不同供磷水平小麦苗期根系特征 与其相对产量的关系

孙海国1,2,张福锁1,杨军芳2

(1. 中国农业大学 植物营养系, 北京 100094; 2. 河北省农林科学院土壤肥料研究所, 河北 石家庄 050051)

摘要:研究了缺磷条件下不同基因型小麦苗期根系形态学及生理学适应特征,结果表明:在缺磷环境中,小麦根轴数量和侧根长度明显减小,同化物向根部的分配比例增加,根轴长度、侧根数量和根系长度等均是显著提高。供试基因型小麦的根轴数量及其长度的差异在每个供磷水平及不同供磷水平之间均是显著的,说明这两种性状的差异是由基因型和环境因素共同决定的;而侧根特征的差异只在不同供磷水平之间是显著的,表明侧根性状主要是受环境因素控制的。对6种基因型小麦的研究表明,高磷水平的小麦种子根的生长角度明显低于低磷处理的小麦,根角之间存在着显著的基因型差异。在缺磷条件下,6种基因型小麦完整根系分泌的酸性磷酸酶活性、根轴数量、根轴长度、根生长角度和根系长度之间均存在着显著的基因型差异。相关分析表明,缺磷条件下的小麦苗期根系形态指标和根系分泌的酸性磷酸酶活性的交互作用与小麦的相对产量之间具有显著的线性关系,这种关系说明以上5种性状均可作为早期有效地筛选磷高效小麦品种的指标。

关键词: 小麦; 根系形态; 酸性磷酸酶活性; 磷效率

中图分类号: S512 101 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2001)03-0098-07

在自然土壤中磷的有效性很少能够满足植物最佳生长的需要。据统计,全世界有 $13.19 \times 10^8~hm^2$ 耕地,其中约有 43% 缺磷 $^{[1]}$,我国约有 2/3 的耕地缺磷 $^{[2]}$ 。黄土高原农区低产土壤有效磷含量(P_2O_5) 仅为 $6~mg^{\bullet}~kg^{-1}$,已达高度缺磷状态 $^{[3]}$ 。黄淮海地区缺磷面积达 94%,其中严重缺磷的土壤占耕地面积的 67%,是我国最大的缺磷区。磷肥的利用率比较低,鲁如坤等人 $^{[4]}$ 的研究结果表明,施入土壤的磷经一季作物吸收后仍有 $75\% \sim 90\%$ 的磷残留于土壤;而且磷在土壤中的移动性很小,其扩散距离只在 $1\sim 2~mm^{[5]}$,磷的扩散速度也很慢,在高肥力土壤中为 $30~\mu m^{\bullet}~h^{-1}$,在缺磷土壤中仅有 $10~\mu m^{\bullet}~h^{-1}$;另外,土壤养分只有达到根系表面时才能被植物吸收。因此,植物的根系形态特征与其磷吸收有关。

Grews认为,在 40 年內全球人口将增加 1 倍^[6]。人口的剧增、粮食需求量的提高、耕地的减少、必需而不能更新之磷资源的匮乏、土壤有效磷及其扩散速度的低下和人们对良性生态环境的渴求,已迫使人们认识到发展农业必须走高效益、低投入、少污染的途径。若要实现这一目标,就要充分发掘和利用植物自身的抗低磷能力,利用遗传育种手段来提高作物产量。为此,许多科学家进行了长期艰苦不懈的努力。许多研究表明,磷的吸收与植物根系的大小及其生理特性有关,不同植物在缺磷条件下其根系形态及其生理特征均有一定反应。菜豆的根角

收稿日期: 2000- 03- 05

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39790100); 河北省农林科学院博士基金

作者简介: 孙海国(1957-),男,博士,副研究员,主要从事土壤与植物营养学的研究工作。

与其低磷和高磷处理的相对产量有一定关系^[7],小麦根的直径和磷向子粒中的运移与磷效率有关^[8],棉花根系的生长潜力与棉绒产量呈正相关^[9]。但到目前为止,尚未发现关于快速有效筛选磷高效基因型小麦的系统报道,这无疑不益于磷高效品种的筛选。本文的研究目的是探寻与磷效率有关的根系形态及生理学指标,以建立快速有效筛选高效小麦品种的新方法。

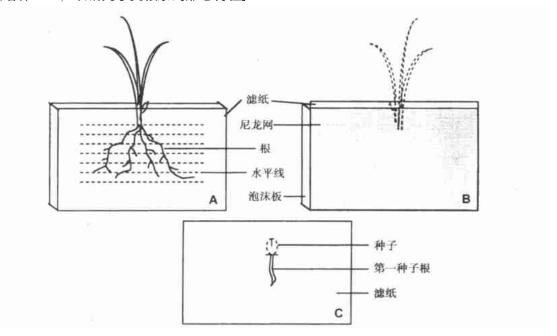
1 材料和方法

1.1 试验材料

小麦(Triticum aestivum L.) 种子由中国科学院遗传研究所提供,它们分别为京 411、烟中 144、冀 87-4617、京核 90 鉴 31、81(85) 5-3-3-3 和 NC37。

1.2 小麦培养方法

用 0. 83 mol* L⁻¹H₂O₂ 消毒、饱和 CaSO₄ 处理并在去离子水中吸胀后的81(85) 5-3-3-3 和 NC37 小麦种子播种在石英砂中,待种子萌发 5 d 后,将幼苗移至营养液中。营养液组成为: MgSO₄* 7H₂O (0. 65 mmol/L)、KH₂PO₄(0. 01 mmol/L)、KCl(2 mmol/L)、Ca(NO₃)₂* 4H₂O(2 mmol/L)、K₂SO₄(0. 75 mmol/L)、H₃BO₃(0. 001 mmol/L)、MnSO₄* H₂O(0. 001 mmol/L)、Zn-SO₄* 7H₂O(1. 0×10⁻⁵ mmol/L)、CuSO₄* 5H₂O(5. 0×10⁻⁴ mmol/L)、(NH₄)₆Mo₇O₂₄* 4H₂O(5×10⁻⁵ mmol/L)和EDTA-Fe(0.1 mmol/L)。试验处理为 5 个磷水平,即 0,0. 01,0. 1,0. 5 和 1. 0 mmol*L⁻¹,4 次重复。培养缸容积为 2 L,由气泵供气,每隔 2 d 换一次营养液。共培养 25 d,以研究小麦根系的形态特征。



A. 测定根角的示意图; B. 与 A. 相对的尼龙网、滤纸和泡沫板; C. 由滤纸支持的第一种子根图 1. 测定根角的装置

用于根角测定的培养方法是"夹板法",即用内侧衬有滤纸和 400 目尼龙网的泡沫板夹住消毒处理并在去离子水中吸胀后的小麦种子,使之站在盛有去离子水的搪瓷盘中,通过滤纸的吸水作用使种子得到适量水分。400 目尼龙网可以防止小麦根与滤纸粘连,消除移苗时滤纸对根的影响。待种子萌发第 1 条种子根约 1 cm 长后,使其通过小孔置于滤纸的背侧(图 1-B),这样有利于观察测定。培养幼苗至 2.5 cm 高左右(2 d)时,去掉胚乳,以防种子磷的影响。然后,把这种带有幼苗的装置分别置于盛有含磷为 0.01 和 0.1 mmol* L^{-1} 营养液的搪瓷盘中进行培养,营养液组分同上。每个处理为 5 株小麦。在幼苗开始培养后,每天测定所有种子根与水平方向的夹角(图 1-A),共测定 5 d。

用夹板法使小麦种子萌发 5 d 后,移植到培养缸中,营养液组分同上。两供磷(P)水平,即 0. 01 和 0. 1 mmol• L^{-1} , 5 次重复,在幼苗移栽到培养缸中第 15 d 取样,用于测定酸性磷酸酶活性和不同小麦的根系形态特征。

1.3 测定方法

- 1.3.1 根系形态的测定 根轴的长度是用尺子计量的,把每条根平展在有机玻璃板上人工计量侧根数,根的总长度和根体积分别是用直线截获法和排水法测得的。根据根的总长度、根条数、根轴长、侧根数和根体积可以计算侧根的总长度、平均长度和根表面积。
- 1. 3. 2 酸性磷酸酶活性的测定方法 取 4 株完整的小麦植株,将其根系置于盛有 70 mL 由 0. 2 mol• L^{-1} 醋酸钠缓冲液 (pH= 5. 8) 为溶剂的 0. 5 g• L^{-1} 对硝基苯磷酸二钠 (p·NPP) 酶反应液并包裹有黑纸的玻璃瓶中,25 飞下培养 60 min。取出植物后加入 NaOH 溶液终止酶促反应,用 U V-120 比色计于 405 nm 波长比色测定,酶活性是以单位时间内单位重量鲜根或单株根系水解 p·NPP 生成的对硝基苯酚的量来表示(μ g• h^{-1} g 鲜根或 μ g• h^{-1} k⁻¹) [10]。

1.4 统计方法

对所得数据用 SAS 中的广义线性模型(GLM) 方法进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 磷胁迫对不同基因型小麦根系形态特征的影响

2. 1. 1 不同供磷水平对小麦根轴及一级侧根的影响 不同供磷水平对小麦根轴数量及其长度均有明显影响(表 1)。在 0 至 0. 5 $\,\mathrm{mmol}^{\,\bullet}\,\mathrm{L}^{-1}$ 的供磷范围内,根轴数量随着磷浓度的提高而显著(P< 0.05)增加,但在 0. 5 $\,\mathrm{mmol}^{\,\bullet}\,\mathrm{L}^{-1}(P)$ 之后,又有下降的趋势。根轴长度的变化规律与根轴数量相反,随环境磷浓度的增加而下降。两供试小麦的根轴数及其长度之间的差异在 5 个供磷水平上都是显著(P< 0.05)的,每株81(85) 5-3-3-3 小麦的根轴数仅为 NC37 的77.7%;在磷(P) 胁迫条件(0 和 0.01 $\,\mathrm{mmol}^{\,\bullet}\,\mathrm{L}^{-1}$) 下,81(85) 5-3-3-3 小麦的根轴长度分别为0.1 和 0.5 $\,\mathrm{mmol}^{\,\bullet}\,\mathrm{L}^{-1}$ 的 1.2 和 1.3 倍,NC37 小麦为 1.3 和 1.3 倍。显然,这两个性状的差异是由两供试小麦的基因型和环境因素共同决定的。

小麦侧根对不同供磷水平反应的差异是显著的(表 1)。在缺磷(P) 环境(0 和 0.01 mmol·L⁻¹)中,每株小麦的侧根数显著(P< 0.05)高于正常或高磷处理,81(85)5-3-3-3 小麦的侧根数分别为 0.1 和 0.5 mmol·L⁻¹(P)的 1.6 和 1.8 倍; NC37 为 1.6 和 1.3 倍。两供试小麦的侧根数在 0.01 mmol·L⁻¹(P)环境中的差异是显著的,NC37 小麦的侧根数明显低于81(85)5-

 $3\cdot 3\cdot 3$,但在供磷水平高于 $0\cdot 1$ mmol• L^{-1} 的条件下,它们根轴数量的差异没有达到显著水平。生长在磷胁迫介质中小麦的平均侧根长度明显低于正常或高磷环境中的小麦。在缺磷培养液中,小麦的侧根密度显著($P<0\cdot 05$)高于其他磷水平。当磷浓度为 $0\cdot 01$ mmol• L^{-1} 时,侧根密度最大。在 5 个供磷水平上,平均侧根长度及其密度在两供试小麦之间的差异均不显著。以上结果表明,低磷环境有利于侧根数量及密度的增加,而高磷条件有利于侧根长度的提高,并且小麦侧根特征的变化主要是受环境因素制约的。

供磷水平 (mmol•L ⁻¹)	基因型	株根轴数 (条•株 ⁻¹)	株根长 (cm•株 ⁻¹)	根轴长度 (cm)	株侧根数 (条)	侧根密度 (条• cm 1)	侧根长度 (cm)	地上部干重 (mg• 株 ⁻¹)	根干重 (mg* 株 ⁻¹)
0	81(85) 5-3-3-3 NC37		512.0±80.1de 547.3±32.2de		155.8±17.4b 159.3±8.2b	0. 93 ±0. 07ab 0. 90 ±0. 13b	2 2±0 5d 2 3±0 4d	51.0±5.63c 54.5±4.25c	27. 3 ±4. 62ab 21. 7 ±2. 00cd
0.01	81(85) 5-3-3-3 NC37		876. 4 ± 48. 3a 656. 2 ± 97. 6bc	27.1±2.1a 18.6±2.5c	$191.3 \pm 7.9a$ $169.2 \pm 10.7b$	1.05±0.09a 1.00±0.00ab		63.6±7.83c 59.6±5.72c	30.4±4.29a 22.8±1.43cd
0. 1	81(85) 5-3-3-3 NC37		703.5±80.9b 553.9±36.5de					122.6±11.90a 96.7±12.55b	
0.5	81(85) 5-3-3-3 NC37		556.6±56.7de 529.2±60.8de					$123.2 \pm 13.08a$ $115.4 \pm 14.39a$	
1. 0	81(85) 5-3-3-3 NC37	U	628 2±53.8bcd 491.2±13.5e	22.5±1.5b 13.8±1.9d		0. 71 ±0. 04cd 0. 72 ±0. 15c			19. 7±2. 29d 15. 0±0. 87e

表 1 不同供磷水平对小麦根系形态的影响

不同小麦根系形态之间具有显著的基因型差异(表 2)。京 411 的根长只有 81(85) 5 3 3 3 和烟中 144 的 50%,NC37 的根长是京 411 的 1.8 倍。烟中 144 的根数是 NC37 的 62%。所有这些特征奠定了确定快速有效筛选磷高效小麦根系形态指标的基础。

基因型	根轴长度 (cm)	株根长 (cm)	株根数 (条)
京 411	11. 2d	481. 3c	8. 4ab
烟中 144	22. 2a	748. 7b	5. 7d
冀 87- 4617	18. 7bc	713. 5b	7. 5be
京核 90 鉴 31	20. 8ab	731. 5b	7. 6bc
81(85)5-3-3-3	22. 4a	961. 9a	6. 9c
NC37	17. 6c	883. 4ab	9. 2a

表 2 不同基因型小麦在缺磷条件下的根系形态特征

2.1.2 小麦种子根生长角度对不同供磷水平的反应 不同供磷水平对小麦种子根的生长角度具有明显影响(图 2)。烟中 144、冀 87-4617、京核 90 鉴 31 和81(85) 5-3-3-3 基因型小麦在低磷条件下的平均根角明显高于正常供磷环境,其他供试小麦略有不同。小麦种子根的生长角度在不同供磷水平上的变化可能是对低磷土壤的一种适应性反应,因为低磷条件下小麦种子根生长角度的增加说明根系探索土壤磷资源的能力提高了,有利于小麦对磷的获取,也减少了相邻植株根系间的竞争。由于低磷植株中的低浓度磷在如此短的时间内不大可能成为限制生长的一种因素^[11],种子根生长角度的升高很可能是小麦抗低磷的早期的一种反应。

低磷条件下,不同小麦种子根生长角度之间存在着显著的基因型差异(图 2)。京 411 的

平均根角仅分别为烟中 144 和 NC37 的 84% 和 90%。

以上根角结果是在苗期获得的,如果用株龄较高的小麦可能会得到不同的结果。但是,种子根对建立整个根系框架是非常重要的,因此,与重力有关的幼苗种子根的方位很可能影响根系在土壤中对磷的获取。

我们知道,根际生物对许多植物 磷的获取都是一个重要因素。可是, 株龄仅7d的小麦根际微生物种群应 该是很少的,根际微生物在小麦以后 生长过程的磷营养方面可能会扮演一

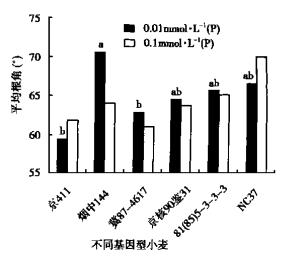


图 2 不同供磷水平对小麦平均根角的影响

个重要角色。因此、利用小麦苗期研究根系形态与环境磷的关系更为合理。

小麦种子根生长角度对不同供磷水平产生反应可能与根内淀粉有关。在低磷条件下,地上部的光合产物向根部转移量相对增加 $^{[12]}$,PEP 羧化酶活性提高,根部固定 CO_2 的能力增强 $^{[13]}$,根部淀粉量有一定提高,根冠中淀粉粒的移动与根的重力感应有关,因而,低磷根中较多的淀粉粒可能导致根生长角度的增加。

2.2 供磷水平与酸性磷酸酶活性

供磷水平对小麦根系分泌的酸性磷酸酶具有明显的影响(图 3)。在 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 供磷环境中,两供试基因型小麦根系分泌的酸性磷酸酶活性之间的差异不明显,但均显著低于缺磷处理(P< 0.05)。81(85)5-3-33 和 NC37 小麦在低磷水平的酸性磷酸酶活性分别为供磷介质中的 1.6 和 1.3 倍。在低磷环境中的两供试小麦分泌的酸性磷酸酶活性的差异达到显著水平,NC37 的酸性磷酸酶活性仅为81(85)5-3-3-3 的 87%。这说明81(85)5-3-3-3 小麦在缺磷土壤中具有较强的利用有机磷的能力,以适应有效磷缺乏的环境。

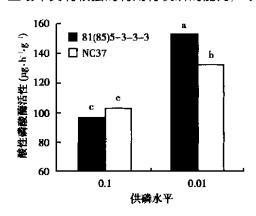


图 3 不同供磷水平对小麦根分泌酸性磷酸 酶的影响

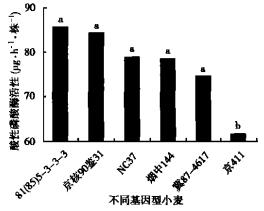


图 4 低磷条件下不同基因型小麦完整根系分泌的酸性磷酸酶活性

不同基因型小麦在分泌酸性磷酸酶方面对低磷 $(P)(0.01 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1})$ 反应的差异是显著

的(图 4)。81(85)5-3-3-3 小麦分泌的酸性磷酸酶活性为京 411 的 1.4 倍。不同基因型小麦根系分泌酸性磷酸酶活性的差异说明了不同基因型小麦在利用土壤有机磷和难溶性磷方面具有明显的不同,这种不同有可能成为快速有效筛选磷高效基因型小麦的一个生理指标。

2.3 缺磷条件下小麦根系形态学及生理学适应性特征与磷效率的关系

根据田间和以上室内试验结果分析发现,在缺磷条件下,小麦根轴数量及其长度、根生长角度、根系长度和根系分泌的酸性磷酸酶活性的交互作用与小麦的相对产量(低磷/高磷)之间均有显著的线性关系(表 3),其中,只有方程 4 的r和 F值均达到显著水平,说明株根长和株根数可以作为快速有效筛选磷高效小麦品种的指标。根据方程 11 和 12 的相关系数,根系分泌的酸性磷酸酶活性、根角和根长也可作为筛选磷高效小麦品种的参考指标。

编号		r 值	F 值
1	Y= 90.12- 0.88X 酸性磷酸酶+ 3.37X 根轴长度	0. 905 4*	6. 82
2	Y= 9.99+ 0.39 X 酸性磷酸酶 - 4.70 X 根条数	0.8820^*	5. 25
3	Y= 88.55+ 1.11X 根轴长度- 3.13X 根条数	0. 897 8*	6. 24
4	$Y = 103.71 + 0.03 X_{RK} - 5.15 X_{RS}$	0. 961 9**	18. 57 [*]
5	Y= 132 95- 1. 02 X 酸性磷酸酶+ 4. 16 X 根轴长度- 0. 72 X 根角	0. 921 3*	3. 74
6	Y = 107.71 - 1.43 X酸性磷酸酶 $+ 3.56 X$ 根轴长度 $+ 0.03 X$ 根长	0. 950 7*	6. 27
7	Y = 125.89 - 0.38 X 酸性磷酸酶 + $0.04 X$ 根长 - $5.81 X$ 根条数	0. 978 8**	15. 19
8	$Y = 157.64 + 0.04X_{RK} - 6.48X_{RSS} - 0.78X_{RR}$	0. 982 6**	18. 71
9	Y= 122 82+ 0 04 X 根长 $-$ 0 91 X 根轴长度 $-$ 6 97 X 根条数	0. 973 8**	12. 21
10	Y= 167. 85 - 1. $70X$ 酸性磷酸酶 + 4. $65X$ 根轴长度 - 0. $97X$ 根角 + 0. $03X$ 根长	0. 977 2**	5. 31
11	Y= 161.82-0.59 X 根轴长度-0.66 X 根角+0.05 X 根长-7.45 X 根条数	0. 987 1**	9. 50
12	Y = 169.75 - 0.32X酸性磷酸酶 $-0.69X$ 根角 $+0.05X$ 根长 $-6.87X$ 根条数	0. 994 1**	20. 99

表 3 相对子粒产量(低磷/高磷)与低磷条件下小麦根系特征的相关分析(n=6)

3 结论

以上结果表明,在缺磷条件下,6 种供试小麦之间的根轴数量、根轴长度、根生长角度、根系长度和根系分泌的酸性磷酸酶活性存在着显著的基因型差异,他们的交互作用与相对产量之间的线性关系达到了显著或极显著水平。这说明以上 5 个变量可以作为早期有效筛选磷高效基因型小麦的根系形态和生理指标。

参考文献:

- [1] 刘建中.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,1994,2:16-23.
- [2] 李继云, 刘秀娣, 周 伟, 等. 有效利用土壤养分元素的作物育种新技术研究[J]. 中国科学(B辑), 1995, 25(1): 41-48
- [3] 杨文治, 余存祖. 黄土高原区域治理与评价[M]. 北京: 科学出版社, 1992. 125-126.
- [4] 鲁如坤, 史陶钧, 土壤磷素在利用过程中的消耗与积累[J], 土壤通报, 1980, (5): 6-8.
- [5] Barber A S, Mackay A D. Root growth and potassium uptake by two corn genotypes in the field[J]. Fertilizer Res, 1986, 10: 217-231.
- [6] Crews T E. The supply of phosphorus from native, inorganic phosphorus pools in continuously cultivated Mexican agroecosystems [J]. A gric Ecosystems and Envir, 1996, 57: 197-208.

- [7] Bonser A M, Lynch J, Snapp S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in phaseolus vulgaris[J]. New Phytol, 1996, 132:281-288.
- [8] Horst W J, Abdou M, Wiesler F. Genotypic differences in phosphorus efficiency of wheat [A]. In: Plant nutrition from genetic engineering to field practice [M]. Kluwer Academic Publishers, 1993. 367-370.
- [9] Quisenberry J E, McMichael B L. Screening cotton germplasm for root growth potential[J]. Env Exp Bot, 1996, 36: 335 337.
- [10] McLachlan K D. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. I. Assay conditions and phosphatase activity [J]. Aust J Agric Res, 1980, 31: 429-440.
- [11] Dunlop D S, Curtis W R. Synergistic response of plant hairy-root cultures to phosphate limitation and fungal elicitation [J]. Biotechnology Progress, 1991, 7: 434-438.
- [12] Gakmak I, Hengeler C, Marschner H. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency [J]. J Exp Bot, 1994, 45: 1245-1250.
- [13] Johnson J F, Vance C P, Allan D L. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus*, Altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase[J]. Plant Physiol, 1996, 112:31-41.

Characteristics of Root System of Wheat Seedlings and Their Relative Grain Yield

SUN Haiguo^{1, 2}, ZHANG Fusuo¹, YANG Junfang²

(1. Department of Plant Nutrition, China Agricultural University, Beijing 100094, China; 2. Soil and Fertilizer Institute, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Shijiazhuang Hebei 050051, China)

Abstract: The variation in morphology and physiology of root systems of wheat genotypes under phosphorus deficiency are very important in practice. The objectives of this study were to determine the early indicators related to phosphorus efficiency and establish a new method of fast and effectively selecting high phosphorus efficiency wheat genotypes. The results showed that the number of root axes and the length of lateral root of P deficient plant were significantly lower (P< 0.05) than P-sufficient plant; The partitioning of assimilates to root was greater than to shoot at low-P supply. The length of root axis and root system and the number of lateral roots were sharply increased under low-P stress. The differences in number and length of root axis of the given wheat genotypes between the same or different levels of phosphorus supply were significant (P< 0.05). This suggests that the two traits are controlled by genotype and external factors. The difference in the characteristics of lateral root of the given wheat genotypes was significant only between different levels of P supply. It shows that the traits of lateral root mainly depend on external factors. The differences in root number and root length, and axis length, root angle and activity of acid phosphatase exuded by roots among 6 wheat genotypes were significant (P< 0.05). The linear relationships between relative grain yield and the interaction of the morphological and physiological traits were significant. This suggests that the five traits can be used as indicators of selecting high Pefficiency wheat varieties.

Key words: Wheat; Morphology of roots; Acid phosphatase; P-efficiency