

低磷胁迫下云南松幼苗的生物量及其分配

戴开结^{1,2}, 何方¹, 沈有信^{2,3},
邓云⁴, 周文君², 崔景云²

(1. 中南林学院, 湖南长沙 410004; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南西双版纳 666303;
3. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 4. 云南大学生命科学学院, 云南昆明 650091)

摘要: 对云南松幼苗进行低磷胁迫的实验表明: 不同磷处理水平下云南松幼苗的总生物量、茎叶生物量和株高在处理间的差异极为显著; 随着培养液磷浓度的降低, 云南松幼苗茎叶生物量和总生物量下降, 株高降低, 侧芽数减少; 总生物量与茎叶生物量之间存在极显著的相关关系和线性回归关系, 总生物量随培养液磷浓度的降低而下降主要是由茎叶生物量随培养液磷浓度的降低而下降引起的。低磷胁迫下云南松幼苗的根系生物量并没有随培养液磷浓度的降低而明显减少, 根系生物量保持在比较高的水平, 低磷胁迫下的云南松幼苗主要以降低茎叶生物量为代价来提高根冠比并保持根系生物量在比较高的水平来维持整个生命。实验还表明, 在培养液磷浓度 0.031 25~0.007 81 mmol·L⁻¹ 之间或附近, 存在着一个云南松幼苗对低磷忍耐的临界值。

关键词: 云南松; 低磷胁迫; 生物量; 分配

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2006)02-0183-04

* Biomass and its allocation of *Pinus yunnanensis* seedlings under phosphorus deficiency

DAI Kai-jie^{1,2}, HE Fang¹, SHEN You-xin^{2,3}, DENG Yun⁴,
ZHOU Wen-jun², CUI Jing-yun²

(1. Central South Forestry University, Changsha 410004, China; 2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna 666303, China; 3. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 4. School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract: The results in this paper showed that there were significant differences in total biomass, root biomass and plant height between treatments of *Pinus yunnanensis* seedlings under different phosphorus supplies. As phosphorus supplies decreased, total biomass, root biomass, plant height as well as the number of bud of *P. yunnanensis* seedlings decreased. A significant positive correlation and a linear regression were borne between total biomass and shoot biomass. The total biomass decreased in accordance with the phosphorus supplies mainly coming from shoot biomass. The study showed that no obvious decrease happened on root biomass as phosphorus supplies decreased, and so the root biomass maintained at a relatively higher level, and *P. yunnanensis* seedlings under phosphorus deficiency ensured their livelihood by increasing root/shoot ratio and maintaining root biomass at a relatively higher level at a cost of decreasing shoot biomass. It also made clear that there may be a critical content of phosphorus around or from 0.031 25 to 0.007 81 mmol·L⁻¹ for *P. yunnanensis* seedlings to tolerate phosphorus deficiency.

Key words: *Pinus yunnanensis*; phosphorus deficiency; biomass; dry matter allocation

* 收稿日期: 2005-04-25 修回日期: 2005-10-08

基金项目: 云南省自然科学基金(2002c0069m)资助[Supported by Natural Science Foundation of Yunnan Province(2002c0069m)].
作者简介: 戴开结(1966-), 男, 云南金平人, 博士生, 副研究员, 从事林木育种和土壤生态学方面的研究, E-mail: <dkj@xtbg.ac.cn>。

磷是控制生命过程的重要元素,植物在生长过程中需要大量的磷。低磷常导致一些植物发生适应性变化,例如,低磷条件下,菜豆的整个根系变浅,以利于根系对土壤表层磷的吸收(廖红等,2000),而根毛长度和根毛数量的增加则是某些植物对缺磷胁迫的适应性反应之一(Fohse等,1998),缺磷还导致植物光合产物分配的变化,使根冠比增加(李锋等,2004)。近年来,有关植物适应低磷环境和有效利用土壤磷素资源的研究如火如荼(Bertrand,1999;李海波等,2001;Frank,2001;Gyaneshwar等,2002;Chen等,2002),人类试图通过这些研究,探讨植物对磷营养胁迫的抗性机理,进而发掘植物本身的潜力,寻找出能高效利用土壤磷的方法。

云南松(*Pinus yunnanensis*)以云南高原为起源和分布中心,分布约占云南森林面积的70%(吴征镒等,1987),其对低磷土壤环境表现出了很强的适应能力,广泛分布并正常生长于贫瘠的低磷红壤上(吴征镒等,1987;王文富,1996),是荒山造林的先锋树种和重要的用材树种,在我国西南地区被广泛用

于人工造林。但除了关于云南松根际与非根际土磷酸酶活性与磷的有效性有过报道外(沈有信等,2005),至今关于云南松对低磷环境适应机制方面的其它研究还少见报道,本文通过不同磷浓度下云南松幼苗的培养实验,以云南松幼苗在低磷胁迫下的生物量及其分配,探询云南松对低磷环境的适应性变化,以期对云南松的低磷适应对策有所揭示。

1 材料与方 法

在云南省通海秀山森林公园内,采集健壮的云南松成熟种子。将种子在洗净的砂中萌发成苗,之后将两周龄的幼苗移入分别装有不同磷处理水平培养液的培养皿中进行培养,共设置9个磷处理水平,其中T₉为无磷也无其它营养元素(表1)。每个处理5次重复,每个重复(每皿)植4株小苗,6个月后进行观测、分析。株高用直尺量取,鲜重用天平称取,干重则称取鲜重后杀青(105℃,30min)、烘干(65℃,8h)后用天平称取。

表1 云南松幼苗低磷胁迫实验的磷含量
Table 1 P content of culture medium

处理 Treatment	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₆	T ₇	T ₈ (无磷 NσP)	T ₉ (空白 CK)
P 含量 Content (mmol·L ⁻¹)	2.00000	0.50000	0.12500	0.03125	0.00781	0.00195	0.00049	0.00000	0.00000

除磷浓度差异外,保持其它处理条件相同。所使用的培养液母液配方:大量元素(g·L⁻¹):KNO₃:0.51;Ca(NO₃)₂·4H₂O:1.18;MgSO₄·7H₂O:0.49;KCl:0.075。微量元素(mg·L⁻¹):H₂BO₃:2.86;CuSO₄·5H₂O:0.08;ZnSO₄·7H₂O:0.22;MnCl₂·4H₂O:1.81;H₂MoO₄:0.05;Fe-EDTA:20。磷使用NaH₂PO₃,培养液每5d更换一次。

部9个处理和7个有磷处理方差相等性检验的相伴概率分别达到0.193和0.325,都远远大于0.05。

表2 不同磷处理水平下云南松幼苗的生物量及根冠比
Table 2 Biomass and root/shoot ratio of *Pinus yunnanensis* seedlings under different phosphorus supplies

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	侧芽数 Number of bud (个)	总生物量变化 Change of total biomass (%)	根冠比 Root/shoot ratio
T ₁	14.89	2.23	100.00	0.196
T ₂	16.29	1.81	89.93	0.168
T ₃	14.47	1.60	86.00	0.173
T ₄	14.06	1.40	85.45	0.202
T ₅	13.80	0.58	71.38	0.255
T ₆	11.94	0.13	56.76	0.256
T ₇	11.63	0.25	56.62	0.282
T ₈	6.63	0.13	26.07	0.665
T ₉	5.18	0.00	12.97	1.000

2 结果与分析

2.1 总生物量的变化

云南松幼苗的总生物量随培养液磷浓度的降低而下降,以T₁为基础,有磷处理(T₁~T₇)的总生物量从100%下降到了56.62%,下降了将近一半,无磷(T₈)和空白(T₉)处理则更是分别下降到了26.07%和12.97%(表2)。方差分析结果表明,全部9个处理间总生物量的差异极为显著(F=13.262^{**},P<0.001),7个有磷处理间总生物量的差异也极为显著(F=5.254^{**},P=0.001),而且全

2.2 根系生物量和茎叶生物量的变化

然而,共同组成总生物量的两个成分即根系生物量和茎叶生物量随培养液磷浓度的降低而变化的情况并不相同。在有磷供应的全部7个处理中,磷

浓度从 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 降到 $0.0005 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 以下, 降低了 4 000 多倍, 但根系生物量始终保持在 $0.168 \sim 0.238 \text{ g/株}$ 之间, 最低的根系生物量也在最高的根系生物量的 70% 以上, 根系生物量在处理间没有清晰的增减趋势(图 1)。也就是说, 在本实验范围内, 云南松幼苗根系生物量并没有随培养液磷浓度的降低而呈现出有规律的增减, 有磷供应的 7 个不同处理间根系生物量的差异不明显($F = 1.057, P = 0.412$), 根系生物量基本保持在比较高的水平。只有在无磷(T_8)和空白(T_9)两个处理里, 根系生物量

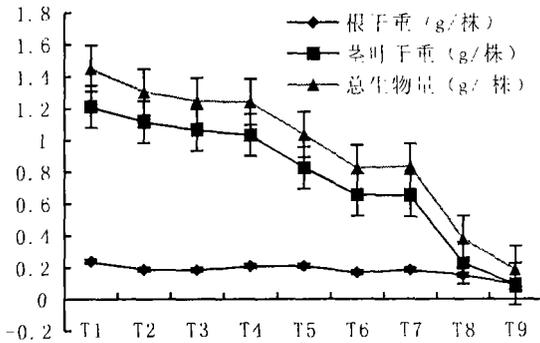


图 1 不同磷处理水平下云南松幼苗生物量分配
Fig. 1 Biomass of *Pinus yunnanensis* seedlings under different P supplies

才出现明显减小($F = 3.083, P = 0.011$)。但茎叶生物量却随培养液磷浓度的降低而有规律地降低, 呈现出与总生物量相一致的变化趋势。在全部 7 个有磷处理($T_1 \sim T_7$)里, 茎叶总生物量从 100% 下降到了 53.47%, 也是下降了将近一半, 无磷(T_8)和空白(T_9)处理则更是分别下降到了 18.73% 和 7.76% (图 1)。方差分析结果证明, 9 个处理间茎叶生物量的差异极为显著($F = 13.637^*, P < 0.001$), 7 个有磷处理间茎叶生物量的差异也极为显著($F = 5.656^*, P = 0.001$)。进一步的分析表明, 不同磷处理水平下, 云南松幼苗总生物量与茎叶生物量之间存在极显著的相关性(Kendall's tau-b 相关系数 $r = 0.926, P < 0.001$; Spearman's rho 相关系数 $r = 0.988, P < 0.001$)和线性回归关系($t = 60.713, P < 0.001, y = 0.106 + 1.089x$), 说明云南松幼苗的总生物量随培养液磷浓度的降低而下降主要是由茎叶生物量随培养液磷浓度的降低而下降引起的。

2.3 总生物量在根系和茎叶上的分配

如上所述, 在云南松幼苗的总生物量随培养液磷浓度的降低而下降这一变化中, 共同组成总生物量的

两个成分即根系生物量和茎叶生物量两者的变化情况并不相同, 因为在不同的磷处理水平下, 总生物量在根系和茎叶上的分配不同。根系生物量占总生物量的比例处于 14.42% ~ 50.00% 之间, 从 T_2 开始, 随着培养液磷浓度的降低, 根系生物量占总生物量的比例一直增加, 从最低的 14.42% 增加到了最高的 50.00%; 相反, 茎叶生物量占总生物量的比例处于 50.00% ~ 85.58% 之间, 从 T_2 开始, 随着培养液磷浓度的降低, 茎叶生物量占总生物量的比例一直减小, 从最高的 85.58% 降到了最低的 50.00%。总生物量在根系和茎叶上分配的不同, 使得云南松幼苗的根冠比随之发生变化, 从 T_2 开始, 随着培养液磷浓度的降低, 根冠比从 0.168 增加到 1.000, 处理间的差异极为显著($F = 10.529^*, P < 0.001$) (图 1)。

不同磷处理水平下云南松幼苗根系生物量和茎叶生物量及其在总生物量中所占比例的变化说明, 低磷胁迫下, 云南松幼苗主要以降低茎叶生物量为代价来提高根冠比并保持根系生物量在比较高的水平来维持整个生命。

2.4 株高和侧芽数

表 2 表明, 从 T_2 开始, 不同磷处理水平下云南松幼苗的株高随培养液磷浓度的降低而降低, 全部 9 个处理间的差异($F = 20.580^*, P < 0.001$)和 7 个有磷处理间的差异($F = 4.925^*, P < 0.001$)都极为显著, 这样的变化趋势与茎叶生物量和总生物量的变化趋势相吻合。同时, 随着培养液磷浓度的降低, 幼苗发生的侧芽数也表现出不断减少的趋势。

3 讨论

磷不仅是植物体内许多重要化合物的组成成分, 而且还以多种途径参与植物体内的各种代谢过程, 低磷胁迫常导致植物生物量的降低。例如, 磷浓度从常磷($10 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)降低到低磷($0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)时, 25 d 后, 耐低磷水稻品种大粒稻和莲塘早 3 号地上部生物量分别下降 3.33% 和 6.34%, 低磷敏感水稻品种沪占七和新三百粒分别下降 30.76% 和 22.39% (李锋等, 2004); 磷胁迫条件下(P 供应浓度为 0.125 和 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$), 水曲柳幼苗生物量较小, 分别比 P 供给充足($1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)时的总生物量低 57% 和 45% (吴楚等, 2004)。同理, 土壤磷素水平的提高使马尾松干物质积累量显著增加(39.5% ~ 193.9%), 不同种源马尾松的苗高均随磷营养的

改善而较大幅度地增长(谢钰容等, 2004)。在本实验中, 云南松幼苗的茎叶生物量和总生物量均随培养液磷浓度的降低而明显减少, 幼苗株高随培养液磷浓度的降低而降低。

植物会主动根据土壤养分胁迫程度调节生物量(或C)在地上和地下部分的分配格局, 达到内部C营养的平衡(Hilber等, 1991), 并以此提高根冠比来适应低磷环境, 但这种调节因植物而不同。研究表明, 当磷供应不足时(P供应浓度为 $0.125\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $0.5\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$), 水曲柳的生物量分配明显地倾向地下部分, 使地上部分生物量的积累不明显(吴楚等, 2004); 在高度缺磷土壤上生长到6叶龄的玉米, 根生物量下降(米国华等, 2004); 低磷胁迫对水稻地上部和地下部的生长均有较大的影响(李锋等, 2004); 马尾松根、茎、叶和总的干物质积累量随磷水平的降低而降低(谢钰容等, 2004)。而在本实验中, 虽然云南松幼苗的茎叶生物量随培养液磷浓度的降低而显著降低, 但根系生物量并没有随培养液磷浓度的降低而呈现出有规律的增减, 有磷供应的7个不同处理间根系生物量的差异并不明显, 根系生物量基本保持在比较高的水平。也就是说, 低磷胁迫下, 云南松幼苗根冠比的提高主要是以降低茎叶生物量来完成的。

在本实验中, 不同磷处理水平下云南松幼苗的总生物量、茎叶生物量、株高、侧芽数在9个处理间的差异极显著, 在7个有磷处理间的差异也极显著。但进一步通过方差分析进行多重比较, 对总生物量、茎叶生物量、株高、侧芽数4个因素进行综合分析发现, 4个因素在全部处理间的差异情况总体上可分为3组(表2、图1): 从 T_1 至 T_4 或 T_5 为第一组, T_4 或 T_5 至 T_1 为第二组, T_8 和 T_9 为第三组。显然, T_4 或 T_5 成为一个明显的磷浓度分界, 而由于没有磷供给, T_8 和 T_9 与其它7个有磷处理间明显分开。这就是说, 在培养液磷浓度 $0.03125(T_4) \sim 0.00781(T_5)\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 之间或附近, 可能存在着一个云南松幼苗对低磷忍耐的临界值。以这个临界值为界, 云南松幼苗对低磷胁迫的忍耐力明显不同, 或者说, 为忍耐低磷胁迫而维持生命需要付出的代价明显不同。

参考文献:

王文富. 1996. 云南土壤[M]. 昆明: 云南科学出版社, 228-260, 420-429.
吴廷镒, 朱彦承, 姜汉侨. 1987. 云南植被[M]. 北京: 科学出版社.

Bertrand I. 1999. Dynamics of phosphorus in the rhizosphere of maize and rape grown on synthetic, phosphated calcite and goethite[J]. *Plant and Soil*, **211**(1): 111-119.
Chen YL, Guo YQ, Han SJ, et al. 2002. Effect of root derived organic acids on the activation of nutrients in the rhizosphere soil[J]. *J Fore Res*, **13**(2): 115-118.
Fohse D, Claassen N, Jungk A. 1998. Phosphorus efficiency of plants. I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species[J]. *Plant Soil*, **110**: 101-109.
Frank W. Smith. 2001. Sulphur and phosphorus transport systems in plants[J]. *Plant and Soil*, **232**(1): 109-118.
Hilbert DW, Lariquaderie A, Reynolds JF. 1991. The influence of carbon dioxide and daily photon flux density on optimal nitrogen concentrations and root shoot ratio[J]. *Ann Bot*, **68**: 365-376.
Li F(李锋), Pan XH(潘晓华), Liu SY(刘水英), et al. 2004. Effect of phosphorus deficiency stress on root morphology and nutrient absorption(低磷胁迫对不同水稻品种根系形态和养分吸收的影响)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), **30**(5): 438-442.
Li HB(李海波), Xia M(夏铭), Wu P(吴平). 2001. Effect of phosphorus deficiency stress on rice lateral root growth and nutrient absorption(低磷胁迫对水稻苗期侧根生长及养分吸收的影响)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **43**(11): 1154-1160.
Liao H(廖红), Yan XL(严小龙). 2000. Adaptive changes and genotypic variation for root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency(菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **42**(2): 158-163.
Mi GH(米国华), Xing JP(邢建平), Chen FJ(陈范骏), et al. 2004. Maize root growth in relation to tolerance to low phosphorus(玉米苗期生长与耐低磷的关系)[J]. *Plant Nutri Fert Sci*(植物营养与肥料学报), **10**(5): 468-472.
Gyaneshwar P, Naresh Kumar G, Parekh LJ, et al. 2002. Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants[J]. *Plant and Soil*, **245**(1): 83-93.
Shen YX(沈有信), Zhou WJ(周文君), Liu WY(刘文耀), et al. 2005. Soil phosphatase and P availability in rhizosphere and non-rhizosphere of *Pinus yunnanensis*(云南松根际与非根际磷酸酶活性与磷的有效性)[J]. *Ecol Environ*(生态环境), **14**(1): 91-94.
Wu C(吴楚), Fan ZQ(范志强), Wang ZQ(王政权). 2004. Effect of phosphorus stress on chlorophyll biosynthesis, photosynthesis and biomass partitioning pattern of *Fraxinus mandchurica* seedlings(磷胁迫对水曲柳幼苗叶绿素合成、光合作用和生物量分配格局的影响)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **15**(6): 935-940.
Xie YY(谢钰容), Zhou ZC(周志春), Jin GQ(金国庆), et al. 2004. Root morphology and dry matter allocation of Masson Ping: response of different provenances to low phosphorus stress(低磷胁迫对马尾松不同种源根系形态和干物质分配的影响)[J]. *Fore Res*(林业科学研究), **17**(3): 272-278.