

磷高效水稻材料的根系形态结构特征

白虓宇¹, 李秀芳¹, 李传飞³, 尹俊杰², 唐毓¹, 李廷轩¹, 叶代桦^{1,2*}

(1 四川农业大学资源学院, 四川成都 611130; 2 西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室, 四川成都 611130;
3 四川省冶金地质勘查院, 四川成都 610061)

摘要:【目的】选育磷高效水稻材料是利用土壤磷资源的有效方式, 根系是水稻吸收磷素最重要的器官, 其形态结构特征直接影响水稻的磷素吸收能力, 研究水稻根系发育特征有助于揭示其磷高效吸收的机理。【方法】采用水培试验, 以 40 份水稻材料为研究对象, 设置 0.003 mmol/L (低磷) 和 0.3 mmol/L (正常磷) 两个供磷处理, 于分蘖期调查水稻地上部生物量和磷积累量, 采用聚类分析筛选磷高效水稻材料。针对筛选获得的磷高效水稻材料 R527 和磷低效水稻材料 IR58025, 分析其根系形态和解剖结构特征, 解析水稻根系发育特征与磷吸收的关系。【结果】1) 低磷条件下, 40 份水稻材料磷吸收能力存在显著差异, 生物量和磷积累量的范围分别为 0.11~0.93 g/plant 和 0.07~0.58 mg/plant。以磷积累量为主、生物量为辅进行聚类分析, 获得磷高效水稻材料 R527 和磷低效水稻材料 IR58025。2) 低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 的生物量 (0.83 g/plant) 和磷积累量 (0.46 mg/plant) 显著高于磷低效水稻材料 IR58025, 分别为 IR58025 的 6.38 和 5.75 倍。3) 低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 的总根长、根表面积、不定根长、侧根长和侧根表面积比正常磷处理分别增加了 61.79%、38.12%、60.44%、67.99% 和 186.67%。低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 的总根长、根表面积、根体积、平均根直径、不定根长、侧根长、不定根表面积和侧根表面积分别为磷低效水稻材料 IR58025 的 2.62、2.87、3.22、1.18、4.41、2.97、3.97 和 1.45 倍。4) 低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 中柱、外皮层和皮层占比分别为磷低效水稻材料 IR58025 的 1.11、0.67 和 1.05 倍。5) 低磷条件下, 水稻的总根长、根表面积、根体积、平均根直径、不定根长、侧根长、不定根表面积、侧根表面积、皮层占比和中柱占比与生物量和磷积累量显著正相关, 外皮层和内皮层占比与生物量和磷积累量显著负相关。【结论】磷高效水稻材料 R527 的生物量和磷积累量均显著高于磷低效水稻材料 IR58025。低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 更大的总根长、根表面积、根体积、不定根长、侧根长、不定根表面积、侧根表面积和皮层占比, 更低的外皮层和内皮层占比是其磷高效吸收的重要原因。

关键词:水稻; 筛选; 磷高效; 根系形态; 解剖结构

The root morphological and structural characteristics of phosphorus-efficient rice materials

BAI Xiao-yu¹, LI Xiu-fang¹, LI Chuan-fei³, YIN Jun-jie², TANG Yu¹, LI Ting-xuan¹, YE Dai-hua^{1,2*}

(1 College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China; 2 State Key Laboratory of Crop Gene Resources Exploration and Utilization in Southwest China, Chengdu, Sichuan 611130, China; 3 Sichuan Metallurgical Geological Exploration Institute, Chengdu, Sichuan 610061, China)

Abstract:【Objectives】Breeding rice materials with high phosphorus (P) uptake efficiency is an effective way to use the soil P resources. Rice root is the most important organ for P absorption and studying the root morphological and structural characteristics can reveal the mechanisms of P-efficient uptake.【Methods】A hydroponic experiment was conducted with 40 rice materials under low P (0.003 mmol/L) and normal P (0.3 mmol/L) treatment, and the rice plants were sampled at the tillering stage for determination of shoot biomass and

收稿日期: 2023-11-23 接受日期: 2024-03-27

基金项目: 西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室“生物育种”揭榜挂帅开放课题项目(重点)(SKL-KF202213); 四川省自然科学基金青年科学基金项目(2022NSFSC1664)。

联系方式: 白虓宇 E-mail: 2021306057@stu.sicau.edu.cn; *通信作者 叶代桦 E-mail: daihua.ye@sicau.edu.cn

P concentration. Through cluster analysis of shoot P accumulation and biomass, R527 and IR58025 were identified as high-P efficiency and low-P efficiency materials, respectively. The root morphology, and root anatomical structure of the two rice materials were further determined to elucidate the relationship between rice root development characteristics and P uptake. **【Results】** 1) Under low P conditions, the 40 rice materials showed significantly different biomass and P accumulation, ranging from 0.11 to 0.93 g/plant in biomass and 0.07 to 0.58 mg/plant in P accumulation, with coefficients of variation of 49.41% and 49.55%, respectively. 2) Under low P conditions, the biomass (0.83 g/plant) and P accumulation (0.46 mg/plant) of R527 were 6.38 and 5.75 times higher than those of IR58025. 3) The total root length, root surface area, adventitious root length, lateral root length, and lateral root surface area of R527 under low P conditions was 61.79%, 38.12%, 60.44%, 67.99% and 186.67% higher than under normal P conditions. And the total root length, root surface area, root volume, average root diameter, adventitious root length, lateral root length, adventitious root surface area and lateral root surface area of R527 under low P stress were 2.62, 2.87, 3.22, 1.18, 4.41, 2.97, 3.97 and 1.45 times of those in IR58025. 4) Under low P conditions, the proportions of stele, epidermis, cortex in R527 were 1.11, 0.67 and 1.05 times of those in IR58025. 5) Under low P conditions, total root length, root surface area, root volume, average root diameter, adventitious root length, adventitious root surface area, lateral root length, lateral root surface area, cortex proportion, and stele proportion of rice showed positive correlation with biomass and P accumulation, while epidermis and endodermis proportions showed negative correlation. **【Conclusions】** The growth of high-P efficiency rice material R527 is less inhibited than low-P efficiency material IR58025 under low P conditions, due to the significantly higher biomass and P accumulation. Under low P conditions, R527 could develop large total root length, root surface area, root volume, adventitious root length, lateral root length, adventitious root surface area, lateral root surface area, and cortex proportion, as well as lower epidermis and endodermis proportions, which is contributed to its efficient P uptake.

Key words: rice; screening; phosphorus high efficient; root morphology; anatomical structure

水稻是我国主要的粮食作物，其产量的稳定与提升对国家粮食安全至关重要^[1]。磷是保障水稻高产稳产的重要营养元素，可促进水稻根系发育、增加分蘖、提高产量等^[2]。然而，磷在土壤中难移动，有效性低，为确保水稻的稳产和增产，大量磷肥施入农田^[3-4]。“高投入，高产出”驱动的农业生产导致土壤磷盈余与流失问题突出，引发磷资源浪费与农业面源污染风险增加，也对粮食安全与人类健康构成巨大挑战^[5]。因此，筛选并培育磷高效水稻材料，解析其磷高效特征是解决农田磷资源高效与环境友好的有效途径，对高效利用土壤磷，实现化学磷肥零增长具有重要意义。

根系是植物吸收水分和养分的重要器官，其发育与磷吸收密切相关^[6]。植物的吸磷量与根长^[7]、根表面积^[8]、侧根长和侧根数量^[9]呈显著正相关。根系发育不仅受遗传调控，也受供磷水平的影响^[10]。低磷条件下，植物通过根系变细、变长；侧根数量增多、长度增加等方式来增加磷吸收能力，有助于植物获取更多的磷素^[11]。根系解剖结构对水分和养分离子的运输至关重要，水和营养物质径向穿过根的

表皮、外皮层、皮层、内皮层等所有外部细胞层到达中柱，并由导管向地上部运输以供地上部生长代谢所需^[12]。低磷条件下，植物根系中柱更厚，皮层更薄，有利于其对磷的吸收利用^[13]。根系形态结构特征均会影响水分和养分的吸收运输，良好的根系形态结构是作物磷高效高产的基础^[14]。因此，水稻根系形态结构与磷吸收的关系十分密切。从根系形态结构层面，深入解析水稻磷高效的根系调控特征，对丰富水稻磷高效吸收的生理特征具有重要意义。

本研究以前期基于大样本(676份水稻材料)初筛获得的40份磷吸收差异明显的水稻为复筛材料，通过设置低磷和正常磷浓度水培处理，分析不同水稻磷积累特征，筛选磷高效和低效水稻材料。在此基础上，进一步分析磷高效和低效水稻材料根系形态结构特征，探明水稻根系形态和解剖结构与磷吸收的关系，研究结果可丰富水稻磷高效吸收的生理机制，为选育磷高效水稻材料，高效利用土壤磷，助力农业绿色可持续发展，保障国家粮食安全提供重要支撑。

1 材料和方法

1.1 供试材料

40份水稻材料,生育期基本一致,均为籼稻,由西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室提供,材料名称及编号见表1。

1.2 试验设计

营养液培养试验一:设置0.003 mmol/L(低磷)和0.3 mmol/L(正常磷)两个磷水平,每处理重复3次,共24盆,完全随机排列。营养液为木村B营养液,供试磷源为KH₂PO₄,钾用K₂SO₄平衡。水稻种子经3% H₂O₂消毒1天,再用0.1% NaClO浸泡1天,清洗后播种至水培盒。预培养至三叶一心时,幼苗转移至漂盘(135孔)培养,随后进行相应磷处理,每3~4天更换1次营养液,用0.1 mmol/L的HCl或NaOH调节营养液pH至5.7,培养52天,采用常规管理方法。

营养液培养试验二:以筛选到的磷高效水稻材料R527为研究对象,磷低效水稻材料IR58025为对照,设置0.003 mmol/L(低磷)和0.3 mmol/L(正常磷)两个磷水平,每处理重复4次,共16桶(3.5 L),完全随机排列。营养液为木村B营养液,供试磷源为KH₂PO₄,钾用K₂SO₄平衡。水稻种子经3% H₂O₂消毒1天,再用0.1% NaClO浸泡1天,清洗后播种

至水培盒。预培养至三叶一心时,幼苗转移至3.5 L塑料桶,每桶5株,随后进行相应的磷处理,每3~4天更换一次营养液,用0.1 mmol/L的HCl或NaOH调节营养液pH至5.7,培养52天,采用常规管理方法。

1.3 样品采集与制备

营养液培养试验一:于分蘖期采集水稻地上部样品,用自来水清洗、去离子水润洗后装入纸袋,于105℃杀青30 min,75℃烘干至恒重,称重,然后粉碎过筛用于磷含量测定。

营养液培养试验二:于分蘖期采集水稻地上部及根系样品,地上部样品用自来水清洗、去离子水润洗后装入纸袋,于105℃杀青30 min,75℃烘干至恒重,称重,然后粉碎过筛用于磷含量测定。一部分根系样品先经根系形态扫描,75℃烘干至恒重称重,然后粉碎过筛用于磷含量测定;另一部分根系样品保存于FAA固定液,用于根系解剖结构分析。

1.4 测定项目与方法

植株生物量采用烘干称重法测定;磷含量采用H₂SO₄-H₂O₂消煮,钼锑抗比色法测定^[15];根系先经数字化扫描(Microtek ScanMaker i800),图像用配套软件(LA-S植物图像分析仪系统)分析;根系解剖结构采用LR white树脂包埋,莱卡超薄切片机切片,蔡司荧光显微镜观察拍照。

表1 供试水稻材料名称及编号

Table 1 Names and serial numbers of rice materials tested in the experiment

材料名称 Material name	材料编号 Material number	材料名称 Material name	材料编号 Material number	材料名称 Material name	材料编号 Material number
IRBB5	R01	粤王丝苗 Yuewangsimiao	R15	雅恢2348 Yahui 2348	R29
IRBB56	R02	川农丝禾 Chuannongsihe	R16	09RF2-3	R30
IR58025	R03	宜恢3551 Yihui 3551	R17	雅恢5212 Yahui 5212	R31
IRAT261	R04	宜香1B Yixiang 1B	R18	雅禾 Yahe	R32
Star bonnet99	R05	广恢128 Guanghui 128	R19	湘籼12号-2 Xiangxian 12-2	R33
红稻 Hongdao	R06	南恢445 Nanhui 445	R20	E33	R34
紫稻浦江 Zidaopujiang	R07	黔恢1388 Qianhui 1388	R21	Wxj-74	R35
大穗 R Dasui R	R08	R362	R22	CHETUMALA-86	R36
大粒 Dali	R09	R1222	R23	文稻11号 Wendao 11	R37
CZ-1	R10	巴17B Ba 17B	R24	天龙1号 Tianlong 1	R38
玉针香 Yuzhenxiang	R11	丝香1号 Sixiang 1	R25	雨恢38 Yuhui 38	R39
C3	R12	乐3B Le 3B	R26	08B-9643	R40
白香占 Baixiangzhan	R13	R527	R27		
金航丝苗 Jinhangsimiao	R14	金卓 Jinzhuo	R28		

1.5 数据处理与分析

磷积累量 (mg/plant)=生物量×磷含量; 采用系统聚类法进行聚类分析, 聚类分析时, 数据转化方式为标准化转换, 聚类距离为平方欧氏距离, 聚类方法为 Ward 法; 根据观察植株根系特征和对比分析图像结果, 划分不定根与侧根; 解剖结构图像采用 Image J 进行处理分析和数据测量; 数据用 SPSS 25.0 进行分析, 多重比较选择 LSD 法; 图表制作采用 Origin 9.0 和 Excel 2016。

2 结果与分析

2.1 不同水稻材料磷吸收差异

低磷条件下, 不同水稻材料生物量和磷积累量范围分别为 0.11~0.93 g/plant 和 0.07~0.58 mg/plant, 变异系数分别为 49.41% 和 49.55%, 最大值分别为最小值的 8.45 和 8.29 倍。正常磷条件下, 不同水稻材料生物量和磷积累量范围分别为 0.22~1.43 g/plant 和 1.23~10.20 mg/plant, 变异系数分别为 47.88% 和 50.70%, 最大值分别为最小值的 6.50 和 8.29 倍。低磷和正常磷条件下, 40 份水稻材料磷吸收存在显著差异(表 2)。

2.2 磷高效水稻材料的筛选

2.2.1 水稻磷效率评价 在相同供磷条件下筛选材料时, 植株磷积累量可直接表征磷吸收效率, 生物量可直接反映养分胁迫对其生长的影响。因此, 以 40 份水稻材料的磷积累量为磷吸收能力评价指标, 以 40 份水稻材料的生物量为生长情况评价指标, 采用组间联接法对 40 份水稻材料进行聚类分析。

低磷条件下, 当平方欧氏距离为 7 时, 40 份水稻材料可划分为中间型(I)、磷低效型(II)和磷高效型材料(III)3 大类(图 1 A)。正常磷条件下, 当平方

欧氏距离为 8 时, 40 份水稻材料可划分为中间型(I)、磷低效型(II)和磷高效型材料(III)3 大类(图 1 B)。其中, 大穗 R (R08)、大粒 (R09)、R527 (R27)、金卓 (R28)、CHETUMALA-86 (R36) 和雨恢 38 (R39) 等 6 份水稻在两种磷条件下均属于磷高效型材料。而 IRBB5 (R01)、IRBB56 (R02)、IR58025 (R03)、红稻 (R06)、C3 (R12)、白香占 (R13)、金航丝苗 (R14)、粤王丝苗 (R15)、丝香 1 号 (R25) 等 9 份水稻材料在两种磷条件下均属于磷低效型材料。低磷条件下, 以生物量为评价指标, 当平方欧氏距离为 17 时, 40 份水稻材料可划分为 3 大类(图 2 A); 正常磷条件下, 当平方欧氏距离为 7 时, 40 份水稻材料可划分为 3 大类(图 2 B)。其中, 大穗 R (R08)、大粒 (R09) 和 R527 (R27) 在两种磷条件下生长情况均较好; 而 IRBB5 (R01)、IRBB56 (R02)、IR58025 (R03)、红稻 (R06)、C3 (R12)、白香占 (R13)、金航丝苗 (R14)、粤王丝苗 (R15)、丝香 1 号 (R25)、08B-9643 (R40) 等 10 份水稻材料在两种磷条件下生长情况均较弱。

综合图 1 和图 2 的聚类结果, 以 40 份水稻材料的磷积累量为主要评价指标并结合其生物量, 将磷积累能力强、生物量高的水稻材料评价为磷高效型水稻材料, 将磷积累能力弱、生物量低的水稻材料评价为磷低效型水稻材料。其中, 3 份水稻材料大穗 R (R08)、大粒 (R09) 和 R527 (R27) 为磷高效型水稻材料; 9 份水稻材料 IRBB5 (R01)、IRBB56 (R02)、IR58025 (R03)、红稻 (R06)、C3 (R12)、白香占 (R13)、金航丝苗 (R14)、粤王丝苗 (R15)、丝香 1 号 (R25) 为磷低效型水稻材料。低磷条件下, R527 (R27) 和大粒 (R09) 磷吸收效率最高, 粤王丝苗 (R15) 和 IR58025 (R03) 磷吸收效率最低; 正常磷条件下, 天龙 1 号 (R38) 和大粒 (R09) 磷吸收效率最

表 2 水稻材料地上部磷吸收差异

Table 2 Differences of phosphorus absorption among rice materials

磷水平 P level	指标 Index	范围 Range	平均值 Average	变异系数 CV	显著性 Distinctiveness
低磷 Low P	生物量 Biomass (g/plant)	0.11~0.93	0.38	49.41%	*
	磷含量 P content (mg/g)	0.39~0.90	0.58	13.85%	*
	磷积累量 P accumulation (mg/plant)	0.07~0.58	0.22	49.55%	*
正常磷 Normal P	生物量 Biomass (g/plant)	0.22~1.43	0.65	47.88%	*
	磷含量 P content (mg/g)	4.10~8.86	6.31	15.19%	*
	磷积累量 P accumulation (mg/plant)	1.23~10.20	4.14	50.70%	*

注: 表中为40份水稻材料聚类分析结果。*— $P<0.05$ 。

Note: The table shows the results of cluster analysis of 40 rice materials, CV—Coefficient of variation. *— $P<0.05$.

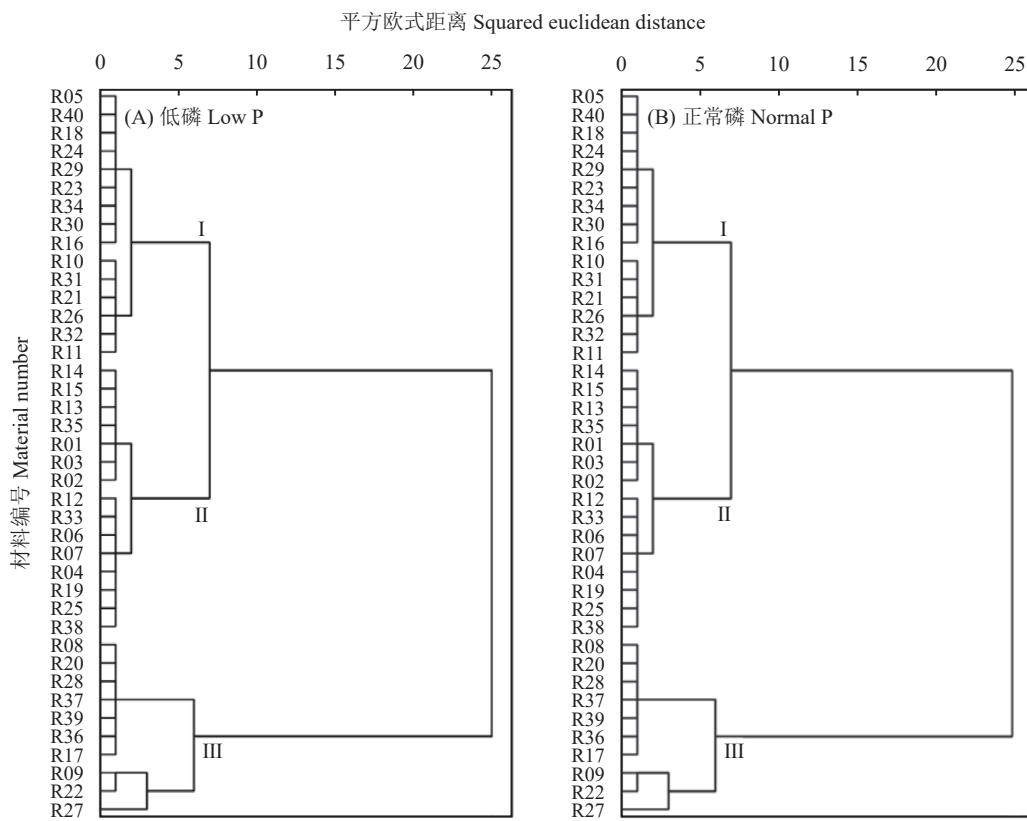


图 1 水稻材料地上部磷积累量聚类分析

Fig. 1 Cluster analysis of shoot phosphorus accumulation of rice materials

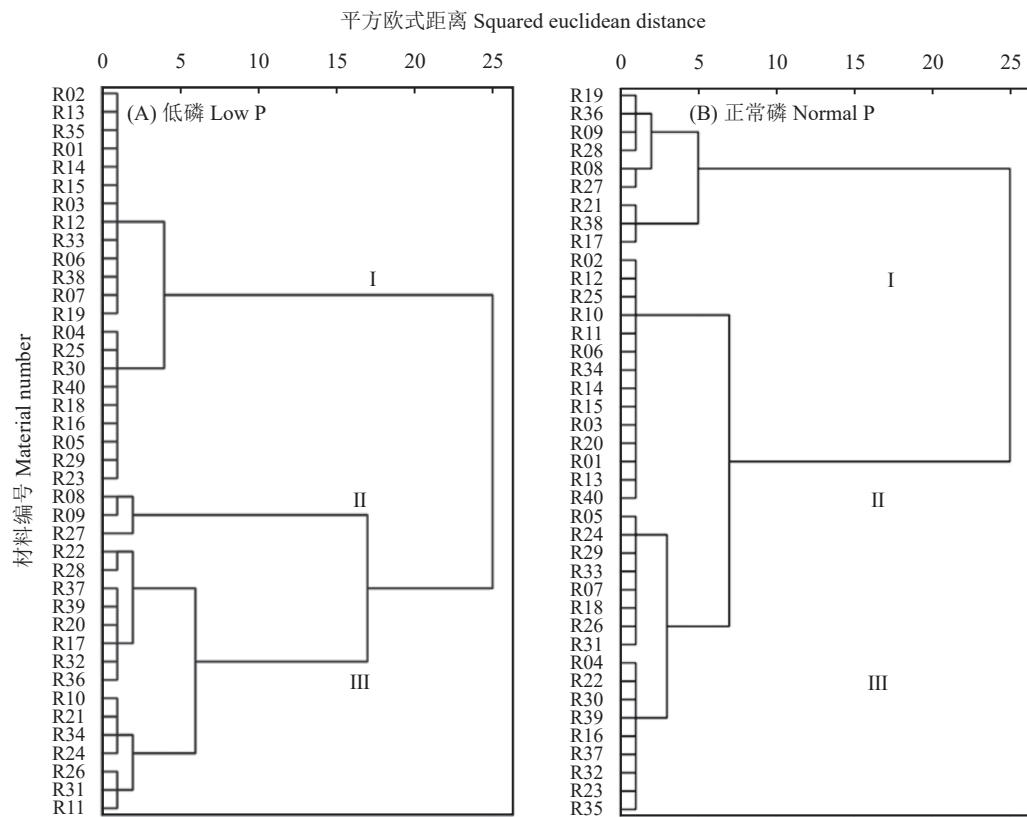


图 2 水稻材料地上部生物量聚类分析

Fig. 2 Cluster analysis of shoot biomass of different rice materials

高, C3 (R12) 和 IR58025 (R03) 磷吸收效率最低。

2.2.2 不同磷效率水稻材料生物量和磷积累量差异分析 低磷和正常磷条件下, 磷高效型水稻材料的磷吸收能力强于磷低效型水稻材料(表3)。低磷条件下, 3个磷高效型水稻材料中, R527 生物量和磷积累量分别为 0.83 g/plant 和 0.46 mg/plant, 均高于大穗 R 和大粒; 9个磷低效型水稻材料中, IR58025 的生物量和磷积累量均最低, 分别为 0.13 g/plant 和 0.08 mg/plant; 与正常磷相比, 低磷抑制了各水稻材料的生长, 而 R527 受低磷抑制程度相对最小。低磷条件下 R527 的生物量和磷积累量分别是 IR58025 的 6.38 和 5.75 倍。基于此, 选择磷高效水稻材料 R527 和磷低效水稻材料 IR58025 来进一步探究其根系形态结构特征与磷吸收的关系。

2.3 磷高效和低效水稻材料的生物量和磷积累量比较

与正常磷处理相比, 低磷培养液均抑制了两类磷效率水稻材料的生长; 两种磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 生长情况均优于磷低效水稻材料 IR58025 (图3)。与正常磷处理相比, 低磷条件下 R527 和 IR58025 地上部生物量分别降低了 12.98% 和 79.28%, 地下部生物量分别增加了 46.45% 和 20.45%, R527 地上部生长受低磷抑制程度更低

(图4)。低磷条件下, R527 地上部和地下部生物量分别是 IR58025 的 2.26 和 2.96 倍; 正常磷条件下, R527 地上部和地下部生物量分别是 IR58025 的 1.62 和 2.43 倍。低磷条件下, R527 地上部和地下部磷积累量分别是 IR58025 的 1.75 和 1.49 倍; 正常磷条件下, R527 地上部和地下部磷积累量分别是 IR58025 的 1.62 和 2.43 倍。两种磷条件下, R527 生物量和磷积累量均显著高于 IR58025。可见, R527 磷吸收能力更强。

2.4 磷高效和低效水稻材料根系形态特征

磷高效水稻材料 R527 的总根长和根表面积在低磷条件下高于正常磷条件, 增幅分别为 61.79% 和 38.12%, 而对磷低效水稻材料 IR58025 总根长、根表面积、根体积和平均根直径无显著促进作用(表4)。低磷条件下, R527 的总根长、根表面积、根体积和平均根直径均更大, 分别为 IR58025 的 2.62、2.87、3.22 和 1.18 倍。正常磷条件下, R527 的总根长、根表面积、根体积和平均根直径均更大, 分别为 IR58025 的 1.64、2.30、2.72 和 1.24 倍, R527 根系磷吸收能力更强。

2.5 磷高效和低效水稻材料不定根和侧根形态差异

磷高效水稻材料 R527 不定根长、侧根长和侧根

表3 低磷和正常磷条件下不同磷效率水稻材料生物量和磷积累量差异

Table 3 The differences in biomass and phosphorus accumulation of rice materials with different phosphorus uptake efficiencies under low phosphorus and normal phosphorus conditions

磷效率类型 P efficiency type	材料名称 Material name	低磷 Low P		正常磷 Normal P	
		生物量 (g/plant) Biomass	磷积累量 (mg/plant) P accumulation	生物量 (g/plant) Biomass	磷积累量 (mg/plant) P accumulation
磷高效型 High P efficiency	大穗 R Dasui R	0.72±0.04 b	0.36±0.02 c	1.13±0.02 b	6.93±0.18 b
	大粒 Dali	0.76±0.05 ab	0.41±0.01 b	1.28±0.03 a	8.13±0.27 a
	R527	0.83±0.06 a	0.46±0.03 a	1.12±0.02 b	6.99±0.33 b
磷低效型 Low P efficiency	IRBB5	0.16±0.00 de	0.10±0.00 efg	0.34±0.01 cde	1.78±0.07 de
	IRBB56	0.19±0.00 cde	0.11±0.01 defg	0.26±0.02 ef	1.68±0.13 e
	IR58025	0.13±0.01 e	0.08±0.01 g	0.35±0.06 cd	1.60±0.27 e
	红稻 Hongdao	0.21±0.01 cd	0.14±0.00 fde	0.36±0.01 c	2.34±0.02 cd
	C3	0.23±0.01 cde	0.13±0.01 def	0.26±0.03 def	1.48±0.13 e
	白香占 Baixiangzhan	0.19±0.02 cde	0.10±0.01 efg	0.40±0.03 c	2.33±0.26 cd
	金航丝苗 Jinhangsimiao	0.17±0.01 de	0.09±0.01 fg	0.35±0.04 cde	1.93±0.21 cde
	粤王丝苗 Yuewangsimiao	0.15±0.01 de	0.09±0.01 fg	0.35±0.04 cde	2.46±0.11 c
	丝香1号 Sixiang 1	0.27±0.00 c	0.14±0.01 d	0.25±0.01 f	1.80±0.08 de

注: 同列数据后不同小写字母表示不同水稻材料在0.05水平差异显著。

Note: Different lowercase letters after data in a column indicate significant difference among rice materials at 0.05 level.



图3 低磷和正常磷条件下两类磷效率水稻材料表型差异

Fig. 3 Phenotypic differences between the two rice materials with different phosphorus uptake efficiency under low phosphorus and normal phosphorus conditions

表面积在低磷条件下高于正常磷条件，增幅分别为60.44%、67.99%和186.67%，磷低效水稻材料IR58025不定根长、侧根长、不定根表面积在低磷和正常磷条件间无显著差异(表5)。低磷条件下，R527的不定根长、侧根长、不定根表面积和侧根表面积分别为IR58025的4.41、2.97、3.97和1.45倍。正常磷条件下，R527的不定根长、侧根长、不定根表面积和侧根表面积分别为IR58025的2.62、1.53、2.99和1.62倍。表明，低磷和正常磷条件下R527不定根和侧根发育优于IR58025。

2.6 磷高效和低效水稻材料根系解剖结构特征

磷高效水稻材料R527外皮层、皮层、内皮层和中柱占比在低磷和正常磷条件间无差异，磷低效水稻材料IR58025中柱占比在低磷条件下低于正常磷条件，降幅为43.73%(表6)。低磷条件下，R527的外皮层占比低于IR58025，皮层和中柱占比则高于IR58025。正常磷条件下，R527的外皮层和中柱占比低于IR58025，内皮层占比无显著差异，皮层占比高于IR58025。R527在低磷条件下外皮层占比更低，中柱占比更高，根系磷转运能力更强。

2.7 水稻磷吸收与根系发育的关系

低磷条件下，水稻的总根长、根表面积、平均根直径、不定根长、侧根长、不定根表面积和皮层占比与地上部生物量、地上部磷积累量、地下部生物量和地下部磷积累量显著正相关，根体积与地上部生物量、地下部生物量和地下部磷积累量显著正

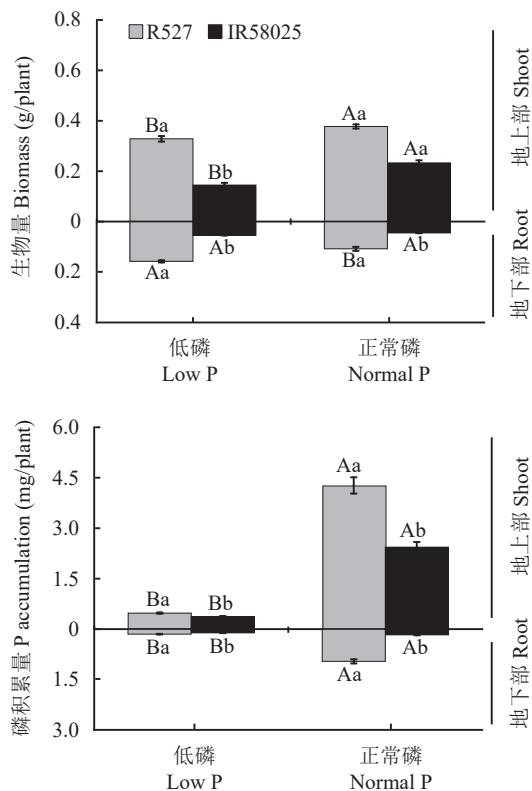


图4 低磷和正常磷条件下两类磷效率水稻材料生物量和磷积累量差异

Fig. 4 Differences in biomass and phosphorus accumulation between the two rice materials with different phosphorus uptake efficiency under low and normal phosphorus conditions

注：图中不同大写字母表示同一水稻材料的同一部位在不同磷处理间差异显著($P<0.05$)，不同小写字母表示同一磷处理的同一部位在不同水稻材料间差异显著($P<0.05$)。

Note: Different capital letters indicate significant difference between different phosphorus treatments for the same tissue of the same rice material ($P<0.05$), different lowercase letters indicate significant difference between different rice materials in the same tissue of the same phosphorus treatment ($P<0.05$).

相关，侧根表面积和中柱占比与地上部生物量、地上部磷积累量和地下部生物量显著正相关，外皮层和内皮层占比与地上部生物量、地上部磷积累量和地下部生物量显著负相关(图5)。

3 讨论

3.1 水稻磷高效吸收评价

筛选磷高效水稻材料是提高磷素利用效率的有效途径，可在一定程度上缓解磷矿资源紧缺和土壤磷盈余等问题^[16]。确定合理的评价指标是筛选磷高效水稻材料的首要工作。评价作物磷吸收能力的指标通常有生物量、磷含量和磷积累量等^[17-18]。生物量和

表 4 低磷和正常磷条件下两类磷效率水稻材料根系形态特征

Table 4 Root morphological characteristics of the two rice materials with different phosphorus uptake efficiency under low and normal phosphorus conditions

磷水平 P concentration	材料名称 Material name	总根长 (cm) Total root length	总根表面积 (cm ²) Root surface area	根体积 (cm ³) Root volume	平均根直径 (mm) Mean root diameter
低磷 Low P	R527	1445.95±59.42 Aa	138.69±2.56 Aa	2.38±0.30 Aa	0.33±0.00 Aa
	IR58025	551.82±3.50 Ab	48.38±2.29 Ab	0.74±0.04 Ab	0.28±0.01 Ab
正常磷 Normal P	R527	893.71±37.48 Ba	100.41±5.84 Ba	2.72±0.28 Aa	0.36±0.01 Aa
	IR58025	543.44±4.07 Ab	43.74±1.40 Ab	1.00±0.01 Ab	0.29±0.02 Ab

注: 同列数据后不同大写字母表示同一水稻材料不同磷处理间差异显著 ($P<0.05$), 不同小写字母表示同一磷处理不同水稻材料间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different capital letters after data in a column indicate significant difference between different phosphorus treatments for the same rice material ($P<0.05$), different lowercase letters after data in a column indicate significant difference between different rice materials in the same phosphorus treatment ($P<0.05$).

表 5 低磷和正常磷条件下两类磷效率水稻材料不定根和侧根形态差异

Table 5 Morphological differences in adventitious roots and lateral roots of the two rice materials with different phosphorus uptake efficiency under low and normal phosphorus conditions

磷水平 P concentration	材料名称 Material name	总根长 Root length (cm)		总根表面积 Root surface area (cm ²)	
		不定根 Adventitious root	侧根 Lateral root	不定根 Adventitious root	侧根 Lateral root
低磷 Low P	R527	389.31±16.25 Aa	670.52±43.40 Aa	68.69±1.54 Aa	55.07±4.33 Aa
	IR58025	88.28±2.38 Ab	226.05±35.95 Ab	17.31±2.63 Ab	38.05±0.29 Ab
正常磷 Normal P	R527	242.65±26.81 Ba	399.15±13.78 Ba	58.94±4.77 Aa	19.21±1.67 Ba
	IR58025	92.69±3.73 Ab	261.46±22.82 Ab	19.72±3.80 Ab	11.86±1.02 Bb

注: 同列数据后不同大写字母表示同一水稻材料的同一部位在不同磷处理间差异显著 ($P<0.05$), 不同小写字母表示同一磷处理的同一部位在不同水稻材料间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different capital letters after data in a column indicate significant difference between different phosphorus treatments for the same tissue of the same rice material ($P<0.05$), different lowercase letters after data in a column indicates significant difference between different rice materials in the same tissue of the same phosphorus treatment ($P<0.05$).

表 6 低磷和正常磷条件下两类磷效率水稻材料根系结构比较

Table 6 Comparison of root structures of the two rice materials under low and normal phosphorus conditions

磷水平 P concentration	材料名称 Material name	外皮层 (%) Epidermis	皮层 (%) Cortex	内皮层 (%) Endodermis	中柱 (%) Stele
低磷 Low P	R527	8.13±0.89 Ab	82.77±0.85 Aa	1.94±0.11 Aa	7.16±0.16 Aa
	IR58025	12.18±0.55 Aa	78.24±0.51 Ab	3.15±0.18 Aa	6.42±0.13 Bb
正常磷 Normal P	R527	7.44±0.31 Ab	82.36±0.20 Aa	2.46±0.22 Aa	7.75±0.12 Ab
	IR58025	11.58±0.54 Aa	73.85±0.49 Bb	3.16±0.52 Aa	11.41±0.12 Ba

注: 同列数据后不同大写字母表示同一水稻材料的同一部位在不同磷处理间差异显著 ($P<0.05$), 不同小写字母表示同一磷处理的同一部位在不同材料间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different capital letters after data in a column indicate significant difference between different phosphorus treatments for the same tissue of the same rice material ($P<0.05$), different lowercase letters after data in a column indicates significant difference between different rice materials in the same tissue of the same phosphorus treatment ($P<0.05$).

磷积累量能反映水稻的生长和磷吸收情况, 是简单高效的评价指标, 因此以生物量和磷积累量为评价指标, 能充分反映不同材料磷吸收能力的差异。确定适宜的采样时期是筛选磷高效水稻材料的重要保障。根据水稻的磷营养特性, 分蘖期是水稻磷营养

敏感期, 在此时期不同磷吸收效率水稻的生物量和磷积累量差异较大^[19]。此外, 在水稻筛选试验中, 大部分采用水培试验和大田试验^[20-22], 水培试验优势在于受环境影响较小, 能真实反映材料间的差异。因此, 本研究采用水培试验, 选择生物量与磷积累量

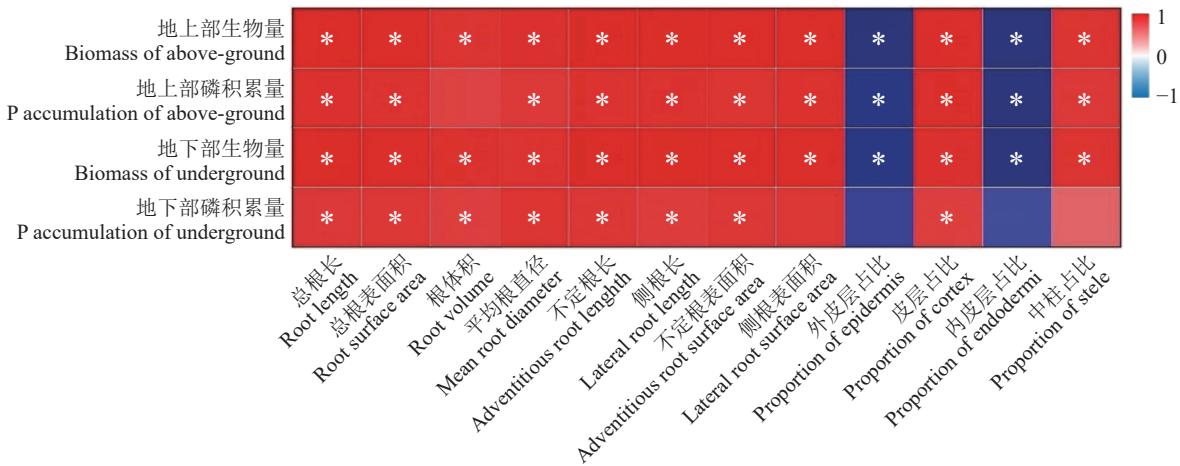


图 5 低磷条件下水稻生物量和磷积累量与根系形态结构指标的关系

Fig. 5 Relationship between shoot biomass, phosphorus accumulation and root morphological and structural indicators in rice

注: 红色代表正相关, 蓝色代表负相关, 颜色越深代表相关性越大, *表示 0.05 水平上显著。

Note: The red and blue color represent positive and negative correlation, respectively, and the darker the color, the greater the correlation, * means significant correlation ($P<0.05$).

作为评价指标, 在分蘖期进行筛选, 获得磷高效水稻材料 R527 和磷低效水稻材料 IR58025 (图 1, 图 2), 低磷和正常磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 生物量和磷积累量均高于磷低效水稻材料 IR58025 (表 3, 图 4), 本研究的筛选方法科学合理。

目前, 大部分研究筛选到的磷高效和低效水稻材料未区分吸收与利用特性间的差异^[23-24], 本研究立足于磷吸收差异, 分析不同材料从外界环境获取磷的能力, 针对性地筛选磷高效和低效水稻材料。此外, 为获得典型的磷高效水稻材料, 需要进行大量的筛选工作。本研究以前期大样本 (676 份水稻材料) 初筛获得的 40 份磷吸收差异显著的水稻材料为复筛材料, 从磷积累和生长的角度探讨不同水稻材料的磷吸收效率, 最终获取到典型的磷高效水稻材料 R527 (表 1, 表 2)。R527 被报道是一种抗病高产的恢复系亲本材料^[25], 本研究进一步发现其磷吸收效率优势也突出。

3.2 水稻根系形态与磷吸收的关系

根系是植物与外界环境直接接触的器官, 能灵敏的响应养分胁迫^[26]。根系形态是评价植物根系发育情况的重要指标, 通常植物通过改变根系形态以适应低磷^[27]。低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 总根长和根表面积较正常磷条件下均增加, 磷低效水稻材料 IR58025 根长和根表面积较正常磷条件下均无明显变化, 且磷高效水稻材料 R527 总根长和根表面积均高于磷低效水稻材料 IR58025 (表 4), 这与周卫丰等^[28]的研究结果一致, 更大的根长和根表面积使根

系与外界环境的接触面积更大, 植物获取养分的能力增强。侧根是植物根系统的重要组成部分, 在养分获取过程中发挥重要作用^[29], 侧根密度更大的水稻品种, 体内磷含量更高^[30]。低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 侧根长和侧根表面积较正常磷条件下均显著增加, 磷低效水稻材料 IR58025 侧根长和侧根表面积较正常磷条件下均无明显变化, 且磷高效水稻材料 R527 侧根长和侧根表面积均高于磷低效水稻材料 IR58025 (表 5), 磷高效水稻材料 R527 在低磷条件下通过促进侧根发育以适应低磷环境。水稻磷积累量与总根长、总根表面积和根体积显著正相关, 与平均根直径显著负相关^[31]。本研究中水稻磷积累量与总根长、总根表面积、根体积、侧根长和侧根面积显著正相关 (图 5), 更好的根系形态是 R527 高效吸收磷的重要原因。

3.3 水稻根系解剖结构与磷吸收的关系

植物根系对磷的吸收包括两个过程: 经皮层到达中柱木质部导管的横向运输和沿导管向地上部分的轴向运输^[32]。植物根系解剖结构 (即根内功能部位的形状和结构) 在磷吸收过程中起重要作用^[33]。低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 中柱占比高于磷低效水稻材料 IR58025 (表 6), 中柱占比表征着根系转运养分离子的能力, 中柱占比越大, 根系向地上部纵向运输养分的能力越强^[34-35]。低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 外皮层和内皮层占比低于磷低效水稻材料 IR58025 (表 6), 皮层占比代表了养分到达维管束运输部位的距离, 皮层占比越少, 养分横向运输

速度越快^[36]。更少的皮层占比、更高的中柱占比可以降低植物根系维持成本^[13]。水稻耐低磷基因型品种在低磷条件下中柱厚度增加、皮层厚度减少, 从而使磷素进入细胞的耗能降低, 是耐低磷基因型品种能适应低磷环境的重要原因^[10]。低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 中柱和内皮层占比较正常磷条件下均降低, 外皮层占比增加, 磷高效水稻材料 R527 养分运输转移能力更强, 是其磷高效吸收的原因之一。

4 结论

磷高效水稻材料 R527 的生长受低磷抑制程度小, 生物量和磷积累量均显著高于磷低效水稻材料 IR58025。低磷条件下, 磷高效水稻材料 R527 具有更长的总根长和更大的根表面积、根体积、不定根表面积、侧根表面积和皮层占比, 更低的外皮层和内皮层占比是其磷高效吸收的重要原因。

参 考 文 献:

- [1] Sun Y, Jain A, Xue Y, et al. *OsSQD1* at the crossroads of phosphate and sulfur metabolism affects plant morphology and lipid composition in response to phosphate deprivation[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2020, 43(7): 1669–1690.
- [2] 吕真真, 刘秀梅, 侯红乾, 等. 长期不同施肥对红壤性水稻土磷素及水稻磷营养的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2019, 25(8): 1316–1324.
- Lü Z Z, Liu X M, Hou H Q, et al. Effects of long-term fertilizations on soil phosphorus and its supply to rice in red paddy soil[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2019, 25(8): 1316–1324.
- [3] Dissanayaka D, Plaxton W C, Lambers H, et al. Molecular mechanisms underpinning phosphorus-use efficiency in rice[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2018, 41(7): 1483–1496.
- [4] Oo A Z, Tsujimoto Y, Rakotoarisoa M, et al. P-dipping of rice seedlings increases applied P use efficiency in high P-fixing soils[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 324–334.
- [5] Johnston A E, Poulton P R, Fixen P E, et al. Phosphorus: Its efficient use in agriculture[J]. *Advances in Agronomy*, 2014, 123: 177–228.
- [6] Asako M, Takuya F, Phanchita V, von Wirén N. The role of root size versus root efficiency in phosphorus acquisition in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 10(4): 1179–1189.
- [7] Gruber B D, Giehl R F, Friedel S, et al. Plasticity of the *Arabidopsis* root system under nutrient deficiencies[J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(1): 161–179.
- [8] 郭童鑫, 姚晓华, 吴昆仑, 姚有华. 青稞和豌豆根系形态和养分效率对种植模式和施肥水平的响应[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29(6): 1048–1059.
- Guo T X, Yao X H, Wu K L, Yao Y H. Root morphology and nutrient efficiency of Tibetan barley and peas in response to planting patterns and fertilization levels[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2023, 29(6): 1048–1059.
- [9] Soumya P R, Sharma S, Meena M K, Pandey R. Response of diverse bread wheat genotypes in terms of root architectural traits at seedling stage in response to low phosphorus stress[J]. *Plant Physiology Reports*, 2020, 26: 152–161.
- [10] De Bauw P, Vandamme E, Lupembe A, et al. Anatomical root responses of rice to combined phosphorus and water stress-relations to tolerance and breeding opportunities[J]. *Functional Plant Biology*, 2019, 46(2): 1009–1022.
- [11] Mendes F F, Guimaraes L J M, Souza J C, et al. Genetic architecture of phosphorus use efficiency in tropical maize cultivated in a low-P soil[J]. *Crop Science*, 2015, 54(4): 1530.
- [12] 王平, 周青平, 王沛. 植物内皮层的分化及其屏障功能研究进展[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(4): 752–762.
- Wang P, Zhou Q P, Wang P, et al. Research progress on differentiation and barrier function of endodermis of plant[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(4): 752–762.
- [13] Vejchasarn P, Lynch J P, Brown K M. Genetic variability in phosphorus responses of rice root phenotypes[J]. *Rice*, 2016, 9: 29.
- [14] Fernandez M C, Rubio G. Root morphological traits related to phosphorus-uptake efficiency of soybean, sunflower, and maize[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2015, 178(5): 807–815.
- [15] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- Lu R K. Analytical methods of soil and agricultural chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000.
- [16] 杨振兴, 周怀平, 解文艳, 刘志平. 长期施肥褐土不同磷组分对磷素盈余的响应[J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(5): 924–933.
- Yang Z X, Zhou H P, Xie W Y, Liu Z P. Response of phosphorus components to phosphate surplus in cinnamon soil under long-term fertilization[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(5): 924–933.
- [17] 龚丝雨, 梁喜欢, 钟思荣, 等. 苗期耐低磷烟草基因型筛选及其磷效率[J]. *植物营养与肥料学报*, 2019, 25(4): 661–670.
- Gong S Y, Liang X H, Zhong S R, et al. Screening of tobacco genotypes tolerant to low-phosphorus and their phosphorus efficiency at tobacco seedling stage[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2019, 25(4): 661–670.
- [18] Verbeeck M, Houben E, De Bauw P, et al. Root biomass explains genotypic differences in phosphorus uptake of rainfed rice subjected to water and phosphorus stresses[J]. *Plant and Soil*, 2023, 486(1/2): 253–271.
- [19] 郭再华, 贺立源, 黄魏, 徐才国. 耐低磷水稻筛选与鉴定[J]. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12(5): 642–648.
- Guo Z H, He L Y, Huang W, Xu C G. Screening of rice for tolerance to low phosphorus stress[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2006, 12(5): 642–648.
- [20] 乔胜锋, 邓亚萍, 瞿寒冰, 等. 不同籼稻品种对低磷响应的差异及其农艺生理性状[J]. *中国水稻科学*, 2021, 35(4): 396–406.
- Qiao S F, Deng Y P, Qu H B, et al. Differences in response to low phosphorus stress among indica rice varieties and their agronomic and physiological characteristics[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2021, 35(4): 396–406.

- [21] 李莉, 张锡洲, 李廷轩, 等. 不同产量类型水稻基因型干物质积累与磷素吸收利用[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(3): 588–597.
Li L, Zhang X Z, Li T X, et al. Genotype differences in dry matter accumulation and phosphorus absorption and use efficiency in rice[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2014, 20(3): 588–597.
- [22] 韩胜芳. 水稻磷素吸收的生理和分子基础研究[D]. 河北保定: 河北农业大学博士学位论文, 2009.
Han S F. The physiological mechanism and molecular biology of phosphorus acquisition in rice (*Oryza sativa* L.)[D]. Baoding, Hebei: PhD Dissertation of Hebei Agricultural University, 2009.
- [23] 孟凡梅, 陈莫军, 朴日花, 等. 水稻耐盐碱与耐低磷分子聚合育种研究[J]. 东北农业科学, 2022, 47(3): 5–8, 25.
Meng F M, Chen M J, Piao R H, et al. Pyramiding molecular breeding on tolerance to phosphorus deficiency and saline-alkaline in rice[J]. *Journal of Northeast Agricultural Sciences*, 2022, 47(3): 5–8, 25.
- [24] 张俊国, 张三元, 杨春刚, 等. 水稻磷高效品种资源筛选的初步研究[J]. 吉林农业科学, 2010, 35(6): 25–29.
Zhang J G, Zhang S Y, Yang C G, et al. Preliminary studies on selection of high-phosphorus-utilization rice variety resources[J]. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2010, 35(6): 25–29.
- [25] 王平荣. 高配合力优良恢复系“蜀恢527”在四川农业大学育成[J]. 中国稻米, 2001, (5): 25.
Wang P R. Shuhui 527, a high-compounding and excellent restoration line was bred in Sichuan Agricultural University[J]. *China Rice*, 2001, (5): 25.
- [26] Waddell H A, Simpson R J, Ryan M H, et al. Root morphology and its contribution to a large root system for phosphorus uptake by *Rytidosperma* species (wallaby grass)[J]. *Plant and Soil*, 2017, 412: 7–19.
- [27] 陈波浪, 罗佳, 蒋平安. 不同磷水平对棉花内源激素的影响[J]. 西南农业学报, 2016, 29(8): 1839–1843.
Chen B L, Luo J, Jiang P A. Effects of different phosphorus concentration on endogenous hormones of cotton[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2016, 29(8): 1839–1843.
- [28] 周卫丰, 史春阳, 葛永胜, 等. 水稻耐低磷根系形态重塑基因挖掘及功能分析[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2022, 43(3): 1–11.
Zhou W F, Shi C Y, Ge Y S, et al. Gene mining and functional analysis of root morphological remodeling tolerant to low phosphorus in rice[J]. *Journal of Yangzhou University (Agriculture and Life Sciences Edition)*, 2022, 43(3): 1–11.
- [29] 李涛, 曹翠玲, 田霄鸿, 胡景江. 低磷胁迫下熊猫豆侧根增多的生理机制研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(4): 926–933.
Li T, Cao C L, Tian X H, Hu J J. Physiological mechanism of increasing lateral roots of *Phaseolus coccineus* L. under P deficiency [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2013, 19(4): 926–933.
- [30] 李锋, 潘晓华, 刘水英, 等. 低磷胁迫对不同水稻品种根系形态和养分吸收的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(5): 438–442.
Li F, Pan X H, Liu S Y, et al. Effect of phosphorus deficiency stress on root morphology and nutrient absorption of rice cultivars[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(5): 438–442.
- [31] 陈晨, 龚海青, 金梦灿, 郜红建. 不同供氮形态下水稻苗期磷吸收累积与根系形态的关系[J]. 中国水稻科学, 2019, 33(2): 167–175.
Chen C, Gong H Q, Jin M C, Gao H J. Correlation between root morphology and accumulation of phosphorus in rice seedlings under different N forms[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2019, 33(2): 167–175.
- [32] Niones J M, Inukai Y, Surata R R, Yamauchi A. QTL associated with lateral root plasticity in response to soil moisture fluctuation stress in rice[J]. *Plant and Soil*, 2015, 391: 63–75.
- [33] 王鹏飞, 潘新雅, 卫先伟, 王智. 低磷胁迫下紫花苜蓿根系解剖结构对磷吸收效率的影响[J]. 草业科学, 2023, 40(7): 1810–1822.
Wang P F, Pan X Y, Wei X W, Wang Z. Effects of root anatomical characteristics on phosphorus uptake efficiency under phosphorus deficiency in alfalfa[J]. *Pratacultural Science*, 2023, 40(7): 1810–1822.
- [34] Xu C M, Chen L P, Chen S, et al. Effects of rhizosphere oxygen concentration on root physiological characteristics and anatomical structure at the tillering stage of rice[J]. *Annals of Applied Biology*, 2020, 177(1): 61–73.
- [35] Surata R R, Kano-Nakata M, Niones J M, et al. Root plasticity for maintenance of productivity under abiotic stressed soil environments in rice: Progress and prospects[J]. *Field Crops Research*, 2016, 220: 57–66.
- [36] Guo D L, Xia M X, Wei X, et al. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species[J]. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 673–683.