

不同供磷水平对旱作条件下水稻生长、根系形态和养分吸收的影响^①

郑丽^{1,2}, 樊剑波¹, 何园球^{1*}, 郑学博^{1,2}, 许小伟^{1,2}

(1 中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008; 2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 通过盆栽试验, 比较分析了磷素对旱作条件下不同水稻品种苗期生长、根系形态及磷素吸收利用效率的影响。结果表明, 施用磷肥促进水稻地上部和根系的生长, 低磷胁迫显著增大了植物的根冠比, 且品种间差异明显, 丛矮 2 在低磷水平和高磷水平下的根冠比比值为 1.982, 而黄华占相应的比值为 1.096; 随供磷浓度的增加, 水稻植株含磷量增加而磷素生理利用率降低, 在 3 种磷水平下, 3345 的磷素吸收效率均高于其他 4 个品种, 磷素生理利用率却低于其他 4 个品种。根系形态参数与磷素吸收、利用效率的相关性分析表明: 根系总长对水稻植株吸磷量影响最大。总之, 适当地施用磷肥能更好地协调根系与地上部的关系, 促进根系的生长和根系对磷素的吸收。

关键词: 旱作; 水稻; 生物量; 根系形态; 磷素吸收; 磷素生理利用效率

中图分类号: S158.3

江西省属典型的南方丘陵区, 全省有 80% 的县属于常旱区和易旱区, 季节性干旱频发, 严重阻碍水稻生产, 影响该区粮食安全。而水稻旱作整个生育期需水量仅为水种条件下的 1/4, 对水源不足的高地易旱地区发展水稻生产具有重要意义。旱作水稻栽培在我国的历史悠久, 20 世纪 90 年代初, 由于种种原因旱作水稻面积急剧缩减; 90 年代中后期, 由于水资源供应不足, 旱作水稻面积又有所回升; 最近几年, 随着水资源短缺的日益严峻, 发展旱作水稻生产已是迫在眉睫^[1]。

陆地生态系统中, 磷素的缺乏是限制植物生长的主要因素之一。全世界 13.9 亿 hm^2 的耕地中约有 43% 的土地缺磷^[2], 我国 1.07 亿 hm^2 农田中大约就有 2/3 严重缺磷^[3-4]。传统淹水种植水稻, 由于淹水后原有闭蓄态磷其有效性大大提高, 因此其磷素营养不成为突出问题, 但水稻旱作后其土壤磷素的有效性大大降低, 土壤有效磷的供应不足往往成为限制旱作水稻产量的重要因子之一^[5]。磷在土壤中的移动主要依靠扩散作用进行, 移动性差^[6], 所以, 植物对土壤中有效磷的吸收主要依靠根系吸收其周围所接触到的土壤有效磷^[7]。

不同根系的形态学特征, 一般用根的生物学干重、数量、根长、根表面积、根分枝数、根毛的数量

和长度等参数来量化。根系形态在土壤中的生长具有可塑性, 且随外界条件的变化而变化^[8-9]。根系形态特征与植物利用土壤养分的效率密切相关^[10-11]。一般来讲, 如果植物根系在土壤中有效磷含量较高的区域分布越多, 根系接触到的土壤体积越大, 越有利于根系对土壤中磷素养分的吸收^[7]。

已有研究表明, 低磷胁迫对水稻苗期侧根的生长及养分的吸收产生很大的影响^[12]。有关磷素对水稻根系形态影响的研究国内外已有一些报道^[12-14], 但两者之间的关系并无一致的结论, 而磷素对旱作水稻根系及磷素吸收利用影响方面的研究更鲜有报道。本文以江西红壤地区的常规水稻品种为材料, 通过对不同水稻品种生长、根系形态以及磷素吸收利用效率差异的研究, 了解水稻根系在磷素利用方面的作用, 为更有效地利用有限的磷肥资源以及磷高效旱作水稻品种的选种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

盆栽试验于中国科学院南京土壤研究所温室进行, 试验土壤采自中国科学院红壤生态试验站。供试土壤的基本理化性质如表 1 所示。

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目(31201690)资助。

* 通讯作者(yqhe@issas.ac.cn)

作者简介: 郑丽(1989—), 女, 江苏南通人, 硕士研究生, 主要从事植物根系形态与磷素关系研究。E-mail: lzhen@issas.ac.cn

表 1 供试红壤水稻土表层(0~15 cm)土壤基本性状
Table 1 Basic properties of tested surface-layer red paddy soil

土壤样品	pH	有机质 (g/kg)	全氮 (g/kg)	全磷 (g/kg)	全钾 (g/kg)	速效磷 (mg/kg)
红壤性水稻土	5.15	20.10	0.972	0.58	1.05	6.20

试验水稻品种选用 5 种不同基因型常规水稻：黄华占、3345、8386、丛矮 2、3398(由江西农科院提供)。

表 2 供试水稻品种的基本特性
Table 2 Characteristics of tested rice cultivars in experiments

品种	产地	生育期 (d)	株高 (cm)
黄华占	中国	123	106
3345	中国	120	111
8386	中国	120	102
丛矮 2	中国	115	114
3398	中国	124	107

1.2 培养试验

水稻种子经 10% 的 H_2O_2 消毒 20 min, 用蒸馏水充分洗净后, 将种子浸泡在无菌水中 24 h, 然后在铺有纱布的培养皿上催芽。待种子露白后播于用铁网隔成上下两层的塑料烧杯中, 室温下暗处培养至二叶一心期, 挑选长势均匀的幼苗, 移栽到盆钵中栽培, 每盆播种 2 株。移苗成活后盆栽土保持 80% 的田间含水量, 每天早晚浇水, 并称重, 保持盆钵的重量在 2 kg, 并更换盆钵位置, 以模拟田间旱作条件。设置 3 个磷水平, 分别为 0 g/kg(P_0)、0.015 g/kg($P_{0.015}$)、0.03 g/kg($P_{0.03}$), 磷源为磷酸二氢钾, 移栽前按 N 0.20 g/kg, K_2O 0.08 g/kg 土施肥料, 以尿素补足氮, 以氯化钾补

足钾, 每个处理设 3 个重复, 培养 30 天后取样进行各项指标的测定。

1.3 分析测定

生物量的测定: 样品收获后, 将地上部和根系剪断分开, 用去离子水清洗 3 遍, 然后在 105℃ 下杀青 30 min 后, 70℃ ~ 80℃ 烘干至恒重并分别称重, 即为生物量。

根系形态指标: 采用根系扫描仪 WinRHIZO 分别对根系总长、根系直径、根表面积、根体积、根尖数、分根数等进行扫描分析。

植株含磷量: 植株全磷量的测定采用 H_2O_2 - H_2SO_4 消煮, 钼锑抗比色法测定。其中磷吸收效率用植株全株(地上部和根系)磷积累量表示; 磷素生理利用效率用全株(地上部和根系)干重与全株磷积累量比值表示^[15]。

分析数据用 Excel 2003、SPSS 16.0 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同磷素水平对旱作条件下水稻苗期生长的影响

磷素施用对不同水稻品种苗期生长影响明显。从表 3 可以看出, 随着供磷水平的提高, 5 个品种地上

表 3 磷素处理对水稻幼苗地上部和根系干物质积累的影响
Table 3 Effects of phosphorus treatments on biomass of shoot and root of rice cultivars

处理	品种	地上部干重(g)	根干重(g)	根冠比
P_0	黄华占	0.299 Cc	0.210 Bc	0.702 Aa
	3345	0.491 Ab	0.346 Aa	0.706 Aa
	8386	0.342 BCb	0.242 Bb	0.724 Aa
	丛矮 2	0.448 ABb	0.353 Aa	0.787 Aa
	3398	0.446 ABa	0.331 Aa	0.752 Aa
$P_{0.015}$	黄华占	0.363 Cb	0.252 Cb	0.696 Ab
	3345	0.514 Ab	0.324 ABa	0.631 Aa
	8386	0.458 Bb	0.278 BCb	0.608 Ab
	丛矮 2	0.504 Ab	0.293 BCb	0.581 Ab
	3398	0.514 Aa	0.356 Aa	0.693 Ab
$P_{0.03}$	黄华占	0.413 Ba	0.264 Ba	0.640 Ab
	3345	0.822 Aa	0.322 Ba	0.394 Bb
	8386	0.720 Aa	0.410 Aa	0.600 Ab
	丛矮 2	0.828 Aa	0.326 Ba	0.397 Bc
	3398	0.589 ABa	0.307 Ba	0.522 ABb

注: 表中数据大写字母不同表示同一磷素处理不同水稻品种间差异达到 $P < 0.05$ 显著水平; 小写字母不同表示同一水稻品种不同磷素处理间差异达到 $P < 0.05$ 显著水平, 下表同。

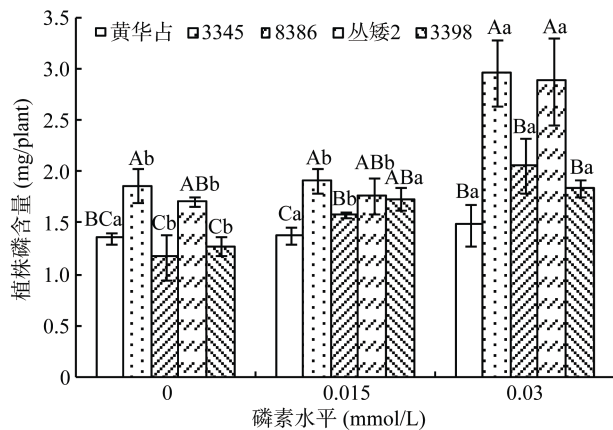
干重均呈增加趋势,根干重对磷素的响应度不同,黄华占和 8386 的根干重随供磷水平的提高而增加,而 3345 和丛矮 2 两个品种的根干重在不施磷时最大。随着供磷水平的提高,各品种的根冠比均呈下降的趋势,但变化幅度有显著差异,丛矮 2 根冠比的变化幅度最大,其在低磷水平和高磷水平下的根冠比比值为 1.982,而黄华占根冠比的变化幅度最小,相应的比值为 1.096。

相同供磷水平下各水稻品种生长也有很大差异。3 个不同磷水平下,品种 3345 的地上干重均大于其他 4 个品种,黄华占的地上干重均小于其他 4 个品种。品种 3345 与黄华占在 3 个磷素水平下均存在显著差异。品种间根干重差异性没有地上部明显。 P_0 和 $P_{0.015}$ 条件下,5 个品种间的根冠比不存在显著差异, $P_{0.03}$ 条件下,3345 和丛矮 2 的根冠比与其他 3 个品种存在显著差异,明显小于其他 3 个品种。

2.2 不同磷素水平对旱作水稻磷素吸收和利用效率的影响

图 1 显示,水稻植株含磷量随着供磷水平的提高而增加,说明增加磷肥的施用,能提高水稻植株对磷的吸收量。3 个磷素水平下,黄华占的植株含磷量不存在显著差异,其他 4 个品种的植株含磷量在 $P_{0.03}$ 和 P_0 时均存在显著差异。

相同供磷水平下各水稻品种的植株含磷量也有很大差异。在 P_0 条件下,3345 的植株含磷量与黄华占、8386 和 3398 均存在显著差异,3345 的含磷量明显高于这 3 个品种; $P_{0.015}$ 条件下,黄华占、3345、8386 的植株含磷量存在显著差异; $P_{0.03}$ 条件下,5 个品种的植株含磷量比较为 3345 > 丛矮 2 > 8386 >



(图中大写字母不同表示同一磷素处理不同水稻品种间差异达 $P < 0.05$ 显著水平,小写字母不同表示同一水稻品种不同磷素处理间差异达 $P < 0.05$ 显著水平,下图同)

图 1 磷素处理对旱作水稻植株磷含量的影响

Fig. 1 Effects of phosphorus treatments on phosphorus contents in rice plants

3398 > 黄华占。

由图 2 可以看出,磷素施用对不同水稻品种苗期磷素生理利用效率影响明显。各品种磷素生理利用效率均随磷水平的提高而降低,3 个磷素水平下,品种黄华占和丛矮 2 的磷素生理利用效率没有显著差异,其他 3 个品种的磷素生理利用效率存在差异。

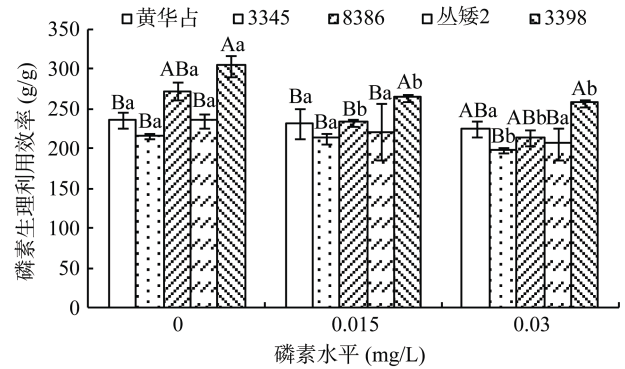


图 2 磷素处理对旱作水稻植株磷素生理利用效率的影响
Fig. 2 Effects of phosphorus treatments on physiological phosphorus use efficiencies in rice

相同供磷水平下各水稻品种的磷素生理利用效率也有很大差异。3 个磷素水平下,3398 的磷素生理利用效率均是最高,3345 的磷素生理利用效率均为最低。

2.3 不同磷素水平对旱作条件下水稻根系特征的影响

采用根系扫描仪 WinRHIZO 测得各品种的根系形态特征,从表 4 可以看出,磷素施用对不同水稻品种苗期根系形态影响明显。随着供磷水平的提高,黄华占、3345、8386、丛矮 2 的根系总长、根直径均呈增加趋势,根表面积和根体积没有一致的规律。3398 的根系总长、根表面积、根系直径、根体积在 $P_{0.015}$ 时达到最大,在 P_0 时最小。

相同供磷水平下各水稻品种根系形态也有很大差异,其中根系总长、根表面积、根体积差异显著,根系直径只在 $P_{0.03}$ 条件下稍有差异。 P_0 条件下,5 个品种的根表面积和根体积差异最显著,8386 的根表面积和根体积均小于其他 4 个品种。 $P_{0.015}$ 条件下,黄华占的根系总长、根表面积、根体积均与其他 4 个品种存在显著差异,均小于其他 4 个品种;而 3398 的根系各指标均优于其他 4 个品种。 $P_{0.03}$ 条件下,丛矮 2 的根系总长、根表面积优于其他 4 个品种;8386 的根系直径,根体积优于其他 4 个品种。

2.4 根系形态参数与磷素吸收、利用效率的相关性分析

图 3 显示,水稻苗期的植株吸磷量与根系总长、根表面积、根体积呈显著的正相关关系;与之相比,

表 4 磷素处理对水稻幼苗根系形态的影响
Table 4 Effects of phosphorus treatments on root morphology of rice cultivars

处理	品种	根系总长(cm)	根表面积(cm ²)	根系直径(mm)	根体积(cm ³)
P ₀	黄华占	298.259 Bb	223.752 Ba	2.061 Ab	11.541 BCb
	3345	368.090 Ac	223.221 Bb	2.019 Aa	13.104 ABa
	8386	295.023 Bb	152.924 Cc	2.300 Ab	8.705 Cb
	丛矮 2	379.134 Ab	284.302 Ab	2.165 Aa	15.364 Aa
	3398	340.198 ABb	275.158 Ab	2.114 Aa	12.831 ABb
P _{0.015}	黄华占	294.139 Cb	152.210 Db	2.111 Ab	9.782 Cb
	3345	383.021 Bb	282.243 BCa	2.232 Aa	14.293 Ba
	8386	355.805 Bb	306.328 Ba	2.439 Ab	18.016 Aa
	丛矮 2	392.374 ABb	271.142 Cb	2.290 Aa	13.843 Ba
	3398	442.553 Aa	348.905 Aa	2.360 Aa	19.254 Aa
P _{0.03}	黄华占	364.755 Ca	248.555 Ca	2.379 Ba	14.169 Ba
	3345	407.082 ABa	270.230 BCa	2.291 Ba	14.397 Ba
	8386	381.954 BCa	277.230 Bb	3.396 Aa	21.442 Aa
	丛矮 2	424.915 Aa	384.322 Aa	2.216 Ba	15.237 Ba
	3398	360.155 Cb	252.892 Cb	2.243 Ba	14.199 Bb

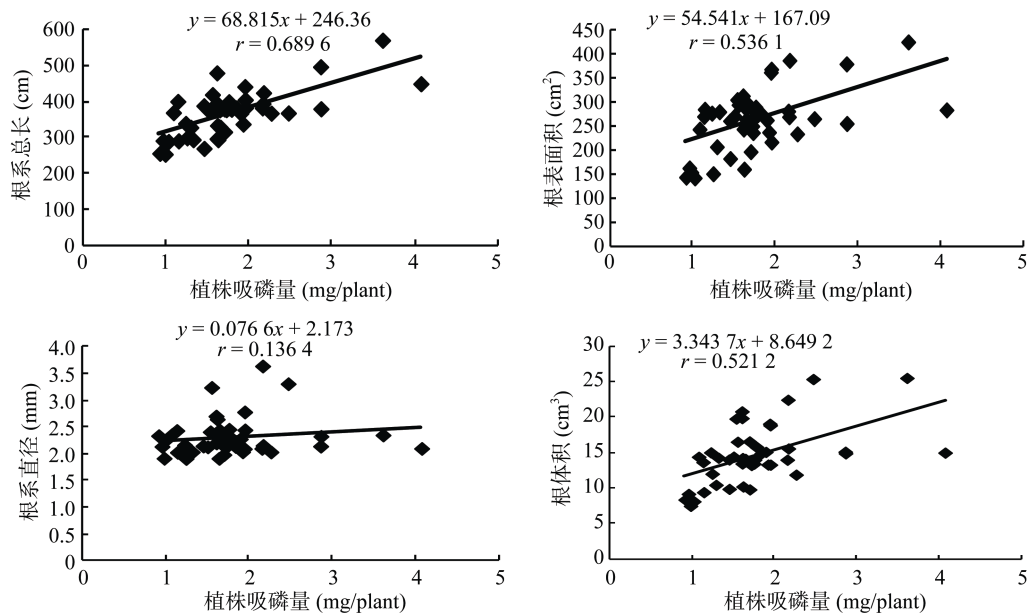


图 3 水稻植株吸磷量与根系形态参数的关系

Fig. 3 Correlation between rice phosphorus content and parameters of root morphology

植株吸磷量与根系直径的线性相关性不明显。尤其是根系总长与植株吸磷量的相关性达到 0.689 6，而根系总长是衡量根系大小的重要指标，说明总根长可能是磷素吸收的主要限制因子。

图 4 显示，水稻磷素生理利用效率与水稻的根系总长、根表面积、根系直径、根体积均呈不显著的负相关性，说明水稻对磷素的生理利用效率与根系的形态和大小关系不大。根系是水稻吸收水分和养分的器官，同时也是水稻进行地上部物质和地下部物质交换的重要器官，其形态对水稻磷素生理利用效率会产生一定的影

响。但是水稻对磷素的利用更多的是关乎到其自身生理生化方面，所以与根系形态的相关性不显著。

3 讨论

3.1 供磷水平对旱作条件下水稻磷素吸收的影响

植物对磷的需求调节其对磷的吸收。磷的需求就是植物从土壤或介质中吸收磷，用于满足植物生长所需求的磷量。选育水稻品种进而提高其磷素吸收利用效率是水稻种植的一个重要目标，也是提高养分有效性的重要的生物学途径。研究在不同供磷

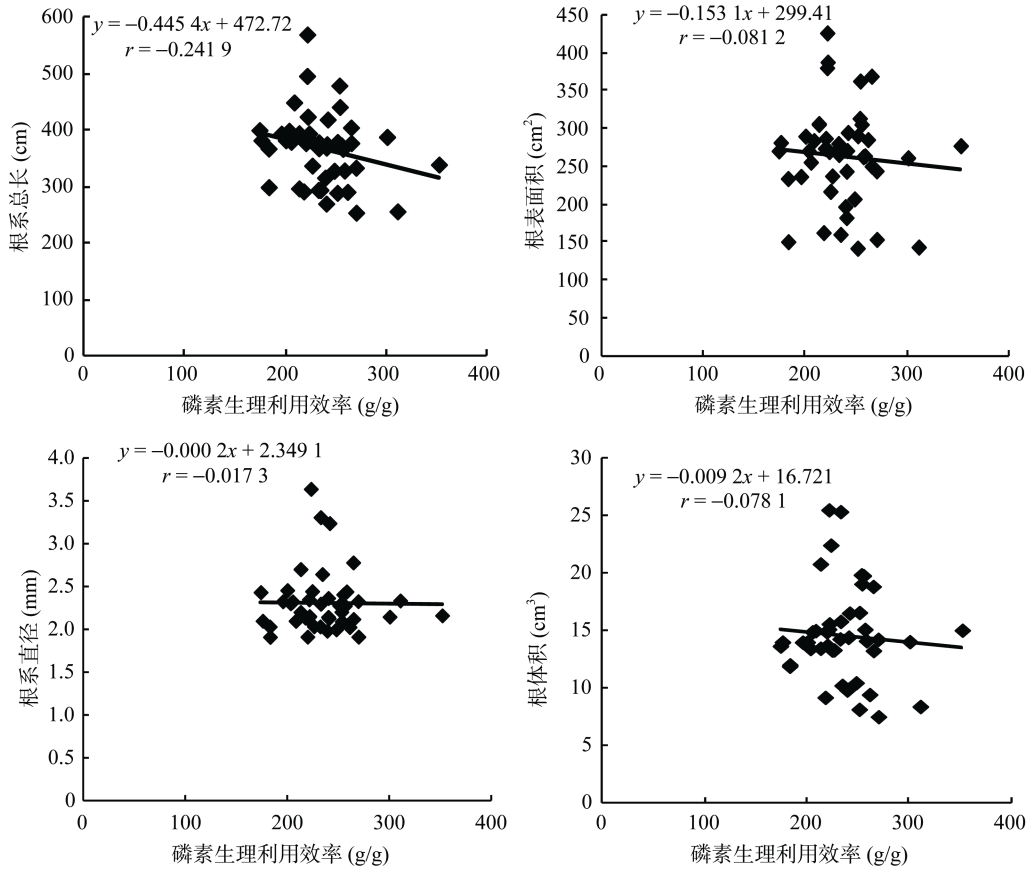


图 4 水稻磷素生理利用效率与根系形态参数的关系

Fig. 4 Correlation between physiological phosphorus use efficiency and parameters of root morphology

水平下不同水稻品种对磷素吸收利用的差别,对提高水稻磷素吸收利用效率有重要的作用。大量研究表明,不同水稻基因型在磷吸收和利用方面存在显著差异^[16-18]。

李永夫等^[4]通过田间试验研究了不同供磷水平对 8 个水稻品种磷素吸收利用和稻谷产量的影响。研究表明,两种供磷水平下,水稻的稻谷产量、磷利用效率和各生育期地上部磷积累都存在显著的基因型差异。在本试验条件下,供试的 5 个水稻品种在不同供磷水平下对磷的响应度差异明显,其中 3345 和丛矮 2 随着供磷水平的增加其植株含磷量增幅明显,表明它们对磷的响应度高;黄华占、8386 和 3398 这 3 个水稻品种随着供磷水平的增加其植株含磷量增幅较小,表明它们对磷的响应度低,说明供磷水平对不同基因型水稻磷素吸收的影响差异显著。3 个不同磷水平下,黄华占、8386 和 3398 这 3 个品种的植株含磷量小于品种 3345 和丛矮 2,但其磷素生理利用效率明显高于品种 3345 和丛矮 2,说明不同基因型水稻磷素吸收利用效率间没有正相关性。

3.2 根系形态参数与磷素吸收的关系

根系是磷素吸收的唯一途径,所以根系的大小和

分布决定吸磷量^[19],同时也是造成水稻磷素吸收利用效率不同的重要原因。Bonser 等^[10]经过一系列试验指出低磷能改变基根的向地性,根的生长具有一定的可塑性。另外,李海波等^[12]研究表明缺磷促使水稻的根系发育增强,诱导侧根的发生发育,加强对磷的吸收。已有研究报道,根表面积^[20]、根系总长^[21]与磷吸收量呈正相关。本试验通过水稻植株吸磷量与根系形态的相关性分析,表明根系总长对植株吸磷量影响最大。在了解水稻根系在磷素利用方面的作用时,根系总长能够作为一项重要参考指标,其次是根表面积和根体积。因此,通过栽培措施和遗传育种等改良手段塑造良好的根系构型,是提高水稻对磷素的吸收效率的可能调控途径。

前人的研究表明水稻磷效率的高低是由基因型对磷的吸收效率、运输效率及利用效率综合作用的结果^[22],水稻磷效率的利用效率与根系形态、根系生理、植株生理有着密切的相互关系。水稻磷素生理利用率与根系形态呈不显著相关,说明磷素生理利用率与根系的关系不大,与水稻的生理生化关系更为密切,关于这 5 个品种的水稻磷素利用效率与其生理生化方面的研究还需要进一步研究。

参考文献：

- [1] 瞿华香, 张玉焯, 屠乃美, 曾翔, 张岳平, 谢洪科. 旱作水稻研究现状与展望[J]. 中国农业科技导报, 2008, 10(2): 34-42
- [2] 刘建中, 李振声, 李继云. 利用植物自身潜力提高土壤中磷的生物有效性[J]. 生态农业研究, 1994, 2(1): 16-23
- [3] 李继云, 李振声. 有效利用土壤营养元素的作物育种新技术研究[J]. 中国科学(B 辑), 1995, 25(1): 41-48
- [4] 李永夫. 水稻适应低磷胁迫的营养生理机理研究[D]. 浙江: 浙江大学, 2006
- [5] 何园球, 沈其荣, 王兴祥, 李志明. 不同水分和施磷量对旱作水稻耗水量和水分利用率的影响[J]. 土壤学报, 2003, 40(6): 901-907
- [6] Barber SA. Soil Nutrient Bioavailability, A Mechanistic Approach, 2nd[M]. New York: John Wiley & Sons, 1995: 414-418
- [7] 严小龙, 廖红, 戈振扬, 罗锡文. 植物根构型特性与磷吸收效率[J]. 植物学通报, 2000, 1(6): 511-519
- [8] 廖红, 严小龙. 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异[J]. 植物学报, 2000, 4(2): 158-163
- [9] Kelly JM, Scarbrough JD, Mays PA. Hardwood seedling root and nutrient parameters for a model of nutrient uptake[J]. J. Environ. Qual., 2001, 30: 427-439
- [10] Bonser A, Lynch P, Snapp S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*[J]. New phytol., 1996, 132: 281-288
- [11] 赵华, 徐芳森, 石磊, 王运华. 植物根系形态对低磷胁迫应答的研究进展[J]. 植物学通报, 2006, 23(4): 409-417
- [12] 李海波, 夏铭, 吴平. 低磷胁迫对水稻苗期侧根生长季养分吸收的影响[J]. 植物学报, 2001, 43(11): 1154-1160
- [13] 郭再华, 贺立源, 徐才国. 磷水平对不同耐低磷水稻苗根系生长及氮、磷、钾吸收的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2006, 12(4): 449-452
- [14] 李锋, 潘晓华, 刘水英, 李木英, 杨福孙. 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
- [15] 姜琳琳, 韩立思, 韩晓日, 战秀梅, 左仁辉, 吴正超, 袁程. 氮素对玉米幼苗生长、根系形态及氮素吸收利用效率的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(1): 247-253
- [16] Wissuwa M, Ae N. Genotypic variation for tolerance to phosphorus deficiency in rice and the potential for its exploitation in rice improvement[J]. Plant Breeding, 2001, 120: 43-48
- [17] Fageria NK, Wright RJ, Baligar VC. Rice cultivar evaluation for phosphorus use efficiency[J]. Plant and Soil, 1988, 111(1): 105-109
- [18] Akinrinde EA, Gaizer T. Differences in the performance and phosphorus-use efficiency of some tropical rice (*Oryza sativa* L.) varieties[J]. Pakistan Journal of Nutrition, 2006, 5(3): 206-211
- [19] 李永夫, 罗安程, 王为木, 蔡炳祥, 胡晓跃, 杨肖娥. 不同供磷水平下水稻磷素吸收利用和产量的基因型差异[J]. 土壤通报, 2005, 36(3): 365-370
- [20] Borkert CM, Barber SA. Effect of supplying P to a portion of the soy bean on root growth and P uptake kinetics[J]. Plant Nutr., 1983, 6: 895-910
- [21] Newman EJ, Andnew RE. Uptake of phosphorus in relation to root growth and density[J]. Plant Soil, 1973, 38: 49-69
- [22] 林文雄, 石秋梅, 郭玉春, 梁义元, 何华勤, 陈芳育. 水稻磷效率差异的生理生化特性[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(6): 578-583

Effects of Phosphorus on Growth, Root Morphology, Phosphorus Uptake and Utilization Efficiency of Rice Seedlings

ZHENG Li^{1,2}, FAN Jian-bo¹, HE Yuan-qiu^{1*}, ZHENG Xue-bo^{1,2}, XU Xiao-wei^{1,2}

(1 Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Based on pot experiment, the rice grown under dryland cultivation is selected to study the effects of phosphorus on seedling growth, root morphology, phosphorus uptake and physiological phosphorus use efficiency. Results showed that the application of phosphorus fertilizer promoted the growth of shoot and root of rice, the stress of phosphorus deficiency significantly increased the ratio of root to shoot, and there was significant genotypic variation in this ratio, the ratio of root/shoot under low phosphorus level and high phosphorus level was 1.982 for Cong-ai 2 cultivar and 1.096 for Huang-hua-zhan cultivar, respectively. With the increase of phosphorus concentration, phosphorus content in rice increased, whereas physiological phosphorus use efficiency decreased in the five rice cultivars. Under three phosphorus levels, phosphorus content of 3345 cultivar was higher but physiological phosphorus use efficiency was lower than other four cultivars. Further correlation analysis between root growth, phosphorus uptake and physiological phosphorus use efficiency showed that root length was significantly correlated to phosphorus content of rice. The application of phosphorus fertilizer can coordinate the relationship between root and shoot, and can promote the growth of root system and phosphorus content in plant.

Key words: Dry-land cultivation; Rice; Biomass; Root morphology; Phosphorus uptake; physiological phosphorus use efficiency