

低磷土壤条件下菜豆根构型的适应性变化与磷效率*

曹爱琴 廖 红 严小龙

(华南农业大学植物营养遗传研究室, 根系生物学研究中心, 广州 510642)

摘 要 利用分层隔网式土壤盆栽系统结合计算机图像分析技术, 以基根根长、根表面积等在生长介质各层中的相对分布量为指标, 定量测定菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.) 根构型在低磷胁迫下的适应性变化及其与磷效率的关系。研究表明: 在低磷条件下, 菜豆根部生物量减少, 根系总长度变短, 根总表面积减少, 磷高效基因型 G19833、G19839 的基根根长、根表面积降低较少且在介质表层的相对分布量增加; 而磷低效品种 DOR364 的根长、根表面积降低较多而在表层的相对分布量减少, 说明菜豆根构型特征对低磷胁迫具有适应性变化, 磷高效基因型在低磷条件下能保持一定的根长、根表面积, 且根系向地性减弱而形成浅根式的根构型, 使根系内竞争减少, 从而能够利用更多的土壤磷。

关键词 菜豆, 根构型, 磷胁迫, 基因型差异

中图分类号 S143.2

土壤缺磷是作物产量的重要限制因子。土壤中有效磷含量一般较低, 而施入土壤中的磷肥极易被土壤固定而利用率不高, 因此利用遗传育种途径选育磷高效率品种, 再结合改土施肥, 是经济、环保地解决磷缺乏问题的有效办法^[1]。为了有目的地对磷效率进行遗传改良, 我们必须首先明确磷效率的性状差异并找到其控制基因^[2]。

植物对磷的吸收主要依靠根系吸收其周围所接触到的土壤有效磷。根系在土壤中的空间分布即根构型对植物磷吸收效率具有显著影响^[3,4]。Bonser 等^[5]经过一系列的实验, 指出低磷能改变基根的向地性, 根的生长具有一定的可塑性。廖红等^[6]利用磷控式砂培系统及纸培系统的研究表明, 磷有效性能调节菜豆根系的向地性, 使基根的初始生长角变小, 而且表现出显著的基因型差异。但在土壤中根构型是否影响植物对有效磷的吸收还缺乏具体证据。

由于根系形态、构型十分复杂且难以定位观察、测定, 根形态、构型的研究一直是世界上根系生物学的研究难点之一^[4]。本研究以两对磷效率差异显著的菜豆亲本基因型为研究材料, 利用分层隔网式土壤盆栽系统, 并结合计算机图像分析技术, 定量测定两对菜豆亲本根系不同磷水平下在土壤中的分布, 为菜豆耐低磷品种的筛选确定合适指标, 也为通过遗传改良根构型来提高磷效率提供依据。

* 国家重点基础研究发展规划项目(G1999011706)、国家杰出青年科学基金项目(39925025)

收稿日期: 2000-07-05; 收到修改稿日期: 2001-09-21

1 材料与方法

1.1 供试土壤与作物

本研究以 2 对菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.) 亲本 (DOR364 × G19833 和 G2333 × G19839) 为材料, 其中 DOR364 和 G2333 来自中美洲基因库, G19833 和 G19839 来自安第斯基因库。温室和田间试验结果表明, DOR364 是磷低效率基因型, G2333, G19833 和 G19839 是磷效率较高的基因型^[7,8]。纸培试验结果表明, 在低磷情况下, DOR364 和 G2333 为深根系, 而 G19833 和 G19839 为浅根系基因型^[6]。供试土壤为华南花岗岩发育的酸性缺磷红壤, 质地为砂壤, 土壤有机质 10.70g kg^{-1} , 全氮 0.54g kg^{-1} , 碱解氮 42.12mg kg^{-1} , 全磷 0.16g kg^{-1} , 速效磷 2.30mg kg^{-1} , 全钾 4.51g kg^{-1} , 速效钾为 21.20mg kg^{-1} , pH 值为 4.63。土壤理化测定方法见参考文献[9]。

1.2 分层隔网式土壤盆栽系统

本试验共设 2 个磷处理, 1) 低磷 (不施磷); 2) 高磷 (重过磷酸钙 (Triple superphosphate) 1g kg^{-1})。采用 4 次重复的完全随机区组设计。除磷以外的其他营养元素 (化合物) 的含量为: Urea 0.6g kg^{-1} , K_2SO_4 0.8g kg^{-1} , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.4g kg^{-1} , $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.004g kg^{-1} , $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 0.002g kg^{-1} , H_3BO_3 0.004g kg^{-1} 。其中 N, P, K, Mg 与土混匀, 其余营养元素以溶液形式浇入。混入肥料之前一周用 CaCO_3 调节土壤 pH 至 5.5~6.5。将与各种肥料混匀的土壤装入 18L 塑料桶中, 每盆播种一粒, 上覆 2cm 洗净的河砂, 从河砂与土壤的接触面开始, 每隔 3cm 放入一层孔径为 2mm 的玻璃纤维筛网 (主根、基根均能顺利通过)。每盆分 3 层 (0~3, 3~6, 6~30cm) (图 1)。出苗后进行常规管理。菜豆移苗后 28 天收获。地上部测量叶面积、生物量及磷含量。根分层收获并取部分根测其生物量及磷含量, 其余根分主根、基根保存于 25% 的酒精溶液中, 之后用 0.16% 的中性红染色, 利用台式扫描仪将根系图像扫描存入电脑, 再用专门的图像分析软件 WinRHIZO (加拿大 Regent Instruments 公司) 分析根长、根面积、根直径。

1.3 数据分析

所有数据均用 Microsoft Excel 和 SAS 等统计软件分析, 包括单因素和双因素方差分析、多重比较 (邓肯氏检验法, $P = 0.05$) 及计算磷效率与根构型各指标之间关系的相关分析。

2 结果与分析

2.1 植物生长及磷吸收

介质磷的有效性显著影响菜豆亲本植株生长及其对磷的吸收, 从表 1 可看出, 所有亲本基因型在高磷处理条件下其叶面积、生物量和吸磷量均高于低磷处理。在低磷条件下, 不同亲本基因型的生物量和磷吸收量表现出明显的基因型差异, 其中 G19833 和 G19839 这两个在田间试验中表现出较高磷效率的亲本基因型在低磷条件下的叶面积、生物量和磷吸收量显著高于其他亲本基因型, 证明这两个基因型在分层隔网式土壤盆栽系统中仍表现出较高的磷效率。高磷处理时各基因型之间生长差异不显著。

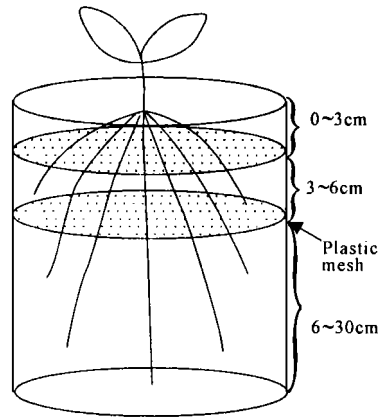


图 1 分层隔网式土壤盆栽系统示意图

Fig. 1 Schematic representation of the stratified mesh soil culture system

表 1 菜豆基因型在土壤盆栽试验中的生长与磷吸收

Table 1 Growth and P uptake of 4 common bean genotypes in pot culture

参数 Parameter	磷水平 P level	基因型 Genotype				F 值 F value		
		DOR364	G19833	G2333	G19839	P	G	G × P
		叶面积 (cm ²)	低磷	66.75(8.86)	229.25(26.71)	92.25(15.52)	159.5(33.84)	193.17***
	高磷	394.75(27.96)	511.25(23.00)	488.20(28.00)	526.75(78.44)			
地上部生物 物量(g)	低磷	0.27(0.02)	1.00(0.10)	0.52(0.05)	0.76(0.05)	210.44***	7.77***	2.65 ^{ns}
	高磷	1.62(0.11)	2.08(0.04)	2.21(0.17)	1.84(0.12)			
根部生物 量(mg)	低磷	99.38(22.94)	190.2(13.77)	129.6(11.03)	125.9(30.42)	4.69*	0.70 ^{ns}	0.90 ^{ns}
	高磷	242.0(9.69)	212.9(14.96)	185.9(29.10)	210.3(30.95)			
磷含量 (mg plant ⁻¹)	低磷	0.62(0.10)	2.23(0.20)	1.12(0.33)	1.59(0.51)	139.41***	1.40 ^{ns}	0.09 ^{ns}
	高磷	5.29(0.42)	6.67(0.09)	6.15(0.35)	5.21(0.37)			

注:表中数据为4次重复的平均值,括号内为标准误,ns:不显著;* : 0.05 > P > 0.01; ** : 0.01 > P > 0.001; *** : P < 0.001, P: 磷水平间; G: 基因型间; G × P: 磷水平与基因型间的交互作用。

Note: Each value was the mean of four replicates with standard error in the parenthesis, ns: not significant; * : 0.05 > P > 0.01; ** : 0.01 > P > 0.001; *** : P < 0.001, P: between P level; G: between genotype; G × P: interactions of P level and genotype.

2.2 菜豆各基因型根长在土培介质垂直剖面的相对分布

介质中供磷状况对菜豆根系生长及在介质剖面的分布状况有显著的影响。低磷显著降低菜豆各基因型根系长度,以磷低效品种 DOR364 降低最多。在高磷情况下,供试各基因型主根、基根的长度及根长在各层之间的分布无显著差异;而在低磷时,各基因型的主根、基根长度变化均有显著差异(表 2),磷低效品种 DOR364 主根、基根根长均显著降低,而磷高效品种 G19833、G2333 和 G19839 的主根、基根长度降低较少,且主根、基根长度显著多于磷低效品种。基根长度在各层次的相对分布分析表明,磷低效品种 DOR364 不但在低磷情况下根系明显变小,而且基根长在表层的相对分布也减少(图 2),而磷高效品种 G19833、G19839 的基根向地性减弱,致使基根根长在介质表层的相对分布增加。基因型 G2333 的基根根长在介质各层的相对分布则无明显变化。

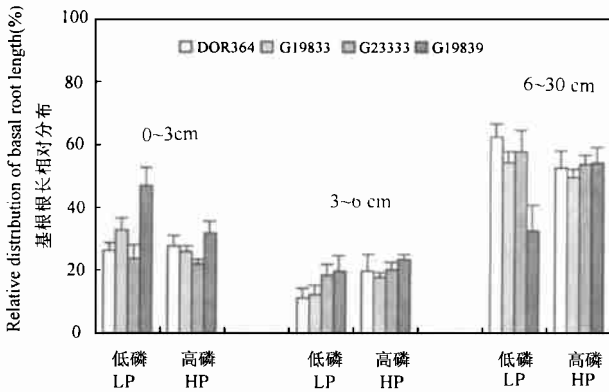


图 2 菜豆各基因型基根根长在分层隔网式土壤盆栽系统各层次中的相对分布

Fig. 2 Relative length distribution of basal roots of the 4 common bean genotypes in the stratified mesh soil culture system

2.3 各基因型菜豆根表面积的变化

供试菜豆基因型对低磷胁迫的适应性变化还表现在根表面积在各层次的分布上,从根系表面积分析的结果可知,低磷胁迫显著降低菜豆各基因型根系表面积,磷低效品种

DOR364降低最多。供磷状况影响菜豆基根根表面积在生长介质各层次的分布,与根长变化呈相同的趋势(表3)。

表2 菜豆根系长度在土壤介质垂直剖面的分布状况

Table 2 Distribution of common bean roots in the vertical profile of pot culture

参数 Parameter	层次 Layer	磷水平 P level	基因型 Genotype				F 值 F value		
			DOR364	G19833	G2333	G19839	P	G	G×P
主根长 (m)	0~ 3cm	低磷	0.39(0.08)	0.93(0.22)	0.71(0.11)	0.77(0.10)	0.06 ^{ns}	4.35 [*]	0.39 ^{ns}
		高磷	0.51(0.12)	0.80(0.12)	0.65(0.10)	0.75(0.19)			
	3~ 6cm	低磷	0.13(0.03)	0.41(0.08)	0.10(0.00)	0.20(0.02)	12.66 ^{**}	12.91 ^{***}	1.89 ^{ns}
		高磷	0.41(0.10)	0.48(0.08)	0.16(0.02)	0.31(0.08)			
	6~ 30cm	低磷	0.20(0.05)	0.31(0.08)	0.23(0.04)	0.55(0.123)	64.84 ^{***}	3.02 [*]	10.49 ^{***}
		高磷	1.19(0.14)	0.73(0.09)	0.66(0.15)	0.61(0.06)			
基根长 (m)	0~ 30cm	低磷	2.09(0.37)	4.74(0.56)	2.04(0.55)	4.40(1.01)	13.25 ^{**}	4.57 [*]	2.71 ^{ns}
		高磷	5.75(0.89)	4.65(0.67)	3.73(0.58)	5.93(0.70)			
	3~ 6cm	低磷	0.89(0.32)	1.78(0.48)	1.56(0.60)	1.86(0.19)	38.47 ^{***}	0.40 ^{ns}	0.85 ^{ns}
		高磷	4.09(0.90)	3.69(0.33)	3.28(0.90)	3.98(0.37)			
	6~ 30cm	低磷	5.00(1.12)	7.87(0.90)	4.97(0.93)	3.09(1.38)	31.60 ^{***}	1.97 ^{ns}	1.52 ^{ns}
		高磷	11.17(1.45)	9.78(1.05)	9.24(0.87)	9.25(2.06)			

注:表中数据为4次重复的平均值,括号内为标准误,ns:不显著;* :0.05> P>0.01;** :0.01> P>0.001;*** : P<0.001,P:磷水平间;G:基因型间;G×P:磷水平与基因型间的交互作用。

表3 菜豆根系表面积在土壤介质剖面的分布状况

Table 3 Root surface area distribution of the common bean in pot culture

参数 Parameter	层次 Layer	磷水平 P level	基因型 Genotype				F 值 F value		
			DOR364	G19833	G2333	G19839	P	G	G×P
主根表面 积 (cm ²)	0~ 3cm	低磷	7.78(0.09)	18.25(4.25)	11.23(1.91)	14.75(1.22)	0.61 ^{ns}	3.97 [*]	1.97 ^{ns}
		高磷	11.02(1.90)	12.07(1.82)	10.25(1.74)	13.95(3.34)			
	3~ 6cm	低磷	2.49(0.45)	5.66(1.08)	1.81(0.08)	3.66(0.61)	5.26 [*]	11.59 ^{***}	1.81 ^{ns}
		高磷	5.57(1.39)	6.52(1.24)	2.16(0.66)	3.90(0.83)			
	6~ 30cm	低磷	3.15(0.91)	11.12(1.82)	5.13(1.06)	8.71(1.72)	20.15 ^{***}	1.93 ^{ns}	9.96 ^{***}
		高磷	16.45(2.47)	9.31(1.54)	9.28(1.68)	11.17(1.99)			
基根表面 积 (cm ²)	0~ 3cm	低磷	33.83(5.30)	83.25(10.49)	40.05(0.51)	74.40(17.70)	3.72 ^{ns}	4.28 [*]	3.27 [*]
		高磷	85.06(14.57)	68.18(10.65)	51.49(9.60)	85.17(9.60)			
	3~ 6cm	低磷	13.82(4.05)	26.31(6.35)	30.48(7.23)	25.24(1.91)	23.89 ^{***}	0.37 ^{ns}	1.57 ^{ns}
		高磷	50.49(10.81)	41.66(5.30)	41.60(12.55)	52.07(6.79)			
	6~ 30cm	低磷	71.42(1.52)	118.37(9.47)	75.70(14.12)	40.64(18.04)	18.66 ^{***}	1.27 ^{ns}	2.11 ^{ns}
		高磷	147.86(20.71)	123.98(16.66)	126.05(11.83)	132.33(38.27)			

注:表中数据为4次重复的平均值,括号内为标准误,ns:不显著;* :0.05> P>0.01;** :0.01> P>0.001;*** : P<0.001,P:磷水平间;G:基因型间;G×P:磷水平与基因型间的交互作用。

2.4 菜豆根构型与磷效率的关系

分层式隔网土壤盆栽条件下的各根构型参数在低磷条件下具有适应性变化,其中 0~3cm 层基根根长与菜豆生物量和磷含量有极显著的相关关系(表 4),说明低磷时基根的向地性和根构型变化影响植株的磷效率。

表 4 低磷条件菜豆生长和磷吸收与各构型参数之间的相关系数(R)

Table 4 Correlation coefficients between plant biomass or P uptake and some root architectural parameters in pot culture

参数 Parameter	各层次的基根根长 Basal root length in each layer			各层次基根根长的相对分布 Relative distribution of basal root length in each layer		
	0~3cm	3~6cm	6~30cm	0~3cm	3~6cm	6~30cm
生物量	0.670 2**	0.310 4	0.596 2*	0.200 3	-0.108 7	-0.089 1
磷含量	0.757 9**	0.550 4*	0.487 2	0.338 8	0.115 4	-0.294 1

注: 样本数为 16, * : $0.05 > P > 0.01$; ** : $0.01 < P < 0.001$; *** : $P < 0.001$ 。

3 讨论

已有研究表明,植物根系状况对其吸收养分具有决定性作用,其中根构型是根系状况的一个重要方面^[4]。不同植物之间或同一植物不同品种间根构型的差异很大^[4,6]。根构型特性具有可塑性,这种可塑性对植物吸收难移动养分如磷具有重要的作用^[5]。菜豆是一种典型的直根系作物,一般情况下,菜豆主根总是垂直向下生长,基根则沿水平方向以一定角度向下生长,因而基根的生长状况决定了整个根系的空间构型。本研究结果表明,介质磷有效性显著影响菜豆根构型特征,在低磷条件下,菜豆总根长变短、总根表面积减少的同时,基根的向地性发生变化,基根根长在介质各层的相对分布也发生变化(表 2),磷高效基因型 G19833 和 G19839 的基根向地性减弱,基根在介质表层的相对分布增多,而磷低效基因型 DOR364 的基根根长在介质表面的相对分布减少, G2333 则无太大变化。

由于所用基因型分别来自不同的基因库,各基因型的起源和进化的环境不同^[10],可能造成供试菜豆材料根构型特征的差异,在田间试验中表现出较高磷效率的 G19833 的吸磷量、生物量是低磷效率基因型 DOR364 的 3 倍多。说明这些根构型特征对低磷的适应性变化是有基因型差异的。在纸培和砂培试验中,磷高效基因型表现为浅根系,而磷低效基因型表现为深根系^[9]。利用计算机模拟的菜豆根构型与根系吸收土壤有效磷的关系表明,浅根系比深根系有较大的单位碳耗吸磷量,这主要是由于深根系具有较高的根内竞争^[1]。低磷条件下基因型 G2333 的基根向地性无显著的变化,其之所以表现为磷高效率,可能是由于另外的机制,一个原因是 G2333 在低磷条件下仍能保持一定的生长量,具有较大的总根长,另外本试验观察到 G2333 的基根及其主根上的侧根比较细(表 5),这样在相同的根生物量情况下能具有更大的根长和吸收面积,从而具有较高的磷效率。

①此外由于在大多数田间土壤中有效磷主要集中分布在表层,并随土壤剖面深度的增加而降低,分布极不均匀^[11,12],且田间种植情况与本实验条件下又有所不同,除根内竞

① (1) 戈振扬. 菜豆根构型与扩散性养分竞争性吸收的计算机模型. 华南农业大学博士论文, 1999. 广州

争外还涉及根系间的竞争, 情况更加复杂。用计算机模拟的浅型、中型及深型三种根系组合成的多根系中, 以中型根系即所谓的 Carioca 型根系所组成的多根系间竞争最少⁽¹⁾。故在实际田间生长的菜豆根构型特性尚需进一步验证。

表 5 土壤盆栽系统中各基因型菜豆主根及基根平均直径(10^{-4} m)

Table 5 Average diameter of the tap and basal root of the common bean in pot culture

参数 Parameter	磷水平 P level	基因型 Genotype				F 值 F value		
		DOR364	G19833	G2333	G19839	P	G	G × P
基根 ($\times 10^{-4}$ m)	低磷	4.90(0.12)	4.98(0.18)	4.40(0.19)	4.70(0.16)	31.85 ^{***}	0.83 ^{ns}	2.01 ^{ns}
	高磷	4.28(0.11)	4.07(0.16)	4.27(0.07)	4.36(0.12)			
主根 ($\times 10^{-4}$ m)	低磷	5.95(0.36)	5.66(0.24)	5.28(0.20)	5.50(0.34)	23.36 ^{***}	1.98 ^{ns}	1.35 ^{ns}
	高磷	4.85(0.27)	4.36(0.14)	4.61(0.17)	5.16(0.22)			

注: 表中数据为 4 次重复的平均值, 括号内为标准误, ns: 不显著; * : $0.05 > P > 0.01$; ** : $0.01 > P > 0.001$; *** : $P < 0.001$, P: 磷水平间; G: 基因型间; G × P: 磷水平与基因型间的交互作用。

参 考 文 献

1. 严小龙. 植物营养性状的遗传改良: 原理与应用. 张福锁主编. 植物营养生态生理和遗传学. 北京: 中国农业出版社, 1993. 14~ 35
2. 严小龙, 张福锁. 植物营养遗传学. 北京: 中国农业出版社, 1997, 240~ 275
3. Lynch J P, van Beem J. Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. *Crop Sci.*, 1993, 33: 1253~ 1257
4. Lynch J P. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.*, 1995, 109: 7~ 13
5. Bonser A, Lynch J P, Snapp S. Effect of phosphorous deficiency on growth angle of basal root in *Phaseolus Vulgari*. *New Phytol.*, 1996, 132: 281~ 288
6. 廖红, 严小龙. 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及其基因型差异. *植物学报*, 2000, 42(2): 158~ 163
7. 严小龙. 热带土壤中菜豆种质耐低磷特性的评价. *植物营养与肥料学报*, 1995, 1(1): 30~ 37
8. Yan X, Lynch J P, Beebe S E. Phosphorus efficiency in common bean genotype in contrasting soil type: I. Vegetative response. *Crop Science*, 1995, 35: 1068~ 1093
9. 南京农业大学主编. 土壤农化分析(第二版). 北京: 农业出版社, 1992. 29~ 91; 216~ 218
10. 严小龙, 卢永根. 普通菜豆的起源、进化和遗传资源. *华南农业大学学报*, 1994, 15(4): 111~ 116
11. 苏德纯. 从土壤磷的空间分布特征探讨提高磷肥及土壤磷有效性的新途径. *中国农学通报*, 1995, 11(1): 38~ 40
12. 全国土壤普查办公室. 中国土壤. 北京: 中国农业出版社, 1998

ROOT ARCHITECTURAL RESPONSES TO LOW P AVAILABILITY FROM COMMON BEAN IN THE SOIL IN RELATION TO P EFFICIENCY

Cao Ai-qin Liao Hong Yan Xiao-long

(*Lab of Plant Nutritional Genetics and Root Biology Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642*)

Summary

Root architecture is closely related to P acquisition efficiency. In the present study, effects of P availability on the root architectural responses of different common bean genotypes were examined. Four common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes representing different origins and ecotypic races were compared in a stratified mesh soil pot culture system and root architectural parameters were analyzed with computer image analysis. The results showed that root biomass, total root length and total root surface area were decreased under low P conditions. The P efficient genotypes had a larger, finer and shallower root system than the P inefficient genotypes. The basal roots of G19833, G19839 became shallower while those of DOR364 became deeper under low P conditions. The results from this study suggest that there is great genetic variation in root architectural responses to P availability. The genetic potential of root architectural response provides possibility of selecting this trait for improving P acquisition efficiency in common bean.

Key words Common bean, Root architecture, P deficiency, Genotype variation