

文章编号: 1001-1498(2006)04-0527-05

不同磷效率马褂木种源对磷胁迫的生理反应

王 剑¹, 周志春^{1*}, 饶龙兵¹, 金国庆¹, 李建民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. 福建省林业科技推广总站, 福建 福州 350003)

关键词: 马褂木; 种源; 磷效率; 低磷胁迫; 生理反应

中图分类号: S722.3 文献标识码: A

Physiological Response of *Liriodendron chinense* Provenances with Different Phosphorus Efficiency under Low Phosphorus Stress

WANG Jian¹, ZHOU Zhi-chun¹, RAO Long-bing¹, JIN Guo-qing¹, LI Jian-min²

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

2. The Extending Center for Forestry Science and Technology of Fujian Province, Fuzhou 350003, Fujian, China)

Abstract: Soil culture experiments at two phosphorus levels were conducted to study the physiological responses (including chlorophyll content, MDA and soluble protein content, and APase activity in roots and leaves) of six *Liriodendron chinense* provenances with different phosphorus efficiency (PE). The result showed that low phosphorus stress would decelerate seedling growth and leaf development, lessen chlorophyll content and MDA content in leaves, and promote APase activity in root. There existed marked differences in physiological response among provenances with various PE under low phosphorus stress. It was found that the provenances with high PE possessed more and larger leaves, higher chlorophyll and soluble protein content than those provenances with low PE. Change of MDA content in leaves of provenances with high PE was small at two phosphorus levels, which meant the provenances with high PE were more resistive to environment stress.

Key words: *Liriodendron chinense*; provenances; phosphorus efficiency; low phosphorus stress; physiological response

低磷胁迫条件下,植物将以一系列形态、生理、生化和遗传机制主动适应胁迫环境,包括根系对生长环境中难溶性磷的活化,有效吸收、运转、分配及再利用等。植物通过改变对养分的需求以维持自身代谢和改变根系形态、生理机能来增强自身活化和吸收养分的强度^[1]。具有较高的磷素吸收能力是植物耐低磷胁迫的基础^[2],研究低磷胁迫条件下植物的生理生化特性对揭示耐低磷机理具有重要意义。以往在农作物方面有了一些研究^[3~6],但在林木方面研究不多。本试验以不同磷效率的马褂木 (*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.) 6个种源为材料,试

图研究低磷营养胁迫下马褂木种源在膜脂过氧化、可溶性蛋白含量、叶绿素含量及酸性磷酸酶活性等方面的差异及与磷效率的关系,为优良耐低磷马褂木种源的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料来源

根据前文试验结果^[7],选择浙江遂昌、福建武夷山、江西庐山、湖南邵阳、湖南通道、贵州黎平 6个磷效率存在显著差异的马褂木种源进行磷肥盆栽实验。盆栽基质取自亚林所虎山的贫瘠缺磷酸性红

收稿日期: 2005-07-08

基金项目: 福建省科技厅重点项目“马褂木营养高效种源选择及共生菌根研究”(2003N040)

作者简介: 王 剑(1980—),男,山东泰安人,中国林科院与山东农业大学联合培养硕士研究生。

* 通讯作者 (Corresponding Author): 周志春(1963—),男,江苏丹阳人,博士,研究员,博士生导师。

壤,其有机质含量为 $6.11 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全 N 和全 P 含量分别为 0.34 、 $0.33 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,水解 N、有效 K 和有效 P 含量分别 30.97 、 220.68 、 $5.25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, pH 值 4.47 。

1.2 试验设计和测定方法

1.2.1 磷素盆栽实验 种源盆栽试验设置在亚林所的实验大棚内。基质土壤经过风干过筛后,与珍珠岩、磷酸钙一起混合均匀后装盆,土壤和珍珠岩的质量比为 $3:1$ 。设置低磷(不施磷肥, - P)和高磷(每千克土施入 1.5 g 过磷酸钙, + P) 2 种磷素水平处理,每种磷素水平处理都有 6 个种源参试,每种源 32 盆。试验用磷肥为浙江绍兴产, $w(\text{P}_2\text{O}_5) = 12.4\%$ 。营养杯直径 10 cm ,高 12 cm 。2003 年 12 月将马褂木种子直接在温室沙床内播种催芽,以培养试验用芽苗。2004 年 4 月芽苗长至 2 叶 1 芯时,按种源选取大小基本一致的芽苗进行移植。每营养杯移植芽苗 1 株,芽苗移植后正常管理。在芽苗开始正常生长后,每 15 d 每盆约喷施 N 和 K 各 5 mg ,以保持 N、K 等营养的正常水平,直至收获。

1.2.2 叶片 SPAD 值测定 分别于 2004 年 7 月上旬和 8 月中旬,采用 SPAD-502 型叶绿素仪测定马褂木苗叶片的 SPAD 值^[8]。由于 SPAD 值与叶片的叶绿素含量呈显著的正相关,这里可用 SPAD 值来衡量叶片的叶绿素相对含量^[9]。不同磷素水平每种源选择 15 株生长正常的苗,分别测定植株上、中和下部 3 片叶片的 SPAD 值,并以各层次的算术平均值作为该种源的 SPAD 值。

1.2.3 酸性磷酸酶活性、丙二醛和可溶性蛋白含量测定 在 8 月中旬生长高峰期,每处理随机选择 5 株生长正常的苗,分别测定鲜叶和根系中的酸性磷酸酶(Apase)活性、丙二醛(MDA)和可溶性蛋白含量。Apase 活性(酶活性以单位时间内单位叶鲜质量水解 pNPP 生成 NPP 的量表示,即 $\mu\text{g}(\text{NPP}) \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1}$)采用 McIlvan 法^[10]测定,MDA 含量($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW})$)依照林植芳^[3]的研究方法测定,可溶性蛋白含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW})$)则采用紫外吸收法测定^[11]。

1.2.4 苗木生长和叶片形态测定 2004 年 9 月底马褂木磷肥盆栽试验收获时,不同磷水平下每种源随机选取 10 株生长正常的苗,测量其苗高、叶片数和最大叶片的长度和宽度。

1.3 统计分析

以单株测定值为单元,用 SAS 统计软件的 ANO-

VA 程序分别不同磷素水平进行种源单因素的方差分析,以检验种源效应。方差分析时叶片数经 $X^{1/2}$ 数据转换。

2 结果与分析

2.1 不同磷效率马褂木种源苗高生长和叶片形态差异

实验观测到,磷素营养环境的改善将显著促进马褂木盆栽苗的生长发育(表 1)。与磷胁迫条件相比,高磷水平下参试马褂木的苗高增加了 $51.9\% \sim 152.7\%$,叶片数增加 $6.8\% \sim 50.0\%$,最大叶片长度和宽度分别增加 $40.0\% \sim 168.5\%$ 和 $41.4\% \sim 150.1\%$ 。然而不同磷效率的种源对磷肥的遗传反应不同。按磷效率大小^[7]可将 6 个参试马褂木种源分为 3 组,即高磷效率的福建武夷山和湖南通道种源,中等磷效率的江西庐山和贵州黎平种源,低磷效率的浙江遂昌和湖南邵阳种源^[7]。对比磷胁迫和高磷条件下马褂木苗高生长和叶片数量、大小等,研究发现高磷效率种源对磷肥的敏感性较低,而低磷效率种源对磷肥反应非常敏感。方差分析结果显示,不同磷效率种源的叶片长宽指标在高磷水平下差异较小($p = 0.2583 \sim 0.4214$),但在磷胁迫条件下差异却非常显著($p = 0.0001 \sim 0.0095$)。高磷效率种源在磷胁迫下叶片宽大,其最大叶片长度和宽度较中等磷效率种源分别高出 32.9% 和 22.3% ,较低磷效率种源分别高出 83.3% 和 60.8% 。磷胁迫条件下苗木叶片数量的多少也与种源磷效率的大小有一定的关系,虽然高磷效率种源和中等磷效率种源的苗木叶片数量差异较小,但都较低磷效率种源多。

如表 2 所示,在低磷胁迫下马褂木种源磷效率与最大叶片长度和最大叶片宽度的相关性极为显著,与每株叶片数之间的相关性也较高,这说明高磷效率马褂木种源在低磷胁迫下具有叶片宽大、数量多的特点。

2.2 不同磷效率马褂木种源叶片 SPAD 值(叶绿素相对含量)差异

叶绿素含量与植物光合作用和干物质积累有密切的关系,这里用 SPAD 值来说明马褂木种源的叶绿素相对含量。研究发现,高磷条件下马褂木种源的叶绿素含量高于磷胁迫状况,而苗木生长高峰期(8 月下旬)的叶绿素含量高于苗木生长速生初期, + P > - P/% 则低于苗木生长速生期,这里重点就生长高峰期不同磷效率种源的叶绿素含量进行比

较。从表 2 可以看出,不管是在高磷水平下还是在磷胁迫条件下,高磷效率的福建武夷山和湖南通道种源的叶绿素含量都较高,中等磷效率和低磷效率种源的叶绿素含量在磷胁迫时却较低,浙江遂昌种源尤其如此。此外还发现,高磷效率种源在不同磷

水平条件下的叶绿素含量变化较小,而低磷效率种源的变化则相对较大。例如高磷效率种源福建武夷山和湖南通道在磷胁迫时的叶绿素含量较高磷水平仅分别减小了 6.88%和 9.35%,而低磷效率种源浙江遂昌和湖南邵阳分别减小了 9.73%和 17.57%。

表 1 不同磷效率马褂木种源苗高生长和叶片形态差异

项 目		福建武夷山	湖南通道	江西庐山	贵州黎平	浙江遂昌	湖南邵阳	显著水平 (<i>p</i>)
		(38.9%)	(36.9%)	(30.4%)	(27.5%)	(20.6%)	(15.4%)	
苗高 /cm	- P	8.1	10.9	9.8	11.2	7.1	7.4	0.033 2
	+ P	12.3	18.3	18.6	22.8	13.3	18.7	0.000 7
	+ P > - P /%	51.9	67.9	89.8	103.6	87.3	152.7	—
最大叶片长度 /cm	- P	7.02	6.36	5.38	4.69	3.97	3.33	0.000 1
	+ P	9.83	9.86	8.87	8.76	7.48	8.94	0.421 4
	+ P > - P /%	40.0	55.0	64.9	86.8	88.4	168.5	—
最大叶片宽度 /cm	- P	7.93	8.47	7.02	6.39	5.23	4.97	0.007 5
	+ P	11.21	12.44	11.77	11.78	9.20	12.43	0.258 3
	+ P > - P /%	41.4	46.9	67.7	84.4	75.9	150.1	—
每株叶片数 /片	- P	8.0	8.8	8.3	9.0	6.5	6.8	0.022 8
	+ P	8.8	9.4	9.9	11.3	8.6	10.2	0.009 5
	+ P > - P /%	10.0	6.8	19.3	25.6	32.3	50.0	—

注: 各种源的磷效率^[7]。

表 2 不同磷效率马褂木种源叶片 SPAD 值差异

项目		福建武夷山	湖南通道	江西庐山	贵州黎平	浙江遂昌	湖南邵阳	显著水平 (<i>p</i>)
生长速生初期 (7月上旬)	- P	19.82	18.42	18.00	18.91	15.67	18.02	0.000 4
	+ P	24.16	24.36	22.81	23.00	20.94	23.53	0.006 0
	+ P > - P /%	17.96	24.38	21.09	17.78	25.17	31.92	—
生长高峰期 (8月中旬)	- P	25.43	26.48	24.29	23.01	20.59	22.33	0.015 7
	+ P	27.31	29.21	25.99	27.23	22.81	27.09	0.000 8
	+ P > - P /%	6.88	9.35	6.54	15.49	9.73	17.57	—

2.3 不同磷效率马褂木种源丙二醛含量差异

磷参与植物细胞膜磷脂的组成、光合磷酸化和氧化磷酸化中磷的循环、能量的形成,缺磷可能与膜脂过氧化有关^[4],而丙二醛(MDA)是植物细胞膜脂过氧化作用的主要产物之一,其含量高低能在一定程度上反映膜脂过氧化作用水平和膜结构受害程度及植株自我修复的能力。表 3 给出了不同磷水平下马褂木种源根系和叶片 MDA 含量的测定值。结果表明,由于叶片是植物进行光合、呼吸等一系列生理生化代谢的主要场所,而根系只是养分的吸收和传输器官,所以马褂木根系的 MDA 含量较低,种源间差异不显著。相反,叶片膜脂过氧化反应远较根系敏感,其 MDA 含量数倍于根系,且种源间差异极为显著($p=0.000 3 \sim 0.000 8$),因此应着重于种源叶

片 MDA 含量差异的研究。与唐致刚等^[5]对不同基因型玉米的研究结果相似,施用磷肥或在高磷水平下马褂木种源叶片 MDA 含量较高,而在长期磷胁迫条件下含量较低,究其原因,可能与供磷促进植株根系生长,扩大根系吸水空间,提高水分利用效率,从而增强抗逆性有关。可以发现,高磷效率的福建武夷山和湖南通道种源在不同磷水平下叶片 MDA 含量变化较小,磷胁迫与高磷水平下 MDA 含量之比分别为 0.82 和 0.84,这意味着这两个高磷效率种源抗逆性较强;中等磷效率(江西庐山和贵州黎平)和低磷效率(浙江遂昌和湖南邵阳)种源在不同磷水平下叶片 MDA 含量变化较大,抗逆性相对较弱,这 4 个种源在磷胁迫与高磷水平下叶片 MDA 含量之比分别为 0.75、0.59、0.77 和 0.65。

表 3 不同磷效率马褂木种源 MDA 含量差异

 $(\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1})$

项目	福建武夷山	湖南通道	江西庐山	贵州黎平	浙江遂昌	湖南邵阳	显著水平 (p)	
根系	- P	0.216 3	0.124 0	0.238 7	0.207 2	0.153 5	0.214 3	0.369 9
	+P	0.244 4	0.134 2	0.206 4	0.196 4	0.155 4	0.237 8	0.296 2
	- P/ +P	0.885 0	0.924 0	1.156 5	1.055 0	0.987 8	0.901 2	—
叶片	- P	0.454 9	0.332 9	0.379 1	0.859 7	0.376 2	0.477 9	0.000 8
	+P	0.552 0	0.395 6	0.504 1	1.448 2	0.486 9	0.730 7	0.000 3
	- P/ +P	0.824 1	0.841 5	0.752 0	0.593 6	0.772 6	0.654 0	—

2.4 不同磷效率马褂木种源可溶性蛋白含量差异

可溶性蛋白是细胞基质和各种细胞器基质的主要组成,在细胞生理代谢过程中有重要的催化功能,可反映植物内部代谢的活跃程度。有研究发现,在低磷条件下,叶片细胞内可溶性蛋白、RuBP羧化酶的大亚基,以及其它未知功能的蛋白的含量均不同程度地下降^[6]。方差分析表明(表 4),不同磷水平下马褂木根系和叶片可溶性蛋白含量种源差异都未达到统计学上的显著水平($p=0.242\ 3 \sim 0.820\ 6$)。

研究发现,地下部根系可溶性蛋白含量较低,对磷素变化反应缓和,意味着根系可溶性蛋白对磷胁迫反应可能比较迟钝。种源对比分析发现,高磷效率的福建武夷山种源在低磷和高磷水平下其叶片可溶性蛋白含量都最高,这与其叶绿素含量高、叶片生长旺盛是相符的。然而高磷效率的湖南通道种源在磷胁迫下叶片可溶性蛋白含量最低,其原因不明。在磷胁迫下低磷效率的浙江遂昌和湖南邵阳种源叶片可溶性蛋白质含量上升,可能与叶片氮代谢紊乱有关。

表 4 不同磷效率马褂木种源可溶性蛋白含量差异

 $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$

项目	福建武夷山	湖南通道	江西庐山	贵州黎平	浙江遂昌	湖南邵阳	显著水平 (p)	
根系	- P	105.26	122.20	116.83	110.66	93.38	116.04	0.435 4
	+P	107.95	106.06	113.29	120.69	118.13	120.88	0.820 6
叶片	- P	211.72	138.27	152.15	164.03	176.79	197.88	0.369 5
	+P	285.05	231.09	260.70	146.46	220.39	188.69	0.242 3

2.5 不同磷效率马褂木种源酸性磷酸酶活性差异

APase是应对低磷胁迫的诱导性酶,其活性变化反映植物体内磷素的重复利用能力。Lefebvre等^[12]认为根系酸性磷酸酶活性(APase)和分泌性酸性磷酸酶活性反应植物活化和分解难溶性磷的能力,与植物磷效率关系密切。表 5 数据显示,磷胁迫条件下马褂木根系和叶片 APase活性有不同程度的提高,尤其是较早接受磷胁迫诱导信号的根系其 APase活性显著增强(江西庐山种源例外)。低磷条

件下不同磷效率种源的根系 APase活性虽然不存在显著的差异($p=0.249\ 5$),但与高磷效率的福建武夷山和湖南通道种源比较,低磷效率的浙江遂昌和湖南邵阳种源其根系 APase活性较高,这一结果有异于马尾松的研究^[13]。周志春等^[13]研究发现,马尾松种源的磷效率大小与根系和针叶 APase活性关系密切,高磷效率种源的 APase活性显著高于低磷效率种源。从实验结果来看,马褂木种源根系 APase活性与磷效率的关系却未遵循这一规律。

表 5 不同磷水平对马褂木种源酸性磷酸酶活性的影响

 $(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$

项目	福建武夷山	湖南通道	江西庐山	贵州黎平	浙江遂昌	湖南邵阳	显著水平 (p)	
根系	- P	1.207 8	1.185 4	1.057 7	1.209 7	2.512 7	1.890 9	0.249 5
	+P	0.755 5	0.728 9	1.133 9	0.621 7	1.110 0	1.217 5	0.072 8
叶片	- P	0.762 2	0.777 0	1.182 9	0.809 6	0.933 7	1.202 5	0.684 3
	+P	0.768 9	0.701 0	1.007 2	0.665 1	0.908 5	1.025 1	0.247 5

3 小结

逆境条件下,植物通过自身调节在生理和形态

上做出适应性变化以应对外界胁迫,其中生理上的适应性变化是形态变化的内因。作者已经对马褂木种源磷效率特性差异^[7]以及磷胁迫下马褂木种源干

物质积累和根系生长特性^[14]作了详细报道,本文主要分析不同磷效率马褂木种源在生理指标上的差异,通过探讨苗木生长表现与生理指标之间的联系,以确定高磷效率种源形成的可能机制。研究发现,磷素环境对马褂木苗的生长和生理作用显著,磷胁迫条件下马褂木苗高生长显著减小,叶片发育受抑,叶绿素含量降低。缺磷显著影响马褂木苗蛋白质代谢,其叶片和根系可溶性蛋白含量有不同程度的降低,尤其对叶片氮代谢影响显著。缺磷能促使马褂木根系诱导性酸性磷酸酶活性的显著增强,以提高体内磷素的重复利用率;但与已有研究不同的是,磷胁迫条件下马褂木苗根系和叶片的丙二醛含量较低,高磷水平下丙二醛含量较高^[15,16]。

不同磷效率马褂木种源对磷胁迫的生理反应差异显著。与低磷效率种源相比,低磷条件下高磷效率种源叶片宽大而数量较多,叶绿素含量高而叶色浓绿,这是高磷效率种源在磷胁迫下的重要特征。磷胁迫下马褂木高磷效率种源的生理代谢相对活跃,叶片可溶性蛋白含量较高。因磷胁迫导致低磷效率种源的氮代谢紊乱,其叶片可溶性蛋白含量也处在较高的水平。研究发现,高磷效率种源叶片丙二醛含量在不同磷水平下变化较小,低磷效率种源叶片丙二醛含量则变化较大。虽然缺磷诱使马褂木根系酸性磷酸酶活性增强,但试验未观测到酸性磷酸酶活性的提高与高磷效率种源的形成有密切的关系。

参考文献:

- [1] 曹黎明,潘晓华. 水稻耐低磷机理的初步研究[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 260~264
- [2] 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
- [3] 林植芳,李双顺,林立珠,等. 水稻叶片衰老与超氧化物歧化酶活性及脂质过氧化作用的关系[J]. 植物学报, 1984, 26(6): 605~615
- [4] 刘厚诚,邝炎华,陈日远. 缺磷胁迫下长豇豆幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的变化[J]. 园艺学报, 2003, 30(2): 215~217
- [5] 唐致刚,张恩和,黄鹏. 供磷水平对不同基因型玉米几个抗逆生理指标的影响[J]. 草业科学, 2002, 19(1): 56~58
- [6] 李玉京,刘建中,李滨,等. 高等植物对磷饥饿胁迫的自我拯救[J]. 生命科学研究, 1998, 2(4): 244~252
- [7] 王剑,周志春,饶龙兵,等. 马褂木种源磷效率特性差异研究[J]. 林业科学研究, 2006, 19(2): 211~215
- [8] 李刚华,丁艳锋,薛利红,等. 利用叶绿素计(SPAD-502)诊断水稻氮素营养和推荐追肥的研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(3): 412~416
- [9] 艾天成,李方敏,周治安,等. 作物叶片叶绿素含量与SPAD值相关性研究[J]. 湖北农学院学报, 2000, 20(1): 6~8
- [10] McLanahan KD. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. Assay conditions and phosphatase activity[J]. Aust J Agric Res, 1980, 31(3): 429~440
- [11] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 1994
- [12] Lefebvre D D, Duff S M G, File C, et al. Response to Phosphate deprivation in *Bassica nigra* suspension cells[J]. Plant Physiology, 1990, 93(2): 504~511
- [13] 周志春,谢钰容,廖国华,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, 2005, 41(3): 58~62
- [14] 李建民,王剑,周志春,等. 磷素环境与马褂木种源的生长和干物质积累[J]. 林业科学, 2005, 40(5): 192~195
- [15] 刘祖祺,张石城. 植物抗性生理学[M]. 北京:中国农业出版社, 1994: 165~166
- [16] 李锋,李木英,潘晓华,等. 不同水稻品种幼苗适应低磷胁迫的根系生理生化特征[J]. 中国水稻科学, 2001, 18(1): 48~52