

# 低磷胁迫下小麦地上部某些性状的 基因型差异\*

刘 国 栋

(中国农业科学院山区研究室, 北京 100081)

李 继 云

(中国农业科学院生态环境研究中心)

李 振 声

(中国科学院遗传研究所)

**摘 要** 用液培方法并结合田间试验研究了低磷胁迫下小麦的磷素利用效率、光合效率、水分利用效率以及抗衰老能力的基因型差异。结果表明,与低效基因型相比,磷高效基因型的叶绿素含量和  $\text{CO}_2$  固定速率分别高 32.0% 和 26.0%, 叶片膜脂抗过氧化能力高 75.0%, 蒸腾速率低 130.0%, 根际土壤含水量高 56.6%。在低磷条件下,所有基因型的磷素利用效率都显著提高,但磷高效基因型提高 563.0%,而磷低效基因型仅提高 66.0%。说明小麦的光能利用效率、植株的保水能力、生物膜的抗氧化能力都与基因型的磷素利用效率密切相关。

**关键词** 磷素利用效率, 根际土壤含水量, 光合速率

作者于 1996 年<sup>[1]</sup>撰文讨论了低磷胁迫下,不同小麦材料地下部表现的基因型差异。磷高效基因型与磷低效基因型的主要差别在于根部对难溶态磷活化能力的差异上。然而根系对难溶态磷的活化是以消耗代谢能为代价的。而代谢能最终都是通过光合作用得到的。同一基因型在不同磷营养条件下产量差异极为显著;在同一低磷条件下,不同基因型因光合能力不同,其产量同样差异迥然<sup>[2]</sup>。

磷的有效性与水关系极为密切,在某种程度上,土壤磷素缺乏是由于水分亏缺所引起的。土壤中最主要的无机磷化物,羟基磷灰石 (Hydroxyapatite,  $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ ) 的溶度积仅为  $1.51 \times 10^{-112[3,4]}$ , 当  $\text{pH}=6.5$ ,  $\text{Ca}=1.0\text{mmol/L}$  时,其饱和溶液的磷浓度仍可达  $10^{-5}\text{mol/L}$ <sup>[3]</sup>, 这仍比植物在土壤溶液中吸收磷素的离子补偿点  $C_{\text{min}}$  高出一个数量级,而比水培条件下的  $C_{\text{min}}$  则高出 3 个数量级<sup>[1,4]</sup>, 说明在以溶解性最差的磷酸钙盐作为唯一磷源时,植物仍可吸收获得磷素,但因土壤干燥,土壤溶液中溶解磷的绝对量很低,远不能满足作物生长之需,从而出现缺磷症状。作者等曾将难溶性磷转化为可溶态磷的途径归为六种<sup>[4]</sup>, 加大水体体积就是途径之一。然而因我国水资源严重短缺,这一途径难以实现。但

\* 中国博士后科学基金资助项目 (94中博基3号)。

收稿日期: 1996-12-27; 收到修改稿日期: 1997-10-17

如果作物品种自身的水分利用效率高,则其磷素短缺问题可在一定程度上得到缓解。另外,磷是膜脂的主要成分,缺磷时,在膜脂上一定会有所表现,然而这方面的报道尚少。本文旨在就这些方面进行探讨。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

以典型的磷高效基因型冀 87-4617、洛夫林 10 号、81(85)-5-3-3-3 和百泉 3039 等以及磷低效基因型 80-55、劲松 5 号、中国春和 4271 等为材料。

### 1.2 试验设计

室内分析:将不同基因型小麦种子催芽成苗,用  $5 \times 5 \text{cm}^2$  泡沫塑料固定后,置于盛满 Ponnamperruma 培养液<sup>[5]</sup>的塑料盒中于培养室内培养,溶液体积为 4L,每三天加入 3%  $\text{H}_2\text{O}_2$  1ml,以代替通气,每 10 天更换一次营养液。适时取样分析。田间试验:将不同基因型小麦种子于 1994 年 9 月 27 日随机播于中国科学院遗传研究所试验农场内,小区面积  $1 \times 10 \text{m}^2$ ,于齐穗期随机剪取旗叶进行分析。所有处理和测定都重复 3 次。

### 1.3 测定方法

**叶绿素含量测定:**分别于一叶期和三叶期进行取样,期间用无磷水溶液培养;田间取样于齐穗后以旗叶为材料。提取按沈伟其的方法<sup>[6]</sup>进行,即用丙酮:酒精:水为 4.5:4.5:1.0 的混合液在暗处浸提 24 小时后定容比色和计算含量。**光合速率测定:**用 pH 比色法进行<sup>[7]</sup>。**蒸腾速率测定:**用称重法<sup>[7]</sup>进行。即将 6 株培养好的幼苗置于盛有 100ml 的烧杯中,PAR(光合有效辐射)为  $87.34 \mu \text{mol} / \text{m}^2 \cdot \text{s}$  光子,  $25 \pm 2^\circ \text{C}$  光暗各为 12 小时的培养室中测定 24 小时的失水量,空白不放植株,但液面上浮有固定植株同样大小的泡沫塑料块,用于求算自然蒸发失水量,所有放有植物的烧杯失水量减去自然蒸发失水量即为蒸腾失水量。**气孔开度测定:**用渗入法进行<sup>[7]</sup>,以无水酒精为渗入液体,取 20  $\mu\text{l}$  分别滴于叶背和叶面中间,数记透明斑点数。**叶片腊质含量测定:**按 Kumar 和 Sridhar 的方法进行<sup>[8]</sup>。取离体叶片 1g,用 10ml 氯仿浸泡 30 秒后,除去叶片,在室温下蒸发干燥至恒重,叶片立即烘干至恒重。用 1 / 10000 电子天平(Mettler 仪器公司产)测定腊质量。**根际土壤含水量测定:**将大田齐穗小麦挖掘出土后,除去土块,取不同基因型的根际土壤 10g,同时取无植株的表土作为对照,立即烘干至恒重,计算以烘干土重为基准的土壤含水量<sup>[9]</sup>。**叶片丙二醛含量测定:**用 TBA 法进行<sup>[10]</sup>。所有测定都重复 3~4 次。

## 2 结果与分析

### 2.1 小麦碳同化能力的基因型差异

叶绿素是作物捕获光能、同化  $\text{CO}_2$  的基本色素,本研究表明,不同基因型在幼苗发育之初,单位鲜重叶片的叶绿素含量本没有差别,但在低磷条件下培养至三叶期后,磷高效基因型冀 87-4617 叶色仍然浓绿,而磷低效基因型 80-55,则叶色明显变淡,这时的叶绿素含量水平前者较后者高 46%(图 1)。在田间条件下,旗叶叶绿素含量的基因型差异的表现出同样的趋势,磷高效基因型的叶绿素含量均在  $3.0 \text{g} / \text{kg}$  以上,而磷低效基因型都明显低于这一水平,冀 87-4617 仍较 80-55 高 32.4%(图 2)。而另一磷高效基因型烟中 144 的叶

叶绿素含量则高达 3.7 g / kg, 较 80-55 高 61.5%。

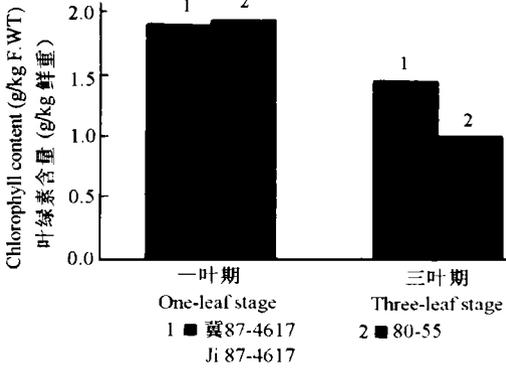


图 1 小麦幼苗叶绿素含量的基因型差异

Fig.1 Genotypic differences in the chlorophyll content of wheat seedlings

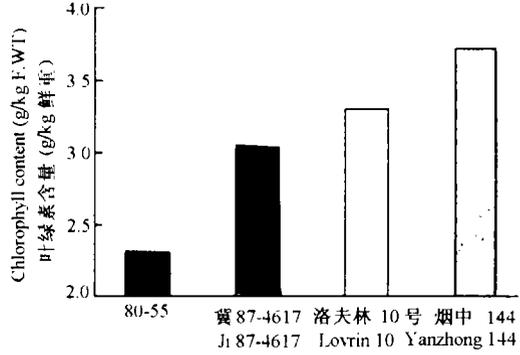


图 2 小麦旗叶叶绿素含量的基因型差异

Fig.2 Genotypic differences in the chlorophyll content of wheat flag leaves

叶绿素含量的这种差异,在光合碳同化上也同样有非常明显的表现,苗期离体测定表明冀 87-4617 的 CO<sub>2</sub>同化速率较 80-55 高 26.8%(图 3),这便是磷高效基因型在低磷胁迫下,主动向根际环境大量分泌有机碳化合物活化磷素的物质和能量基础。

### 2.2 小麦保水能力的基因型差异

除了吐水之外,小麦失水的途径有二:气孔蒸腾和角质层蒸腾,尤其在晴朗天气中,基本上是通过气孔而丧失水分的,但阴暗天气则角质层蒸腾也占有相当比例<sup>[2]</sup>,因此气孔开度和叶片腊质层厚度都与叶片的水分散失密切相关。虽然用固定法<sup>[7]</sup>观察证明 80-55 和冀 87-4617 的气孔密度每个视野都是 12 个,但其旗叶气孔的开度都差异极为显著,下表皮的开孔数分别为 50 和 3.5 个 / cm<sup>2</sup>,上表皮分别为 50 和 20 个 / cm<sup>2</sup>(图 4)。旗叶腊质的百分含量也表现出同样的趋势,磷高效基因型都在 17.0g / kg 以上,其中百泉 3039 高达

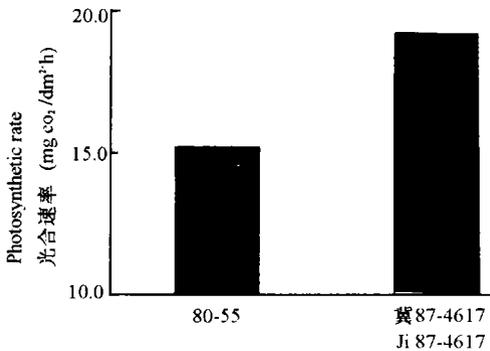


图 3 小麦苗期光合速率的基因型差异

Fig.3 Genotypic differences in the photosynthetic rate of wheat at seeding stage

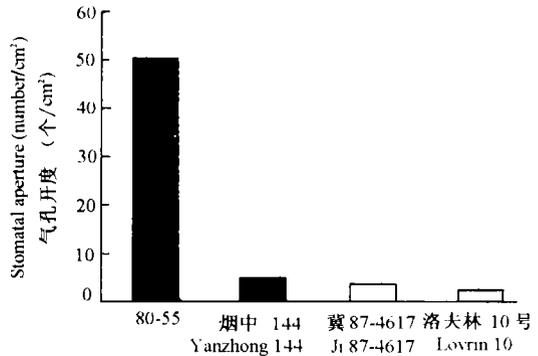


图 4 小麦旗叶气孔开度的基因型差异

Fig.4 Genotypic differences in the stomatal aperture of wheat flag leaves

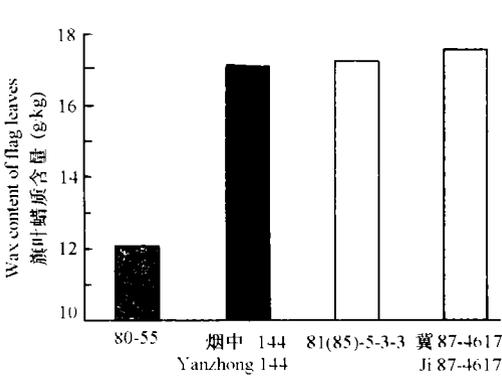


图 5 小麦旗叶蜡质含量的基因型差异

Fig.5 Genotypic differences in the wax content of flag leaves of wheat

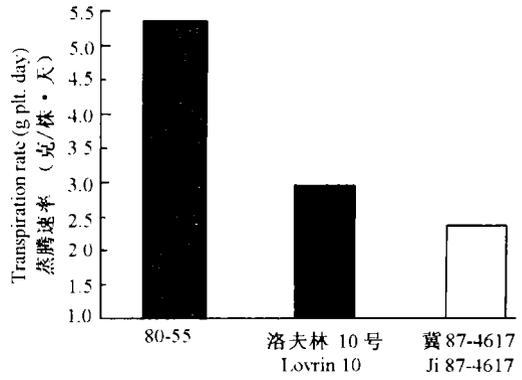


图 6 小麦幼苗蒸腾速率的基因型差异

Fig.6 Genotypic differences in the transpiration rate of wheat seedlings

26.5g / kg, 而磷低效基因型的蜡质含量则在 14.0g / kg 以下, 冀 87-4617 比 80-55 高 45.50%(图 5)。

苗期蒸腾失水速率的基因型差异同样极为显著, 6 叶期每天每株蒸腾失水率 80-55 为 5.40g, 而冀 87-4617 则仅为 2.34g。前者较后者快 1.31 倍(图 6)。正因为 80-55 保水能力很弱, 因而在田间条件下极易引起所在土壤的水分大量丧失, 导致局部干旱, 根际土壤的含水量正好说明了这一点, 在田间土壤含水量为 137.1g / kg 的情况下, 80-55 的根际土壤含水量仅为 74.7g / kg, 而 87-4617 则为 91.0g / kg, 比前者高 21.82%, 其它磷高效基因型的土壤含水量也都在 90.0g / kg 以上, 其中烟中 144 则高达 117.0g / kg(图 7)。磷低效基因型 80-55 气孔开度大, 叶片蜡质含量低, 保水能力弱是其对土壤磷素利用效率低的重要原因。

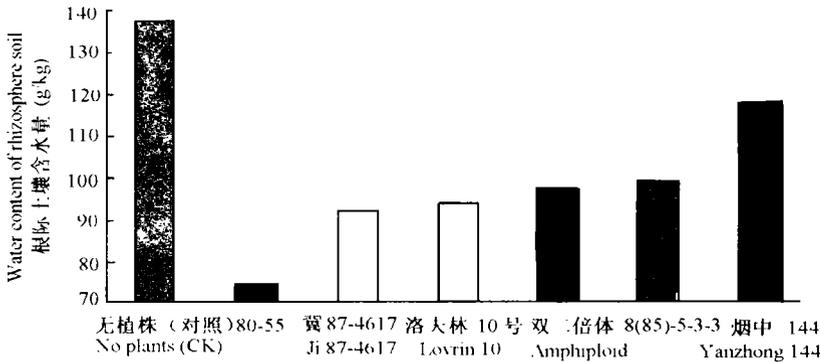


图 7 小麦根际土壤含水量的基因型差异

Fig.7 Genotypic differences in the water content of rhizospheric soils of wheat at filling stage

### 2.3 小麦对强酸溶磷性磷源的利用

骨粉是既不溶于水、又不溶于弱酸, 而只溶于强酸的磷酸盐, 在土施时, 有效性极低。骨块则因未粉碎, 未蒸制, 未加工, 其磷素的有效性比骨粉还要低得多, 但在水培条件下,

以骨块作为唯一磷源时,小麦能顺利地完成其生活史,正常结实,即使是磷低效基因型劲松 5 号,也获得了 9.53g/盆的籽粒产量。实际上在水培试验中,以骨盐为磷源时,小麦生长比以  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  为磷源(籽粒产量为 7.65g/盆)更好。这是因为水培条件下,水分十分充足,骨粉或骨块中含有由碳、氢、氧、氮等组成的骨素约占干重的 1/5,这为微生物的活动提供了很好的能源和碳素,因此比  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  中的磷更为有效。在土壤条件下,由于水分的限制,微生物活动得不到充分发挥,并且磷素迁移极慢,所以其肥效非常低。

#### 2.4 低磷胁迫下叶片衰老的基因型差异

植物器官衰老或在逆境条件下遭受伤害时,往往发生膜脂的过氧化作用,大量产生丙二醛(malondialdehyde, MDA), 1 mol MDA 可与 2 mol 硫代巴比妥酸(2-thiobarbituric acid, TBA) 反应形成粉红色的 3,5,5-三甲基恶唑 2,4-二酮(Trimethine)。534nm 是该化合物的特征吸收波长,故可据此了解细胞膜中不饱和脂肪酸的过氧化程度。

两种典型的磷高效和磷低效基因型洛夫林 10 号和中国春,在磷源充足(对照)时,MDA 含量都较低,并且没有什么差别,但将磷水平降低到对照的 1/10 强度

(low P)时,两种基因型的 MDA 含量都升高,但磷高效基因型洛夫林 10 号仅升高 37.5%,而磷低效基因型则升高 1.38 倍(图 8)。说明在低磷逆境下,小麦植株的衰老进程都在加速,但磷高效基因型洛夫林 10 号的保护能力或修复能力较强,所以生物膜受损程度较低,而磷低效基因型中国春则这种能力相对较低,因而受损非常严重,实际上在完全不加磷的母子盆栽试验中,中国春培养不到两个月就全部夭折,而洛夫林 10 号则直到对照植株成熟时,仍具有活力,所以对生物膜的自我保护或修复能力的强弱也是不同典型基因型的重要差别。

#### 2.5 磷素利用效率的基因型差异

磷素利用效率是指单位磷素合成干物质的量,亦即植株含磷量的倒数<sup>[11]</sup>。表 1 的结果表明,在高磷(对照)条件下,4271 的效率最高,为 223.2kg/kg,而以烟中 144 最低,为 149.9kg/kg,前者为后者的 1.49 倍。在低磷(low P)条件下,所有供试基因型的磷素利用效率都显著提高,其中利用效率最高,比对照提高幅度最高的都是 81(85)-5-3-3-3,分别为 1136.4kg/kg 和 5.63 倍,利用效率最低,提高幅度最低的是劲松 5 号,分别为 331.1kg/kg 和 0.66 倍。低磷下,81(85)-5-3-3-3 的利用效率为劲松 5 号的 3.34 倍。其它在田间低磷条件下表现优良的基因型冀 87-4617 和百泉 3039 等的利用效率也都在 1000kg/kg 以上,而表现较差的 4271 和 80-55 等也都只有 500kg/kg 左右。

在低磷下,各基因型的利用效率都普遍提高,说明在低磷逆境中各种不同基因型在利

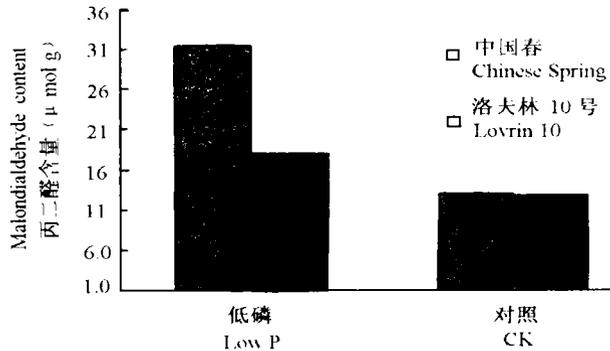


图 8 小麦幼苗叶片丙二醛含量的基因型差异

Fig.8 Genotypic differences in the malondialdehyde content of leaves of wheat seedlings

表1 小麦植株磷素利用效率的基因型差异

Table 1 Genotypic differences in the efficiency of phosphorus utilization by wheat

基因型 Genotype	含磷量(g/kg) P content		磷素利用效率(kg DM/kg P) P utilization efficiency		
	对照	低磷	对照	低磷	低磷/对照
	CK	low P	CK	low P	low P/CK
<b>磷高效基因型</b>					
烟中144	6.67	1.99	149.9	502.5	3.35
冀87-4617	5.00	0.97	200.0	1030.9	5.15
81(85)-5-3-3-3	5.83	0.88	171.5	1136.4	6.63
百泉3039	4.85	0.90	206.2	1111.1	5.39
<b>磷低效基因型</b>					
劲松5号	5.00	3.02	200.0	331.1	1.66
80-55	5.89	1.69	169.8	591.7	3.48
4271	4.48	2.23	223.2	448.4	2.01

用效率上都有一定的适应能力,磷高效与磷低效基因型的差异之一在于其适应能力的强弱显著不同。磷高效基因型的效率适应力较强,而磷低效基因型则较弱。4271和劲松5号在高磷下都表现为效率高,在低磷下则效率低,说明这两种基因型是典型的高肥高效型小麦,在大水大肥条件下有可能获得高产,在低磷逆境下则表现很差。烟中144在田间表现好,但其利用效率却较80-55低,说明其效率适应能力并不强,它主要是依靠活化能力强、水分利用效率高而取胜的,80-55的效率适应能力并不太低,但在田间低磷下以及磷源控制释放系统中都表现差,主要是由于其活化能力低、水分利用效率低所致。因此,在低磷逆境表现优良的基因型是各种适应能力的综合表现优良的结果。

利用效率高的实质是细胞进行各种生命活动的生化需磷量低,植株体内磷的周转快,再循环、再利用效率高,从而对耐低磷育种有着特别重要的意义。

### 3 结论

#### 3.1 耐低磷与耐干旱关系十分密切

干旱是我国北方土壤磷素不足的主要原因。在田间条件下,叶表角质层或腊质层厚(图5),蒸腾速率较低(图6),气孔开度较小(图4),水分利用效率较高的基因型如冀87-4617、洛夫林10号等,其耐低磷能力都较强。小麦的耐低磷和耐干旱是互为条件的,耐低磷者必须耐干旱,反之亦然。因此作物耐低磷育种与作物耐干旱育种应结合进行,耐低磷育种应从耐干旱材料中选取亲本,同样耐干旱育种应从耐低磷材料中选配亲本,这样有可能加速这类育种工作的进程。

#### 3.2 高光合效率是耐低磷的物质与能量基础

无论是分泌根酸,还是分泌有机碳化合物,或是从低营养环境中吸收养分如磷等,其物质和能量的基础都是光合作用。不同基因型活化无机磷能力的差异在光合效率上必定会有同样显著的表现,这种表现主要在两个方面:一是捕光色素的差异;二是光合速率的差

异。磷高效基因型的叶绿素含量和光合速率都较高,而磷低效基因型则都较低(图 1 至图 3)。耐低磷与光合效率呈正相关,提高光合效率是进一步提高耐低磷基因型籽粒产量的前提条件。

致谢: 本文制图得到苍荣等同志的大力支持,谨表谢意。

### 参 考 文 献

1. 刘国栋,李继云,李振声. 低磷胁迫下小麦根系反应的基因型差异. 植物营养与肥科学报,1996, (3): 8—17
2. 李继云,李振声,王培田等. 有效利用土壤营养元素的作物育种新技术研究. 中国科学(B辑),1995,25(1): 41—47
3. 高煜珠主编. 植物生理学. 北京: 农业出版社,1988. 90—114
4. 刘国栋,李继云,李振声. 植物活化土壤磷素的机理. 见: 中国科协第二届青年学术年会执行委员会编. 生命科学研究进展. 北京: 中国科学技术出版社,1995. 472—480
5. Ponnamperna F N. Screening rice for tolerance to mineral stresses. In: Madison J. Wright edited. Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Solis. Cornell University, Ithaca, New York, USA. 1976, 341—354
6. 沈伟其. 测定水稻叶片叶绿素含量的混合液提取法. 植物生理学通讯,1988, 24(3): 62—64
7. 山东农学院和西北农学院编. 植物生理学实验指导. 济南: 山东科学技术出版社,1980. 69—87; 133—140; 143—157
8. Kumar S, Sridhar R. Significance of epicuticular wax in the specificity of blast fungus to rice varieties. Int. J. Tropical Plant Diseases. 1987, 5: 131—139
9. 中国土壤学会农业化学专业委员会编. 土壤农业化学常规分析方法. 北京: 科学出版社,1983. 55—57
10. 王根轩,杨成德. 蚕豆叶片发育与衰老过程中超氧化物歧化酶活性与丙二醛含量变化. 植物生理学报,1988, 15(1): 13—17
11. Fageria N K. Maximizing crop yields. Marcel Dekker, inc. 1992, 125—163

## GENOTYPIC DIFFERENCES IN SOME CHARACTERS OF WHEAT SHOOT SYSTEM UNDER LOW-P STRESS

Liu Guo-dong

*(Upland Research Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)*

Li Ji-yun

*(Center for Eco-Environmental Sciences, Academia Sinica)*

Li Zheng-sheng

*(Institute of Genetics, Academia Sinica)*

### Summary

The genotypic differences in P utilization efficiency, photosynthetic rate, water utilization efficiency and resistance to aging were studied in hydroponics and a field trial. The results showed that chlorophyll content and CO<sub>2</sub> fixation rate of the P-efficient genotypes were 32.0% and 26.0% higher than those of the P-inefficient ones. However, the latter's transpiration rate was 130.0% higher than that of the former's. Subsequently, the water content in rhizospheric soils of the P-efficient ones was 56.5% higher than that of the P-inefficient ones. Malondialdehyde (MDA) content in the leaves of the former was 75.0% lower than that of the latter. This indicated that the P-efficient ones were more resistant to aging than the P-inefficient ones under low P stress. All the genotypes' P utilization efficiencies were raised significantly under the stress condition. The values were increased from 171.5 (full P strength) to 1136.4 for the P-efficient genotypes and from 200.0 to 331.1 kg DM / kg P for the genotypes from the other type. These suggested that light and water utilization efficiencies and resistance to aging related closely to the efficiency of phosphorus utilization by wheat genotypes.

**Key words** phosphorus utilization efficiency, photosynthetic rate, water content in rhizospheric soils