

磷高效利用杉木对低磷胁迫的适应性与内源激素的相关性

邹显花^{1,2} 胡亚楠¹ 韦 丹¹ 陈思同¹ 吴鹏飞^{1,2} 马祥庆^{1,2*}

¹福建农林大学林学院, 福州 350002; ²国家林业局杉木工程技术研究中心, 福州 350002

摘 要 激素是植物适应逆境的重要信号物质, 从激素调控角度研究植物对养分匮乏环境的适应机制对磷高效营养基因型的选育具有重要意义。该研究通过分析被动忍受型(M1)与主动活化型(M4)两个磷高效利用杉木(*Cunninghamia lanceolata*)基因型在低磷胁迫下不同处理阶段的激素含量变化规律, 结合根系形态变化、干物质及养分分配规律, 研究磷高效利用杉木对低磷胁迫的适应性与内源激素的相关性。结果表明: 低磷处理下, 磷高效利用杉木M1与M4叶的激素含量与其适应特性之间无相关性, 而根系的激素含量与根系生长显著相关。低磷处理条件下, M1与M4根系中的IAA含量自27 h起表现为大于高磷对照, 且随时间延长呈增加趋势。根系中的IAA含量与根表面积、体积及根长等显著正相关, IAA的增加诱导了根系的增长, M1与M4均表现出一定的根系增长量。其中, M4存在明显的IAA由地上向基部积累的现象, M4的根系增生能力比M1更强。同时, 根系增长促使更多的干物质分配到根系, M4的根冠比在整个处理过程中均高于高磷对照。与IAA相同, M1与M4根系的ABA与GA₃含量总体也表现为低磷处理>高磷对照, 但随时间延长, 低磷条件下ABA与GA₃的含量呈下降趋势, 二者与根系增长量呈负相关关系。M1与M4根系内的ZT含量在低磷条件下也呈下降趋势, 且逐渐低于高磷对照, 而其与低磷适应特性间并无显著相关性。可见, 低磷胁迫下, 磷高效利用杉木M1与M4根系中的IAA、ABA与GA₃含量与其根系形态变化密切相关, 各器官的物质、能量、信息的综合调控是植物适应低磷逆境的重要生存策略。

关键词 低磷胁迫; 内源激素; 磷高效利用; 杉木; 根系形态; 根冠比; 养分分配

邹显花, 胡亚楠, 韦丹, 陈思同, 吴鹏飞, 马祥庆 (2019). 磷高效利用杉木对低磷胁迫的适应性与内源激素的相关性. 植物生态学报, 43, 139–151. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0201

Correlation between endogenous hormone and the adaptability of Chinese fir with high phosphorus-use efficiency to low phosphorus stress

ZOU Xian-Hua^{1,2}, HU Ya-Nan¹, WEI Dan¹, CHEN Si-Tong¹, WU Peng-Fei^{1,2}, and MA Xiang-Qing^{1,2*}

¹Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; and ²Chinese Fir Engineering Technology Research Center of State Forestry Administration, Fuzhou 350002, China

Abstract

Aims Hormones are important signals for plants adaption to environmental stresses. To understand the mechanism of plants adaptation to nutrient deficiency from the perspective of hormone regulation is of great significance for breeding the genotypes with high phosphorus (P)-use efficiency.

Methods This study investigated the correlation between hormone content and the adaptability of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) to low P stress by examining the changes of hormone content, root morphology, root dry matter and root P distribution patterns in the passive tolerance (M1) and active activation (M4) genotypes under low P stress at different treatment periods.

Important findings No correlation was found between the foliar hormone contents and the adaptive characteristics of M1 and M4 under low P stress, although the root hormone content was significantly correlated with the growth index of roots. Low P stresses increased root IAA contents in M1 and M4 after 27 h of treatments and increased continuously with the prolongation of time. The IAA contents were positively correlated with surface area, volume and length of roots in both M1 and M4 ($p < 0.05$), suggesting that the increase of IAA induced root growth in both genotypes. Specifically, we observed an obvious phenomenon of IAA transportation from leaves to roots in M4, along with stronger root growth of M4 compared with that of M1. Meanwhile, low P stress increased the

收稿日期Received: 2018-08-16 接受日期Accepted: 2018-12-04

基金项目: 国家自然科学基金(31600502和U1405211)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31600502 and U1405211).

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

root-shoot ratio of M4, suggesting that root growth prompted more dry matter distribution to roots. Similarly, the ABA and GA₃ contents in both M1 and M4 roots also increased as P availability decreased, but they showed a trend toward decrease over time and a negative correlation with root growth. The ZT contents in the root lower under low P treatment, yet there was no significant correlation between its contents and the low P adaptive characteristics of M1 and M4. Our results indicated that the contents of root IAA, ABA, and GA₃ in Chinese fir clones with high P-use efficiency were closely related to the morphological changes of the roots. These comprehensive regulations of different organs is an essential survival strategy for plants to adapt to low P stress.

Key words low phosphorus stress; endogenous hormone; high phosphorus-use efficiency; Chinese fir; root morphology; root shoot ratio; nutrient distribution

Zou XH, Hu YN, Wei D, Chen ST, Wu PF, Ma XQ (2019). Correlation between endogenous hormone and the adaptability of Chinese fir with high phosphorus-use efficiency to low phosphorus stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 139–151. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0201

磷是植物生长发育所必需的大量营养元素之一, 不仅参与组成植物体内众多重要的化合物, 也是植物体内能量载体的主要组成成分和能量的提供者(Vitousek *et al.*, 2010)。然而, 由于土壤中大量的磷易被金属氧化物或碳酸盐化合物吸附固定, 大量的磷以无效态储备在土壤中, 而植物可利用的有效磷含量亏缺(Johnston *et al.*, 2014)。在土壤缺磷条件下, 植物在长期的进化过程中为了增加在低磷环境完成生命周期的机会, 表现出对低磷环境的多种适应方式和适应特性(Chiou & Lin, 2011; Alexova & Millar, 2013; Giehl *et al.*, 2014)。其中, 在植物的磷反应调控体系中, 激素的作用被大量研究所证实(Wu *et al.*, 2003; Misson *et al.*, 2005; Morcuende *et al.*, 2007)。研究发现植物个体抵抗营养胁迫的化学通讯现象主要是以激素为化学信号物质(吴鹏飞等, 2006), 植物激素处于诸多调控信号所构成的网络系统的中心(熊国胜等, 2009)。植物体内缺乏磷会影响激素的产生、敏感性和转运(Rubio *et al.*, 2009), 而激素平衡的改变, 促使植物通过调节根系形态(袁媛等, 2008)、降低光合速率(黄仁华等, 2015)、调整生物量分配(杨成超等, 2013)等途径来实现对养分匮乏环境的适应(Rubio *et al.*, 2009; 董佳和牟溥, 2012)。

生长素(IAA)(Miura *et al.*, 2011)、细胞分裂素(ZT)(Franco-Zorrilla *et al.*, 2002)、赤霉素(GA₃)(Jiang *et al.*, 2007)、脱落酸(ABA)(Ciereszko & Kleczkowski, 2002)等植物激素均被研究证实参与了磷饥饿反应。其中, IAA是缺磷条件下刺激侧根原基出现的必须条件(Pérez-Torres *et al.*, 2008), 在侧根初始发育和侧根原基形成时期, IAA起着正调控作用(Fukaki, 2009)。有研究报道, 低磷环境下, 生长素含量的增加诱导了根系的增生(陈洁等, 2013)。Nacry等(2005)

通过对白羽扇豆(*Lupinus albus*)外施生长素发现, 外施生长素引起了白羽扇豆根系形态的变化, 这与植物在低磷逆境中的表现相同, 反之, 白羽扇豆的簇生根则在施用生长素转运抑制剂的情况下受到了抑制。Yamagishi等(2011)也证实部分参与生长素合成与信号转导的基因在白羽扇豆簇生根形成过程中大量表达。可见, 低磷胁迫条件下, 植物生长素的合成、运输与信号传导对其根系形态的改变起着十分重要的作用(Miura *et al.*, 2011)。有研究表明, 细胞分裂素信号在调节磷饥饿应答中也起着关键性的作用。磷饥饿通过降低细胞分裂素的浓度及减少细胞分裂素受体CRE1的表达(Franco-Zorrilla *et al.*, 2002), 抑制了细胞分裂素的活性。同时, 细胞分裂素消极地调节大量的磷饥饿基因的表达。研究发现, 增加细胞分裂素的浓度显著抑制了磷饥饿诱导基因(PSI)的表达, 且对侧根的生长产生一定的影响(Martin *et al.*, 2000)。在大麦(*Hordeum vulgare*)(刘辉和王三根, 2003)、烟草(*Nicotiana tabacum*)(符云鹏等, 2005)、玉米(*Zea mays*)(陈洁等, 2013)、欧洲油菜(*Brassica napus*)(Shi *et al.*, 2012)、棉花(*Gossypium hirsutum*)(陈波浪等, 2016)等大量植物中, 细胞分裂素浓度均被证实在低磷胁迫条件下显著降低, 在植物适应低磷胁迫过程中起负调节作用(Li *et al.*, 2010)。此外, 研究认为赤霉素及其下游蛋白组成的信号途径与生长素共同构成的信号途径在低磷胁迫条件下侧根的形成过程中起正调节作用(Jiang *et al.*, 2007)。在低磷信号转导过程中, 磷饥饿导致GA生物活性水平下降和DELLA蛋白的积累(Devaiah *et al.*, 2009), 并导致磷吸收、酸性磷酸酶活性和茎中磷含量下降(Devaiah *et al.*, 2009)。另有推断认为ABA信号参与了磷饥饿反应(Ciereszko & Kleczkowski, 2002)。Radin等(1982)发现低磷胁迫下, ABA

在棉花叶片中大量累积。陈波浪等(2016)的研究也表明, 低磷胁迫促使棉株体内的ABA含量显著提升。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为中国南方的主要造林树种, 其连栽地力衰退导致生产力下降的问题引起大量学者的重视, 鉴于南方酸性土壤对磷的强烈固定作用, 研究认为土壤有效磷含量低是造成这一问题的重要因素(盛炜彤和范少辉, 2005)。近年来, 针对低磷胁迫条件下杉木的适应策略已开展了大量研究(Wu *et al.*, 2011, 2016; Zou *et al.*, 2015; 陈智裕等, 2016), 并筛选出不同的磷高效利用基因型杉木(Wu *et al.*, 2011)。研究表明, 磷高效利用基因型杉木在低磷环境中, 可通过根系形态的变化(Wu *et al.*, 2011; Zou *et al.*, 2015; 邹显花等, 2016), 增强其对土壤有效磷的寻觅能力, 并通过分泌有机酸(Wu *et al.*, 2017; Zou *et al.*, 2018)等化学物质提高对土壤难溶性磷的活化效率。此外, 还可通过将根系中的磷转运至茎叶重新利用, 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(Zou *et al.*, 2018)。在以上对低磷环境的形态生理适应过程中, 不同杉木基因型存在显著差异, 以致土壤磷利用效率的种内差异明显。激素作为植物适应逆境的重要信号物质, 目前对这些基因型在低磷胁迫条件下的激素调控机制却尚未开展相关研究。低磷条件下, 不同磷高效利用杉木基因型体内的激素平衡是否被打破? 而激素平衡的改变与各适应性反应之间是否密切相关?

因此, 本研究选择前期研究筛选出的被动忍受型(M1)与主动活化型(M4)两种磷高效利用杉木为研究对象, 设置从短期1 h开始呈3倍递增至最长周期729 h的7个低磷胁迫处理时间, 分析测定磷高效利用杉木在不同处理时间叶与根系的激素含量的动态变化规律, 结合不同处理时间阶段的根系形态变化、干物质分配及养分分配规律, 阐明激素平衡与各低磷适应性变化之间的相关性, 从内源激素调控的角度探讨磷高效利用杉木对低磷胁迫的适应机制, 为进一步进行磷高效营养基因型的选育提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

本研究选择课题组前期筛选出的1号(M1)与4号(M4)杉木苗木为试验材料, 其中, M1为“被动忍

受低磷”基因型杉木, 其在土壤有效磷低于一般基因型所需的浓度时仍有较高的产量, 主要通过加快体内磷素的内循环来抵抗磷胁迫逆境; M4为“主动捕获土壤磷”基因型杉木, 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(Wu *et al.*, 2011)。供试苗木为福建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同胞家系苗。在温室内培育5个月, 温室平均气温20.3 °C, 相对湿度78%。供试苗木生长势均一, 根系完整, 无病害, 平均地径3.30 mm, 平均苗高15.96 cm。

1.2 试验装置

采用自主设计的水培装置, 设置高磷与低磷两种不同的供磷条件。如图1所示, 水培装置主要由供液装置、植苗槽及通气系统三部分构成。供液装置的两个储液桶分别用于储存高磷与低磷两种浓度的营养液, 为保证不同处理的时间统一性, 供液装置利用电子阀门统一控制营养液输入植苗槽的时间。植苗槽采用黑色钢化玻璃制成, 规格为300 cm × 30 cm × 30 cm。采用长×宽为30 cm × 30 cm的聚乙烯泡沫板固定供试苗木, 在泡沫板中央切割一个孔径为3 cm的植苗孔, 苗木根茎交界处经海绵包裹后固定于植苗孔中。通气系统由空气泵与通气管组成, 置于植苗槽底部的通气管在对应植苗位置钻通气孔, 以保证每株供试苗木的供氧条件一致。在试验过程中通过自动定时器设置每2 h自动通气20 min, 以保证苗木供氧充足。

1.3 试验设计

利用图1所示的水培装置, 处理时间从1 h开始呈3倍递增, 即为1、3、9、27、81、243 h至最长周期为729 h, 共设置7个处理时间。为保证其他条件的一致性, 同一个处理时间的M1与M4供试苗置于同一植苗槽内, 低磷与高磷对照的苗木分别按照不同的处理时间置于7个植苗槽, 共设4个重复。由此, 每个植苗槽内共种植8株供试苗木, M1与M4各4株。每个处理时间结束时, 分别取低磷处理与高磷对照植苗槽内的供试苗木进行相关指标的测定。

本研究供磷浓度设置参照盛炜彤和范少辉(2005)对南方杉木人工林土壤有效磷的测定结论——杉木林土壤有效磷适宜值为13 mg·kg⁻¹, 缺乏值为1 mg·kg⁻¹, 将其换算成为以KH₂PO₄作为磷源的营养液浓度。本研究中营养液的浓度设置为高磷处理0.42 mmol·L⁻¹ KH₂PO₄, 低磷处理0.03 mmol·L⁻¹

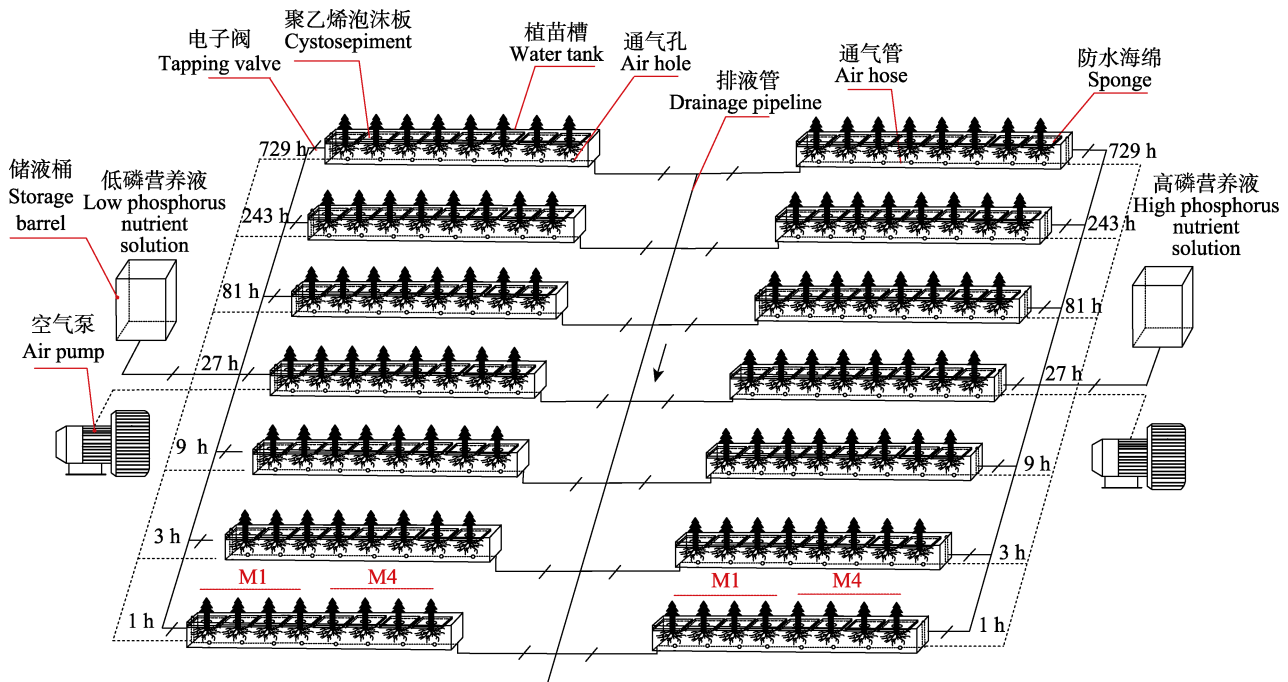


图1 水培装置图。

Fig. 1 Equipment design of hydroponics culture.

KH_2PO_4 , 并在试验过程中利用KCl调节不同处理营养液的钾含量。基础营养液组成参照Hoagland配方, 结合Wu等(2011)改良的配方, 作适当调整: $127.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ KNO}_3$ 、 $122.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、 $294.92 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; Arnon微量元素($0.71 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ H}_3\text{BO}_3$ 、 $0.02 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 、 $0.055 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、 $0.4525 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 、 $0.015 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ H}_2\text{MO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$); 铁盐溶液($1.393 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、 $1.863 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Na}_2\text{EDTA}$)。用NaOH和稀HCl调节营养液的pH值为5.5, 每3天换一次营养液。

试验周期从2015年10月17日至11月1日结束。在开始处理前, 将在沙床上缓苗30天后的杉木幼苗小心取出, 用去离子水清洗幼苗根部4–5遍, 将供试苗木移植入自主设计的水培装置。试验在福建农林大学林学院7温室内进行, 试验期间温室内温度为20–28 °C, 相对湿度>80%, 平均光照14 h·d⁻¹。

1.4 指标测定

1.4.1 根系形态

试验处理结束, 用清水清洗根系, 再用蒸馏水漂洗干净, 采用数字化扫描仪(EU-88, Epson, Nagano, Japan)对根系形态进行扫描, 并运用与其配套的WinRHIZO 4.0B根系分析系统软件对幼苗的总根长、总表面积、总体积与平均直径等指标进行定量

分析, 与试验处理前比较计算根系形态各指标增量。

1.4.2 内源激素的提取、纯化及测定方法

幼苗收获后, 内源激素的提取方法参照未晓巍等(2013)的方法并略有改进。分别称取0.2 g左右杉木幼苗根尖, 放入预冷研钵内, 液氮研磨成浆, 加入85%预冷甲醇4 mL, 4 °C避光浸提10 h。于4 °C、8 000 r·min⁻¹离心15 min, 取上清液置于4 °C冰箱中保存, 残渣浸提3次, 每次加入85%预冷甲醇2 mL, 间隔12 h, 浸提液同上, 离心后, 合并上清液。40 °C减压浓缩至黏稠状, 加入50%甲醇洗涤蒸发瓶, 收集浓缩液, 加入0.1 g交联聚乙烯吡咯烷酮(PVPP), 20 °C下恒温振荡20 min后, 于4 °C、1 000 r·min⁻¹离心15 min, 取上清液过C18萃取柱(500 mg × 6 mL; Simon Aldrich Classic, Munich, Germany)纯化后, 洗脱液于40 °C减压蒸干, 蒸发瓶用85%色谱甲醇分3次洗涤, 定容至4 mL, 过0.22 μm滤膜, 取1 mL待测。

采用岛津HPLC系统(LC-20A, Shimadzu Corporation, Kyoto, Japan)进行测定, 色谱柱为Inert-Sustain C18色谱柱(5 μm, 4.6 mm × 150 mm; GL Science, Kyoto, Japan), 柱温40 °C, 进样量10 μL, 总流速1.6 mL·min⁻¹, 检测波长254 nm, 流动相A为甲醇, 流动相B为0.6%乙酸, 梯度洗脱, 外标校准曲

线法定量计算。

1.4.3 生物量

采用烘干法进行试验苗木地上部及根系的生物量计算, 利用根系与地上部干质量的比值(根冠比)进行不同处理条件下不同磷利用效率杉木幼苗的生物量分配规律分析。

1.4.4 磷养分含量

采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{:HClO}_4$ (10:1)消煮法消化植物粉碎样用于植物养分含量的测定, 用钼锑抗比色法进行植株根系及地上部分磷含量的测定(李酉开, 1989)。

1.5 数据统计

采用SPSS 11.5进行数据统计分析, Origin 8.5软件进行图表的绘制。

2 结果和分析

2.1 不同磷高效利用杉木的内源激素含量比较

2.1.1 M1在不同处理时间的内源激素含量比较

叶的激素含量总体上远高于根系含量, IAA表

现尤为明显(图2A), 除9h外, 不同处理条件下鲜叶IAA含量均高于 $100\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, 而新鲜根系的IAA均低于 $20\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, 低磷条件下1 h处理的叶IAA含量达到根系的94.5倍。

在处理开始的1–27 h, 叶IAA含量表现为低磷处理高于高磷对照, 81–729 h表现为低磷处理低于高磷对照。根系的IAA含量变化规律与叶相反, 在处理1–9 h内表现为低磷处理低于高磷对照, 且不同处理时间的差异不显著($p > 0.05$), 27 h起至729 h处理结束低磷处理的IAA含量高于高磷对照, 且随着时间的延长, 低磷处理根系的IAA含量呈明显的逐渐上升趋势, 在729 h达到最大值(图2A)。M1的ABA(图2B)与 GA_3 (图2C)含量在整个处理过程中的变化规律总体上保持一致, 叶的ABA与 GA_3 含量均表现为低磷处理高于高磷对照。根系ABA与 GA_3 含量在1–27 h处理阶段内表现为低磷处理高于高磷对照, 81 h至处理结束, 二者之间的差异不明显, 且含量呈明显的下降趋势。处理开始1–3 h叶的ZT含量表现

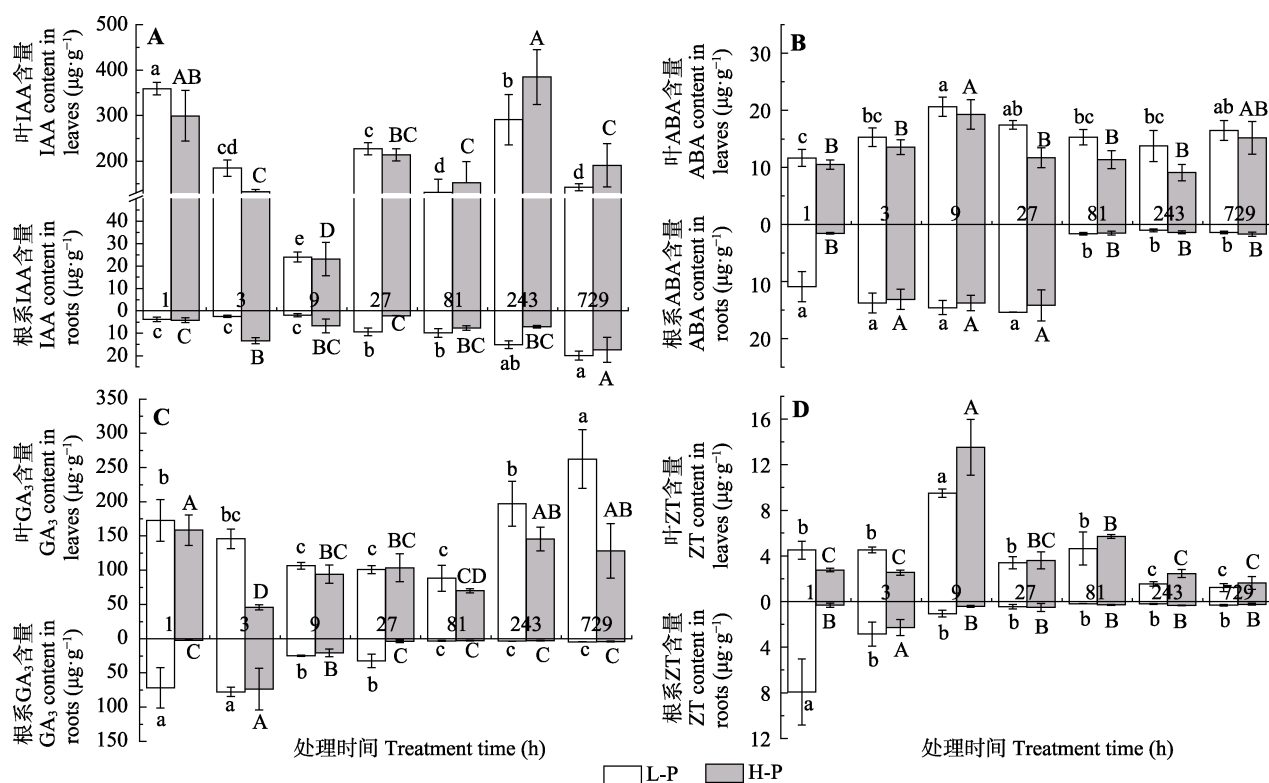


图2 杉木M1在不同处理时间的内源激素含量比较(平均值 \pm 标准偏差)。A, 生长素(IAA)含量。B, 脱落酸(ABA)含量。C, 赤霉素(GA_3)含量。D, 细胞分裂(ZT)含量。L-P代表低磷处理, H-P代表高磷对照。不同小写字母表示低磷处理条件下不同处理时间的内源激素含量差异达到显著水平($p < 0.05$), 不同大写字母表示高磷对照条件下不同处理时间的内源激素含量差异达到显著水平($p < 0.05$)。

Fig. 2 Endogenous hormone contents of *Cunninghamia lanceolata* M1 at different sampling periods (mean \pm SD). A, IAA content. B, ABA content. C, GA_3 content. D, ZT content. L-P and H-P represent the low and high phosphorus treatments, respectively. Different lower- and upper-case letters indicate significant differences ($p < 0.05$) in each variables across different treatment periods under L-P and H-P conditions, respectively.

为低磷处理高于高磷对照, 9–729 h表现为低磷处理低于高磷对照(图2D)。根系的ZT含量则在1–9 h表现为低磷高于高磷对照, 27 h起至729 h处理结束低磷处理的ZT含量低于高磷对照。在不同处理时间, 根系的ZT含量呈现逐渐降低的趋势, 处理开始1 h的ZT含量显著高于其他处理时间($p < 0.05$), 而其他各处理时间之间含量差异并未达到显著水平($p > 0.05$)。

2.1.2 M4在不同处理时间的内源激素含量比较

与M1相同, M4叶的激素含量总体上也远高于根系的激素含量。在处理过程中, 1–9 h内M4叶的IAA含量表现为低磷处理高于高磷对照, 27 h起表现为低磷处理低于高磷对照。反之, 根系中的IAA含量则在1–9 h内表现为低磷处理低于高磷对照, 27–729 h处理时间段内低磷处理高于高磷对照。处理过程中, 低磷处理条件下1–9 h内根系中的IAA含量差异不显著($p > 0.05$), IAA含量随处理时间延长呈明显的逐渐上升趋势, 且自27 h起, 根系中的IAA含量高于叶的含量(图3A)。与M1相同, 在整个

处理过程中, M4的ABA(图3B)与GA₃(图3C)含量变化规律基本保持一致, 叶与根系中的ABA与GA₃含量总体均表现为低磷处理高于高磷对照, 但二者随时间的变化规律并不明显。1–81 h内叶的ZT含量表现为低磷处理高于高磷对照, 243–729 h表现为低磷处理低于高磷对照(图3D)。根系在1–27 h处理时间内的ZT含量表现为低磷高于高磷对照, 81 h起至处理结束低磷处理的ZT含量低于高磷对照。根系的ZT含量在低磷处理条件下呈明显的降低趋势, 81–729 h之间含量差异并未达到显著水平($p > 0.05$)。

2.2 不同磷高效利用杉木的根系形态比较

在处理开始的1–27 h时间段内, M1与M4的根系生长量均无明显变化, 不同处理时间之间根系的根长、根表面积、根体积增量及根系平均直径之间的差异均不显著($p > 0.05$)。M1与M4在81–729 h处理时间段内均表现出一定的根系增长量。在81–729 h内, 低磷处理条件下M1的根长、根表面积及根体积增量均小于高磷对照。M4则表现为完全相反的规

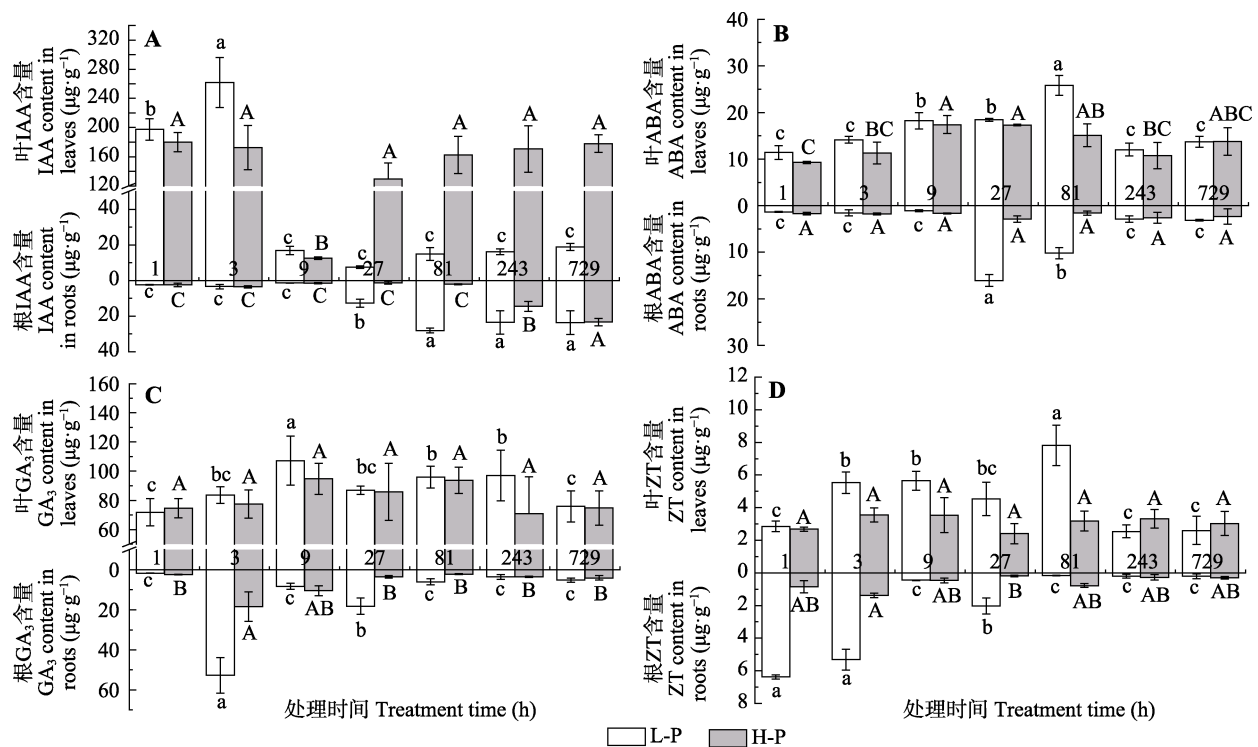


图3 杉木M4在不同处理时间的内源激素含量比较(平均值±标准偏差)。A, 生长素(IAA)含量。B, 脱落酸(ABA)含量。C, 赤霉素(GA₃)含量。D, 细胞分裂(ZT)含量。L-P代表低磷处理, H-P代表高磷对照。不同小写字母表示低磷处理条件下不同处理时间的内源激素含量差异达到显著水平($p < 0.05$), 不同大写字母表示高磷对照条件下不同处理时间的内源激素含量差异达到显著水平($p < 0.05$)。

Fig. 3 Endogenous hormone content of *Cunninghamia lanceolata* M4 at different sampling periods (mean ± SD). A, IAA content. B, ABA content. C, GA₃ content. D, ZT content. L-P and H-P represent the low and high phosphorus treatments, respectively. Different lower- and upper-case letters indicate significant differences ($p < 0.05$) in each variables across different treatment periods under L-P and H-P conditions, respectively.

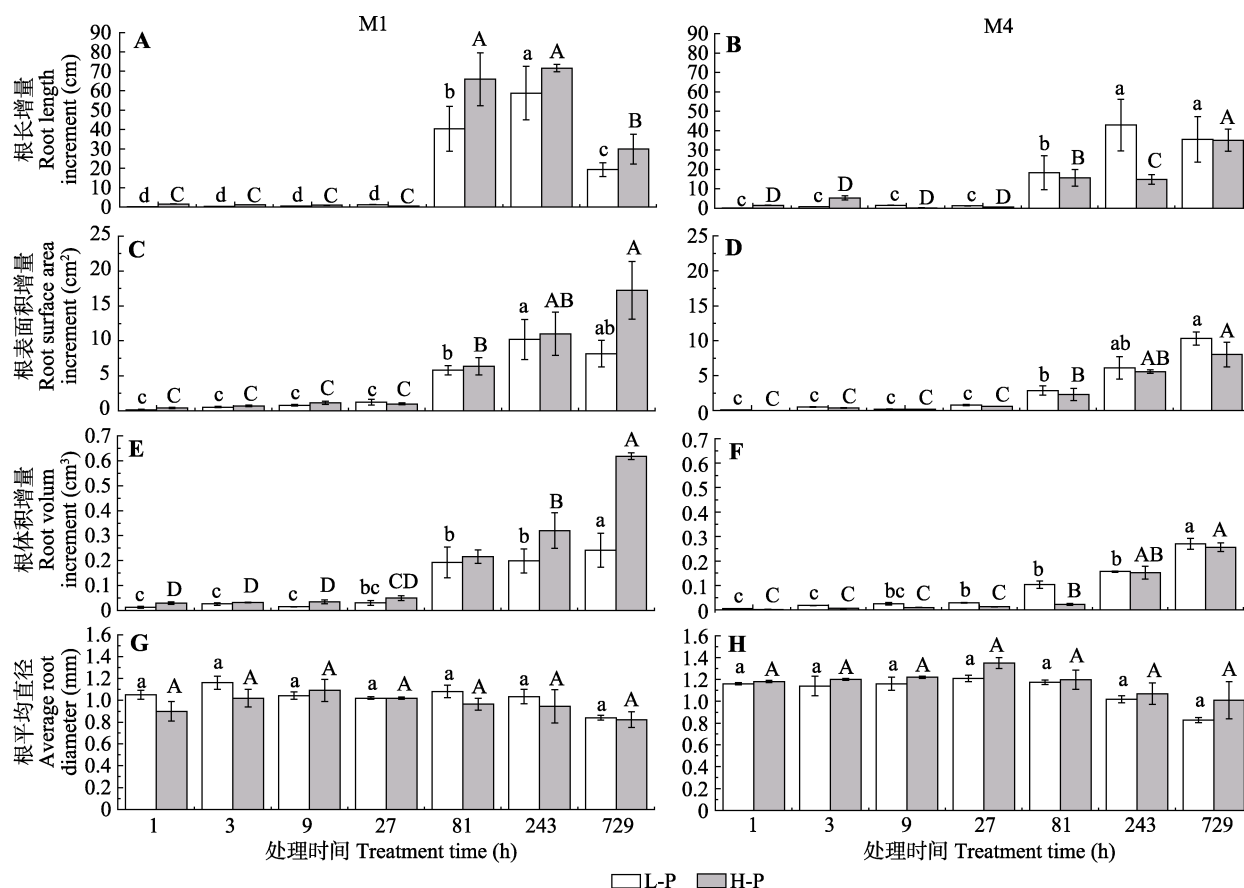


图4 不同磷高效利用杉木在不同处理时间的根系形态变化比较(平均值±标准偏差)。A, M1根长增量。B, M4根长增量。C, M1根表面积增量。D, M4根表面积增量。E, M1根体积增量。F, M4根体积增量。G, M1根平均直径。H, M4根平均直径。L-P代表低磷处理, H-P代表高磷对照。不同小写字母表示低磷处理条件下不同处理时间的根系形态变化差异达到显著水平($p < 0.05$), 不同大写字母表示高磷对照条件下不同处理时间的根系形态变化差异达到显著水平($p < 0.05$)。

Fig. 4 Root morphological changes of different *Cunninghamia lanceolata* with different high phosphorus-use efficiency at different sampling periods (mean \pm SD). **A**, Root length increments of M1. **B**, Root length increments of M4. **C**, Root surface area increments of M1. **D**, Root surface area increments of M4. **E**, Root volume increments of M1. **F**, Root volume increments of M4. **G**, Averaged root diameter of M1. **H**, Averaged root diameter of M4. L-P and H-P represent the low and high P treatments, respectively. Different lower- and upper-case letters indicate significant differences ($p < 0.05$) in each variables across different treatment periods under L-P and H-P conditions, respectively.

律, 在81–729 h内的不同处理时间的根系生长增量均表现为低磷处理高于高磷对照, 且随着处理时间的延长, 增量呈逐渐提高的趋势。在整个处理过程中, 不同处理条件下M1与M4的根系平均直径差异不显著($p > 0.05$), 随着处理时间的延长, 根系平均直径总体呈现逐渐减少的趋势。不同处理时间M1的根系平均直径表现为低磷处理高于高磷对照, M4则表现为低磷处理的根系平均直径小于高磷对照。

2.3 不同磷高效利用杉木的生物量分配规律比较

M1与M4的根冠比均小于1, 地上部分的干物质积累显著高于根系(图5)。不同处理条件下, M1除了在243–729 h之间存在一个明显的下降趋势外, 其根冠比在整个处理过程中相对稳定, 1–243 h的差异均不显著($p > 0.05$)。不同处理条件比较可见, 低磷

处理条件下的M1的根冠比总体上均表现为低于高磷对照。相反地, M4的根冠比则表现为除1 h外, 低磷处理的值在不同处理时间均高于高磷对照, 且在9 h与243 h分别存在一个峰值。高磷对照条件下M4的根冠比则总体上表现为随着处理时间的延长呈逐渐降低的趋势。

2.4 不同磷高效利用杉木的磷养分配规律比较

由图6可见, M1的地上部分磷含量在整个处理过程中均表现为低磷处理低于高磷对照, 根系则表现为低磷处理高于高磷对照。而M4则与M1表现为完全相反的规律, 低磷处理条件下地上部分的磷含量高于高磷对照, 根系则表现为低磷处理低于高磷对照。不同处理时间比较可见, M1与M4的地上部分磷含量在不同时间的差异并不显著($p > 0.05$), 而不

同时间的根系磷含量则存在较大差异。在低磷处理条件下, M1与M4根系的磷含量均呈现明显的先下降后上升的趋势, 在81 h达到磷含量最低值, 81–729 h根系磷含量又呈现增加趋势。可见, 在低磷胁迫条件下, M1与M4根系内的磷含量逐渐减少, 而随着磷胁迫的加重, 磷高效利用杉木家系启动体内的响应机制, 杉木地上部分养分向地下部分转移现象逐渐明显。且与高磷对照相比, M1的磷由地上部向根系转移的现象较M4更为明显。

2.5 不同磷高效利用杉木的内源激素含量与其生长特性相关性分析

在不同处理条件下, M1与M4的叶片内源激素含量与根系生长量、根冠比及叶与根的磷养分含量之间均无显著相关性(表1)。在高磷对照处理中, M1与M4的叶与根系内的内源激素含量与根系生长量、根冠比及磷养分含量之间也表现为无显著相关性($p > 0.05$)。在低磷处理条件下, M1根系的IAA含量与根体积、根表面积呈极显著正相关关系($p < 0.01$),

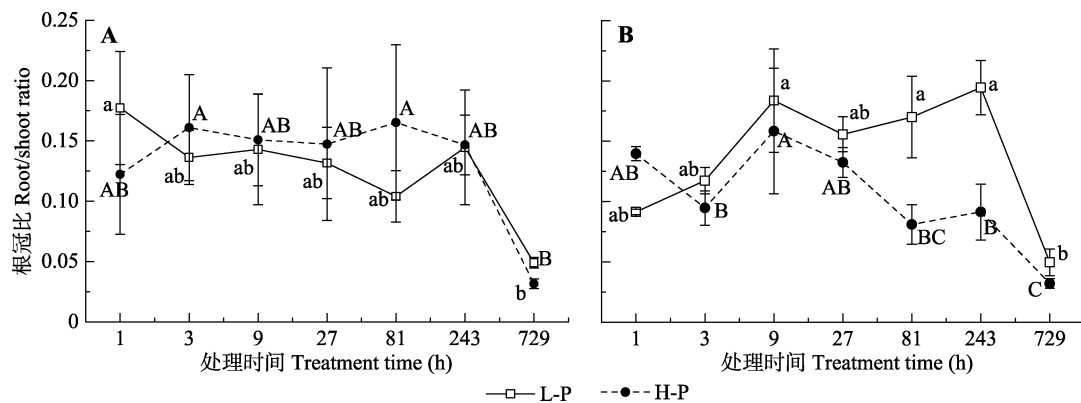


图5 不同磷高效利用杉木在不同处理时间的根冠比比较(平均值±标准偏差)。A, M1的根冠比。B, M4的根冠比。L-P代表低磷处理, H-P代表高磷对照。不同小写字母表示低磷处理条件下不同处理时间的根冠比差异达到显著水平($p < 0.05$), 不同大写字母表示高磷对照条件下不同处理时间的根冠比差异达到显著水平($p < 0.05$)。

Fig. 5 Root/shoot ratio of different *Cunninghamia lanceolata* with different high P-use efficiency at different sampling periods (mean \pm SD). A, Root/shoot ratio of M1. B, Root/shoot ratio of M4. L-P and H-P represent the low and high P treatments, respectively. Different lower- and upper-case letters indicate significant differences ($p < 0.05$) across different treatment periods under L-P and H-P conditions, respectively.

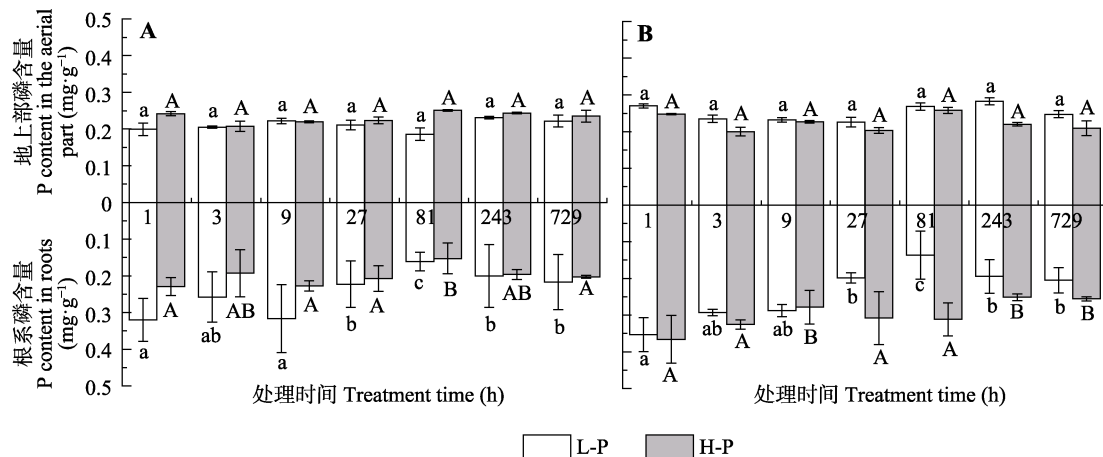


图6 不同磷高效利用杉木在不同处理时间的磷含量分配比较(平均值±标准偏差)。A, M1地上部分与根系的磷含量分配。B, M4地上部分与根系的磷含量分配。L-P代表低磷处理, H-P代表高磷对照。不同小写字母表示低磷处理条件下不同处理时间的磷含量差异达到显著水平($p < 0.05$), 不同大写字母表示高磷对照条件下不同处理时间的磷含量差异达到显著水平($p < 0.05$)。

Fig. 6 Phosphorous distribution patterns of *Cunninghamia lanceolata* with different high P-use efficiency at different sampling periods (mean \pm SD). A, Phosphorous distribution patterns in the aerial part and roots of M1. B, Phosphorous distribution patterns in the aerial part and roots of M4. L-P and H-P represent the low and high P treatments, respectively. Different lower- and upper-case letters indicate significant differences ($p < 0.05$) across different treatment periods under L-P and H-P conditions, respectively.

表1 不同磷高效利用杉木内源激素与苗木生长特性的相关性分析

Table 1 Correlation between endogenous hormones and growth characteristics of Chinese fir clones with high phosphorus-use efficiency under different phosphorus levels

家系 Clone	部位 Organ	供磷处理 Phosphorus supply level	内源激素 Endogenous hormone	根体积 Root volume	根平均直径 Average root diameter	根表面积 Root surface area	根长 Root length	根冠比 Root/shoot ratio	地上部磷养分含量 P content in the aerial parts	根磷养分含量 P content in the roots
M1	叶片 Leaves	L-P	ABA	-0.159	-0.161	-0.186	-0.306	0.289	0.313	0.103
			IAA	-0.075	0.100	0.046	0.136	-0.190	-0.072	0.046
			GA ₃	0.525	-0.674	0.550	0.221	-0.655	0.518	-0.018
			ZT	-0.644	0.443	-0.663	-0.495	0.382	-0.170	0.604
		H-P	ABA	-0.019	0.372	-0.103	-0.473	0.157	-0.540	0.352
			IAA	0.250	-0.548	0.364	0.435	-0.186	0.546	0.006
			GA ₃	0.313	-0.571	0.365	0.131	0.045	0.545	0.517
			ZT	-0.391	0.701	-0.423	-0.210	0.589	-0.208	0.237
	根系 Roots	L-P	ABA	-0.958**	0.442	-0.921**	-0.863*	0.077	-0.073	0.682
			IAA	0.891**	-0.777*	0.880**	0.627	-0.245	0.381	-0.675
			GA ₃	-0.794*	0.558	-0.797*	-0.715	-0.316	-0.317	0.660
			ZT	-0.554	0.276	-0.564	-0.482	-0.415	-0.346	0.693
		H-P	ABA	-0.612	0.416	-0.604	-0.695	0.538	-0.690	0.302
			IAA	0.672	-0.456	0.619	0.128	-0.599	-0.180	-0.230
			GA ₃	-0.370	0.427	-0.360	-0.409	0.029	-0.402	-0.035
			ZT	-0.383	0.364	-0.360	-0.374	-0.010	-0.359	-0.110
M4	叶片 Leaves	L-P	ABA	-0.106	0.430	-0.205	-0.170	-0.258	-0.167	-0.602
			IAA	-0.045	-0.239	0.006	-0.205	-0.027	-0.099	0.572
			GA ₃	-0.130	0.302	-0.186	0.066	0.120	-0.068	-0.341
			ZT	-0.344	0.563	-0.432	-0.376	-0.071	-0.281	-0.336
		H-P	ABA	-0.146	0.494	-0.138	-0.106	0.107	-0.123	-0.310
			IAA	0.338	-0.394	0.393	0.453	-0.278	0.012	0.219
			GA ₃	-0.524	0.584	-0.466	-0.331	0.440	0.336	0.065
			ZT	0.054	-0.361	0.078	0.103	0.230	-0.038	-0.357
	根系 Roots	L-P	ABA	-0.079	0.368	-0.114	-0.120	-0.170	-0.248	-0.625
			IAA	0.772*	-0.876**	0.963**	0.810*	-0.647	0.481	-0.906**
			GA ₃	-0.380	0.248	-0.357	-0.429	0.081	-0.542	0.223
			ZT	-0.434	0.286	-0.402	-0.473	0.157	-0.533	0.282
		H-P	ABA	0.450	0.003	0.425	0.184	-0.242	-0.606	-0.474
			IAA	0.692	-0.475	0.735	0.689	-0.512	-0.313	-0.694
			GA ₃	-0.291	0.138	-0.356	-0.285	0.280	-0.506	0.086
			ZT	-0.497	0.111	-0.481	-0.266	0.362	0.126	0.644

L-P代表低磷处理, H-P代表高磷对照。*表示在0.05水平(双侧)上显著相关, **表示在0.01水平(双侧)上极显著相关。

L-P represents the low-P treatment and H-P represents the high-P control treatment. * for a significant correlation at 0.05 level (bilateral), ** for a significant correlation at 0.01 level (bilateral).

与根平均直径呈显著负相关关系($p < 0.05$)。ABA含量与根体积、根表面积呈极显著负相关关系($p < 0.01$), 与根长呈显著负相关关系($p < 0.05$)。GA₃也表现为与根体积、根表面积呈显著负相关关系($p < 0.05$)。M4根系的IAA含量与根表面积呈极显著正相关关系($p < 0.01$), 与根体积、根长呈显著正相关关系($p < 0.05$), 与根平均直径及根系磷养分含量

呈极显著负相关关系($p < 0.01$)。

3 讨论

植物激素是由植物细胞接受一定的信号诱导, 在植物体内合成的微量生理活性有机物质, 通常是在植物体内合成, 从合成部位运往作用部位, 对植物的生长发育、物质代谢和形态建成等各个方面均

起着重要的信号传导和调节作用,是植物适应逆境的重要信号物质(邵莉楣和郝斌,1986)。研究表明,植物体内磷的缺乏将导致激素平衡的改变(Rubio *et al.*, 2009),而激素平衡的改变,促使植物通过多种形态及生理途径来实现对低磷环境的适应(Rubio *et al.*, 2009; 董佳和牟溥, 2012)。IAA (Miura *et al.*, 2011)、ZT (Franco-Zorrilla *et al.*, 2002; Brenner *et al.*, 2005)、GA₃ (Jiang *et al.*, 2007)、ABA (Ciereszko & Kleczkowski, 2002)等常见激素均被证实参与了磷饥饿反应。

其中,IAA信号与缺磷诱导的根构型重塑有着紧密的联系(Miura *et al.*, 2011),是缺磷条件下刺激侧根原基出现的必须条件(Pérez-Torres *et al.*, 2008)。孙海国和张福锁(2000)、符云鹏等(2005)、Shen等(2012)、陈洁等(2013)、陈智裕等(2016)相继报道低磷环境下,IAA含量增加,从而诱导根系生长。有学者认为,这主要是因为IAA的极性运输提高了根部生长素的浓度,并增强了化合物向根中的分配力度(李俊华和种康, 2006),IAA又能诱导细胞周期蛋白基因*cyc1At*的表达,促进根分生组织的分裂,加速根的伸展(孙海国和张福锁, 2000)。本研究中,低磷处理条件下磷高效利用杉木M1与M4根系中的IAA含量自27 h起高于高磷对照,且呈明显的逐渐上升趋势。M1与M4的根系IAA含量均表现为与根表面积、根体积及根长等根系生长指标呈显著正相关关系,与平均直径呈显著负相关关系。IAA含量的增加诱导了根系增长,M1与M4均表现出一定的根系增长量,但M4的根系增生表现得比M1更明显。M4的根长、根表面积及根体积增量均高于高磷对照,平均直径小于高磷对照。同时,生长素自上而下向基部积累也促使更多的干物质量分配到根系,在整个处理过程中,M4的根冠比均高于高磷对照。与生长素相反,细胞分裂素被证明消极地调节大量的磷饥饿基因的表达,在植物适应低磷胁迫过程中起负调节作用(Li *et al.*, 2010)。本研究中M1与M4叶及根系中的ZT含量表现为低磷处理逐渐低于高磷对照,且随时间延长呈明显下降趋势,其中,M1的ZT含量降低先于M4。与前人在大麦(刘辉和王三根, 2003)、烟草(符云鹏等, 2005)、玉米(Shen *et al.*, 2012; 陈洁等, 2013)、欧洲油菜(Shi *et al.*, 2012)、棉花(陈波浪等, 2016)等的研究结果一致。有研究认为,磷

饥饿通过降低细胞分裂素的浓度及减少细胞分裂素受体CRE1的表达(Franco-Zorrilla *et al.*, 2002),从而抑制了细胞分裂素的活性(Brenner *et al.*, 2005)。鉴于细胞分裂素的移动特性(Sakakibara, 2006)及磷饥饿诱导基因影响范围的广泛性(Martin *et al.*, 2000),细胞分裂素被认为是无机磷酸盐信号的系统抑制(Lai *et al.*, 2007)。在本研究中M1的根系生长量低于高磷对照。可见,虽然低磷条件下M1与M4根系的IAA含量均呈增加趋势,但M4的增加强度高于M1,而M1的ZT含量降低却先于M4。由此,我们推测,M1中ZT的负调节作用大于IAA的正调控作用,最终表现为根系增生能力并未显著提高。已有研究证实,植物的生长发育受到各内源激素在植物体内的含量水平及相互平衡状况的调节。在营养胁迫条件下,植株也是通过改变其体内的各种激素含量及其比例来维持正常生长(师晨娟等, 2006)。

大量研究表明,与IAA相同,低磷处理条件下GA₃和ABA的合成与积累较正常供磷显著增加(Shen *et al.*, 2012; 陈洁等, 2013; 陈波浪等, 2016; 陈智裕等, 2016)。与前人研究一致,本研究中,M1与M4根系的ABA与GA₃含量总体表现为低磷处理高于高磷对照。但随处理时间延长,低磷处理条件下,81 h起根系中ABA与GA₃的含量呈明显的下降趋势。相关性分析也表明,M1与M4根系的ABA与GA₃与根系生长量呈负相关关系。刘厚诚等(2003)认为在侧根原基发育阶段,ABA可能通过干扰生长素的极性运输来影响侧根的发育,*LRD₂*基因通过生长素的促进作用和ABA的抑制作用相互平衡来控制侧根的发育。Jiang等(2007)认为GA₃通过DELLA蛋白的相关机制控制植物低磷条件下的适应性生长,磷饥饿会导致GA₃生物活性水平下降(陈波浪等, 2016)和DELLA蛋白的积累(Devaiah *et al.*, 2009)。

此外,相关性分析表明,M1与M4地上部及根系的磷含量与内源激素无明显相关性,低磷处理条件下,随磷胁迫的加重,杉木地上部养分向地下部转移现象逐渐明显。有研究认为,当体内磷亏缺影响到杉木正常生命活动时,杉木首先启动体内的响应机制,打破磷在体内分布格局的平衡,促进磷在不同器官中的转移,以提高磷的循环利用效率(吴鹏飞和马祥庆, 2009)。磷胁迫条件下植物被动适应过程是植物源-库关系不断调整,使内部资源不断

转移和再利用的过程,也是植物各器官的物质、能量、信息综合调整的结果,是植物适应低磷胁迫环境的重要生存策略(吴鹏飞和马祥庆, 2009; Postma & Lynch, 2011)。

4 结论

不同处理条件下,磷高效利用杉木M1与M4叶的内源激素含量总体上远高于根系含量,但叶的内源激素含量与其苗木生长特性之间并无相关性,仅表现为低磷处理的根系内源激素含量与根系生长指标存在一定的相关性。其中,M1与M4根系的IAA含量均与根表面积、根体积及根长等根系生长指标呈正相关关系,与根平均直径呈负相关关系,且达到显著性水平。低磷处理中M1与M4的根系IAA含量自27 h起大于高磷对照,且呈明显的逐渐上升趋势。与IAA相反,M1与M4根系的ABA与GA₃含量则表现为与根系生长量呈负相关关系,在处理过程中总体表现为低磷处理高于高磷对照,且随时间延长呈明显的下降趋势。由此,低磷处理条件下,M1与M4在81–729 h处理时间段内均表现出一定的根系增长量。其中,M4在处理27 h起存在明显的IAA含量由地上部向基部逐渐积累的过程,其根系增生现象比M1更明显。对应的,根系大量增长促使更多的干物质量分配到根系,在整个处理过程中,M4的根冠比均高于高磷对照,而M1则表现为低磷处理低于高磷对照。M1与M4的ZT含量与其生长特性无显著相关性,在处理开始时表现为低磷处理高于高磷对照,随时间延长,低磷处理的含量逐渐低于高磷对照,且在低磷处理条件下呈一定的下降趋势。此外,M1与M4体内磷养分含量与内源激素也无明显相关性,但随低磷胁迫加重,M1与M4的磷表现出明显的从地上部向根系转移的现象。

致谢 感谢福建漳平五一国有林场提供的试验材料,感谢陈智裕、刘青青、赖华燕等研究生在试验过程中给予的帮助。

参考文献

- Alexova R, Millar AH (2013). Proteomics of phosphate use and deprivation in plants. *Proteomics*, 13, 609–623.
- Brenner C, Deplus R, Didelot C, Lorient A, Viré E, Smet CD, Gutierrez A, Danovi D, Bernard D, Boon T (2005). Myc represses transcription through recruitment of DNA methyltransferase corepressor. *EMBO Journal*, 24, 336–346.
- Chen BL, Luo J, Jiang PA (2016). Effects of different phosphorus concentration on endogenous hormones of cotton. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 29, 1839–1843. [陈波浪, 罗佳, 蒋平安 (2016). 不同磷水平对棉花内源激素的影响. 西南农业学报, 29, 1839–1843.]
- Chen J, Zhang YZ, Zhang Q, Shen YO, Gao SB, Tang HT, He WZ, Tan J, Zhang B, Pan GT (2013). Dynamic change of endogenous hormones in different maize genotypes under low-phosphorus stress. *Journal of Maize Sciences*, 21(5), 6–12. [陈洁, 张永中, 张谦, 沈亚欧, 高世斌, 唐海涛, 何文铸, 谭君, 张彪, 潘光堂 (2013). 低磷胁迫下不同基因型玉米内源激素的动态变化. 玉米科学, 21(5), 6–12.]
- 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.]
- Chiou T, Lin S (2011). Signaling network in sensing phosphate availability in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 62, 185–206.
- Cierieszko I, Kleczkowski LA (2002). Effects of phosphate deficiency and sugars on expression of *rab18* in *Arabidopsis*: Hexokinase-dependent and okadaic acid-sensitive transduction of the sugar signal. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)—Gene Structure and Expression*, 1579, 43–49.
- Devaiah BN, Madhuvanthi R, Karthikeyan AS, Raghothama KG (2009). Phosphate starvation responses and gibberellic acid biosynthesis are regulated by the *MYB62* transcription factor in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 2, 43–58.
- Dong J, Mou P (2012). Root nutrient foraging of morphological plasticity and physiological mechanism in *Callistephus chinensis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1172–1183. [董佳, 牟溥 (2012). 翠菊根系养分捕获形态塑性及其生理机制. 植物生态学报, 36, 1172–1183.]
- Franco-Zorrilla JM, Martin AC, Solano R, Rubio V, Leyva A, Paz-Ares J (2002). Mutations at *CRE1* impair cytokinin-induced repression of phosphate starvation responses in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 32, 353–360.
- Fu YP, Yang Y, Xue JB (2005). Influence under low P-deficient stress on endogenous hormone and root activities of dark sun-cured tobacco. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 21, 227–229. [符云鹏, 杨燕, 薛剑波 (2005). 低磷胁迫对晒红烟内源激素和根系活力的影响. 中国农学通报, 21, 227–229.]
- Fukaki H, Tasaka M (2009). Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Molecular Biology*, 69, 437–449.
- Giehl RFH, Gruber BD, von Wiren N (2014). Its time to make

- changes: Modulation of root system architecture by nutrient signals. *Journal of Experimental Botany*, 65, 769–778.
- Huang RH, Yang HL, Huang W, Lu YM, Chen K (2015). Effects of *Funneliformis mosseae* on endogenous hormones and photosynthesis of *Sorghum haipense* under Cs stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 2146–2150. [黄仁华, 杨会玲, 黄炜, 陆云梅, 陈珂 (2015). 核素铯胁迫下接种摩西球囊霉对宿根高粱内源激素和光合的影响. 应用生态学报, 26, 2146–2150.]
- Jiang C, Gao X, Liao L, Harberd NP, Fu X (2007). Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 145, 1460–1470.
- Johnston AE, Poulton PR, Fixen PE, Curtin D (2014). Phosphorus: Its efficient use in agriculture. *Advances in Agronomy*, 123, 177–228.
- Lai F, Thacker J, Li Y, Doerner P (2007). Cell division activity determines the magnitude of phosphate starvation responses in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 50, 545–556.
- Li JH, Chong K (2006). Current research advances on polar auxin transport in plant. *Chinese Bulletin of Botany*, 23, 466–477. [李俊华, 种康 (2006). 植物生长素极性运输调控机理的研究进展. 植物学通报, 23, 466–477.]
- Li K, Xu CK, Yang A, Zhang J (2010). Proteomic analysis of roots growth and metabolic changes under phosphorus deficit in maize (*Zea mays* L.) plants. *Proteomics*, 7, 1501–1512.
- Li YK (1989). *Methods of Conventional Analysis of Soil Agricultural Chemistry*. Science Press, Beijing. [李酉开(1989). 土壤农业化学常规分析方法. 科学出版社, 北京.]
- Liu H, Wang SG (2003). Influences of P deficiency stress on endogenous hormones in *Barley*. *Journal of Southwest Agricultural University*, 25, 48–51. [刘辉, 王三根 (2003). 低磷胁迫对大麦内源激素的影响. 西南农业大学学报, 25, 48–51.]
- Liu HC, Kuang YH, Chen RY (2003). Changes of IAA contents in different *Asparagus Bean* cultivars under phosphorus-deficient stress. *Plant Physiology Communications*, 39, 125–127. [刘厚诚, 邝炎华, 陈日远 (2003). 缺磷胁迫下不同长豇豆品种幼苗中IAA含量的变化. 植物生理学报, 39, 125–127.]
- Martin AC, Del Pozo JC, Iglesias J, Rubio V, Solano R, de La Pena A, Leyva A, Paz-Ares J (2000). Influence of cytokinins on the expression of phosphate starvation responsive genes in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 24, 559–567.
- Misson J, Raghothama KG, Jain A, Jouhet J, Block MA, Bligny R, Ortet P, Creff A, Somerville S, Rolland N (2005). A genome-wide transcriptional analysis using *Arabidopsis thaliana* Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 11934–11939.
- Miura K, Lee J, Gong Q, Ma S, Jin JB, Yoo CY, Miura T, Sato A, Bohnert HJ, Hasegawa PM (2011). SIZ1 regulation of phosphate starvation-induced root architecture remodeling involves the control of auxin accumulation. *Plant Physiology*, 155, 1000–1012.
- Morcuende R, Bari R, Gibon Y, Zheng W, Pant BD, Blasing O, Usadel B, Czechowski T, Udvardi MK, Stitt M, Scheible W (2007). Genome-wide reprogramming of metabolism and regulatory networks of *Arabidopsis* in response to phosphorus. *Plant, Cell & Environment*, 30, 85–112.
- Nacry P, Canivenc G, Muller B, Azmi A, Van Onckelen H, Rossignol M, Doumas P (2005). A role for auxin redistribution in the responses of the root system architecture to phosphate starvation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 138, 2061–2074.
- Pérez-Torres CA, López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Ibarra-Laclette E, Dharmasiri S, Estelle M, Herrera-Estrella L (2008). Phosphate availability alters lateral root development in *Arabidopsis* by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor. *Plant Cell*, 20, 3258–3272.
- 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.
- Radin JW, Parker LL, Guinn G (1982). Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency: V. Environmental control of abscisic acid accumulation and stomatal sensitivity to abscisic acid. *Plant Physiology*, 70, 1066–1070.
- Rubio V, Bustos R, Irigoyen ML, Cardona-Lopez X, Rojas-Triana M, Paz-Ares J (2009). Plant hormones and nutrient signaling. *Plant Molecular Biology*, 69, 361–373.
- Sakakibara H (2006). Cytokinins: Activity, biosynthesis, and translocation. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 431–449.
- Shao LM, Hao B (1986). *Plant Hormones*. People's Education Press, Beijing. [邵莉楣, 郝斌 (1986). 植物激素. 人民教育出版社, 北京.]
- Shen Y, Zhang Y, Lin H, Gao S, Pan G (2012). Effect of low phosphorus stress on endogenous hormone levels of different maize genotypes in seedling stage. *Journal of Biological Sciences*, 12, 208–314.
- Sheng WT, Fan SH (2005). *Long-term Productivity of Chinese fir Plantations*. Science Press, Beijing. [盛炜彤, 范少辉 (2005). 杉木人工林长期生产力保持机制研究. 科学出版社, 北京.]
- Shi CJ, Liu Y, Jing T (2006). Review on stress-resistance of phytohormone. *World Forestry Research*, 19(5), 21–26. [师晨娟, 刘勇, 荆涛 (2006). 植物激素抗逆性研究进展. 世界林业研究, 19(5), 21–26.]
- Shi T, Zhao D, Li D, Wang N, Meng J, Xu F, Shi L (2012). *Brassica napus* root mutants insensitive to exogenous

- cytokinin show phosphorus efficiency. *Plant and Soil*, 358, 57–70.
- Sun HG, Zhang FS (2000). Growth response of wheat roots to phosphorus deficiency. *Acta Botanica Sinica*, 42, 913–919. [孙海国, 张福锁 (2000). 小麦根系生长对缺磷胁迫的反应. *植物学报*, 42, 913–919.]
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Wei XW, Gou C, Xu MZ, Xu HW, Zhou XF (2013). Study on the improvement of HPLC method for analyzing endogenous hormone in *Maize*. *Journal of Maize Sciences*, 21, 144–148. [未晓巍, 勾畅, 徐民泽, 徐洪伟, 周晓馥 (2013). 高效液相色谱法测定玉米内源激素方法的改进研究. *玉米科学*, 21, 144–148.]
- Wu P, Ma LG, Hou XL, Wang MY, Wu YR, Liu FY, Deng XW (2003). Phosphate starvation triggers distinct alterations of genome expression in *Arabidopsis* roots and leaves. *Plant Physiology*, 132, 1260–1271.
- Wu PF, Ma XQ (2009). Research advances in the mechanisms of high nutrient use efficiency in plants. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 427–437. [吴鹏飞, 马祥庆 (2009). 植物养分高效利用机制研究进展. *生态学报*, 29, 427–437.]
- Wu PF, Ma XQ, Tigabu MT, Wang CW, Liu AQ, Oden PC (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, El-Kassaby YA, Wang P, Zou XH, Ma XQ (2016). Solubilization of aluminum-bound phosphorus by root cell walls: Evidence from Chinese fir, *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. *Canadian Journal of Forest Research*, 47, 419–423.
- Wu PF, Wang GY, Farooq TH, 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 PF, Zang GZ, Ma XQ (2006). Advances in the mechanism of chemical communication of plants under stress. *Subtropical Agriculture Research*, 2, 271–277. [吴鹏飞, 臧国长, 马祥庆 (2006). 逆境中植物化学通讯机制的研究进展. *亚热带农业研究*, 2, 271–277.]
- Xiong GS, Li JY, Wang YH (2009). Advances in the regulation and crosstalks of phytohormones. *Chinese Science Bulletin*, 54, 2718–2733. [熊国胜, 李家洋, 王永红 (2009). 植物激素调控研究进展. *科学通报*, 54, 2718–2733.]
- Yamagishi M, Zhou K, Osaki M, Miller SS, Vance CP (2011). Real-time RT-PCR profiling of transcription factors including 34 MYBs and signaling components in white lupin reveals their P status dependent and organ-specific expression. *Plant and Soil*, 342, 481–493.
- Yang CC, Huang QJ, Su XH (2013). Correlation between endogenous IAA, ABA contents and height growth of black poplar at the seedling stage. *Scientia Silvae Sinicae*, 49(8), 35–42. [杨成超, 黄秦军, 苏晓华 (2013). 内源激素IAA和ABA含量与黑杨苗期高生长关系. *林业科学*, 49(8), 35–42.]
- Yuan Y, Huang LQ, Lü DM, Mao Y, Fu GF (2008). Effect of low pH on endogenous hormones and root development in Chinese medicine *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC. *Chinese Pharmaceutical Journal*, 43, 101–104. [袁媛, 黄璐琦, 吕冬梅, 毛莹, 付桂芳 (2008). 低pH对苍术根组织内源激素水平和生长发育的影响. *中国药理学杂志*, 43, 101–104.]
- 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.
- Zou XH, Wu PF, Jia YY, Ma J, Ma XQ (2016). Periodical response of Chinese fir root to the phosphorus concentrations in patches and heterogeneous distribution in different growing stages. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 22, 1056–1063. [邹显花, 吴鹏飞, 贾亚运, 马静, 马祥庆 (2016). 杉木根系对不同磷斑块浓度与异质分布的阶段响应. *植物营养与肥料学报*, 22, 1056–1063.]

责任编辑: 张文浩 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答