植物营养与肥料学报 1999,5(2):137~143
Plant Nutrition and Fertilizer Science

缺磷胁迫对黄瓜体内磷运输及再分配的影响①

庞 欣 李春俭 张福锁
(中国农业大学植物营养系,北京 100094)

摘要 本研究用营养液培养法定量地测定并计算了在正常供磷及缺磷后不同时间黄瓜植株体内磷的分布及再运输。缺磷处理5天后,新生叶和根系中的吸磷量明显增加,分别占植株总吸磷量的36.1%和13.5%,而相应的正常供磷植株的新生叶和根系中的吸磷量仅分别占植株总吸磷量的22.4%和6.34%,而且缺磷植株根系的生长显著快于供磷的植株。缺磷胁迫10天后,植株地上部生长受到明显抑制,老叶中的磷通过韧皮部运向新生叶以保证新生器官的生长,使新生叶中磷的浓度比老叶中高47%,但缺磷植株根系中磷的累积量下降不多。本研究还定量证明了即使在正常供磷条件下,随着生长时间的延长,也有大量的磷由老叶运向新叶。不论缺磷与否,植株新生叶和根中磷的浓度都保持最高,但缺磷和供磷植物体中磷的分配模式不同。

关键词 缺磷胁迫 运输 再分配 木质部伤流液 黄瓜

磷是植物必须的大量营养元素之一。与其它大量元素相比,土壤中磷的含量相对较低,分布变异也较大。由于土壤中有大量钙、铁、铝化合物的存在,土壤中磷的活性很低,即便施入磷肥,也很容易为这些化合物所固定,土壤缺磷已成为一些地区作物高产的限制因子。在植物体中磷多分布在含核蛋白较多的新芽和根尖的生长点中,磷的再利用效率比其它营养元素高,这对调节植物适应耐低磷胁迫有重要意义。在低磷胁迫条件下,地上部有更多的磷运向根系[1,2],同时还伴有光合产物向根系运输量的增加[3]和根/冠比的增大[2,4]。Smith等[5]证明在低磷胁迫条件下,植物在地上部的生长受到限制时,有部分磷会快速地从老叶转运到新叶和根系,以保证它们的生长;在极度缺磷的条件下,甚至可将根系衰老部分的磷运出以供给新生根的生长所需。但定量表示植株体内磷的运输及再分配的研究较少。

根系所吸收的磷酸盐可通过共质体途径主动分泌进入木质部导管,然后运往地上部。在木质部汁液中,磷几乎全部以正磷酸盐的形态存在[6]。Jeschke等[7]以蓖麻为材料,利用Jeschke和Pate[6]所建立的模型已成功地计算了多种养分在植物体内的运输及再分配。当磷供应不足时,RNA的合成降低,导致蛋白质的合成下降,从而影响植物的营养生长。本试验以黄瓜为材料,通过收集木质部伤流液,测定伤流液中$H_2PO_4^-$和Ca^{2+}的浓度比,各器官的生物量及磷、钙吸收量的变化,探讨了营养生长期黄瓜在正常生长和缺磷胁迫条件下磷在植株体内的运输及再分配的机理。

1 材料与方法

1.1 植株培养

精选的黄瓜(*Cucumis sativus* L. cv. 新泰密刺)种子用10%的H_2O_2表面消毒30分钟,清水洗净后,用

①国家自然科学基金资助项目(39790100,39670433)。
收稿日期:1998-10-12

饱和 $CaSO_4$ 溶液浸泡 4 小时，之后转移到用饱和 $CaSO_4$ 溶液浸透的纱布上，覆以黑色塑料薄膜在 25℃ 下催芽一昼夜，待胚根露出后播种到用饱和 $CaSO_4$ 溶液湿润的石英砂中，25℃ 下暗处萌发 3 天，当两片子叶完全展开后，挑选萌发整齐的幼苗移入 pH 为 6.1 的 1/2 浓度营养液中。每盆移入 6 株(1.6 L)，用电动气泵连续通气。3 天后换成全营养液，每 3 天更换一次营养液。幼苗生长在光照 14 h/d，光强 480～510 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，昼夜温度 26/18℃ 的生长室中。营养液组成(mmol/L)：K_2SO_4 0.75；$MgSO_4$ 0.65；KCl 0.1；$Ca(NO_3)_2$ 2.0；KH_2PO_4 0.25；EDTA－Fe 0.1；$MnSO_4$ 1×10^{-3}；H_3BO_3 1×10^{-2}；$CuSO_4$ 1×10^{-4}；$ZnSO_4$ 1×10^{-3}；$(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ 5×10^{-6}。

1.2 试验设计

移苗 10 天后，当黄瓜处于两叶时，将黄瓜随机分为 2 组，分别进行供磷(0.25mmol/L KH_2PO_4)和缺磷处理，7 次重复。处理当日、处理后 5 天 及 10 天 进行采样，收集各叶片及节间的木质部伤流液并测定无机磷和 Ca^{2+} 浓度，分别测定各器官生物量及磷和 Ca^{2+} 的含量。

1.3 模型原理

该模型的前提是：植物根系吸收的无机磷绝大部分以 $H_2PO_4^-$ 的形态向地上部运输；钙在韧皮部中几乎不移动。因此，木质部汁液中 $H_2PO_4^-$ 的浓度就近似等于其中的总磷浓度；同时，钙只能单向地通过木质部累积在地上部。在相对稳定的生长条件下，木质部汁液中的钙和磷以恒定的浓度比$(P:Ca)_x$向地上部各器官中运输，这一比值可通过测定木质部汁液中 $H_2PO_4^-$ 和 Ca^{2+} 的浓度而获得。由于钙在韧皮部中不能移动，在一定时间范围内由木质部运输进入植物体各器官的钙量($J_{(x,Ca)}$)等于该时间段前后两次收获时各器官中钙吸收量的差值，则由木质部进入各器官中的磷量($J_{(x,p)}$)可用下式算出：$J_{(x,P)} = J_{(x,Ca)} \times (P:Ca)_x$。植物体各器官中磷的吸收量的增量(△P)等于两次收获期间各器官磷吸收量的差值。则各器官通过韧皮部运出的磷量($J_{(p,P)}$)由下式可得：$J_{(p,P)} = J_{(x,P)} - \triangle P$，这样就得到了各器官通过木质部运进的磷量和通过韧皮部运出的磷量 。利用该模型定量计算磷的分布及再运输，必需测定下列指标：木质部伤流液中 $H_2PO_4^-$ 和 Ca^{2+} 的浓度，并计算二者的浓度比，植株各器官的生物量及其中磷和钙的浓度，并通过计算得到各器官中磷、钙的吸收量[6,8]。

1.4 分析测定

伤流液的收集及其中 $H_2PO_4^-$ 和 Ca^{2+} 浓度的测定：清晨 7 时左右，同时从植株各叶片的叶柄中下部或节间切断，直接吸取靠根压而分泌的木质部伤流液；收集时间 2 小时左右。从第一片叶至第二片叶的茎段称为节间 1，从第二片叶至第三片叶的茎段称为节间 2，其它依次类推。木质部伤流液中 $H_2PO_4^-$ 和 Ca^{2+} 的浓度测定：钼锑抗吸光光度法和火焰光度计法测定。

植物各器官中磷和钙含量的测定：植株样品干灰化后，1:20 硝酸提取，钒钼黄吸光光度法和火焰光度计测定。

2 结果分析

2.1 缺磷胁迫对黄瓜生物量、不同器官磷浓度及吸磷量的影响

由表 1 可看出，在缺磷胁迫的早期，缺磷促进了黄瓜根系的生长，其干重比正常供磷植株的干重高 57.1%。缺磷抑制了地上部的生长，缺磷植株第一、第二叶的生物量显著低于正常生长的植株，以第一叶表现得尤为明显，比正常生长的植株低 82.2%；但缺磷对第三叶(新生叶)的生长影响较小，其生物量甚至高于供磷植株 14.9%。

缺磷植株各器官中磷的浓度都大大低于供磷植株。但不论供磷与否，第三叶和根中磷的浓度都显著高于其它器官，而第一叶中磷的浓度最低，相对而言，茎中磷的浓度也比较高。缺磷植株的节间 1、节间 2 分别比第一叶、第二叶高 21.4% 和 13.9%。正常生长的植株，节

间1、节间2分别也比第一叶、第二叶高26.9%和7.2%。

表1　缺磷5天的黄瓜不同器官的生物量、磷浓度和吸磷量

Table 1　Dry weight, P concentration and P content in different organs of cucumber plants at 5 days after treatment

器官	生物量 Dry wt.(g/pot)		磷浓度 P conc.(%)		吸磷量 P content (mg/pot)	
Organs	+P	−P	+P	−P	+P	−P
第三叶	0.550±0.042	0.632±0.045	1.230±0.11	0.650±0.04	6.78±0.36	4.11±0.43
第二叶	0.860±0.139	0.772±0.103	1.100±0.05	0.430±0.03	9.46±0.18	3.32±0.21
第一叶	1.190±0.034	0.438±0.062	0.905±0.07	0.420±0.03	10.77±0.14	1.84±0.14
节间2	0.039±0.005	0.049±0.002	1.180±0.10	0.490±0.07	0.46±0.05	0.24±0.03
节间1	0.076±0.006	0.067±0.003	1.140±0.12	0.510±0.08	0.87±0.07	0.34±0.04
根	0.156±0.030	0.245±0.014	1.230±0.06	0.628±0.07	1.92±0.11	1.54±0.14

缺磷植株根系和第三叶中的吸磷量分别占植株总吸磷量的13.5%和36.1%,而供磷植株中这两器官的吸磷量仅分别占植株总吸磷量的6.34%和22.4%。除根系外,供磷植株各器官的吸磷量都远远大于缺磷植株。

表2的结果表明,缺磷胁迫10天后,植株地上部的生长受到严重抑制,其总生物量比正常供磷的植株低22.0%,并且在相同生长时间内少长了一叶一心;但对根系的影响相对较小,其生物量仅比供磷植株根系的低16.4%。与缺磷5天时相比,缺磷10天后又长出了一片新叶,同时第三叶继续膨大,生物量增加了近1倍,而第一、二叶变化不大。供磷植株的第一叶已开始退化,生物量有所降低,第二叶生物量增加相对较小,第三至第五叶在快速生长,特别是第五叶生长最快,第三叶也比处理5天时的生物量增加了1倍。

表2　缺磷10天的黄瓜不同器官的生物量、磷浓度和吸磷量

Table 2　Dry weight, P concentration and P content in different organs of cucumber plants at 10 days after treatment

器官	生物量 Dry wt.(g/pot)		磷浓度 P conc.(%)		吸磷量 P content (mg/pot)	
Organs	+P	−P	+P	−P	+P	−P
未展开叶	1.64±0.007	—	0.98±0.03	—	1.61±0.11	—
第五叶	1.744±0.092	—	0.87±0.06	—	15.17±1.12	—
第四叶	1.031±0.089	1.752±0.073	0.55±0.03	0.25±0.02	5.67±0.69	4.38±0.41
第三叶	1.110±0.123	1.229±0.142	0.46±0.07	0.17±0.02	5.11±0.22	2.09±0.34
第二叶	0.985±0.164	0.770±0.083	0.47±0.02	0.17±0.01	4.63±0.39	1.31±0.09
第一叶	0.425±0.052	0.488±0.052	0.47±0.02	0.17±0.01	2.00±0.17	0.83±0.10
节间4	0.205±0.006	—	0.78±0.08	—	1.60±0.14	—
节间3	0.190±0.001	0.206±0.019	0.77±0.04	0.18±0.02	1.46±0.11	0.37±0.02
节间2	0.394±0.022	0.331±0.041	0.74±0.04	0.16±0.01	2.92±0.21	0.53±0.05
节间1	0.531±0.052	0.333±0.024	0.72±0.06	0.15±0.01	3.83±0.34	0.50±0.01
根	0.790±0.118	0.811±0.054	1.117±0.14	0.18±0.03	10.74±0.87	1.46±0.24

随着植物的不断生长,缺磷和供磷植株各器官中磷的浓度都有所降低。其中叶片的磷

浓度下降最快,正常生长植株的第一至第三叶只有5天前的51.9%～37.4%;缺磷植株第一至第三叶中的磷浓度平均只有前次处理时的40.5%～26.2%,缺磷植株叶片的磷浓度比正常生长的植株下降得更多。两处理中都仍以新叶和根中磷的浓度最高。

缺磷和供磷植株中均以新生叶的吸磷量最高,缺磷植株第四叶及供磷植株的第四、第五和未展开叶的吸磷量分别占总吸磷量的38.2%和41.0%,而第一、第二及第三叶与前次处理时相比吸磷量有所降低,尤其是正常生长植株的第一叶下降了81.4%。但缺磷植株根系的吸磷量变化较小,仅比前次处理降低了5.2%。而供磷植株根系的吸磷量大大增加,占植株总吸磷量的19.6%,比前次处理提高了13.3个百分点。

2.2 不同供磷条件对黄瓜植株体内磷的运输及再分布的影响

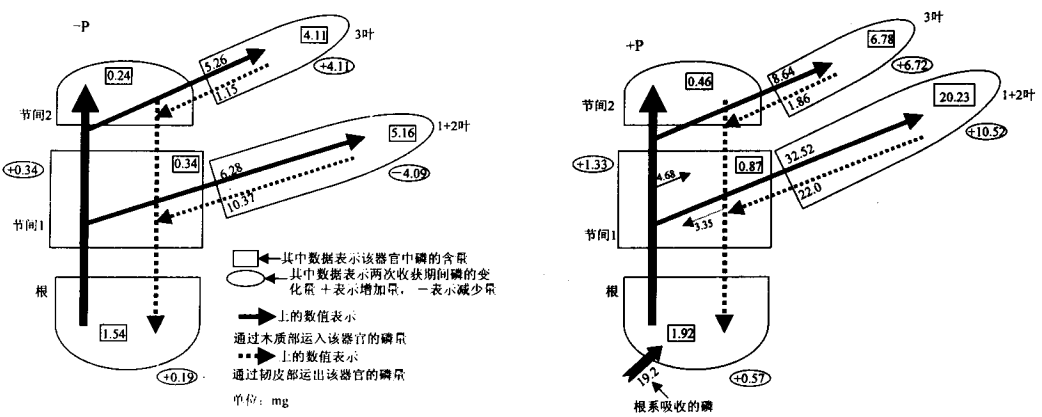

图1 处理5天后,黄瓜植株体内磷的运输及再分布模式图

Fig.1 P transporting and redistribution in cucumber plants at 5 d after treatment

图1分别是处理5天后缺磷和供磷植株体内磷的运输及再分布的模式图。由于缺磷处理后不再向植株提供磷营养,因此,缺磷植株根系和第三叶中增加的0.19和4.11mg磷量主要来自于老叶中磷的运出。缺磷植株各器官都有磷的吸收及再运输,但第一、二叶通过木质部运进的磷少,而通过韧皮部运出的磷多;第三叶主要以磷的积累为主,通过木质部运进的磷量大大高于通过韧皮部运出的磷量,是其4.57倍。供磷的植株,由于有充足的磷营养,各器官的累积吸磷量均有所增加,而且叶片吸磷量的增加幅度远远高于茎和根系,根系的吸磷量相对其它器官变化较小。正常生长的植株,有相当一部分磷通过木质部运进各器官,再通过韧皮部运出,第一、二叶通过韧皮部运出的磷是通过木质部运进磷量67.6%,表现出频繁的磷的吸收及再运输。正常生长植株的第三叶(新叶)也主要以磷的积累为主,通过木质部运进的磷量是通过韧皮部运出的磷量的4.64倍。

图2分别是处理10天后,缺磷和供磷植株体内磷运输及再分配的模式图。结果表明,在缺磷胁迫较长时间后,通过木质部进入老叶(第一、第二叶)中的磷已经几乎没有了,但仍有部分磷通过韧皮部运出以供新生叶片生长所需。虽有少量磷通过木质部运入第三叶,但

此时仍是运出的磷多于运入的,运出磷的量是运入磷量的 1.85 倍;只有最新叶(第四叶)和茎的累积吸磷量有所增加。正常生长的植株,虽有充足的磷营养,老叶(第一、第二叶)中仍是运出的磷多于运入的,有部分磷供给其它器官再利用。第一、第二叶由木质部运入的磷量和韧皮部运出的磷量都比新叶的多,新叶大量积累磷,通过韧皮部运出的磷量极少。同时,低叶位的茎比高叶位的茎积累更多的磷。

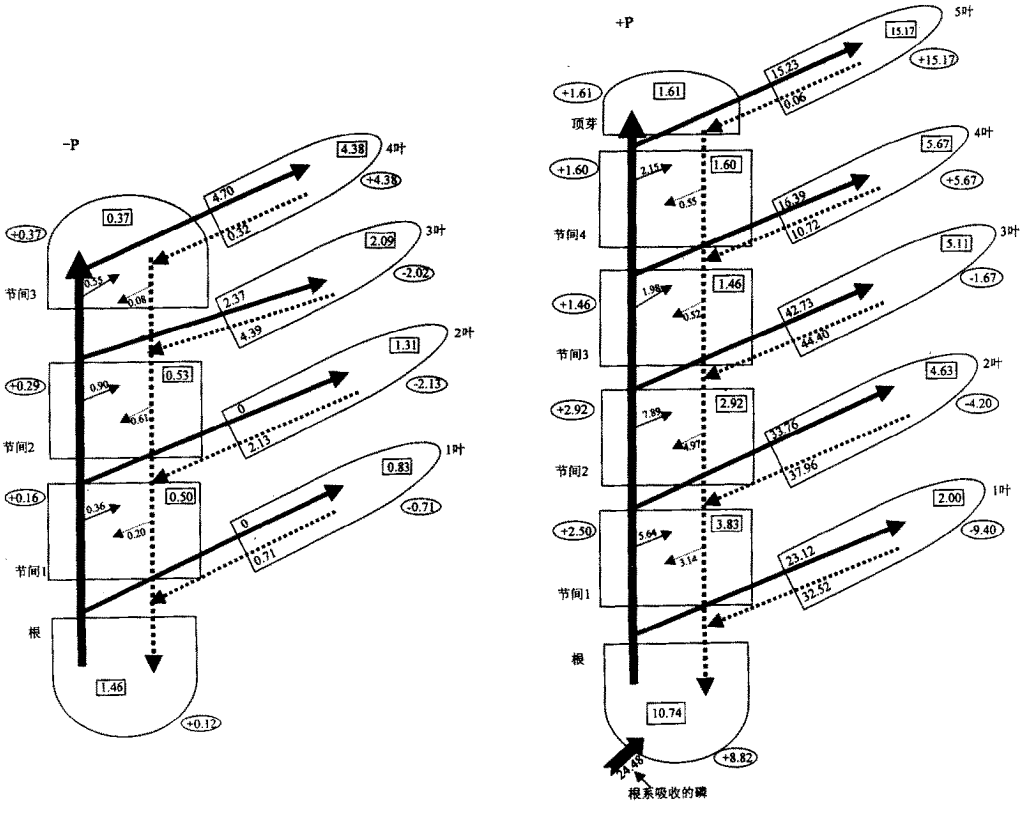

图 2　处理 10 天后,黄瓜植株体内磷的运输及再分布模式图

Fig.2　P transporting and redistribution in cucumber plants 10 d after treatment

3　讨　　论

3.1　缺磷胁迫对黄瓜磷运输及再分配的影响

低磷胁迫下植物体中的磷可通过韧皮部进行再分配已早有报道,但定量准确测定并计算植物体内磷的运输及再分配的报道较少。本试验利用 Jeschke 等人建立的模型进行了测定与计算,虽不能完全准确地反映缺磷胁迫下磷在黄瓜植株体内的运输及再分配,但对于进一步认识磷在植物体内的营养特点有着一定的作用。

在植物的营养生长阶段,生长介质中的养分供应常出现暂时性或持久性的不足,造成植物体内营养不良。为维持植物的正常生长,养分从老器官向新器官的转移是十分必要的。

磷在韧皮部中有很强的移动性[9]，是典型的向代谢活性高的器官再移动的元素，并已证明筛管汁液中磷的浓度很高[10]。低磷胁迫下，地上部会有更多的磷运向新生器官[6]，本试验的结果也表明有大量的磷通过韧皮部进行再分布。Jeschke 等[10]的试验结果认为，缺磷条件下，蓖麻老叶中大约有占叶片总磷量 18%～34%的磷由韧皮部运出，这一比例比大豆植株在缺磷条件下通过韧皮部运出的磷量低的多[11]。本试验结果得出，缺磷黄瓜植株老叶中大约有 55.0%的磷运出(图 2)，比蓖麻高得多更接近大豆的变化趋势。相对而言，缺磷胁迫的植株有更多的磷运向新叶，在缺磷 10 天后，新生叶中磷的吸收量仍占总吸收磷量的 38.2%，不仅没有降低甚至略有增加，这说明新生叶是一个同化作用极强的库，能调动更多的磷及其它物质运入，其生物量也占到植株总干重的 31.4%，显著高于植株的其它器官，其次是根及茎。正常生长的植株，当苗龄为 18 天时，第一叶通过韧皮部运出的磷量是通过木质部运进磷量的 41.8%(图 1)，叶片以磷的累积为主；随着植株的生长，这一比例发生了变化，当苗龄为 23 天时，第一叶通过韧皮部运出的磷量是通过木质部运进磷量的 1.41 倍(图 2)，叶片中有大约 82%的磷运出供其它器官生长所需。因此，可以说即便在磷营养充足的条件下，生长时间较长的植株，老叶中仍以磷的运出为主，这对有限养分的高效利用具有重要意义。Jeschke 等[10]以蓖麻为材料也得到了同样的结果。

3.2 磷在黄瓜植株体内再分配对提高养分利用效率的意义

所有植物在缺磷胁迫时，磷的利用效率都将增加，主要是液泡中贮藏的磷释放出来[12]，同时纤维素和碳水化合物的量会有所增加[13]。在养分胁迫条件下，提高养分的再利用效率可维持植物较为正常的生长，以期从环境中获得所需养分，保证植物整个生育周期的完成。从表 1、表 2 的试验结果可看出，缺磷植株的养分利用率远远大于供磷植株的。缺磷 5 天时，缺磷植株每毫克磷量产生的干物重比供磷植株的高 104.8%；缺磷 10 天时，这一差距也随着植株的生长而加大，缺磷植株的达到供磷植株的 3.63 倍。

在农业生产中养分的再利用程度是影响经济产量和养分利用率的重要因素，特别当植物进入生殖生长阶段后，同化产物主要供应生殖器官发育所需，因此，运输到根系中的养分数量急剧下降，根的活力减弱，养分吸收功能减退。这时植物体内养分总量往往增加不多，各器官中养分含量主要靠体内再分配进行调节。明确养分的再分配效率，才能通过各种措施提高养分利用效率，使有限的养分物质发挥其更大的作用。

参考文献

1 Heuwinkel H, Kirby EA, Le Bot J, Marschner H. Phosphorus deficiency enhances molybdenum uptake by tomato plants. J. Plant Nutrition, 1992, 15:549～558.

2 Fredeen AL, Rao IM, Terry N. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. Plant Physiology, 1989, 89:225～230.

3 Rufty Jr TW, Israel DW, Volk RJ, Qiu J, Sa T. Phosphate regulation of nitrate assimilation in soybean. J. Experimental Botany, 1993, 44:879～891.

4 Anghigoni I, Barber SA. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. Aronomy Journal, 1980, 72:685～688.

5 Smith FW, Jackson WA, van den Berg PJ. Internal phosphorus flows during development of phosphorus stress. Australian J. Plant Physiology, 1990, 17: 451～464.

6 Jeschke WD and Pate JS. Modelling the uptake, flow and utilization of C, N and H_2O within whole plants of *Ricinus communis* L. based on empirical data. J. Plant Physiology, 1991, 137: 488～498.

7 Jeschke WD, Peuke A, Kirkby EA, Pate JS, Hartung W. Effects of P deficiency on the uptake, flows and utilization of C, N and H_2O within intact plant of *Ricinus communis* L. J. Experimental Botany, 1996, 47:1737~1754.

8 Pate JS, Layzell DB, McNeil DL. Modelling the transport and utilization of carbon in a nodulated legume. Plant Physiology, 1979, 62:730~738.

9 Ziegler H. Nature of transported substances. In: Zimmermann JH, Miburn JA (eds). Transport in plants. I. Phloem transport. Encyclopedia of Plant Physiology, New series. New York:Springer-Verlag: 1975, 1:59~100.

10 Jeschke WD, Kirkby EA, Peuke AD, Pate JS, Hartung W. Effects of P deficiency on assimilation and transport of nitrate and phosphate in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.). J. Experimental Botany, 1997, 48:75~91.

11 Lauer MJ, Blevins DG, Sierzputowska-Gracz H. ^{31}P-NMR determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybean (*Glycine max* L.) as affected by phosphate nutrition. Plant Physiology, 1989, 89:1331~1336.

12 Bieleski RL. Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. Annu. Rev. Plant Physiol, 1973, 24:225~252.

13 Chapin FS Ⅲ. The mineral nutrition of wild plants. Annu. Rev. Ecol. Syst, 1980, 11:233~260

EFFECT OF P DEFICIENCY ON TRANSLOCATION AND REDISTRIBUTION OF PHOSPHATE IN INTACT PLANTS OF CUCUMBER

Pang Xin Li Chunjian Zhang Fusuo

(*Department of Plant nutrition, China Agricultural University, Beijing* 100094)

Abstract Experimental-based modelling technique (Jeschke & Pate, 1991) was applied to describe quantitatively the uptake, translocation and redistribution of cucumber (*Cucumis sativus* L.) which was cultured either 0.25 mmol/L $H_2PO_4^-$ or P-free in nutrient solution. 5d after -P treatment, not only relative more P translocated to young leaves (36.1% to total P content in a plant) and root (13.5% to total P content in a plant), but also the growth rate of root was higher than that in +P plants. P content in young leaves and root of +P plants was only 22.4% and 6.34% respectively to total P content in a plant; At 10d after treatment, the growth of shoot was restricted heavily, considerable remobilization of P from older leaves led to young leaves via phloem. The P concentration in young leaves was 47% higher than that in old leaves, and the decrease of P content in root was little. Even in +P plants a large ammount of P in old leaves translocated to young leaves via phloem. Young leaves and root acted as major sinks either in -P plants or +P plants. Translocation and redistribution of phosphate was different in -P plants and +P plants.

Key words P deficiency stress Translocation Redistribution Bleeding of xylem Cucumber