

# 基于 $^{32}\text{P}$ 示踪的不同供磷环境杉木幼苗磷的分配规律分析

陈思同 邹显花 蔡一冰 韦丹 李涛 吴鹏飞 马祥庆\*

福建农林大学林学院, 福州 350002; 国家林业局杉木工程技术研究中心, 福州 350002

**摘要** 通过分析杉木(*Cunninghamia lanceolata*)幼苗磷(P)分配规律, 可以阐明两个磷高效利用杉木在不同供磷水平下吸收外源磷的分配及动态变化, 为进一步进行磷高效利用基因型的选育提供参考。该研究以2个磷高效利用杉木家系(被动忍受型M1与主动活化型M4)幼苗为试验材料, 利用 $^{32}\text{P}$ 同位素示踪技术, 研究在不同供磷水平下2个杉木家系幼苗磷分配规律。结果表明, M1和M4吸收的外源磷的含量分布特征均为根>叶>茎, 自显影中相同处理时期的各器官在水平投影面上 $^{32}\text{P}$ 含量均为根>茎>叶。低磷处理下M1和M4根、茎、叶吸收的外源磷的含量均明显低于高磷处理, 自显影中相同处理时间根、茎、叶低磷水平下成像的黑化程度也低于高磷水平, 且低磷处理下吸收的外源磷的含量增加缓慢, 说明低磷胁迫严重影响杉木苗磷的吸收与积累。M1和M4的根系磷分配率在低磷胁迫下呈现出明显的先减少后增加趋势, 高磷水平下根系磷分配率表现为先增加后趋于平稳。这说明M1和M4可以通过体内磷的重新分配来适应外界低磷胁迫, 即杉木苗在低磷胁迫初期将根系中的磷转移至地上部分, 随着胁迫时间的延长, 地上部分的磷向根系中转移。但两个家系在低磷条件下对吸收的外源磷的分配格局差异明显: 从开始至结束M1吸收的外源磷的分配率表现为根系>地上部分, 而M4先表现为根系>地上部分, 后表现为地上部分>根系, 说明M1在低磷胁迫后加强体内磷循环的程度相比于M4更高, 即磷从地上部分向根系转移的趋势更强烈。

**关键词** 杉木; 磷分配;  $^{32}\text{P}$ 同位素; 低磷胁迫; 磷利用效率; 放射自显影

陈思同, 邹显花, 蔡一冰, 韦丹, 李涛, 吴鹏飞, 马祥庆 (2018). 基于 $^{32}\text{P}$ 示踪的不同供磷环境杉木幼苗磷的分配规律分析. 植物生态学报, 42, 1103–1112. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0148

## Phosphorus distribution inside Chinese fir seedlings under different P supplies based on $^{32}\text{P}$ tracer

CHEN Si-Tong, ZOU Xian-Hua, CAI Yi-Bing, WEI Dan, LI Tao, WU Peng-Fei, and MA Xiang-Qing\*

Forestry College of Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; and State Forestry Administration Chinese Fir Engineering Research Center, Fuzhou 350002, China

### Abstract

**Aim** The objective of this study was to determine the amount and distribution of exogenous phosphorus (P) in different organs, as well as their changes in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) under different P supply levels. The results could be used as scientific base for selecting P-efficient genotypes.

**Methods** Seedlings of two Chinese fir genotypes (M1 and M4), both with high P use efficiency, were treated with different P supply levels and quantified by using  $^{32}\text{P}$  isotope tracer for P distributions in different organs. The seedlings used in this study were selected by our team through previous research as the experimental materials.

**Important findings** We found that the distribution of exogenous P in M1 and M4 was the highest in the roots and the lowest in the stems, and at an intermedia level in the needles. The  $^{32}\text{P}$  content of each organ under the same treatment was ranked as root > stem > needle on the horizontal projection plane. The exogenous P content by the roots, stems and needles of M1 and M4 under low-P treatment appeared lower than that under the high-P treatment. The blackening degree of low-P image of roots, stems and needles under the same treatment was also lower than that under high-P treatment. The content of exogenous P in these organs under the low-P treatment increased slowly, indicating that the low-P stress significantly affected the absorption and accumulation of P in the seedlings. P allocation rates in the roots of M1 and M4 showed an initial decreasing and increasing later under

收稿日期Received: 2018-06-20 接受日期Accepted: 2018-09-12

基金项目: 国家自然科学基金(U1405211)和福建省科技重大专项(2018NZ0001-1)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (U1405211), and the Science and Technology Major Project of the Fujian Province (2018NZ0001-1).

\* 通信作者Corresponding author (lxymxq@126.com)

low-P stress, while under the high-P treatment, the root P level increased first and stabilizing later. These findings indicate that M1 and M4 could adapt to external low-P stress through redistribution of P within the plants by transferring P from roots to above-ground parts at the early stage under low P stress. With the extension of stressing time, P from above-ground parts was shifted to roots. However, the distribution of exogenous P in M1 and M4 was significantly different under the low P treatment. The distribution of exogenous P from the beginning to the end of M1 was greater in the roots than that in above-ground parts, while M4 showed a similar pattern in early stages but a higher rate toward the above-ground parts later. This indicates that M1 has a higher degree of strengthening P circulation in vivo than M4 with low P stress, i.e. the tendency of P transfer from above-ground parts to roots is stronger in M1 than in M4.

**Key words** *Cunninghamia lanceolata*; phosphorus distribution;  $^{32}\text{P}$  isotope; low phosphorus stress; phosphorus use efficiency; autoradiography

Chen ST, Zou XH, Cai YB, Wei D, Li T, Wu PF, Ma XQ (2018). Phosphorus distribution inside Chinese fir seedlings under different P supplies based on  $^{32}\text{P}$  tracer. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1103–1112. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0148

磷(P)是植物正常生长发育过程中必需的营养元素, 约占植物干质量的0.2%–1.1%, 其对促进植物的生长发育、增强植物抗逆性和调控生理代谢等方面有重要作用(陈永亮等, 2006; 张玉兰等, 2009; 苏顺宗等, 2013; 陈智裕等, 2016), 同时磷在植株中具有多重功能, 包括光合作用、核酸合成、呼吸作用、信号转导、糖酵解、膜合成、糖水化合物代谢、氧化还原反应和氮的固定等(Vance *et al.*, 2003)。由于磷在土壤中易被有机物或铁、铝、钙等离子所固定(梁翠月和廖红, 2015), 从而导致植物对磷肥的利用率降低, 造成所谓的遗传学缺乏(米国华等, 2004), 多数磷无法为植物所利用(Li *et al.*, 2008)。研究表明, 施入土壤中的磷70%–90%将成为不能被植物吸收和利用的固定形态(张斌和秦岭, 2010)。因此, 磷已成为限制植物生长发育的主要元素(章爱群等, 2008), 土壤有效磷含量低已经成为全球普遍存在的问题(张丽梅等, 2004)。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)自然分布范围广, 具生长快、产量高、成材早等特点, 是我国南方特有速生用材树种(俞新妥, 1993), 在维护山区生态中起着重要作用。然而, 近年来杉木的多代连栽导致林地生产力明显下降, 影响杉木人工林的可持续经营(林开敏和俞新妥, 2001; 马祥庆等, 2003)。研究表明南方林地土壤有效磷匮乏是维持杉木人工林长期生产力的主要限制因子(陈绍栓, 2002; 梁霞等, 2006)。研究筛选养分高效利用基因型植物对减缓林地生产力下降具有重要的现实意义, 能提高林地的经济和生态效益。

已有研究报道, 充足供磷时, 磷在植物体内的

分布表现为地上部分大于根部; 缺磷会改变植物体内的磷分布格局, 表现为顶芽、叶片和茎中的磷减少, 地上韧皮部中大量的磷流向根部(武维华, 2003; Doerner, 2008)。面对低磷胁迫, 植物除了通过调节和重新分配磷来维持磷浓度的稳定, 还可以改变根系构型以增加对磷的吸收(Shenoy & Kalagudi, 2005)。采用不同策略适应低磷胁迫的杉木在低磷条件下磷再分配的方式也不同。前期研究主要是直接测量植株内的磷含量, 无法排除试验之前杉木苗体内已贮存的磷的影响, 这会使植物的磷吸收、再分配和转运规律的研究产生一些误差, 造成机制理解的偏差。近年来, 由于同位素示踪技术具有定位定量准确、灵敏度高、可分辨原有分子和试验中新加入的分子等优点, 已逐渐成为研究植物磷转运的重要手段。因此, 本试验采用 $^{32}\text{P}$ 同位素示踪技术探究杉木苗磷的动态变化。特别地, 在大量前期研究基础上, 已有学者前期筛选出不同的磷高效利用杉木基因型(Wu *et al.*, 2011), 但目前对这些基因型的杉木从外界新吸收的磷的分配尚未开展相关研究, 这些不同基因型的杉木是研究杉木吸收外源磷分配规律的理想材料。

因此, 本文选择研究筛选出的M1与M4两个磷高效利用家系杉木幼苗为材料, 设置高磷与低磷2种不同供磷条件的水培室内模拟试验, 设置不同处理时间, 利用 $^{32}\text{P}$ 同位素示踪技术, 分析测定两种磷高效利用杉木在不同供磷水平下不同器官吸收的外源磷的含量和分配率, 阐明两个磷高效利用杉木在不同供磷水平下吸收外源磷的分配及动态变化, 为进一步进行磷高效利用基因型的选育提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

选择筛选出的M1和M4杉木苗(Wu *et al.*, 2011)为试验材料, 其中M1主要通过体内循环来抵抗磷胁迫逆境, M4主要通过根系拓展增生和分泌化学物质来适应环境的磷胁迫。供试苗木为福建省漳平五一国有林场杉木无性系种子园按单系采种培育的半胞家系幼苗。在温室内培育5个月, 室温平均气温20.3 °C, 相对湿度78%。供试苗木长势均一、根系完整、无病害, 平均地径3.3 mm, 平均苗高17.9 cm。

### 1.2 试验设计

试验采用口径4.4 cm、高30 cm、体积250 mL的聚乙烯容器进行营养液培养, 每株苗木用海绵包裹根茎结合处固定于容器口, 每个容器内种植一株苗木。设置不同的处理时间和不同的供磷浓度, 处理时间为2、12、24、120、240和360 h共6个时间梯度。本研究供磷浓度参照盛炜彤等(2005)对南方杉木人工林土壤有效磷的测定结论: 杉木林土壤有效磷含量适宜值为13  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 缺乏值为1  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 换算成相同质量水溶液磷浓度的适宜值为0.42  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ , 缺乏值为0.03  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ; 另外根据俞新妥(1996)对全国杉木分布区土壤理化性质的分析, 福建省漳平五一国有林场杉木种子园属中带东区及中区山地红黄壤, 林地pH值4.8–5.7。因此, 本试验采用 $\text{KH}_2\text{PO}_4$ 作为磷供应源, 设置高磷处理(0.50  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{KH}_2\text{PO}_4$ )和低磷处理(0.03  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{KH}_2\text{PO}_4$ )两个磷浓度处理, 并用KCl调节不同营养液的钾含量。基础营养液组成参照Hoagland配方, 结合Wu等(2011)改良配方, 做适当调整:  $\text{KNO}_3$  126.4  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$  123.2  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$  295.2  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ; 微量元素( $\text{H}_3\text{BO}_3$  0.715  $\text{mg/L}$ 、 $\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$  0.020  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $\text{ZnSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.055  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $\text{MnCl}\cdot 4\text{H}_2\text{O}$  0.450  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 、钼酸铵 0.025  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ); 铁盐溶液( $\text{Na}_2\cdot\text{EDTA}$  1.871  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $\text{FeSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$  1.390  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )。为了满足杉木幼苗对其他营养元素的需求, 180 h后换一次营养液, 营养液用NaOH和HCl调节pH值为5.2。

试验磷同位素为 $\text{H}_3^{32}\text{PO}_4$  (PerkinElmer, Boston, USA); 每个容器中加入250 mL上述基础营养液后, 再向每个容器中加入650  $\mu\text{L}$   $\text{H}_3^{32}\text{PO}_4$ , 比放射强度为 $4.05 \times 10^4$   $\text{Bq}\cdot\text{mL}^{-1}$ , 之后再将杉木苗用去离子

水冲洗干净后固定在容器口的中心位置进行试验。

为保证苗木供氧充足, 每个容器采用通气泵通气, 4 h通气一次, 每次20 min。M1和M4杉木苗2个供磷浓度和6个时间梯度的每个处理均设置4个重复, 其中1个重复用于放射自显影。为保证营养液中 $^{32}\text{P}$ 衰变一致, 需要采用同一批 $^{32}\text{P}$ 进行标记, 所以共准备128个加入营养液和 $\text{H}_3^{32}\text{PO}_4$ 的容器, 其中96个用于开始时培养苗木, 32个用保鲜膜封口, 用于180 h后更换营养液。此外准备1个加入高磷营养液和 $\text{H}_3^{32}\text{PO}_4$ 的容器和1个加入低磷营养液和 $\text{H}_3^{32}\text{PO}_4$ 的容器用于放射性比度的测定。每个处理时间结束后, 分别取低磷处理和高磷对照苗木进行相关指标测定。

### 1.3 测定方法

#### 1.3.1 生物量测定

处理结束后, 将杉木苗根系用去离子水洗净, 直到用Inspector Alert V2放射性核辐射检测仪(Medcom, California, USA)检测200 mL去离子水每分钟 $^{32}\text{P}$ 放射性测量计数低于100, 将杉木苗根、茎、叶分离, 杀青, 85 °C烘干至恒质量, 分别测定根、茎和叶的干质量, 粉碎, 备用。

#### 1.3.2 放射性测定

随机取出0.030 g根、茎、叶均匀粉碎样品, 加闪烁液(PerkinElmer, Boston, USA)放置12 h后在Beckman LS6500液体闪烁计数器(Beckman, California, USA)上测定放射性, 因 $^{32}\text{P}$ 半衰期为14.3 d, 样品均需要进行衰变校正( $T_{1/2} = 14.3$  d,  $\lambda = \ln 2/T_{1/2}$ ,  $A = A_0 e^{-\lambda t}$ ; 其中 $T_{1/2}$ 是 $^{32}\text{P}$ 半衰期,  $\lambda$ 是 $^{32}\text{P}$ 的衰变常数,  $A$ 是在 $t$ 时刻 $^{32}\text{P}$ 经衰变后剩余的活度,  $A_0$ 是在 $t = 0$ 时的 $^{32}\text{P}$ 的活度,  $t$ 是经过的时间)。

#### 1.3.3 放射性比度测定

在加入营养液和 $\text{H}_3^{32}\text{PO}_4$ 的容器吸取2 mL溶液, 高磷和低磷营养液分别重复测定3次, 加闪烁液放置12 h后在Beckman LS6500液体闪烁计数器上测定放射性, 样品均需要通过公式 $A = A_0 e^{-\lambda t}$ 进行衰变校正。

#### 1.3.4 放射自显影

为更加直观的观测 $^{32}\text{P}$ 在杉木幼苗的分配情况, 处理结束后, 将杉木苗根系用去离子水洗净至200 mL去离子水每分钟 $^{32}\text{P}$ 放射性测量计数低于100, 杉木苗用常规法压成标本, 杀青, 85 °C烘干, 用Kodak Image Station 4000R磷屏扫描仪(Kodak, New

York, USA)扫描照片。由于磷屏扫描仪不能放下整株杉木苗, 所以将杉木苗分成3部分分别扫描照片, 其中根分离为1部分, 地上部分平均分成2部分(地上部上端和地上部下端)。其中低磷曝光时间为1 h, 高磷曝光时间为5 h。

### 1.3.5 数据统计与分析

放射性比度( $\text{Bq} \cdot \mu\text{g}^{-1}$ ) = 营养液放射活度( $\text{Bq}$ )/营养液中磷质量( $\mu\text{g}$ )

植株各部位吸收外源磷含量( $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ) = 放射活度( $\text{Bq}$ )/放射性比度( $\text{Bq} \cdot \mu\text{g}^{-1}$ )/植株该部位干物质质量( $\text{g}$ )

每株吸收外源磷积累量( $\mu\text{g}$ ) =  $\Sigma$ (杉木苗不同部位干物质质量( $\text{g}$ )  $\times$  该部位吸收外源磷含量( $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ))

吸收外源磷的分配率(%) = 各部位吸收外源磷积累量( $\mu\text{g}$ )/整株吸收外源磷总积累量( $\mu\text{g}$ )  $\times 100$

采用SPSS 19.0软件进行数据统计分析, 用Origin 8.5软件进行图表的绘制。

## 2 结果和分析

### 2.1 供磷水平对不同杉木家系幼苗自显影黑化程度的影响

由图1可以看出, 在低磷曝光时间为1 h, 高磷曝光时间为5 h条件下, M1和M4在低磷和高磷两个

处理条件下, 相同处理时期的各个器官的 $^{32}\text{P}$ 含量均为根>茎>叶。在相同的曝光时间下的自显影中, 试验处理2 h时, M1和M4在低磷和高磷两个处理条件下杉木苗植株中 $^{32}\text{P}$ 含量均较小, 没有曝光出图像。在试验处理12 h时, M1和M4在低磷和高磷两个处理条件下根部均出现 $^{32}\text{P}$ , 在试验处理120 h时茎中均出现 $^{32}\text{P}$ 。在试验处理240 h时M1在低磷和高磷两个处理条件下叶中均出现 $^{32}\text{P}$ , M4在高磷条件下叶中出现 $^{32}\text{P}$ 。在试验处理360 h时M4在低磷条件下叶中出现 $^{32}\text{P}$ 。M1和M4相同处理时间根、茎、叶高磷条件下自显影成像的黑化程度比低磷条件下黑化程度高。

### 2.2 供磷水平对不同杉木家系幼苗吸收外源磷的影响

图2中, 试验处理开始2 h时, M1在低磷处理下吸收的外源磷的含量为根>茎>叶, 2 h之后吸收的外源磷的含量均为根>叶>茎。在高磷处理条件下, 各处理时间段吸收的外源磷的含量均为根>叶>茎。低磷和高磷两个处理条件下各处理时间, M4吸收外源磷的含量均为根>叶>茎。随着处理时间的延长, M1和M4在低磷和高磷处理下根、茎、叶中吸收的外源磷的含量都逐渐增多, M1和M4根、茎、叶高磷

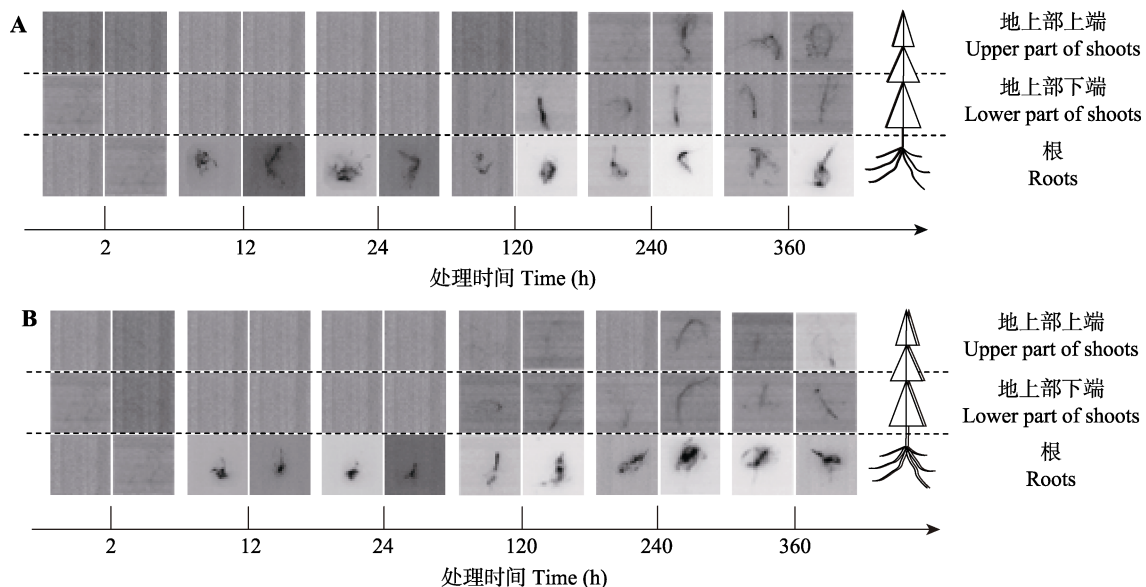


图1 杉木家系M1 (A)和M4 (B)放射自显影。黑化部分为含 $^{32}\text{P}$ 部分, 黑化程度越高 $^{32}\text{P}$ 含量越高; 每一列图像从上到下代表整株杉木苗地上部上端、地上部下端和根部; 每个处理时间的图像左侧代表低磷处理杉木苗自显影, 右侧代表高磷处理杉木苗自显影。

**Fig. 1** The autoradiography of M1 (A) and M4 (B) for Chinese fir family. The blackening part indicates the parts containing  $^{32}\text{P}$  of the fir seedlings. The higher the degree of blackening, the higher the content of  $^{32}\text{P}$ . Each column of images from top to bottom represents the upper part of the shoots, the lower part of the shoots and the roots. The left and right image for each processing time represents the autoradiography of the fir seedlings under low and high P treatment, respectively.

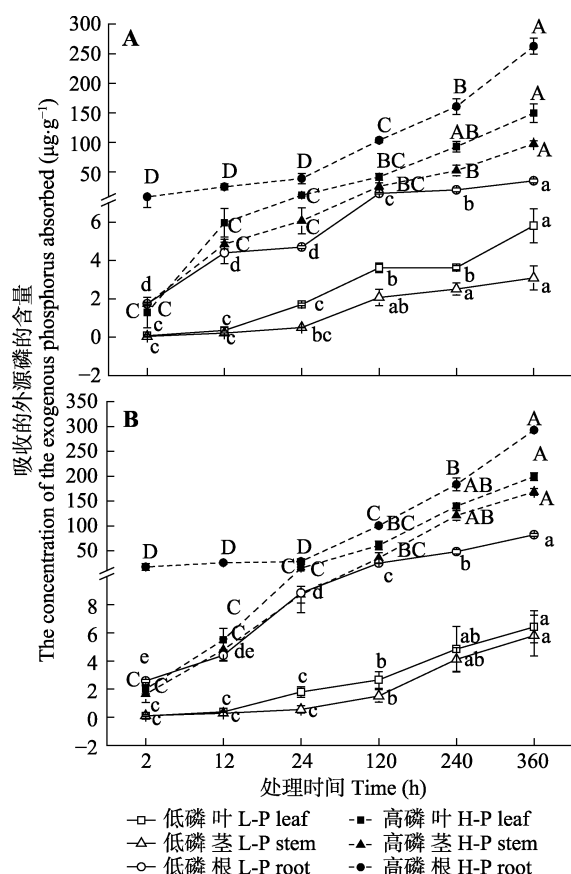


图2 杉木家系M1 (A)和M4 (B)在不同处理时间下叶、茎和根中吸收外源磷的含量(平均值±标准偏差)。不同小写字母代表低磷(L-P)条件下同一器官不同处理时间吸收外源磷的含量差异达0.05显著水平, 不同大写字母代表高磷(H-P)条件下同一器官不同处理时间吸收外源磷的含量差异达0.05显著水平。

Fig. 2 Changes in concentration of the exogenous phosphorus in leaves, stems and roots of M1 (A) and M4 (B) for Chinese fir with time for each treatment (mean ± SD). Different lower case letters represent the significant levels ( $p < 0.05$ ) in phosphorus content of the same organ under low phosphorus (L-P) treatment, whereas different capital letters indicate the significance ( $p < 0.05$ ) under high-phosphorus (H-P) condition.

处理下吸收的外源磷的含量高于低磷处理下的含量。

其中, M1根在高磷处理下吸收的外源磷的含量在2、12和24 h时无显著差异, 120、240和360 h时与2、12和24 h时吸收的外源磷的含量有显著差异。M1根在低磷处理下吸收的外源磷的含量在2、12 h时无显著差异, 24、120、240和360 h时与2、12 h时吸收的外源磷的含量有显著差异。M4根在2种供磷水平下吸收的外源磷的含量在2、12和24 h时无显著差异, 120、240和360 h时与2、12和24 h时吸收的外源磷的含量有显著差异。M1和M4叶、茎在高供磷水平下吸收的外源磷的含量在2、12、24和120 h时无显著差异, 240、360 h时吸收的外源磷的含量与2、12、

24和120 h时吸收的外源磷的含量有显著差异。M1和M4叶、茎在低供磷水平下吸收的外源磷的含量在2、12和24 h时无显著差异, 120、240和360 h时与2、12和24 h时吸收的外源磷的含量有显著差异, 出现显著差异的时期早于高磷处理。

### 2.3 供磷水平对不同杉木家系幼苗吸收外源磷的分配率的影响

由图3可以看出, M1和M4在低磷处理条件下, 地上部分吸收外源磷的分配率均表现为先增加后减少的趋势, M1和M4均在24 h时分配率达到最高, 相应的根系吸收外源磷的分配率均表现为先减少后增加的趋势, M1和M4均在24 h时分配率达到最低, 从处理开始至结束M1的吸收外源磷的分配率表现为根系>地上部分, M4在2–12 h之间植株吸收外源磷的分配率表现为根系>地上部分, 而自24 h起至360 h处理结束这一时间范围内则表现为地上部分>根系。M1和M4在高磷处理条件下, 地上部分吸收外源磷的分配率表现为先增加后趋于平稳的趋势, 相应的根系吸收外源磷的分配率均表现为先减少后趋于平稳的趋势, 其中M1地上部分分配率在24 h时达到最高, 而M4在120 h时达到最高, M1和M4均在处理开始至2 h之间植株吸收外源磷的分配率表现为根系>地上部分, 而自12 h起至360 h处理结束这一时间范围内则表现为地上部分>根系。M1和M4在低磷和高磷条件下地上部分在不同时期的磷分配均表现为叶>茎。

### 3 讨论

根系是植物吸收矿质营养元素的主要器官, 叶片是植物磷主要的存储器官, 不同器官中磷含量也各不相同。红花(*Carthamus tinctorius*)体内磷的分布特征表现为叶>根>茎(胡喜巧等, 2018), 而马铃薯(*Solanum tuberosum*)磷分布规律为茎>根>叶(强继业, 2004)。刘军等(1996)在用<sup>32</sup>P追踪马尾松(*Pinus massoniana*)幼苗吸收磷的研究中发现, 随着时间的延长幼苗各器官放射性都不断增加, 但根部增加较快, 茎叶增加缓慢, 各部位<sup>32</sup>P累积量为根>茎>叶。本试验对杉木各部位吸收外源磷分配的研究表明, M1和M4中吸收的外源磷的含量分配特征均为根>叶>茎, 这与周裕荣和陈明莉(1996)的研究一致; 自显影中可以看出M1和M4相同处理时期的各器官在水平投影面上<sup>32</sup>P含量均为根>茎>叶, 这与强继业

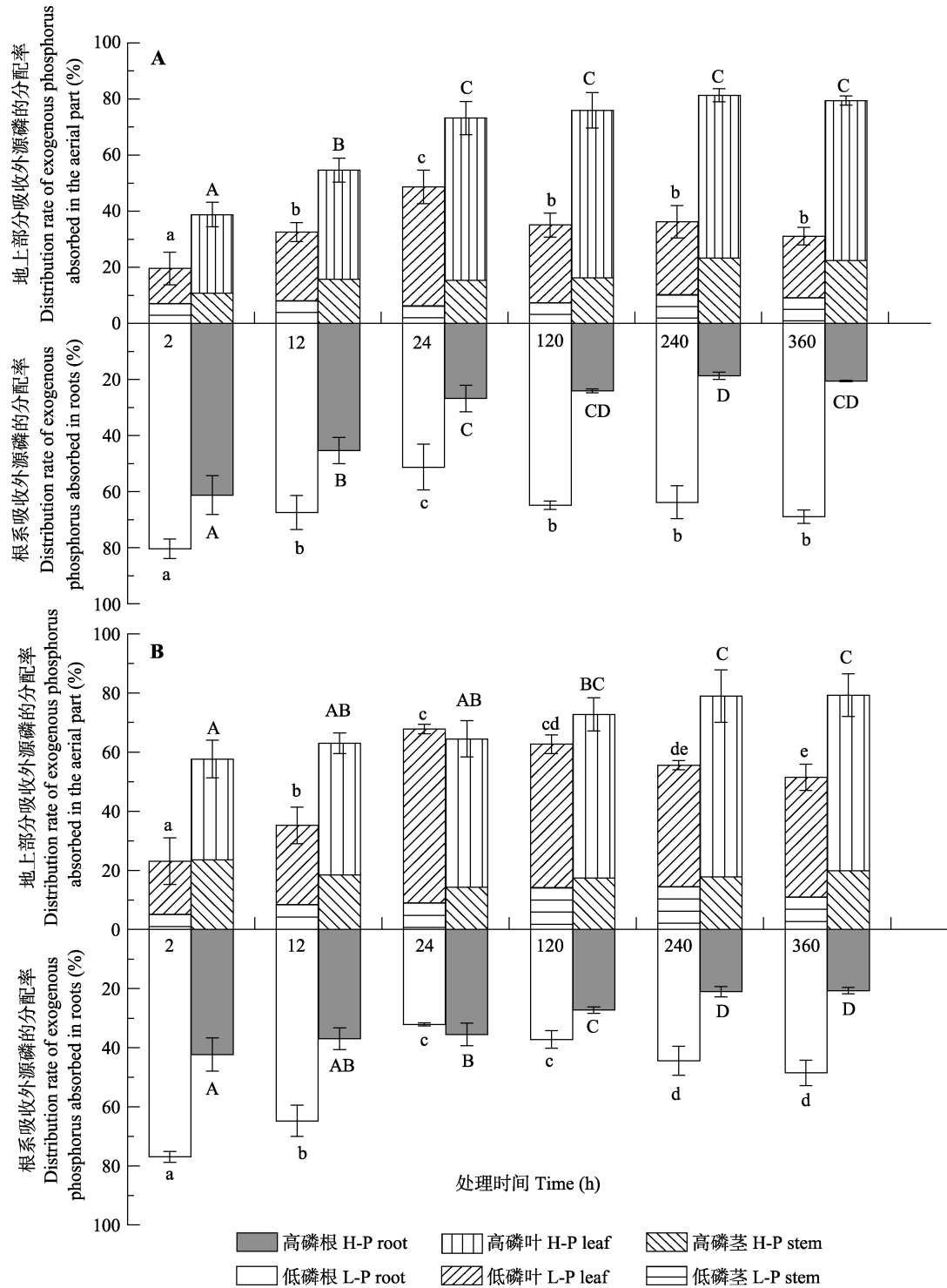


图3 杉木家系M1 (A)和M4 (B)吸收的外源磷的分配动态(平均值±标准偏差)。不同小写字母代表低磷条件下地上部分或根系不同处理时间吸收外源磷分配率差异达0.05显著水平, 不同大写字母代表高磷条件下地上部分或根系不同处理时间吸收外源磷的含量差异达0.05显著水平。

**Fig. 3** Dynamics of the exogenous phosphorus (P) allocation in roots, stems and leaves of M1 (A) and M4 (B) for Chinese fir under different P treatments (mean ± SD). Different lower case letters indicate the significance ( $p < 0.05$ ) in P allocation of different periods under low P (L-P) treatment, whereas different uppercase letters represent the significance ( $p < 0.05$ ) under high P (H-P) treatment.

等(1997)的研究一致。自显影与定量分析结果不同是由于单位质量的叶中新吸收的磷大于茎中新吸收的磷, 但自显影是对水平投影面上<sup>32</sup>P含量积累的成

像, 由于茎的横截面积比叶面积小, 水平投影面上<sup>32</sup>P含量较多, 所以自显影中<sup>32</sup>P含量为茎>叶。磷是植物生长发育所必需的大量元素之一, 在

植物体内不仅参与了细胞的结构组成, 并且在新陈代谢和信号传导等方面起着重要作用。磷缺乏会造成植物生长的逆境胁迫, 表现为植株矮小, 叶色暗绿或紫红色, 缺乏光泽, 磷吸收受到限制(曹立为等, 2012; 张立花等, 2013)。吴一群等(2017)的研究发现, 番茄(*Lycopersicon esculentum*)缺磷处理后, 根、茎和叶磷含量为正常磷处理水平的19.67%、10.53%和12.00%。晁毛妮等(2017)研究发现低磷处理后, 棉花(*Gossypium* spp.)不同基因型的株高、地上部干质量、生物量和磷吸收效率指标均明显低于正常供磷水平。本试验结果表明, 低磷处理后, M1和M4根、茎、叶吸收的外源磷均明显低于高供磷水平, 自显影中相同处理时间根、茎、叶低磷成像的黑化程度低于高磷水平, 说明低磷胁迫严重影响杉木苗磷的吸收与积累。

由于南方林地土壤缺乏有效磷, 在长期的进化演变中, 一些植物对低磷环境产生多种适应方式和适应特征, 当植物遭受低磷胁迫时, 植物自身有一定的调节能力(Raghothama, 1999; Ruan *et al.*, 2000; Bennetzen & Hake, 2009)。郭再华等(2005)研究发现水稻(*Oryza sativa*)在低磷条件下有更高的磷利用效率。Postma和Lynch (2011)研究发现植物在低磷胁迫下, 可通过把根系中的磷转运至茎叶中重新利用, 从而加速植物体内的磷循环, 使植株对有限磷资源的利用更趋经济高效。本文中, M1和M4在低磷处理条件下, 地上部分吸收的外源磷的分配率均表现为先增加后减少的趋势, 根系吸收的外源磷的分配率表现为先减少后增加的趋势, 而高磷条件下地上部分吸收的外源磷的分配率表现为先增加后趋于平稳的趋势, 根系吸收的外源磷的分配率表现为减少的趋势。说明低磷胁迫下杉木苗会调节体内磷分配来适应胁迫, 即杉木苗低磷胁迫初期将根系中的磷转移至地上部分, 随着低磷胁迫处理时间延长, 植物则会地上部分的磷向根系中转移, 这与冷华妮等(2009)的研究结果一致。胁迫初期植物还未启动相应的响应策略时, 吸收的磷会向上运输到地上部分供应植物生长发育所需, 随着胁迫时间延长, 植物启动相应的适应机制, 一部分再分配的磷会向下运输到根系系统供应根系生长, 促进根系生长, 增加根系对外界磷的吸收(Abel *et al.*, 2002)。缺磷的植物中一半以上的磷通过韧皮部从地上部分运输到根部, 再由木质部重新装载运输到地上部分, 这一缺磷条

件下奇特的无机磷循环系统对提高植物体内磷的利用效率, 维持磷稳态和缓解植株缺磷症状起到了至关重要的作用(Veneklaas *et al.*, 2012)。

同一植物不同的家系在低磷条件下调节体内磷分配的能力与方式不同。Vance等(2003)指出, 低磷环境中植物主要采取两种策略以缓解磷胁迫, 即对内提高磷的利用效率和对外增加磷的吸收。有研究揭示, 植物为适应低磷胁迫, 主要通过根系形态的适应变化和根系分泌化学物质如有机酸和酸性磷酸酶的增加, 来实现高效获取土壤磷与实现高磷效率(谢钰容等, 2005; 杨青等, 2012; Wu *et al.*, 2017)。本试验结果表明, M1在低磷处理条件下, 从处理开始至结束, M1吸收的外源磷的分配率表现为根系>地上部分, M4在低磷处理条件下, 在2–12 h之间植株吸收的外源磷的分配率表现为根系>地上部分, 自24 h起至360 h处理结束这一时间范围内则表现为地上部分>根系, 说明M1在感受低磷胁迫后加强体内磷循环的程度相比于M4更高, 即磷从地上部分向根系转移的趋势更强烈。M1为“被动忍受型”杉木基因型, 主要是采取加强体内磷循环提高磷的利用效率的策略来适应低磷胁迫(Wu *et al.*, 2011)。根是植物的主要磷吸收器官, 在缺磷情况下成为磷库, 倾向于保持较多的磷而向外输送较少(Jeschke *et al.*, 1997)。本试验中M1和M4根系吸收的外源磷的分配率在24–360 h逐渐提高, 说明缺磷时根系逐渐保持更多的磷。但是M4在24 h起至360 h处理结束这一时间范围内, 磷的分配率表现为地上部分>根系, 说明M4的磷循环能力较弱, M4为“主动活化型”杉木基因型, 主要通过根系拓展增生和分泌化学物质增加对外界磷的吸收来适应环境的低磷胁迫(Zou *et al.*, 2015)。面对低磷胁迫, M1和M4会分泌有机酸, M1对低磷胁迫比M4更敏感, 分泌有机酸的响应时间早于M4, 但有机酸产生较慢, 分泌有机酸含量少于M4, 效率小于M4(Zou *et al.*, 2018)。植物体内存在多个亲和性不同的磷转运蛋白, 反映了磷吸收运输的复杂性。低磷胁迫下杉木根中磷转运蛋白基因*ClPht1;1*表达量较高, 恢复供磷后, *ClPht1;1*基因表达量恢复正常水平(苏烁烁等, 2017)。磷转运蛋白基因的表达会促进杉木体内磷的运输。

## 4 结论

2个磷高效利用基因型(M1和M4)杉木幼苗吸收



的外源磷在体内分配特征均为根>叶>茎。自显影中可以看出, M1和M4相同处理时期的各器官在水平投影面上<sup>32</sup>P含量均为根>茎>叶。低磷处理后, M1和M4根、茎、叶吸收的外源磷均明显低于高磷水平, 自显影中相同处理时间根、茎、叶低磷水平下成像的黑化程度低于高磷水平, 表明低磷胁迫严重影响杉木苗磷的吸收与积累。结合2个杉木基因型幼苗体内的磷分配规律, M1和M4的根系磷分配率在低磷胁迫的过程中呈现明显的先减少后增加的趋势, 高磷水平下根系磷分配率表现为先增加后趋于平稳的趋势。可以得出M1和M4可以通过体内磷的重新分配来适应外界低磷胁迫, 即杉木苗低磷胁迫初期将根系中的磷转移至地上部分, 随着低磷胁迫处理时间延长, 将地上部分的磷向根系中转移。进一步对地上部分与根系吸收外源磷的分配率的比较可以看出, M1在低磷处理条件下, 从处理开始至结束, M1吸收的外源磷的分配率表现为根系>地上部分, 而M4先表现为根系>地上部分, 后表现为地上部分>根系, 说明M1在感受低磷胁迫后加强体内磷循环的程度相比于M4更高, 即磷从地上部分向根系转移的趋势更强烈。

## 参考文献

- Abel S, Ticeoni CA, Delatorre CA (2002). Phosphate sensing in higher plants. *Physiologia Plantarum*, 115, 1–8.
- Bennetzen JL, Hake SC (2009). *Handbook of Maize: It's Biology*. Springer, New York. 381–404.
- Cao LW, Guo XS, Long ZP, Ma CM (2012). Changes of phosphorus nutrition on P accumulation, yield and quality of soybean. *Soybean Science*, 34, 458–462. [曹立为, 郭晓双, 龚振平, 马春梅 (2012). 磷素营养变化对大豆磷素积累及产量和品质的影响. *大豆科学*, 34, 458–462.]
- Chao MN, Zhang ZY, Zhang JB, Song HN, Bu JJ, Niu FQ, Wang QL (2017). Preliminary study on adaptability of cotton varieties to phosphorus deficiency stress in hydroponic culture. *Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition)*, 38, 99–104. [晁毛妮, 张志勇, 张金宝, 宋海娜, 卜晶晶, 牛富强, 王清连 (2017). 水培条件下棉花品种对缺磷胁迫的适应性研究初探. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 38, 99–104.]
- Chen SS (2002). The water holding capacity and soil fertility in the mixed forest of *Cunninghamia lanceolata* and *Altingia gracilides*. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 957–961. [陈绍栓 (2002). 杉木细柄阿丁枫混交林涵养水源功能和土壤肥力的研究. *生态学报*, 22, 957–961.]
- Chen YL, Li XL, Zhou XY (2006). Effects of phosphorus deficiency stress on growth of larch seedlings and activities of acid phosphatase in roots. *Journal of Beijing Forestry University*, 28(6), 46–50. [陈永亮, 李修岭, 周晓燕 (2006). 低磷胁迫对落叶松幼苗生长及根系酸性磷酸酶活性的影响. *北京林业大学学报*, 28(6), 46–50.]
- Chen ZY, Wu PF, Zou XH, Wang P, Ma J, Ma XQ (2016). Relationship between growth and endogenous hormones of Chinese fir seedlings under low phosphorus stress. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(2), 57–66. [陈智裕, 吴鹏飞, 邹显花, 汪攀, 马静, 马祥庆 (2016). 低磷胁迫下杉木幼苗生长特性与内源激素的关系. *林业科学*, 52(2), 57–66.]
- Doerner P (2008). Phosphate starvation signaling: A threesome controls systemic Pi homeostasis. *Current Opinion in Plant Biology*, 11, 536–540.
- Guo ZH, He LY, Xu CG (2005). Uptake and use of sparingly soluble phosphorus by rice genotypes with different P-efficiency. *Acta Agronomica Sinica*, 31, 1322–1327. [郭再华, 贺立源, 徐才国 (2005). 不同耐低磷水稻基因型秧苗对难溶性磷的吸收利用. *作物学报*, 31, 1322–1327.]
- Hu XQ, Yang WP, Huang L, Mei PP, Meng L (2018). Absorption and distribution of nitrogen, phosphorus and potassium in *Carthamus tinctorius* L. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 46(7), 1–7. [胡喜巧, 杨文平, 黄玲, 梅沛沛, 孟丽 (2018). 红花对氮磷钾的吸收与分配规律研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 46(7), 1–7.]
- Jeschke WD, Kirekby EA, Peuke AD, Pate JS, Hartung W (1997). Effects of P deficiency on assimilation and transport of nitrate and phosphate in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.). *Journal of Experimental Botany*, 48, 75–91.
- Leng HN, Chen YT, Duan HP, Rao LB, Wang YJ, Hu YX (2009). Effects of phosphorus stress on the growth and nitrogen and phosphorus absorption and utilization efficiency of *Liquidambar formosana* from different provenances. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 754–756. [冷华妮, 陈益泰, 段红平, 饶龙兵, 王永军, 胡韵雪 (2009). 磷胁迫对不同种源枫香生长及氮、磷吸收利用率的影响. *应用生态学报*, 20, 754–756.]
- Li H, Shen J, Zhang F, Clairrotte M, Drevon JJ, Le cadre E, Hinsinger P (2008). Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems. *Plant and Soil*, 312, 139–150.
- Liang CY, Liao H (2015). Molecular mechanisms underlying the responses of plant roots to low P stress. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 27, 289–397. [梁翠月, 廖红 (2015). 植物根系响应低磷胁迫的机理研究. *生命科学*, 27, 389–397.]



- Liang X, Liu AQ, Ma XQ, Feng LZ, Huang YJ (2006). Comparison of the phosphorus characteristics of different Chinese fir clones. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 1005–1011. [梁霞, 刘爱琴, 马祥庆, 冯丽贞, 黄益江 (2006). 不同杉木无性系磷素特性的比较. 植物生态学报, 30, 1005–1011.]
- Lin KM, Yu XT (2001). Land resilience and sustainable management of *Cunninghamia lanceolata* plantation. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 9(4), 39–42. [林开敏, 俞新妥 (2001). 杉木人工林地力衰退与可持续经营. 中国生态农业学报, 9(4), 39–42.]
- Liu J, Lü JY, Li SR (1996). Studies of absorption and accumulation of <sup>32</sup>P in *Larix gmelinii* seedling. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 16, 136–139. [刘军, 吕金印, 李树荣 (1996). 兴安落叶松幼苗对<sup>32</sup>P的吸收与积累研究. 西北植物学报, 16, 136–139.]
- Ma XQ, Fan SW, Chen SS, Lin SJ (2003). Study on biomass productivity of Chinese fir plantations after successive planting. *Scientia Silvae Sinicae*, 29(2), 78–83. [马祥庆, 范少辉, 陈绍栓, 林上杰 (2003). 杉木人工林连作生物生产力的研究. 林业科学, 29(2), 78–83.]
- Mi GH, Xing JP, Chen FJ, Liu XS, Liu Y (2004). Maize root growth in relation to tolerance to low phosphorus. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 10, 468–472. [米国华, 邢建平, 陈范骏, 刘向生, 刘燕 (2004). 玉米苗期根系生长与耐低磷的关系. 植物营养与肥料学报, 10, 468–472.]
- Postma JA, Lynch JP (2011). Theoretical evidence for the functional benefit of root cortical aerenchyma in soils with low phosphorus availability. *Annals of Botany*, 107, 829–841.
- Qiang JY (2004). Study of phosphate absorption and distribution characteristics in potato and bean by using <sup>32</sup>P. *Guihaia*, 24, 52–54. [强继业 (2004). <sup>32</sup>P研究马铃薯(合作-88)和黄豆对磷素营养的吸收及分布规律. 广西植物, 24, 52–54.]
- Qiang JY, Wang J, Chen GH, Guo M, Zhang X (1997). Study on phosphorus metabolism of maize seedlings using <sup>32</sup>P tracer. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 12(3), 169–172. [强继业, 王晋, 陈光宏, 郭敏, 张旭 (1997). 利用<sup>32</sup>P示踪研究玉米苗期的磷素代谢. 云南农业大学学报, 12(3), 169–172.]
- Raghothama KG (1999). Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50, 665–693.
- Ruan JY, Zhang FS, Wong MH (2000). Effect of nitrogen form and phosphorus source on the growth, nutrient uptake and rhizosphere soil property of *Camellia sinensis* L. *Plant and Soil*, 223, 63–71.
- Sheng WT, Fan SH, Ma XQ (2005). *Study on Long-term Productivity Maintenance Mechanism of Cunninghamia lanceolata* Plantation. Science Press, Beijing. [盛炜彤, 范少辉, 马祥庆 (2005). 杉木人工林长期生产力保持机制研究. 科学出版社, 北京.]
- Shenoy V, Kalagudi G (2005). Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping. *Biotechnology Advances*, 23, 501–513.
- Su SS, Li M, Wu PF, Zhang Y, Ma XQ (2017). Cloning and expression analysis of phosphate transporter gene *ClPht1;1* in *Cunninghamia lanceolata*. *Scientia Silvae Sinicae*, 53(5), 33–42. [苏烁烁, 李明, 吴鹏飞, 张颖, 马祥庆 (2017). 杉木磷转运蛋白基因*ClPht1;1*的克隆及表达分析. 林业科学, 53(5), 33–42.]
- Su SZ, Wu FK, Liu D, Wu L, Gao SB (2013). Cloning and functional analysis of a phosphor transporter gene from a Pht1 family of maize. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 27, 885–894. [苏顺宗, 吴锋锴, 刘丹, 吴玲, 高世斌 (2013). 一个玉米Pht1家族磷转运蛋白基因克隆和功能分析. 核农学报, 27, 885–894.]
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003). Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157, 423–447.
- Veneklaas EJ, Shane MW, White PJ (2012). Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. *New Phytologist*, 195, 306–320.
- Wu PF, Ma XQ, Tigabu M, Chen W, Liu AQ, Pre CO (2011). Root morphological plasticity and biomass production of two Chinese fir clones with high phosphorus efficiency under low phosphorus stress. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 228–234.
- Wu PF, Wang GY, Taimoor HF, Li Q, Zou XH, Ma XQ (2017). Low phosphorus and competition affect Chinese fir cutting growth and root organic acid content: Does neighboring root activity aggravate P nutrient deficiency? *Journal of Soils and Sediments*, 17, 2775–2785.
- Wu WH (2003). *Plant Physiology*. Science and Technology Press, Beijing. 91–92. [武维华 (2003). 植物生理学. 科学技术出版社, 北京. 91–92.]
- Wu YQ, Lin Q, Yan MJ, Zhang H, Chen ZC, Li XF (2017). Effect of phosphorus on growth and nutrient uptake of tomato. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 33(9), 74–77. [吴一群, 林琼, 颜明娟, 张辉, 陈子聪, 李祥发 (2017). 不同磷素水平对番茄生长及养分吸收的影响. 中国农学通报, 33(9), 74–77.]
- Xie YR, Zhou ZC, Liao GH, Jin GQ, Chen Y (2005). Difference of induced acid phosphate activity under low phosphorus stress of *Pinus massoniana* provenances. *Scientia Silvae Sinicae*, 41(3), 58–62. [谢钰容, 周志春, 廖国华, 金国庆, 陈跃 (2005). 低磷胁迫下马尾松种源酸性磷酸酶活性差异. 林业科学, 41(3), 58–62.]
- Yang Q, Zhang Y, Zhou ZC, Feng ZP (2012). Root architecture and phosphorus efficiency of different provenance *Pinus massoniana* under low phosphorous stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 2339–2345. [杨青, 张一, 周志春, 丰忠平 (2012). 低磷胁迫下不同种源马尾松的根

- 构型与磷效率. 应用生态学报, 23, 2339–2345.]
- Yu XT (1993). Research and views on sustainable utilization of Chinese fir woodland. *World Forestry Research*, (2), 80–87. [俞新妥 (1993). 杉木林地持续利用问题的研究和看法. 世界林业研究, (2), 80–87.]
- Yu XT (1996). *Fir Cultivation*. Fujian Science and Technology Press, Fuzhou. [俞新妥 (1996). 杉木栽培学. 福建科学技术出版社, 福州. 18.]
- Zhang AQ, He LY, Men YY, Zhao HE, Yang JF, Li DH (2008). Effect of phosphorus levels on growth and nutrient absorption of low-P tolerant maize seedlings. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 14, 347–350. [章爱群, 贺立源, 门玉英, 赵会娥, 杨建峰, 李德华 (2008). 磷水平对不同耐低磷玉米基因型幼苗生长和养分吸收的影响. 应用与环境生物学报, 14, 347–350.]
- Zhang B, Qin L (2010). Plants tolerance to low phosphorus and its molecular basis. *Molecular Plant Breeding*, 8, 776–783. [张斌, 秦岭 (2010). 植物对低磷胁迫的适应及其分子基础. 分子植物育种, 8, 776–783.]
- Zhang LH, Zhang H, Huang YF, Ye YL, Zhang ZS, Zhan ZL (2013). Effect of phosphorus application on soil available phosphorus and maize phosphorus uptake and yield. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 21, 801–809. [张立花, 张辉, 黄玉芳, 叶优良, 张占胜, 詹宗立 (2013). 施磷对玉米吸磷量、产量和土壤磷含量的影响及其相关性. 中国生态农业学报, 21, 801–809.]
- Zhang LM, HE LY, Li JS, Xu SZ (2004). Investigation of maize inbred lines on tolerance to low-phosphorus stress at seedling stage. *Scientia Agricultura Sinica*, 37, 1955–1959. [张丽梅, 贺立源, 李建生, 徐尚忠 (2004). 玉米自交系耐低磷材料苗期筛选研究. 中国农业科学, 37, 1955–1959.]
- Zhang YL, Wang JY, Ma XZ, Chen LJ (2009). Research progress on activating technology for increasing phosphate efficiency. *Chinese Journal of Soil Science*, 40, 194–202. [张玉兰, 王俊宇, 马星竹, 陈利军 (2009). 提高磷肥有效性的活化技术研究进展. 土壤通报, 40, 194–202.]
- Zhou YR, Chen ML (1996). Study on absorption and distribution of  $^{32}\text{P}$  in *Hemerocallis citrina*. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 18, 416–420. [周裕荣, 陈明莉 (1996). 黄花菜对 $^{32}\text{P}$ 的吸收运转及分配研究. 西南大学学报(自然科学版), 18, 416–420.]
- Zou XH, Wei D, Wu PF, Zhang Y, Hu YN, Chen ST, Ma XQ (2018). Strategies of organic acid production and exudation in response to low-phosphorus stress in Chinese fir genotypes differing in phosphorus-use efficiencies. *Trees*, 32, 897–912.
- Zou XH, Wu PF, Chen NL, Wang P, Ma XQ (2015). Chinese fir root response to spatial and temporal heterogeneity of phosphorus availability in the soil. *Canadian Journal of Forest Research*, 45, 402–410.

责任编辑: 韩文轩 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答