)、P₁(施 P 5 μmol L⁻¹)、P₂(施 P 20 μmol L⁻¹)。基础培养液配方参考 Edwards 并略加修改^[5]。以 1 mol L⁻¹ HCl 和 1 mol L⁻¹ NaOH 每天调节溶液酸度使 pH 值维持在 3.5~5.5^[6]。P 素来源为 KH₂PO₄,其中不施 P 的以 KCl 代替,浓度为 5 μmol L⁻¹。第 1 周 3 d 换 1 次营养液,第 2 周以后 2 d 换 1 次。每天通气 20 min,室内自然光照和温度。待苗木长出新根后(约培养 12 d 后)换用两倍浓度的基础营养液继续培养,至动力学参数测定时共培养 75 d。

1.2.3 根系吸收 P 素的离子动力学参数测定 采用离子耗竭技术测定根系吸收 H₂PO₄⁻¹ 离子动力学参数。测定前先将水培苗进行缺 P 胁迫处理(培养液浓度为原培养液的 1/2),24 h 后转入 15 μmol L⁻¹ H₂PO₄⁻¹ 的 100 mL 营养液(其它营养成分同胁迫处理)中,在 0,0.5,1.25,1.75,2.5,3.5,5.0,6.5,8.5,10.5 h 分别取样 5 mL,每次取样后都加入等体积的蒸馏水,以保持溶液总体积为 100 mL。样品 P 浓度用 Mottomizu 方法测定,按照体积变化计算所测定溶液的实际 P 浓度(C),并以 C 对时间(t)作消耗模拟曲线,通过曲线初始斜率求出 I_{max},以二次曲线回归方程求出 K_m,曲线下端趋于水平时的溶液浓度即为 C_{min}^[7]。

2 结果与分析

2.1 不同 P 水平下马尾松种源 1 年生幼苗的生长差异

表 1 给出了不同介质 P 素浓度水平下马尾松种源 1 年生幼苗高生长和根冠比的数据。可

以清楚地观察到种源苗高生长随着水培介质 P 素浓度的提高而增加,说明 P 素是影响马尾松生长发育的重要营养元素。然而,各种源苗高生长对 P 素增加的反应是不同的。浙江淳安、江西崇义和广西岑溪种源的苗高生长对 P 素增加反应敏感,在中 P 水平下,3 个种源苗高的

生长量分别提高了 47%、48% 和 59%,而在高 P 环境中,分别提高了 75%、39% 和 87%。相对于上述 3 个种源,福建武平和广东信宜两种源对 P 素敏感性较低,随着 P 素的增加,其苗高仅分别增加 18%、7% (P_1) 和 23%、37% (P_2),这与马尾松种源的大田 P 肥试验结果是一致的^[2]。研究发现,随着 P 素浓度的增加,5 个参试种源在不同 P 水平下经过一段时期的生长,其干物质分配式样也发生了变化。随着介质 P 水平的提高,5 个参试种源的根冠比有不同程度的下降,尤其以广西岑溪和浙江淳安两种源最为明显,而福建武平和广东信宜两个种源根冠比降幅相对较小。江西崇义种源的变化则较为复杂,其根冠比表现为中 P 水平 > 低 P 水平 > 高 P 水平。

2.2 介质 P 素浓度与马尾松种源的 P 素吸收量

经过 2 个多月的水培及 24 h 的 P 饥饿处理,测定 5 个马尾松种源 1 年生幼苗在处理 10 h 内的 P 吸收量,其结果列于表 2。统计分析发现,马尾松水培苗对 P 素的吸收量与介质 P 素浓度密切相关,而种源间的差异较小。然而在低(缺)P 水平,广东信宜和福建武平两种源具有较强的 P 素吸收能力,P 饥饿处理后 10 h 内 P 素吸收量分别为 24.35、23.02 μg ,均大于浙

江淳安、江西崇义和广西岑溪 3 个种源(分别为 21.91、20.79、21.46 μg),说明这两种源在低 P 水平下具有较强的吸 P 能力,同时也印证了广东信宜和福建武平种源是耐低 P 种源^[2]。

随着 P 营养环境的改善,福建武平和广东信宜两种源 P 素吸收量变化较小,而江西崇义、浙江淳安和广西岑溪种源对 P 素的吸收则显著增加,中 P 环境中分别增加 48.6%、16.2% 和 32.1%,在高 P 环境中分别增加 24.6%、25.4% 和 35.2%。基于不同 P 水平下的 P 素吸收表现可以解释马尾松不同种源苗高生长对 P 素反应的敏感性。

2.3 不同 P 水平下马尾松种源幼苗 P 素吸收动力学参数

马尾松 5 个参试种源 1 年生幼苗和半年生幼苗的 P 素吸收动力学参数测定结果见表 3。测定数据显示,虽然马尾松种源 P 素吸收动力学参数受到苗木年龄的影响,但两批实验材料的测定结果具有较好的一致性。即生长在低 P 水平下的种源对 P 素的最高吸收速率大于中 P 和高 P 水平,具有较大的 I_{\max} 、相对较小的 K_m 和 C_{\min} 。低 P 水平下 I_{\max} 增大表征吸收速率增高, K_m 和 C_{\min} 降低则说明能从较低 P 浓度的介质中吸收 P 素。随着生长介质 P 水平的提高,马尾松种源对溶液中 P 素吸收的 I_{\max} 下降,而 K_m 和 C_{\min} 逐渐上升。不论是 1 年生幼苗还是半年生

表 1 不同 P 水平下马尾松种源 1 年生水培幼苗的高生长和根冠比

| 种源 | 苗高/cm | | | 根冠比 | | |
|------|-------|----------------|----------------|-------|-------|-------|
| | P_0 | $P_1(>P_0/\%)$ | $P_2(>P_0/\%)$ | P_0 | P_1 | P_2 |
| 浙江淳安 | 6.20 | 9.13 (47) | 10.83 (75) | 0.430 | 0.307 | 0.279 |
| 福建武平 | 10.33 | 12.17 (18) | 12.67 (23) | 0.394 | 0.365 | 0.340 |
| 江西崇义 | 9.33 | 13.83 (48) | 13.00 (39) | 0.283 | 0.308 | 0.219 |
| 广东信宜 | 11.83 | 12.67 (7) | 16.17 (37) | 0.321 | 0.271 | 0.224 |
| 广西岑溪 | 8.83 | 14.00 (59) | 16.50 (87) | 0.428 | 0.207 | 0.183 |

表 2 不同 P 水平下马尾松种源的 P 素吸收量

| 种源 | $\mu\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$ | | |
|------|-----------------------------------|----------------|----------------|
| | P_0 | $P_1(>P_0/\%)$ | $P_2(>P_0/\%)$ |
| 浙江淳安 | 21.91 | 25.46 (16.2) | 27.46 (25.4) |
| 福建武平 | 23.02 | 26.58 (15.5) | 25.46 (10.6) |
| 江西崇义 | 20.79 | 30.89 (48.6) | 25.91 (24.6) |
| 广东信宜 | 24.35 | 22.36 (-8.2) | 27.91 (14.6) |
| 广西岑溪 | 21.46 | 28.35 (32.1) | 29.02 (35.2) |

幼苗均具有这种吸收特性。

表 3 不同 P 水平下马尾松种源 P 素吸收动力学参数

| 种源 | $I_{\max}/(\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1})$ | | | $K_m/(\mu\text{mol L}^{-1})$ | | | $C_{\min}/(\mu\text{mol L}^{-1})$ | | | |
|-------|---|--------|--------|------------------------------|-------|-------|-----------------------------------|-------|-------|-------|
| | P_0 | P_1 | P_2 | P_0 | P_1 | P_2 | P_0 | P_1 | P_2 | |
| 半年生幼苗 | 浙江淳安 | 171.70 | 172.06 | 74.60 | 17.01 | 19.72 | 24.48 | 11.26 | 14.63 | 20.98 |
| | 福建武平 | 340.63 | 189.57 | 121.52 | 3.44 | 19.76 | 28.22 | 7.73 | 12.96 | 23.91 |
| | 江西崇义 | 105.84 | 89.27 | 85.63 | 17.87 | 19.03 | 34.29 | 12.52 | 14.20 | 34.06 |
| | 广东信宜 | 166.36 | 98.32 | 30.00 | 13.98 | 18.40 | 26.68 | 7.04 | 15.33 | 25.97 |
| | 广西岑溪 | 109.40 | 74.49 | 77.61 | 18.49 | 26.89 | 29.91 | 14.09 | 24.53 | 28.21 |
| 1年生幼苗 | 浙江淳安 | 96.71 | 58.46 | 41.97 | 42.28 | 44.16 | 48.52 | 36.49 | 38.69 | 44.43 |
| | 福建武平 | 81.96 | 59.94 | 30.95 | 24.67 | 44.87 | 45.28 | 12.11 | 39.82 | 40.02 |
| | 江西崇义 | 87.69 | 57.29 | 36.25 | 43.06 | 44.22 | 45.83 | 36.94 | 38.05 | 40.35 |
| | 广东信宜 | 79.52 | 47.45 | 33.35 | 39.86 | 39.59 | 44.87 | 33.13 | 33.20 | 39.88 |
| | 广西岑溪 | 80.16 | 70.52 | 26.59 | 40.38 | 45.50 | 44.52 | 33.70 | 39.97 | 39.25 |

马尾松不同种源幼苗在缺 P 培养后 P 素吸收的动力学参数,尤其是 K_m 和 C_{\min} 具有较大差异,表明它们在适应缺 P 胁迫方面存在显著的遗传差异。比较分析发现福建武平和广东信宜 2 种源具有相对较小 K_m 和 C_{\min} ,其半年生幼苗的 K_m 和 C_{\min} 分别为 3.44、13.98 $\mu\text{mol L}^{-1}$ 和 7.73、7.04 $\mu\text{mol L}^{-1}$,1 年生幼苗的 K_m 和 C_{\min} 分别为 24.67、39.86 $\mu\text{mol L}^{-1}$ 和 12.11、33.13 $\mu\text{mol L}^{-1}$;浙江淳安、江西崇义和广西岑溪 3 种源的 K_m 和 C_{\min} 较大,半年生幼苗的 K_m 和 C_{\min} 分别为 17.01、17.87、18.49 $\mu\text{mol L}^{-1}$ 和 11.26、12.52、14.09 $\mu\text{mol L}^{-1}$,1 年生的 K_m 和 C_{\min} 分别为 42.28、43.06、40.38 $\mu\text{mol L}^{-1}$ 和 36.49、36.94、33.70 $\mu\text{mol L}^{-1}$ 。已有研究认为,低(缺)P 胁迫下离子吸收动力学参数 C_{\min} 和 K_m 对植物吸 P 能力有重要影响,而 I_{\max} 只有在部分根系获得高 P 供应时才可能成为植物吸 P 的限制因素^[8]。在低(缺)P 胁迫下 I_{\max} 的增大、 K_m 和 C_{\min} 的降低可以认为是植物对低(缺)P 的一种适应性反应,P 高效基因型有 I_{\max} 大、 K_m 和 C_{\min} 小的特点^[9]。从这个意义上讲,可认为福建武平和广东信宜乃是 P 营养高效型和耐低 P 型优良种源,适合于各种 P 水平生长环境。

3 结论与讨论

世界范围内土壤有效 P 的缺乏已成为影响作物和林木生长和产量的一个限制性因子。鉴于 P 为不可再生资源,这一趋势日趋严重。如作为我国重要商品材产区的亚热带地区虽然水热资源丰富,但森林土壤严重缺 P。据鲁如坤等^[10]报道,广泛分布于长江以南的 2 亿多公顷红壤系列土壤其全 P 含量为 0.35 ~ 0.52 g kg^{-1} ,其中南亚热带低丘台地的砖红壤和赤红壤低于 0.35 g kg^{-1} ,多以难溶性闭蓄态的磷酸铁铝存在,有效 P 含量极低。植物为利用现有土壤 P 素,形成了各种耐低 P 胁迫的适应机制,包括根系对难溶性 P 的活化、对低浓度 P 的有效吸收以及对吸收 P 的有效利用等^[11]。研究林木对低 P 胁迫的适应机制,对于揭示林木对低 P 生境的适应性和相关进化机制,确定 P 效率的有效特异性指标,培育营养高效利用型的林木新品种具有重要意义。

本文利用对 P 肥反应式样研究得较清楚的 5 个马尾松种源,设计低 P、中 P 和高 P 3 个 P

素水平进行水培试验,从对低浓度 P 的有效吸收这一层次阐明不同种源对低 P 胁迫的适应机制。水培实验发现,随着介质 P 素浓度的增加,参试马尾松种源苗高生长都有不同程度的增加,其中浙江淳安、江西崇义和广西岑溪种源对 P 素增加反应敏感,而福建武平和广东信宜种源对 P 素敏感性则较低,这与大田 P 肥试验结果吻合,意味着通过水培实验就可大致阐明马尾松种源对施用 P 肥的效果及反应式样。通过水培实验还观察到参试种源在不同 P 素水平下经过一段时期生长,其干物质分配式样也发生了变化。介质 P 水平的提高导致种源根冠比不同程度的下降,广西岑溪种源降幅最大,福建武平等种源降幅较小。

低 P 胁迫下植物根系对 P 素的吸收动力学参数会发生很大的变化,以利于对低浓度 P 的有效吸收。如刘国栋等发现小麦在 P 饥饿状态下 I_{\max} 增加 50% 以上^[12]。不同植物基因型 P 素吸收动力学参数是不同的。万美亮等通过缺 P 水培实验,证实甘蔗高效基因型具有较大的 I_{\max} , 较小的 K_m 和 C_{\min} ^[11]。从种质资源筛选和新品种培育考虑, C_{\min} 小的基因型利于从有效 P 低的土壤中吸收 P 素;而 I_{\max} 大的基因型在高 P 供应时能获得较显著的 P 效率。本文利用半年生和 1 年生幼苗估算马尾松不同种源 P 素吸收动力学参数获得了较好的一致性。在低 P 胁迫下,马尾松种源均具有较大的 I_{\max} , 相对较小的 K_m 和 C_{\min} , 随着培养溶液 P 浓度的提高, I_{\max} 下降,而 K_m 和 C_{\min} 升高。半年生和 1 年生幼苗测定结果对比显示,在相同 P 水平下,参试种源半年生幼苗的 K_m 和 C_{\min} 均小于 1 年生幼苗,其原因在于半年生幼苗具有更大的相对根表吸收面积,但这并不意味着半年生幼苗适应低 P 胁迫的能力高于 1 年生幼苗。马尾松不同种源在低 P 胁迫下的 P 素吸收动力学参数,尤其是 K_m 和 C_{\min} 两参数差异很大。福建武平和广东信宜具有较大的 I_{\max} 和较小的 K_m 与 C_{\min} , 能有效吸收利用低浓度的 P 素,这也可从低 P 胁迫下的 P 素吸收总量加以佐证。福建武平和广东信宜属于 P 营养高效型和耐低 P 型种源,在退化的立地上或在马尾松采伐迹地上连栽可选择这两个种源,尤其是福建武平种源。

参考文献:

- [1] 万美亮, 邝炎华. 不同基因型甘蔗 P 素吸收动力学特征研究初报[J]. 华南农业大学学报, 1998, 19(2): 125 ~ 126
- [2] 周志春, 谢钰容, 金国庆, 等. 马尾松不同种源对 P 肥的遗传反应及其根际土壤营养差异[J]. 林业科学, 2003, 待发表
- [3] Epstein E, Hagen C E. A kinetics study of absorption of alkali cations by barley roots[J]. Plant Physiology, 1952, 27: 457 ~ 474
- [4] Claassen N, Barber S A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants[J]. Plant Physiology, 1974, 54: 564 ~ 568
- [5] Edwards J H. Aluminum toxicity symptoms in peach seedling[J]. J Hort, 1976, 101: 139 ~ 142
- [6] 柳若安, 刘厚田. 酸度和铝对马尾松生长的影响[J]. 植物学报, 1995, 37(2): 154 ~ 158
- [7] McLachlan K D, Kuang Y H. An assessment of the depletion technique for comparative measurement of phosphorus uptake in plants[J]. Aust J Agri Res, 1987, 38: 263 ~ 277
- [8] 严小龙, 张福锁. 植物营养遗传学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997. 106 ~ 113
- [9] Cacao G, Ferrari G, Saccomanni M. Pattern of sulfate uptake during root elongation in maize: its correlation with productivity[J]. Plant Physiology, 1980, 48: 375 ~ 378
- [10] 鲁如坤, 谢建昌, 蔡贵信, 等. 土壤—植物营养学原理和施肥[M]. 北京: 化学工业出版社, 1998. 45 ~ 50
- [11] 李玉京, 刘建中, 李滨, 等. 高等植物对 P 饥饿自我拯救的分子生物学机制[J]. 生物技术通报, 1999, 3: 1 ~ 7
- [12] 刘国栋, 李继云, 李振声. 植物高效利用土壤 P 营养的化学机理[J]. 植物营养与肥料学报, 1995, 1(3~4): 72 ~ 78

Kinetics of Phosphorus Uptake by Different Provenances of Masson Pine under Low Phosphorus Stress

XIE Yu-rong¹, ZHOU Zhi-chun¹, JIN Guo-qing¹, CHEN Yue²

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

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

Abstract Liquid culture at 3 phosphorus levels was conducted to illustrate P uptake and its kinetic parameters including I_{\max} , K_m and C_{\min} for five provenances of masson pine which showed different responses to phosphate fertilizer in the field trials. The results indicated that height growth and the amount of P uptake increased diversely with phosphorus raise for the provenances tested. However, the change patterns both in height growth and P uptake varied with provenances, among which Wuping of Fujian and Xinyi of Guangdong showed less sensitivity to phosphorus, compared with other three provenances. This result was similar to those from field trials. The kinetics experiments of phosphorus uptake by 0.5 or 1-year-old seedlings drew the conclusion that, with the amelioration of phosphorus given, the I_{\max} decreased while K_m and C_{\min} increased in all provenances. Under low phosphorus stress, Xinyi of Guangdong and Wuping of Fujian had relatively smaller K_m and C_{\min} , and higher I_{\max} , especially for the latter which distributed in the southern region of Wuyi Mountain.

Key words: *Pinus massoniana*; provenance; low phosphorus stress; kinetics of phosphorus uptake