植物营养与肥料学报 2013,19(3):577-585
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer doi: 10.11674/zwyf.2013.0307

缺磷对不同作物根系形态及体内养分浓度的影响

张 淼[1], 赵书岗[2], 耿丽平[3], 霍 红[1], 刘文菊[1*]
(1 河北农业大学资源与环境科学学院, 河北保定 071000; 2 河北农业大学生命科学学院, 河北保定 071000;
3 河北农业大学农学院, 河北保定 071000)

摘要: 采用营养液培养方法,以水稻、小麦、玉米和大豆为试验材料,研究了短期缺磷(2周)诱导根表沉积铁氧化物是否为水稻特有的性质,以及缺磷对不同作物根系形态及其吸收钾、钙、铁、锰、铜、锌营养元素的影响。结果表明,供磷和缺磷处理并没有影响小麦、玉米和大豆3种作物根系的颜色,而缺磷处理水稻根表沉积了铁氧化物而呈红(黄)棕色,且铁氧化物不均匀地富集在根细胞壁的孔隙中;缺磷促进了水稻,小麦,玉米和大豆根系的生长,分别比供磷处理伸长了11%、11%、20%和11%($P<0.05$)。此外,缺磷胁迫下水稻根表铁氧化物增强了钙、铁、锰、铜和锌在根表的富集而成为其进入根系的缓冲层。缺磷处理水稻根中铁浓度明显高于供磷处理($P<0.05$),而地上部铁的浓度仅为磷营养正常水稻植株的18%,这说明缺磷诱导的铁氧化物促进了根系对铁的吸收但抑制了铁由根系向地上部的转运。短期缺磷对其他养分在水稻根中和地上部的浓度没有明显影响。对于其他3种作物,短期缺磷没有明显影响钾、钙、铁、锰、铜和锌在其根表富集及在植物体内的浓度。因此,在供试的4种作物中,由于磷胁迫诱导根表形成铁氧化物是水稻特有的性质,铁氧化物的沉积可促进铁的吸收但抑制了铁向地上部的转运,而短期缺磷并没有影响其他3种作物对钾、钙、铁、锰、铜和锌养分的吸收和转运。

关键词: 磷胁迫; 铁氧化物; 作物; 根系形态; 养分浓度
中图分类号: Q945.78; S501 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2013)03-0577-09

Effects of phosphorus deficiency on root morphology and nutrients concentrations of different crops

ZHANG Miao[1], ZHAO Shu-gang[2], GENG Li-ping[3], HUO Hong[1], LIU Wen-ju[1*]
(*1 College of Recourses and Environmental Sciences, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China;*
2 College of Life Sciences, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China;
3 College of Agronomy, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China)

Abstract: The hydroponics experiments were conducted to verify a hypothesis of the specific property of rice which iron plaque can be induced on the rice root surface under phosphorus (P) starvation and to investigate the effects of phosphorus deficiency on root morphology and concentrations of some nutrients in different crops (rice, wheat, corn and soybean). The results show that the root colors of wheat, corn and soybean are same in the nutrient solutions with P or without P, which are verified further by the Fe concentrations extracted from root surface using dithionite-citrate-bicarbonate (DCB) extraction method. There are no significant differences in Fe concentrations of DCB solution between the roots of wheat, corn and soybean (DCB-Fe) under P and P0 situations. Moreover, the iron plaque is observed on the rice root surface under the P starvation and distributed in the space of cell wall unevenly using microscope. DCB-Fe from rice root without P is 1.71 folds of rice root with P, and is 13.2, 6.4 and 8.6 times of those from root surface of corn, wheat and soybean under the P starvation, receptively. These results indicate it is the specific property of rice that iron plaque can be induced on the root surface when grew in nutrient

收稿日期: 2012-11-08 **接受日期:** 2013-02-26
基金项目: 国家自然科学基金(41073074)资助。
作者简介: 张淼(1986—),女,河北保定人,硕士研究生,主要从事土壤环境质量与养分资源高效利用方面的研究。
Tel: 0312-7528228, E-mail: 15930282127@139.com。 *通信作者 Tel: 0312-7528228, E-mail: liuwj@hebau.edu.cn

solution without P supply. P starvation for 2 weeks could increase root lengths of the crops. The root lengths of rice, wheat, corn and soybean under the P starvation are increased significantly by 11%, 11%, 20% and 11% compared to those of the P sufficiency, respectively ($P<0.05$). The iron plaque induced by P deficiency on the rice root surface enhances the sequestration of other elements in the plaque, such as Ca, Fe, Mn, Cu and Zn, and could be a buffer or reservoir of nutrient elements into rice roots, especially for Fe. The results show that the Fe concentration in rice roots under the P starvation is higher than that of the P treatment significantly ($P<0.05$), while the shoot-Fe is very low with a proportion of 18% of that under the P application, which suggests iron plaque formation on the rice roots under the P deficiency inhibits the Fe translocation from roots to shoots of rice. In addition, the P starvation does influence the concentrations of other nutrients in roots and shoots of rice. For other crops, the P starvation does not the significant effects on other nutrients levels in roots and shoots. In conclusions, iron plaque induction on root surface under the P starvation is the specific property of rice, and the P deficiency for a short period does not influence the uptake and translocation of K, Ca, Fe, Mn, Cu and Zn of wheat, corn and soybean.

Key words: P starvation; iron plaque; crop; root morphology; nutrient concentrations

磷是作物生长必需的大量营养元素,是限制作物高产优质的主要营养元素之一。由于土壤对磷的固定及其在土壤中难以移动从而导致磷在土壤中呈不均匀的分布而出现局部短期缺磷的现象[1]。缺磷胁迫下植物根系形态产生适应性反应以获取生长所需要的磷素,如根系伸长,侧根和根毛增多等[2]。此外,前期的研究还发现,缺磷或低磷胁迫可以在水培或者土培条件下诱导水稻根表形成红棕色的铁氧化物膜的包被[3-6],并且刘文菊等[5]对缺磷诱导水稻根表铁氧化物的形成机制进行了初步探索和研究,初步确定磷饥饿诱导水稻根表铁膜形成是根系活性诱导的化学反应过程。但是以上的研究中并没有明确缺磷胁迫下诱导植物根系表面铁氧化物的沉积是否为水稻等湿生植被的特征,也没有检索到有关其他的旱生作物如小麦和玉米以及双子叶植物是否在缺磷的条件下根系表面也会有铁氧化物包被的报道。因此,这是本研究拟解决的关键问题之一。

缺磷胁迫下植物根系形态的变化除了能增加磷的吸收外,是否对生长介质中其他元素吸收也产生明显的影响?前期研究表明,水稻根表缺磷诱导形成的铁氧化物膜不仅影响了水稻对磷及重金属砷的吸收和在其地上部的累积[3-4],同样对一些微量营养元素的吸收也产生一定的影响,影响的程度与缺磷和供磷的时间长短有关[3,7]。那么短期的缺磷处理是否会影响水稻及其他旱生作物根系对某些大量营养元素和微量金属营养元素的吸收与转运?基于此,本研究拟采用营养液培养的方法,探索短期(2周)缺磷条件下水稻及旱生单子叶植物小麦和玉米,双子叶植物大豆根系形态的变化及其对大量营养元素钾、钙和微量元素铁、锰、铜和锌的吸收和转运的影响,为进一步明确缺磷胁迫下植物根系的适应性反应和对其他营养元素的吸收与利用提供基础数据的补充,为解决土壤中短期局部磷素分布不均问题提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

水稻(*Oryza sativa* L.)品种为嘉花一号,由浙江省嘉兴市农业科学研究院提供;小麦(*Triticum aestivum* L.)、玉米(*Zea mays* L.)和大豆(*Glycine max* L.)种子分别购自当地的农资市场。

1.2 植株培养

植株培养:选取饱满均匀的水稻、小麦、玉米、大豆种子各24粒,水稻种子用30%的 H_2O_2 消毒,小麦、玉米和大豆种子用10%的 H_2O_2 消毒15 min后,用自来水和去离子水洗净,然后均匀播于用稀酸和去离子水洗净的石英砂中发芽(因为水稻发芽较晚且慢,因此要比其他三种作物播种早一周,即,水稻种子萌发以后再播种其他作物种子),于三叶期将均匀一致的4种作物的幼苗移栽到相应营养液中预培养,移栽时要摘掉根部种子的外壳,避免霉菌的滋生。营养液培养钵为400 mL不透光的PVC杯(上口直径9.5 cm、高11.5 cm),每盆3株。所有植株分两组培养,一组为正常供磷(以P表示),即植株继续在1/2强度的完全营养液中培养;另一组进行缺磷处理(以P0表示),即在缺磷营养液中生长。其中小麦、玉米和大豆的供磷和缺磷处理植株在培养过程中进行通气。每种作物的每个处理设4

次重复。

供磷（P）营养液的组成为（mmol/L）：$MgSO_4$ 0.274、$(NH_4)_2SO_4$ 0.183、KH_2PO_4 0.091、KNO_3 0.091、$Ca(NO_3)_2$ 0.183、$MnCl_2$ 0.0005、H_3BO_3 0.003、$(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ 0.0001、$ZnSO_4$ 0.0004、$CuSO_4$ 0.0002、NaFe(II) - EDTA 0.04。

缺磷（P0）营养液中除了缺少 KH_2PO_4 0.091 mmol/L 外，其他组分与供磷营养液组分一致。在植株移栽后 7 d 换一次营养液，之后每 3 d 换一次，营养液的 pH 用 0.1 mol/L KOH 或 HNO_3 调至 5.5，处理 2 周后收获，测量植株的生物量、株高和根长（株高指茎基部到最长叶尖的长度；根长为最长根系的长度），同时测定根表铁及铁氧化物沉积的数量（用 DCB - Fe 表示）和植物体内钾、钙、铁、锰、铜、锌养分元素的浓度。

试验在可控光温的生长室中进行，25℃/14 h 光照和 20℃/10 h 黑暗，光照强度为 260 ～ 350 μmol/（m^2 · s），相对湿度为 60% ～ 70%。

1.3　样品的采集与制备

根表铁氧化物的浸提：在 4 种作物缺磷培养的过程中发现，只有缺磷处理的水稻根系表面包裹了一层红棕色的膜状物质。植株新鲜根系上的铁及其氧化物用 DCB（dithionite-citrate-bicarbonate）方法浸提（以下均以 DCB - Fe 表示），此方法是在 Liu 等[3,8]的方法基础上进行了改进。虽然小麦、玉米、大豆和供磷处理水稻根表没有出现铁氧化物的红棕色膜状包被，但是并不能排除根表吸附了营养液中的亚铁。为了数据的统一以及对试验现象的综合解释，4 种作物的供磷和缺磷处理的新鲜根系表面均采用 DCB 混合液来浸提。DCB 浸提液的组成为：0.03 mol/L $Na_3C_6H_5O_7 \cdot 2H_2O$、0.125 mol/L $NaHCO_3$、固体 $Na_2S_2O_4$（连二亚硫酸钠，俗称保险粉，作还原剂）。

将 4 种作物新鲜根系放入装有 10 mL 超纯水离心管 10 min，以除去根系水分自由空间中的铁及其他养分离子。然后将根系放入 100 mL 的烧杯中，加入 0.03 mol/L $Na_3C_6H_5O_7 \cdot 2H_2O$ 和 0.125 mol/L $NaHCO_3$ 的混合液 30 mL，0.1g $Na_2S_2O_4$，混合均匀后，在室温下（20 ～ 25℃）浸提 30 min，然后将浸提液转入 100 mL 容量瓶中，并用去离子水冲洗根系 3 次后定容至 100 mL。浸提过的根系放入装有 10 mL 超纯水离心管中静置 10 min，然后将其于 70℃烘箱中烘至恒重，并记录干重。根系表面铁及铁氧化物的数量（mg/kg）用 DCB 浸提液中铁含量与植物根干重（root dry weight，RDW）之比来表示，以下称 DCB - Fe。

石蜡切片样品的制备：为了进一步从外观形态上明确缺磷水稻根系表面确实存在红棕色的膜状包被，将供磷正常和缺磷培养的水稻根系制成石蜡切片以观察红棕色铁氧化物在水稻根表的沉积情况[9-10]。

养分分析样品的采集与制备：植株生长 2 周后，取整株用高纯水洗净，然后用不锈钢剪刀将植株的地上部和根部分开。根系用 DCB 提取后 70℃烘干，将地上部装入标好标签的纸袋中，放入烘箱中在 80℃杀青 15 min 后，于 60 ～ 70℃烘至恒重，称干重后，将烘干后的地上部和根部用研钵分别磨成均匀的粉末，室温下储存备用。植株根系和地上部的前处理均采用高温高压密闭闷罐消解系统和浓 HNO_3 酸体系：称取 0.2 g（不足 0.2 g 的样品称取实际干重）干燥待测样品放入 30 mL 干燥且干净的聚四氟乙烯坩埚中，加 5 mL 优级纯浓硝酸静置过夜，次日装罐放入烘箱中进行消解。消解程序为：先将温度调至 100℃，此温度下保持 1 h，再升温至 140℃持续加热 4 h，冷却后将聚四氟乙烯坩埚放在电热板上赶酸至剩余溶液 1 mL 左右时冷却，将消煮液转移到 10 mL 经酸泡过的干净比色管中，用超纯水定容，摇匀，静置 3 h 后将溶液转移到 10 mL 离心管中，冷藏保存待测[11]。空白和标准样品（GBW07603，购自国家标准物质中心）同时进行试验，以确保消煮前处理及测定的准确度。采用电感耦合等离子体质谱 ICP-MS（Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry）测定 DCB 浸提液和消煮液中钾、钙、铁、锰、铜、锌的浓度。

1.4　数据处理

试验数据采用 Microsoft® Excel 2003 和 SAS 软件进行统计和方差分析。

2　结果与分析

2.1　缺磷胁迫下不同作物的生长状况及根系形态变化

从表 1 可以看出，在缺磷胁迫下，小麦、玉米、水稻的株高均低于供磷处理，其中小麦和玉米的株高降低最为明显，分别比供磷处理降低了 27% 和 24%，水稻降低了 11%，大豆降低了 21%，其差异均达到 5% 的显著水平。在缺磷的介质中生长，植株株高虽然降低，生长矮小，然而为了寻求所需磷源，植物根系的发育增强。表 1 数据显示，缺磷环境下

表1 磷胁迫对不同作物幼苗生长的影响

Table 1 Effects of the P deficiency on seedlings growth of different crops

生物量 Biomass	水稻 Rice		玉米 Corn	
	P	P0	P	P0
株高 Shoot height(cm)	19.2 ±0.58 a	18.1 ±0.43 b	25.1 ±0.91 a	19.1 ±1.14 b
根长 Root length(cm)	15.5 ±0.53 b	17.2 ±0.73 a	12.5 ±0.59 b	14.7 ±0.44 a
地上部干重 Shoot dry weigh(mg/plant)	18.5 ±0.78 a	18.1 ±0.10 a	64.1 ±4.58 a	56.7 ±0.98 a
根干重 Root dry weigh(mg/plant)	73.7 ±0.94 a	74.2 ±0.88 a	28.7 ±7.63 a	33.1 ±5.65 a
根冠比 Root-shoot ratio	0.40 ±0.04 a	0.42 ±0.06 a	0.43 ±0.13 a	0.57 ±0.08 a
生物量 Biomass	大豆 Soybean		小麦 Wheat	
	P	P0	P	P0
株高 Shoot height(cm)	43.5 ±3.29 a	36.3 ±3.42 b	25.9 ±0.15 a	19.0 ±1.05 b
根长 Root length(cm)	11.1 ±0.22 b	12.3 ±0.20 a	15.0 ±0.98 b	16.6 ±0.48 a
地上部干重 Shoot dry weigh(mg/plant)	20.1 ±6.18 a	19.3 ±9.05 a	33.8 ±1.48 a	27.0 ±4.08 a
根干重 Root dry weigh(mg/plant)	16.5 ±2.22 a	30.9 ±3.96 a	15.0 ±0.93 a	16.0 ±2.67 a
根冠比 Root-shoot ratio	0.09 ±0.01 b	0.14 ±0.01 a	0.49 ±0.04 a	0.65 ±0.15 a

注(Note):同列数据后不同字母表示处理间差异达5%显著水平 Values followed by different letters in a column are significant among treatment at the 5% level.

4种作物的根系均有不同程度地伸长,与供磷处理相比,水稻根长增加11%,小麦增加11%,玉米增加20%,大豆增加11%,差异均达到5%的显著水平。此外,短期缺磷后4种作物幼苗的地上部和根系生物量并没有受到明显影响。在缺磷条件下只有大豆的根冠比与供磷处理相比明显增加,达到5%的显著水平,可能是由于缺磷对地上部生长的抑制大于对根系生长的抑制所造成的。

在试验的过程中,发现除了根长发生变化外,根系的颜色和形态也有所变化。从图1可以看出,磷胁迫使玉米初生根伸长减少,对次生根的发生发育具有明显的诱导作用,磷胁迫下水稻的根毛明显增多,根毛可以增大根表面积,有利于作物吸收土壤溶液中的养分。这些是植物在缺磷环境中生长所表现出的一般形态特征。此外,还观察到了一些特殊的现象,即不同作物根系表面呈现出不同的颜色。

图1显示,不同作物根系在供磷(P)和缺磷(P0)处理下的颜色变化。小麦,玉米和大豆3种作物在P和P0两处理下其颜色没有显著差异,而水稻根系在P和P0处理下其颜色表现明显不同,磷营养正常的根系为白色,而缺磷处理的根表表现为明显的红(黄)棕色膜状包被(图1)。刘文菊等[5]的研究结果表明,水稻缺磷根表形成的红(黄)棕色膜状包被为铁氧化物,结合本研究的结果,说明在磷胁迫条件下,植物根表沉积铁氧化物是水稻独有的特征。

为了进一步观察缺磷水稻根系表面红棕色的膜状包被沉积的部位和均匀程度,将缺磷培养的水稻根系制成石蜡切片以观察铁氧化物在水稻根表的沉积情况。图2分别为水稻根部横切面的石蜡切片在10倍镜下和40倍镜下的成像图片。

从图2可以看出,缺磷处理后,水稻根表确实沉积红(黄)棕色的膜状物质,在低倍镜下观察水稻根表铁氧化物是沿切向壁外部细胞向里渗透,并且铁氧化物形成的膜状包被是不整齐和粗糙的。通过高倍镜的观察发现铁氧化物并不渗入到细胞内,而主要是不均匀地沉积在细胞壁,细胞间隙和细胞壁与原生质膜的孔隙等组成的质外体中。质外体是一切物质进出细胞的必由之路,那么缺磷胁迫下沉积在根系质外体中的铁氧化物是否会影响水稻根系对其他养分的吸收与转运?该结果将在2.3中阐述与分析。

2.2 缺磷胁迫下铁在不同作物根表,根中和地上部的分布特征

既然缺磷水稻根系表面确实有铁氧化物的沉积,那么按照常规浸提铁氧化物膜的方法—DCB浸

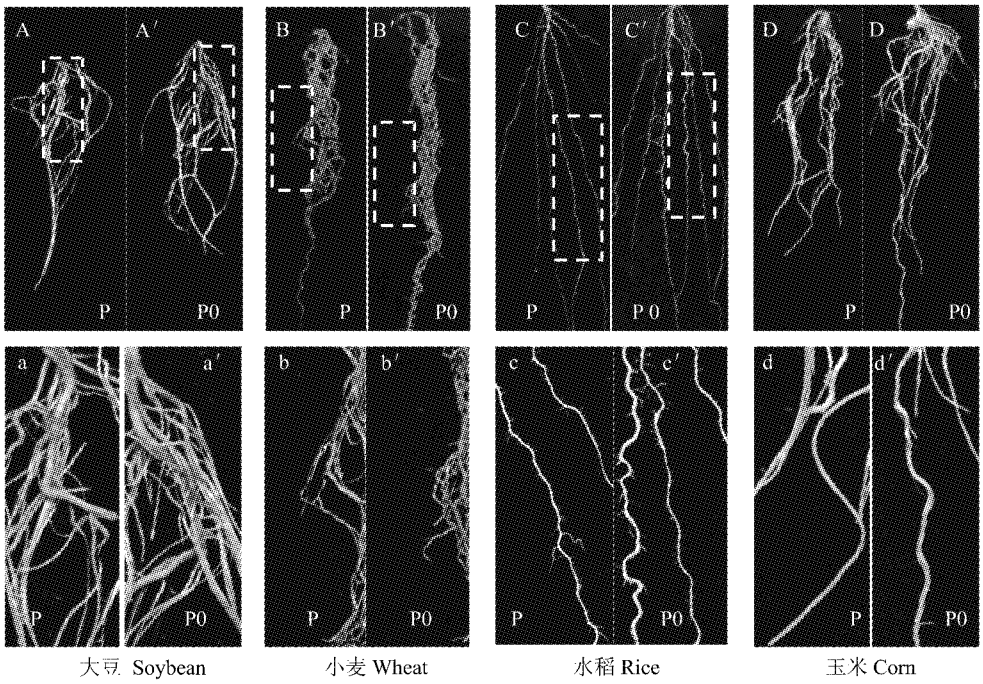

图 1　供磷(P)和缺磷(P0)条件下不同作物根系的形态和颜色的变化

Fig. 1　Variations of root morphology and root colors growing under different P nutrient conditions for different crops

[注(Note): A－A′、B－B′、C－C′、D－D′分别为大豆,小麦,水稻和玉米供磷和缺磷条件下的根系 Root photographs of soybean, wheat, rice and corn under the phosphate sufficiency or deficiency; a－a′、b－b′、c－c′、d－d′分别为大豆、小麦、水稻和玉米供磷和缺磷条件下方框内根系的放大照片 Photographs of part of soybean, wheat, rice and corn roots under the phosphate sufficiency or deficiency.]

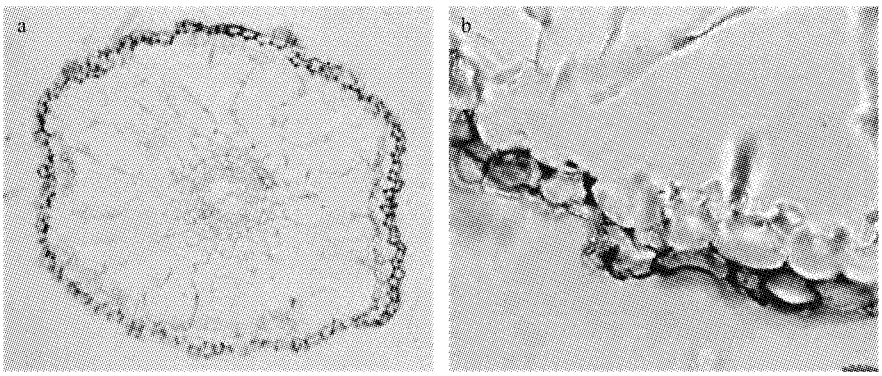

图 2　缺磷两周后营养状况下水稻根系表面铁氧化物包被的根系横切面的石蜡切片显微照片(a: 50μm; b:10μm)

Fig. 2　The microscope images of crossing-section of roots with iron oxide coating on the surface when rice seedlings growing in the nutrient solution without P for 2 weeks

提法应该在缺磷水稻根系表面可以提取到更多的铁。其他作物虽然根系表面没有铁氧化物的沉积,但是培养液中的铁也会在根系质外体沉积,通过 DCB 的方法也应该可以提取到一小部分铁(铁及铁氧化物在植物根系表面的沉积数量用 DCB－Fe% 来表示)。结果如图 3 所示,通过 DCB 浸提液从水稻、小麦、玉米和大豆的根表浸提出不同浓度的铁。总体来看,无论是供磷还是缺磷处理,水稻根系表面 DCB－Fe 的浓度均明显高于其他 3 种作物。此外,缺磷培养的水稻根系表面 DCB－Fe 的数量显著高于供磷处理,前者是后者的 1.71 倍,而缺磷与否对其他 3 种作物根系表面的 DCB－Fe 高低没有产生明显影响(图 3)。在磷供应正常的情况下,水稻根表 DCB－Fe 的含量水平分别为玉米、小麦和大豆的 6.4、3.3 和 3.8 倍; 在缺磷培养 2 周时,水稻根表 DCB－Fe 的浓度分别为玉米、小麦和大豆的 13.2、6.4 和 8.6 倍。总之,无论磷的营养状况如何,4 种作物根系表面自由空间中沉积的铁及铁

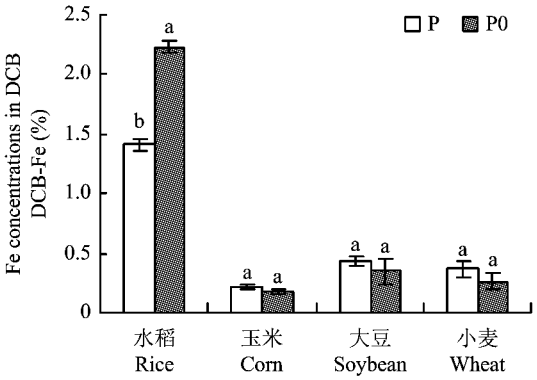

图3 供磷(P)和缺磷(P0)条件下不同作物根系表面铁浓度特征

Fig. 3 DCB – Fe concentrations on the root surfaces of rice, corn, soybean and wheat growing in the nutrient solutions with P and without P

氧化物的数量顺序为：水稻 > 大豆 > 小麦 > 玉米。这种差异除了缺磷培养下水稻根表可以形成铁氧化物的沉积之外，其他3种作物之间根系质外体中铁的沉积数量的不同是因为不同作物根系的形态特征不同，质外体的大小也存在差异造成的。该结果进一步验证了缺磷诱导植物根表铁氧化物的沉积是水稻这一具有放氧功能的湿生植被所具有的特征。

从根中铁的积累浓度(DCB提取根表铁膜后的根系)来看(图4)，无论是缺磷还是供磷处理，水稻根中铁浓度与其他3种作物根中的铁浓度差异不显著，并且缺磷处理水稻根中的铁浓度与供磷处理差异也不显著，说明生长介质中磷的营养状况并没有影响4种作物根中的铁浓度。然而，植物地上部铁的浓度却表现出不同于根表及根中铁浓度的趋势特征：即缺磷处理水稻地上部的铁浓度显著低于供磷处理，仅为磷营养正常植株的18%，这说明水稻缺磷诱导根表形成的铁氧化物抑制了铁由根系向地上部的转运。而小麦，玉米和大豆地上部的铁浓度并没有受磷营养状况的影响(图4)。

2.3 不同磷处理对不同作物根表营养元素富集、吸收和转运的影响

2.3.1 供磷和缺磷处理下不同作物根表营养元素的富集 DCB浸提液可以将富集在水稻、小麦、玉米和大豆根表及其质外体的铁浸提出来，那么DCB对根表吸附的其他营养元素是否也具有解吸作用，为此，本试验测定了DCB浸提液中的钾、钙、锰、铜、锌营养元素，表2结果显示，不同作物根表对钾、钙、锰、铜、锌5种元素的吸附能力存在差异。缺磷水稻根系表面对钙、锰、铜、锌的吸附量明显高于其他作物，并且在磷胁迫下根表对这4种养分的富集量有高于供磷处理的趋势，说明缺磷胁迫下水稻根系表面形成的红棕色膜状包被增强了钙、锰、铜、锌在根系表面及自由空间的富集，成为根系吸收这些养分的缓冲层或储备库。此外，大豆根系表面对钾的吸附量最大，其次为小麦。不同磷处理并没有明显影响钾、钙、锰、铜、锌在小麦，玉米和大豆根表的富集。

2.3.2 供磷和缺磷处理对不同作物钾、钙、锰、铜和锌吸收和转运的影响 从表3结果可以看出，水稻根中只有微量元素锰浓度在缺磷的条件下明显高于供磷处理($P < 0.05$)，大量元素钾和钙浓度呈现出供磷高于缺磷的趋势，而微量元素铜、锌浓度则呈现与钾、钙相反的趋势，但是这些元素的浓度在短期缺磷胁迫与供磷处理间不存在明显差异；小麦根中这5种营养元素的浓度在缺磷与供磷之间没有

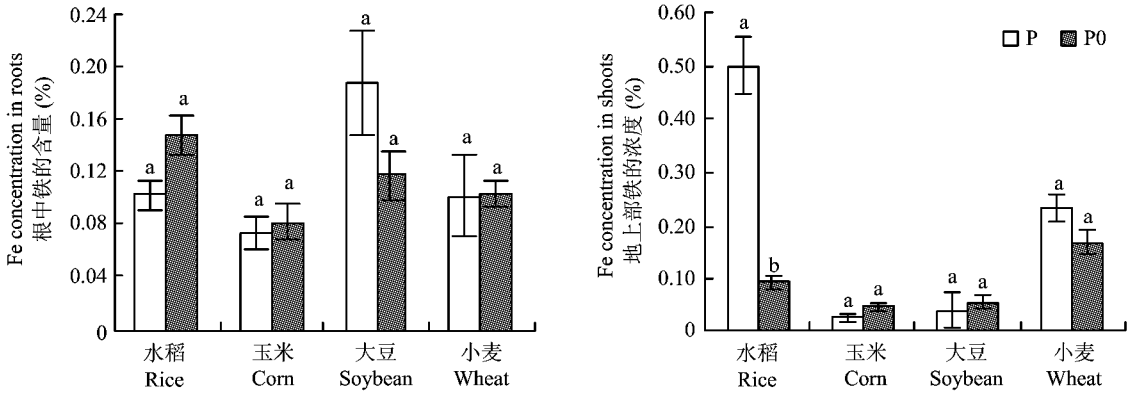

图4 供磷(P)和缺磷(P0)条件下不同作物根中和地上部铁浓度特征

Fig. 4 Fe concentrations in roots and shoots of rice, corn, soybean and wheat growing in the nutrient solutions with P and without P

表 2　供磷(P)和缺磷(P0)条件下 DCB 浸提的不同作物根表其他营养元素的浓度

Table 2　K, Ca, Mn, Cu and Zn concentrations in DCB extract solution of different crops growing in the nutrient solutions with P and without P

营养元素 Nutrient element	水稻 Rice		玉米 Corn		大豆 Soybean		小麦 Wheat	
	P	P0	P	P0	P	P0	P	P0
K(%)	0.41 ±0.01 aC	0.38 ±0.04 aB	0.76 ±0.02 aB	0.35 ±0.07 aB	1.17 ±0.08 bA	1.64 ±0.09 aA	0.60 ±0.04 aBC	0.59 ±0.04 aB
Ca(%)	1.50 ±0.08 bA	1.78 ±0.10 aA	0.47 ±0.04 aB	0.36 ±0.03 aB	0.69 ±0.01 aB	0.62 ±0.12 aB	0.54 ±0.14 aB	0.66 ±0.11 aB
Mn(%)	0.50 ±0.02 aA	0.74 ±0.07 aA	0.18 ±0.01 aC	0.12 ±0.02 aC	0.36 ±0.03 aAB	0.32 ±0.07 aB	0.20 ±0.04 aBC	0.31 ±0.01 aB
Cu(mg/kg)	806 ±27.7 bA	972 ±27.7 aA	198 ±16.1 aB	170 ±8.96 aC	282 ±18.4 aB	344 ±58.0 aB	232 ±28.2 aB	315 ±30.3 aBC
Zn(mg/kg)	524 ±23.8 bA	756 ±72.9 aA	375 ±73.8 aAB	240 ±31.2 aB	390 ±43.5 aAB	356 ±99.1 aB	258 ±49.6 aB	306 ±36.7 aB

注(Note):同行数据后大写字母表示不同作物相同处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by capital letters in the same row are significant among the same treatment at the 5% level. 同列数据后小写字母表示相同作物不同处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by lower case in the same colume are significant among different treatment at the 5% level.

表 3　供磷(P)和缺磷(P0)条件下不同作物根系和地上部其他营养元素的浓度

Table 3　K, Ca, Mn, Cu and Zn concentrations in roots and shoots of different crops growing in the nutrient solutions with P and without P

营养元素 Nutrient element	水稻 Rice		玉米 Corn		大豆 Soybean		小麦 Wheat	
	P	P0	P	P0	P	P0	P	P0
根系 Roots								
K(%)	5.88 ±0.27 aC	5.17 ±0.05 aB	12.7 ±2.92 aB	7.86 ±0.56 aB	32.6 ±1.70 aA	38.7 ±6.24 aA	11.0 ±1.52 aBC	8.31 ±0.74 aB
Ca(%)	2.54 ±0.18 aB	2.41 ±0.20 aB	1.75 ±0.19 aC	1.48 ±0.14 aB	5.67 ±0.28 aA	8.59 ±1.91 aA	1.28 ±0.15 aC	0.98 ±0.04 aB
Mn(%)	6.00 ±0.37 bA	7.34 ±0.21 aA	1.16 ±0.09 aC	0.86 ±0.10 bB	4.75 ±0.45 aB	5.98 ±1.14 aA	1.05 ±0.13 aC	0.80 ±0.05 aB
Cu(mg/kg)	146 ±23.8 aA	221 ±53.7 aB	82.8 ±12.3 aB	75.6 ±17.1 aC	189 ±3.69 bA	313 ±6.09 aA	63.8 ±10.0 aB	64.2 ±9.85 aC
Zn(mg/kg)	1249 ±96.4 aA	1375 ±155 aA	1172 ±84.4 aA	1140 ±152 aAB	623 ±18.0 aB	965 ±148 aB	209 ±34.3 aC	218 ±23.7 C
地上部 Shoots								
K(%)	0.25 ±0.00 aA	0.16 ±0.02 C	0.32 ±0.06 bA	0.69 ±0.11 aA	0.22 ±0.03 aA	0.36 ±0.09 aBC	0.29 ±0.05 aA	0.62 ±0.14 aAB
Ca(%)	0.21 ±0.03 aBC	0.28 ±0.04 aB	0.35 ±0.02 aB	0.29 ±0.09 aB	0.07 ±0.01 bC	0.24 ±0.03 aB	0.85 ±0.09 bA	2.42 ±0.50 aA
Mn(%)	0.17 ±0.01 aA	0.22 ±0.04 aA	0.05 ±0.01 aC	0.09 ±0.01 aB	0.03 ±0.00 aD	0.02 ±0.00 aC	0.12 ±0.00 aB	0.18 ±0.03 aA
Cu(mg/kg)	106 ±1.65 aA	94.9 ±19.3 aA	15.5 ±2.80 aBC	18.2 ±2.08 aBC	4.63 ±0.63 aC	3.92 ±0.41 aC	29.4 ±9.24 aB	45.9 ±11.8 aB
Zn(mg/kg)	186 ±23.1 aB	166 ±14.7 aB	308 ±11.1 aA	228 ±19.7 bA	13.4 ±1.46 aD	13.8 ±5.93 aD	90.5 ±24.2 aC	72.1 ±13.1 aC

注(Note):同行数据后大写字母表示不同作物相同处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by capital letters in different column are significant among the same treatment at the 5% level. 同列数据后小写字母表示相同作物不同处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by lower case in the same colume are significant among different treatment at the 5% level.

明显差异;玉米根中 5 种营养元素的浓度表现为供磷大于缺磷处理,其中只有锰的累积量两处理间达到了差异显著水平($P < 0.05$);和玉米相反,大豆根中 5 种营养元素的累积趋势为供磷小于缺磷处理,但只有铜的浓度两处理间差异达到了显著水平($P < 0.05$)。总之,短期缺磷对不同作物根中钾、钙、锰、铜和锌的累积影响不明显。

植物地上部在不同磷营养状况下对钾、钙、

锰、铜、锌的积累趋势表现为：锰、铜和锌在大豆地上部的浓度明显低于水稻、小麦和玉米，尽管其在大豆根中的浓度并不低，可能的原因是由于大豆根中自由空间的阳离子交换量比水稻、小麦和玉米大，根系富集和吸收的阳离子养分主要累积在根部。对于水稻，短期缺磷尽管可诱导其根表形成铁氧化物膜，但这并没有明显降低或者增加其茎叶中钾、钙、锰、铜和锌的浓度。综合铁的研究结果，说明缺磷诱导水稻根表形成的铁氧化物在本试验条件下仅阻碍了铁向茎叶的转移（水稻供磷处理的 Fe 转运系数为 0.66，缺磷处理仅为 0.04），而对钾、钙、锰、铜、锌 5 种养分由根向地上部的转运没有明显影响；玉米地上部钾的浓度在缺磷条件下增加了 54%，而锌的浓度却减少了 30% 左右，其他元素处理间没有差异；对于大豆和小麦，仅在缺磷处理下茎叶中钙的累积增加，其他元素没有明显差异（表 3）。

综上所述，缺磷胁迫诱导水稻根表形成铁氧化物的包被，这层膜状包被在该试验条件下虽然成为铁、钙、锰、铜、锌 5 种养分的储存库，但是仅影响了铁向水稻地上部的转运，对其他养分在植物体内的分布与转运没有明显影响；短期磷胁迫也没有对小麦、玉米和大豆地上部各养分浓度造成显著影响。

3 讨论

缺磷或低磷胁迫可以在水培或者土培条件下诱导水稻根表形成红棕色铁氧化物膜的包被[3-6]，本研究通过石蜡切片和 DCB 提取相结合的方法进一步验证了这一结果（图 2、图 3）。为了明确其他相关的植物在缺磷胁迫下是否也可以在根系表面形成铁氧化物的膜状包被，旱生禾本科单子叶植物小麦、玉米和双子叶植物大豆同时作为研究对象进行了比较，结果发现该 3 种植物在缺磷培养 2 周内，其根系表面的颜色与供磷处理没有差别（图 1），并且根系表面铁氧化物提取结果（DCB－Fe 浓度）也显示缺磷与供磷处理间 DCB－Fe 的浓度没有差异，且均远低于缺磷处理水稻根表 DCB－Fe 的浓度（只有水稻根表 DCB－Fe 的 8%～15%）（图 3）。因此，在研究的 4 种作物中，缺磷诱导根表铁氧化物的沉积是水稻特有的性质。

磷是植物生长发育必需的营养元素，缺磷势必会抑制植物体内含磷有机化合物的合成，最终导致产量降低。因此，在缺磷胁迫下植物产生了一定的适应性机制，如根系伸长，侧根和根毛增多，目的是扩大根系的吸收面积，从而提高其吸收磷的效率[12]。本研究的结果表明，短期缺磷胁迫（2 周）下，不同作物根系形态发生了变化，主要表现为根系的伸长，与供磷处理相比，水稻、小麦、玉米和大豆根系长度分别增加了 11%、11%、20% 和 11%（$P<0.05$）。由于缺磷是在幼苗期，种子中的磷素可以发挥一定的作用，并且缺磷持续的时间较短，所以不同作物的根冠比在缺磷和供磷处理间差异不明显。此外，本研究还显示，短期缺磷胁迫并没有明显影响小麦、玉米和大豆对大量元素钾、钙和微量元素铁、锰、铜和锌的吸收、转运（表 3）。然而，由于水稻在缺磷胁迫下根系表面形成了铁氧化物膜状包被，该氧化物膜的存在增强了根系表面对生长介质中其他营养元素的富集，如钙、铁、锰、铜和锌（图 3、表 2），从而成为这些元素的储存库或者是进入根系的缓冲层。从钾、钙、铁、锰、铜和锌在水稻根和地上部的浓度来看，缺磷和供磷之间差异不显著（表 3），可能是因为幼苗期水稻植株短期缺磷并没有对其营养元素的吸收和转运产生明显影响，但是植株体内铁浓度的情况明显不同于其他营养元素。在缺磷胁迫下，水稻根中铁浓度明显高于供磷处理，这说明缺磷胁迫下水稻根表铁氧化物的形成促进了根系对铁的吸收。前人的研究也表明，缺磷胁迫下无论是供应 $FeCl_2$ 还是供应 $FeCl_3$，根表诱导形成的铁膜显著增加水稻对铁的吸收[14]。铁是植物必需的微量元素，植物对铁的吸收存在两种机理，其中水稻是单子叶禾本科植物，属于铁吸收机理Ⅱ的植物。在水稻根表铁膜存在的条件下，吸收铁机理Ⅱ主要参与水稻铁吸收和调节过程[14]。土壤培养试验也证明，根表铁膜中的铁和土壤溶液中的铁之间存在着周而复始的循环，因此铁膜不仅不会阻碍根系对铁的吸收，并且在一定条件下根表铁膜对铁的吸收起到了促进作用[15]。本研究结果显示，缺磷处理水稻地上部铁浓度显著低于供磷处理，约为正常水稻的 18%，这说明缺磷会抑制铁由根系向地上部茎和叶的转运。但也有研究表明，在磷供应条件下，水稻根表人为诱导形成的铁氧化物膜同样促进了铁的吸收，并且也促进了铁由根系向茎和叶的转运[13-14]，这是因为缺磷胁迫下水稻地上部的生长受到抑制，从而其转运铁的能力减弱；此外，进入根细胞的二价铁离子被转化为三价铁离子和柠檬酸络合，以柠檬酸铁络合物的形式在木质部中进行长距离运输至地上部[16]，而柠檬酸的合成是需要磷素参

与的。

综上所述,在对水稻、小麦、玉米和大豆4种作物的研究中,磷胁迫诱导根表形成铁氧化物是水稻特有的性质,铁氧化物的沉积影响了其铁的吸收及向地上部的转运,但短期缺磷并没有影响小麦、玉米和大豆对钾、钙、铁、锰、铜和锌养分的吸收和转运。

参 考 文 献:

[1] 陈磊,王盛锋,刘荣乐,汪洪. 不同磷供应水平下小麦根系形态及根际过程的变化特征[J]. 植物营养与肥料学报,2012,18(2):324-331.
Chen L, Wang S F, Liu R L, Wang H. Changes of root morphology and rhizosphere processes of wheat under different phosphate supply[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2012, 18(2): 324-331.

[2] 黄荣,孙虎威,刘尚俊,等. 低磷胁迫下水稻根系的发生及生长素的响应[J]. 中国水稻科学,2012,26(5):563-568.
Huang R, Sun H W, Liu S J *et al*. Rice root growth and auxin concentration in response to phorphate deficiency[J]. Chin. J. Rice Sci., 2012, 26(5): 563-568.

[3] Liu W J, Zhu Y G, Smith F A, Smith S E. Do phosphorus nutrition and iron plaque alter arsenate (As) uptake by rice seedlings in hydroponic culture? [J]. New Phytol., 2004, 162: 481-488.

[4] Hu Y, Li J H, Zhu Y G *et al*. Sequestration of As by iron plaque on the roots of three rice (*Oryza sativa* L.) cultivars in a low P soil with or without P fertilizer[J]. Environ. Geochem. Health., 2005, 27: 169 - 176.

[5] 刘文菊,胡莹,朱永官,等. 磷饥饿诱导水稻根表铁膜形成机理初探[J]. 植物营养与肥料学报,2008,14(1):22-27.
Liu W J, Hu Y, Zhu Y G *et al*. The mechanisms of iron plaque formation on the surface of rice roots induced by phosphorus starvation[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2008, 14 (1): 22-27.

[6] 傅友强,于智卫,蔡昆争,沈宏. 水稻根表铁膜形成机制及其生态环境效应[J]. 植物营养与肥料学报,2010,16(6):1527-1534.
Fu Y Q, Yu Z W, Cai K Z, Shen H. Mechanisms of iron plaque formation on root surface of rice plants and their ecological and environmental effects[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2010, 16 (6): 1527-1534.

[7] 刘文菊,张西科,尹君,等. 磷胁迫对水稻基因型根系形态及吸收铁锰铜锌的影响[J]. 生态环境,2003,12(1):49-51.
Liu W J, Zhang X K, Yin J *et al*. Effect of P stress on morphology of rice roots and uptake of Fe, Mn, Cu, Zn by four rice genotypes [J]. Ecol. Environ., 2003, 12(1): 49-51.

[8] 章永松,林咸永,罗安成. 水稻根系分泌的氧对根际土壤中磷的化学行为的影响[J]. 中国水稻科学,2000,14(4):208-212.
Zhang Y S, Lin X Y, Luo A C. Chemical behavior of phosphorus in paddy soil as affected by O_2 secretion from rice root[J]. Chin. J. Rice Sci., 2000, 14(4): 208-212.

[9] 李正理. 植物组织制片学[M]. 北京:北京大学出版社,1996. 155-185.
Li Z L. Anatomy of plant tissue[M]. Beijing: Beijing University Press, 1996. 155-185.

[10] 杜辉,王树迎. 组织切片制作中的点滴经验[J]. 解剖学杂志,2004. 27(2):165.
Du H, Wang S Y. Experiences of paraffin section preparation [J]. Chin. J. Anat., 2004. 27(2): 165.

[11] 王莹,赵全利,刘文菊,等. 上虞某铅锌矿区周边土壤植物重金属含量及其污染评价[J]. 环境化学,2011,7(30):1355-1360.
Wang Y, Zhao Q L, Liu W J *et al*. Survey and contamination assessment of heavy metals in soil and plant around the Pb /Zn mine in Shang Yu Zhe Jiang Province[J]. Environ. Chem., 2011, 7(30): 1355-1360.

[12] 李春检. 高级植物营养学[M]. 北京:中国农业大学出版社,2008,169-170.
Li C J. Mineral nutrition of higher plants[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2008. 169-170.

[13] Liu W J, Zhu Y G, Smith F A, Smith S E. Do iron plaque and genotypes affect arsenate uptake and translocation by rice seedlings (*Oryza sativa* L.) grown in solution culture[J]. J. Exp. Bot., 2004, 55: 1707-1713.

[14] 傅友强,梁建平,沈宏,等. 不同铁形态对水稻根表铁膜及铁吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2011,17(5):1050-1057.
Fu Y Q, Liang J P, Shen H *et al*. Effect of different iron forms on iron plaque on root surface and iron uptake in rice seedlings [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2011, 17(5): 1050-1057.

[15] Lucassen E, Smolders A, Roelofs J. Increased groundwater levels cause iron toxicity in *Glyceria fluitans* L. [J]. Aquat. Bot., 2000, 66(4): 321-327

[16] 贾凯,郭长虹. 高等植物体内铁运输机制研究进展[J]. 基因组学与应用生物学. 2010. 29(6):1152-1158
Jia K, Guo C H. Progress on the iron transport within higher plants[J]. Genom. Appl. Biol., 2010, 29(6): 1152-1158.