



易科, 杨曙, 孔吴俊, 等. 基于根系形态及空间分布的甘蔗磷高效吸收特征分析[J]. 江西农业大学学报, 2022, 44(6): 1362-1372.

YI K, YANG S, KONG W J, et al. Analysis of efficient phosphorus absorption characteristic based on root morphology and spatial distribution in sugarcane[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2022, 44(6): 1362-1372.

基于根系形态及空间分布的甘蔗磷 高效吸收特征分析

易科^{1,2}, 杨曙¹, 孔吴俊³, 陈迪文⁴, 谢璐¹, 唐新莲¹, 黎晓峰¹, 赵尊康^{5*}

(1. 广西大学 农学院/广西甘蔗生物学重点实验室/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广西南宁 530004; 2. 韶关学院 英东生物与农业学院, 广东 韶关 512000; 3. 衢州市柯城区农业农村局, 浙江 衢州 324000; 4. 广东省科学院 南繁种业研究所, 广东 广州 510316; 5. 江西农业大学 国土资源与环境学院/江西省农业废弃物资源化利用与面源污染防治产教融合重点创新中心, 江西 南昌 330045)

摘要:【目的】以广西为首的亚热带甘蔗主产区由于受到土壤酸化的影响, 耕地土壤有效磷普遍缺乏。探究甘蔗根系形态和分布特征的基因型差异及其与磷效率之间的关系, 可为从根系构型方面进行甘蔗磷效率的遗传性状改良提供理论基础。【方法】以1个磷高效基因型 ROC22(RO)和2个磷低效基因型 Co285(CO)、Phil72-445(PH)为材料, 设置低磷和正常磷2个处理。通过水培和土培试验比较不同基因型的生长和磷吸收差异; 通过水培试验和根系动态观测探究甘蔗根系形态和根系空间分布与磷高效吸收的关系。【结果】水培试验中RO的相对生物量和相对磷积累量分别比CO高54%和131%, 比PH高166%和320%, 而在土培试验中分别比CO高97%和50%, 比PH高232%和96%。低磷处理下, CO和PH的各项根系参数都有所下降, 而RO的比根长、比根表面积、比根体积和比根尖数均极显著增加, 分别比正常磷高182%、234%、296%和143%。相比正常磷, 低磷条件下CO和PH在浅层(0~25 cm)的根长密度分别有少量的增加或减少, 浅层根长密度占比较低(42%~44%), 而RO在浅层的根长密度增加较多, 且浅层根长密度占比较高(51%)。相关性分析结果显示, 低磷条件下影响甘蔗生长和磷吸收的关键指标是比根长和浅层根长密度。【结论】磷高效基因型RO通过促进侧根生长, 增加单位根系的数量、表面积和体积; 调节根系空间分布, 增加浅层土壤的根系密度和占比, 进而增加根系与土壤磷的接触范围, 从表土中吸收更多磷来应对低磷胁迫。

关键词: 甘蔗; 低磷胁迫; 磷高效吸收; 根系形态; 根系分布

中图分类号: S311; S566.1 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2022)06-1362-11

Analysis of Efficient Phosphorus Absorption Characteristic Based on Root Morphology and Spatial Distribution in Sugarcane

YI Ke^{1,2}, YANG Shu¹, KONG Wujun³, CHEN Diwen⁴, XIE Lu¹,
TANG Xinlian¹, LI Xiaofeng¹, ZHAO Zunkang^{5*}

收稿日期: 2022-07-27 修回日期: 2022-08-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31660592)和广西自然科学基金项目(2015GXNSFBA139071、2021GXNSFAA075017)

Project supported by National Natural Science Foundation of China(31660592) and Guangxi Natural Science Youth Fund(2015GXNSFBA139071、2021GXNSFAA075017)

作者简介: 易科, orcid.org/0000-0002-1738-7286, yk20140901@hotmail.com; *通信作者: 赵尊康, 副教授/青年教授, 博士, 主要从事作物养分高效利用生理与分子机理研究, orcid.org/0000-0002-2220-558X, zhaozk2019@jxau.edu.cn.

(1.College of Agriculture , State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources , Guangxi Key Laboratory for Sugarcane Biology , Guangxi University , Nanning 530004 , China ; 2.Henry Fok School of Biology and Agriculture , Shaoguan University , Shaoguan , Guangdong 512000 , China ; 3. Agricultural and Rural Bureau of Kecheng District , Quzhou City , Quzhou , Zhejiang 324000 , China ; 4.Institute of Nanfan Seed Industry , Guangdong Academy of Sciences , Guangzhou 510316 , China ; 5. College of Land Resources and Environment , Jiangxi Agricultural University , Innovative Integration Center of Industry and Education in Resource Utilization of Agricultural Waste , Prevention and Control of Non-point Pollution of Jiangxi Province , Nanchang 330045 , China)

Abstract: [Objective] Due to the influence of soil acidification, the soil available phosphorus (P) in the main sugarcane producing areas is generally deficient in the subtropical zone as Guangxi province. Exploring the genotypic differences in the morphology and distribution characteristics of sugarcane roots and their relationship with phosphorus (P) absorption could provide a theoretical basis for improving the genetic traits of phosphorus efficiency in sugarcane from the aspects of root architecture. [Method] A P-efficient genotype ROC22 (RO) and two P-inefficient genotypes Co285 (CO) and Phil72-445 (PH) were used as plant materials, and the low P (LP) and normal P (NP) were set as the two treatments. The differences of growth and P absorption of different genotypes were compared through hydroponic and soil culture experiments. The relationship between root morphology and spatial distribution with efficient P absorption was explored through hydroponics and root dynamic observation. [Result] The relative biomass and relative P accumulation of RO were 54% and 131% higher than those of CO, and 166% and 320% higher than those of PH under hydroponic condition, while those of RO were 97% and 50% higher than those of CO, and 232% and 96% higher than those of PH under soil culture condition. All root morphology parameters of CO and PH were decreased under the LP treatment, while the specific root length, root surface area, root volume and root tip numbers of RO were increased significantly, which were 182%, 234%, 296% and 143% higher than those of the NP treatment, respectively. The root length density (RLD) of CO and PH in the shallow layer (0-25 cm) increased or decreased slightly under the LP treatment, and the RLD ratio of CO and PH in the shallow layer were lower (42%-44%), compared with the NP treatment. The RLD of RO in the shallow layer increased, and the RLD ratio of RO in the shallow layer was higher (51%). The results of correlation analysis showed that the key indexes affecting sugarcane growth and P absorption under low phosphorus conditions were specific root length and superficial root length density. [Conclusion] The response to low P stress were enhanced in the P-efficient sugarcane genotype by promoting the growth of lateral roots to increase the number, surface area and volume of unit root, and by adjusting the spatial distribution to increase the root density and ratio in shallow soil, thereby augmenting the contact range between root and soil P, and absorbing more P from topsoil.

Keywords: sugarcane; low phosphorus stress; efficient phosphorus absorption; root morphology; root distribution

【研究意义】磷(phosphorus, P)是影响植物生长发育和生理代谢的关键大量营养元素之一^[1]。但在酸性土壤中,磷易被铁铝氧化物固定,导致磷的有效性降低,使得有效磷缺乏成为作物生产的重要限制因子^[2]。施用磷肥可以有效改善土壤肥力,增加土壤有效磷含量,但磷矿资源不可再生,同时增施磷肥也会增加生产成本^[3-4]。因此,从作物种性角度考虑,培育磷高效品种成为解决作物需磷和土壤供磷矛盾的重要途径之一,对现代农业绿色发展有重要意义。**【前人研究进展】**植物已经进化出一系列适应性策略来应对低磷胁迫,如增加磷转运蛋白表达,根系分泌有机酸和酸性磷酸酶,以及改变根系形态和构型特征等^[5-6]。根系是植物吸收养分和水分的主要部位,因此根系形态和构型的改变对植物适应低磷环境和获取磷素至关重要^[7-8]。研究发现:低磷胁迫促进了小麦的细根发育,根毛密度和长度都显著高于高磷条件^[9]。低磷处理下,雀稗牧草的根干重、根冠比、总根长和根尖数较正常磷处理显著增加^[10]。低磷能促进

拟南芥的侧根发育,促使侧根数量显著增加,从而显著提高拟南芥的磷含量和生物量^[11]。大豆磷吸收总量和产量与根长、不定根数量及侧根数量有关^[12]。大多作物磷高效基因型具有更长的根长、更大的根表面积和根体积,例如棉花^[13]、玉米^[14]和紫花苜蓿^[15]等。另一方面,根系构型和分布对适应低磷胁迫也具有重要意义。常规的磷肥施用方式集中在耕作层(表层),并且磷在土壤中的移动性较差,导致表层土壤的磷有效性远高于中深层土壤,因此更浅的根系分布能增加根系对浅层土壤磷的接触和吸收^[16]。低磷胁迫下,大豆和菜豆的根系向地性减弱和根系水平夹角的变小,使得根系分布变浅,从而增加了大豆和菜豆的磷吸收总量和生物总量^[17]。在水稻中,低磷条件下冠根夹角的增加导致根系变浅,促进了根系对磷的吸收,提高了水稻的植株磷含量和生物量^[18]。【本研究切入点】甘蔗是我国最主要的糖料作物,主产区分布在我国华南地区。南方地区气候湿热多雨,适合甘蔗生长,但也是土壤酸化较严重的地区之一^[19],耕地土壤酸化引起的土壤缺磷,已经成为限制甘蔗产业发展的重要因素^[20]。与水稻和小麦等小型作物一样,甘蔗根系也属于须根系,但甘蔗和高粱等大型作物的根系结构和数量更加庞杂^[21]。根系特征与磷吸收的密切关系已在小麦^[9]、玉米^[14]、水稻^[18]和高粱^[22]等作物中广泛报道,而关于甘蔗根系的研究手段和研究层面都有所欠缺,目前有关甘蔗根系形态和构型的研究鲜有报道。【拟解决的关键问题】本研究提出以下科学假设:根系形态和空间分布在甘蔗磷吸收中发挥重要作用。本试验以1个磷高效和2个磷低效甘蔗基因型为材料,探究不同磷水平下根系形态和时空分布的变化规律及在磷高效吸收中的作用机制,对解析甘蔗磷高效根系形态构型特征以及培育磷高效根系形态构型基因型都具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

甘蔗材料为1个磷高效基因型ROC22(RO)及2个磷低效基因型Co285(CO)和Phil72-445(PH),分别来源于中国台湾、印度、菲律宾。供试土壤采自广西南宁市南阳镇,为极度缺磷的河床冲积型砂质土壤,有效磷1.51 mg/kg,使用Bray-I法测定^[23]。其他理化性质为pH 4.6,有机碳、全氮、全磷和全钾含量分别为6.85、0.53、0.13、5.23 g/kg,碱解氮和有效钾含量分别为63.58 mg/kg和42.95 mg/kg。

1.2 试验设计

1.2.1 水培试验 设置2个处理:低磷(LP, 5 $\mu\text{mol/L}$ $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$)、正常磷(NP, 200 $\mu\text{mol/L}$ $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$), 3次重复。参照Yang等^[24]的方法对甘蔗种茎进行砍种、消毒和催苗等处理。出苗后使用0.5 mmol/L CaCl_2 溶液培养5 d,然后更换改良的霍格兰营养液进行低磷和正常磷处理(pH 6.0),每2 d更新一次营养液。试验于玻璃温室进行,环境温度稳定在25~38 $^{\circ}\text{C}$ 。37 d采样,测定植株生物量和磷含量,并采集根系通过二维扫描分析根系形态指标。

1.2.2 土培试验 设置2个处理:低磷(LP, 5 mg/kg 土, P_2O_5)、正常磷(NP, 200 mg/kg 土, P_2O_5)。磷肥全部用作基肥,氮肥和钾肥的基肥用量分别为50 mg/kg 土(N)和40 mg/kg 土(K_2O),分蘖期追肥用量为100 mg/kg 土(N)和80 mg/kg 土(K_2O)。氮磷钾来源分别是尿素、 KH_2PO_4 和氯化钾。将磷肥、氮肥和钾肥与土壤拌匀后,每桶装土10 kg,在移栽前浇足水分。采用1.2.1中的方法进行蔗茎催根后,每盆移栽6株,待出苗后保留4株,定期浇水。处理60 d后,采样测定植株生物量和磷含量。

1.2.3 种植槽试验 试验设置低磷(LP, 5 mg/kg 土, P_2O_5)和正常磷(NP, 200 mg/kg 土, P_2O_5)2个处理,在根系动态观测系统(root dynamic observation system, RDOS)中进行。RDOS为种植箱体结构,深2 m,内壁为观测窗,划分为多个独立种植槽。在播种前将氮(50 mg/kg 土, N)、钾(40 mg/kg 土, K_2O)与磷混合后均匀施入种植槽0~25 cm土壤中,氮、磷和钾的来源分别是尿素、钙镁磷肥和氯化钾。定期浇水,在分蘖期和伸长期补施氮肥(100 mg/kg 土, N)和钾肥(80 mg/kg 土, K_2O)。每个槽内保留4株幼苗,分别于播种后第24周、32周和38周,使用马克笔在观测窗上原位勾勒出根系分布轨迹,然后用半透明纸进行临摹,定点拍摄图纸后得到数字化图像用于根系数据分析。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 植物生长相关性状 生物量:采集甘蔗幼苗地上部和根系,用去离子水清洗干净,吸去表面水分后放入烘箱105 $^{\circ}\text{C}$ 杀青30 min,然后转入65 $^{\circ}\text{C}$ 直至烘干,分别测定地上部和根部的干物质质量。植株磷含量:分别称取地上部、根系干物质约0.20 g消煮后,采用钼锑抗-钼蓝比色法测定磷含量。磷积累量:将测

得的地上部和根系磷含量乘以对应干物质质量即为磷积累量。相对生物量:低磷条件下植株干物质质量相对磷正常条件下植株干物质质量的比值,用百分数表示。相对磷积累量:低磷条件下的植株磷积累量相对磷正常条件下植株磷积累量的比值,用百分数表示。

1.3.2 根系形态 采用根系扫描系统进行根系二维图像扫描。将根系从蔗茎基部剪下,分多次分散平铺于装水的根盘中进行扫描,并称取根系鲜重,烘干后称取干重。得到的根系图像采用WinRHIZO软件(加拿大Regent Instruments公司)分析根系形态参数,包括根长、根表面积、根体积和侧根性状(根尖数、根分支数和根交叉数)。由根系干重和根系形态参数计算得到比根长、比根表面积、比根体积、比根尖数、比根分支数和比根交叉数,比如比根长=单株总根长/根系干重。

1.3.3 根长密度 按照土层深度对根系图像进行由上向下的层次划分,将170 cm深度等分为20个分层,每层8.5 cm,计算每层面积,再通过WinRHIZO软件分析总根长,计算不同土层的根系长度密度(简称根长密度),分析甘蔗根系在不同土层的空间分布情况。根长密度=每层总根长/每层面积。根长密度占比=每层总根长密度/总根长密度。根据耕作层和播种位置,将上述分层中的第1~3层(0~25.5 cm)划分为浅层,将第3~20层(25.5~170.0 cm)划分为深层,用于分析2个土层中甘蔗根系分布随时间变化的特征。

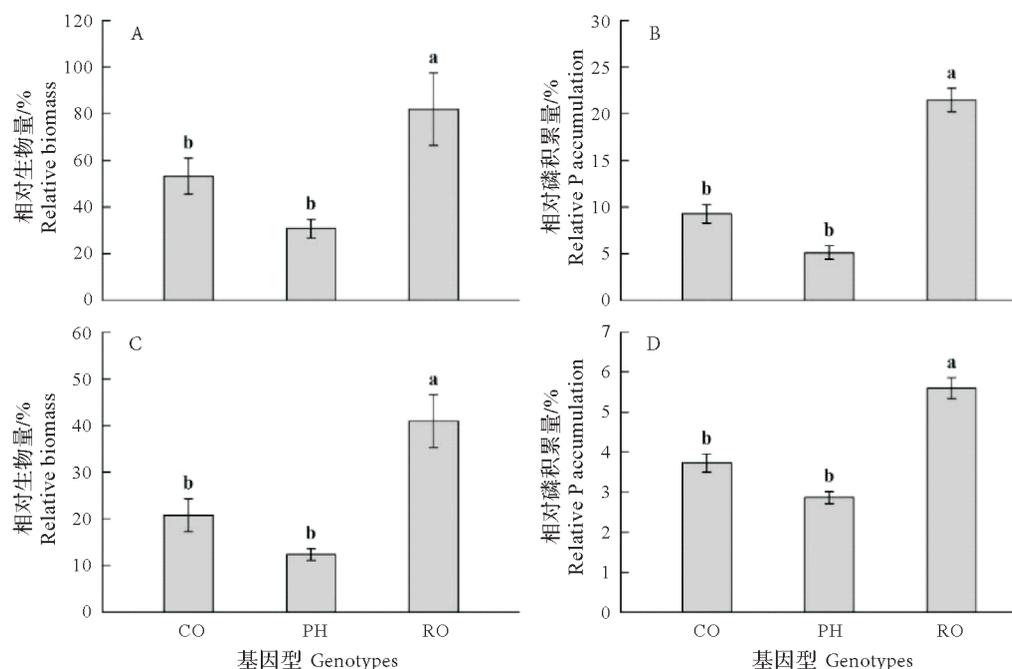
1.4 数据处理

试验数据采用单因素方差分析,使用邓肯式新复极差法或学生氏T检验进行显著性检验,相关性检验使用线性回归方程和皮尔逊(Pearson)相关系数进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同磷水平对植株干物质质量和磷积累量的影响

无论是水培还是土培条件下,低磷胁迫均影响了3个基因型甘蔗植株的生长和磷吸收,但对磷高效甘蔗基因型RO的影响要小得多,其在水培和土培条件下的相对生物量分别为82%和41%,而CO分别下降到53%和21%,PH则分别下降到31%和12%。同时低磷条件下RO的相对生物量分别比CO和PH高54%和166%(水培)(图1A),以及97%和232%(土培)(图1C),说明土壤培养条件下,不同磷效率基因甘蔗植株对低磷胁迫更为敏感,而RO在低磷条件具有更高的生物量。



柱上不同小写字母表示不同基因型甘蔗之间差异显著($P<0.05$)。

Different lowercase letters above the bars indicate significant difference among different genotypes ($P<0.05$).

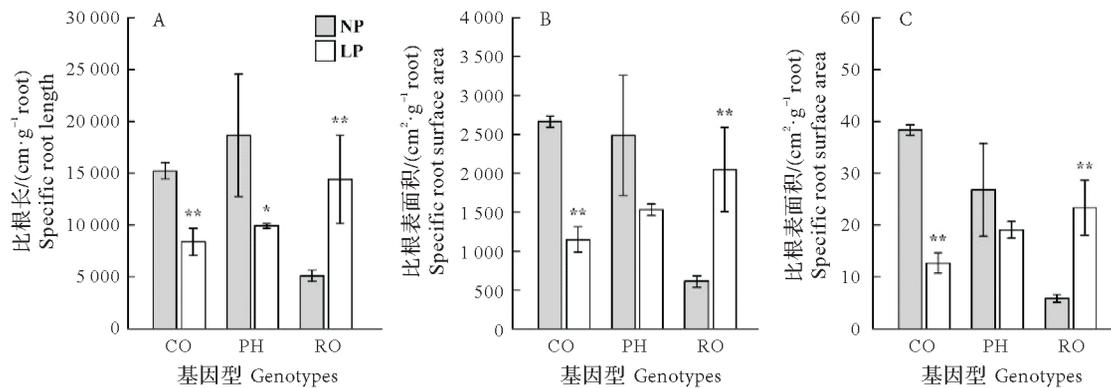
图1 水培(A、B)和土培(C、D)条件下,磷高效(RO)与低效(CO,PH)基因型甘蔗植株干物质质量及磷积累量的低磷(LP)与正常磷(NP)处理的比值

Fig.1 The ratio of low P to normal P treatment in dry matter weight and P accumulation of sugarcane with P-efficiency genotype (RO) and P-inefficient genotypes (CO, PH) under hydroponics (A, B) and soil culture (C, D) conditions

类似地,RO在水培和土培时的相对磷积累量分别为21%和5.6%,而CO分别下降到9.3%和3.7%,PH则分别下降到5.1%和2.9%。同时低磷条件下RO的相对磷积累量分别比CO和PH高131%和320%(水培)(图1B),以及50%和96%(土培)(图1D)。和相对生物量结果一致,土培条件下甘蔗根系磷吸收受低磷的抑制作用更大。可见,土壤培养试验更有利于筛选出磷高效基因型作物品种,同时RO在低磷条件下具有更高的磷吸收能力。

2.2 不同磷水平对苗期根系形态的影响

2.2.1 对不同磷效率基因型甘蔗整体根系性状的影响 低磷胁迫下,相比正常磷水平,CO和PH的比根长均显著减少,而RO则极显著增加,比正常磷增加了182%(图2A)。类似地,低磷条件下CO和PH的比根表面积和比根体积都呈下降趋势,其中CO的下降程度达到极显著水平,而RO的比根表面积和比根体积均极显著增加,分别比正常磷增加234%和296%(图2B,图2C)。以上结果表明,3个基因型甘蔗的根系对低磷水平有不同的响应,低磷胁迫能诱导磷高效基因型RO的比根长、比根表面积和比根体积极显著增加。

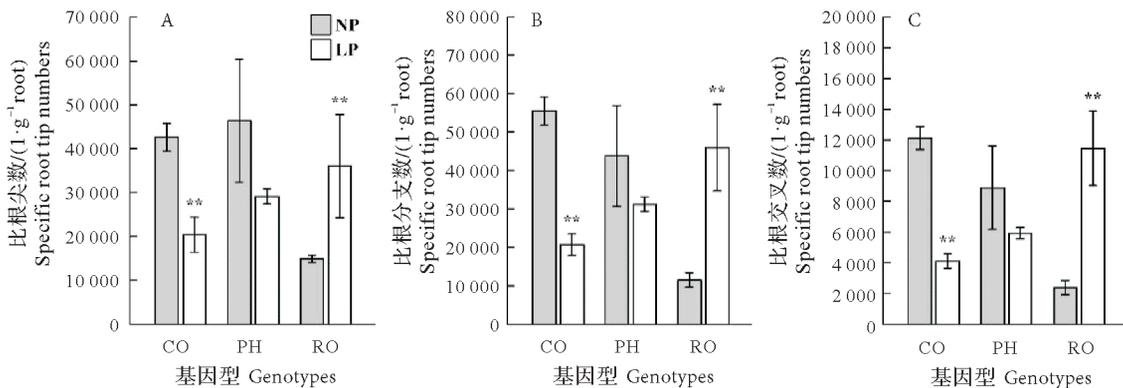


柱上星号*和**分别表示相同基因型甘蔗在正常磷(NP)和低磷(LP)处理之间差异显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)。 Asterisks * and ** above the bars indicate significant difference ($P<0.05$) and extremely significant difference ($P<0.01$) in the same genotype between normal P(NP) and low P(LP) treatments.

图2 苗期CO、PH和RO的比根长(A)、比根表面积(B)和比根体积(C)

Fig.2 Specific root length(A), root surface area(B), and root volume(C) of CO, PH and RO at seedling stage

2.2.2 对不同磷效率基因型甘蔗侧根性状的影响 如图3A所示,与正常磷处理相比,RO的比根尖数在低磷处理下极显著增多,比正常磷高143%,而CO和PH则有所减少,且CO减少达到极显著水平。同样地,低磷处理下RO的比根分支数和比根交叉数都极显著增加,分别比正常磷高299%和382%(图3B,3C);而低磷处理下,CO和PH的比根分支数和比根交叉数都有所减少,其中CO减少达到极显著水平(图3B,图3C)。以上结果表明,低磷胁迫诱导磷高效基因型RO的根系产生更多的侧根,体现在比根尖数、比根分支数和比根交叉数的极显著增加。



柱上星号**表示相同基因型甘蔗在正常磷和低磷处理之间差异极显著($P<0.01$)。

Asterisks ** above the bars indicate extremely significant difference ($P<0.01$) in the same genotype between NP and LP treatments.

图3 苗期CO、PH和RO的比根尖数(A)、比根分支数(B)和比根交叉数(C)

Fig.3 Specific root tip numbers(A), root fork numbers(B) and root crossing numbers(C) of CO, PH and RO at seedling stage

2.3 不同磷水平对甘蔗根系时空分布的影响

在播种后不同的时间节点,采集并分析不同供磷条件下 3 个基因型根系的空间分布差异。如图 4 所示,在第 38 周时,3 个基因型根系对低磷的响应有明显基因型差异,相比正常磷,低磷条件下 CO 和 PH 根系数量的空间分布变化不明显,而 RO 在浅层(0~25 cm)的根系数量和密度占比均明显增加。

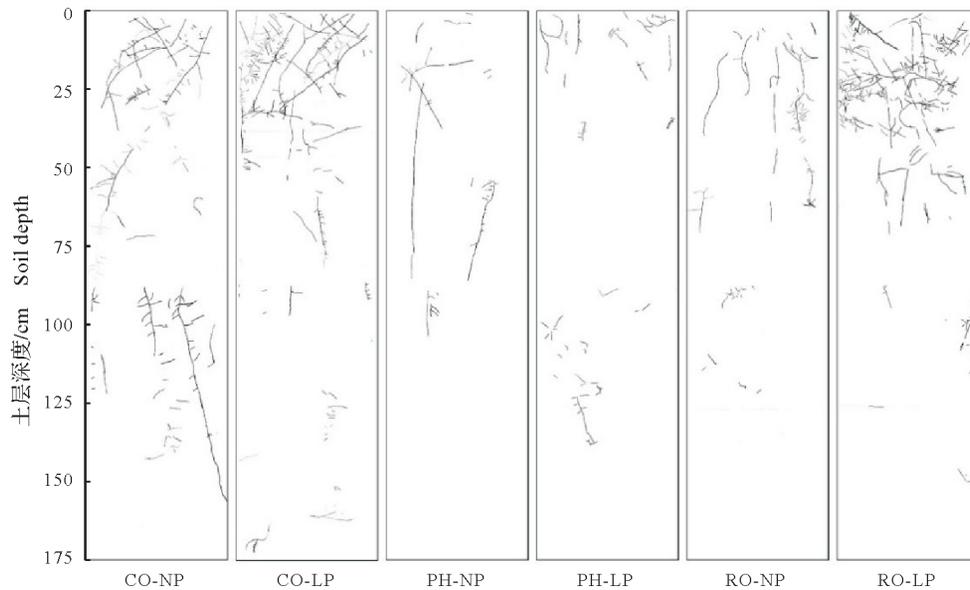
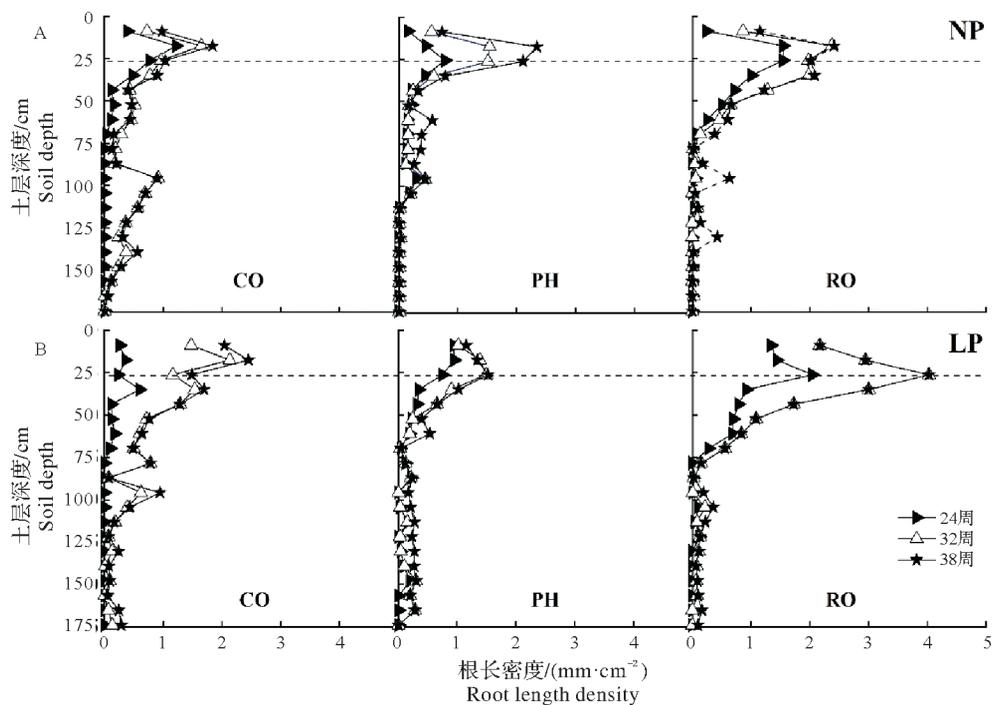


图 4 正常磷和低磷处理下 CO、PH 和 RO 根系的空间分布情况

Fig.4 Root spatial distribution of CO,PH and RO under NP and LP treatments

进一步探究了甘蔗在不同生长时期(播种后第 24 周、32 周和 38 周)的根长密度变化情况。如图 5A 所示,正常磷条件下,3 个基因型的根系在不同土层中均有分布,大部分根系分布在浅层区域(0~25.5 cm),且浅层根长密度随时间延长而逐渐增加,其中 CO 的浅层根长密度从 2.38 增加到 3.85 mm/cm²,PH 从 1.43 增加到 5.18 mm/cm²,而 R22 从 3.34 增加到 5.58 mm/cm²,RO 的浅层根长密度最大。如图 5B 所示,和正常



图中位于 25.5 cm 处的水平虚线代表浅层和深层土壤的分界线。

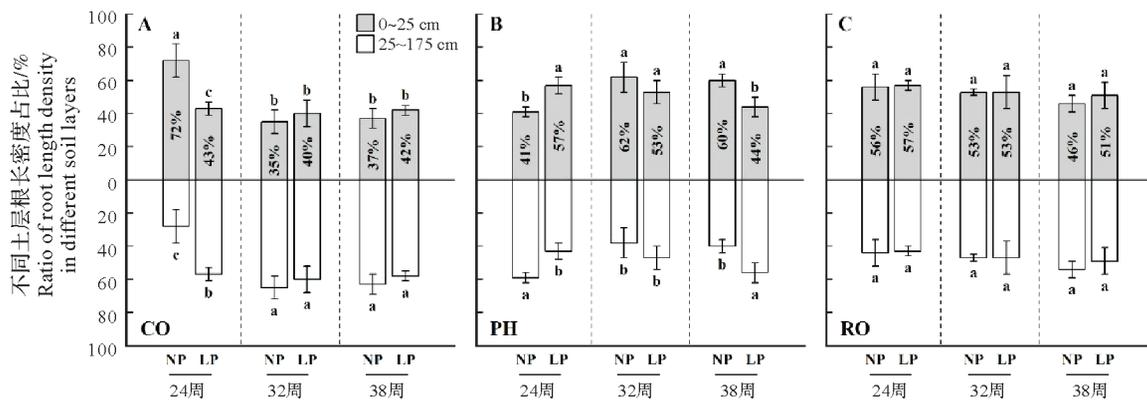
The horizontal dotted line located at 25.5 cm in the figure represent the boundary of the shallow and deep soil layers

图 5 正常磷(A)和低磷(B)处理下 CO、PH 和 RO 分层根长密度的时空变化

Fig.5 Spatiotemporal variation of layered root length density among CO,PH and RO under NP(A)and LP(B)treatments

磷条件一致,低磷处理下 3 个基因型的浅层根长密度也随时间延长而逐渐增加,但 3 个基因型的根系对低磷胁迫的响应情况各不相同。在第 24 周时,相比正常磷,低磷减少了 CO 的浅层根长密度(仅有 0.85 mm/cm²),而增加了 PH 和 RO 的浅层根长密度(分别为 2.64, 4.82 mm/cm²),PH 和 RO 根系对低磷的响应速度快于 CO,且 RO 的浅层根系密度最大。在第 38 周时,相比正常磷,低磷条件下 3 个基因型的浅层根长密度都有增加,分别 5.97, 4.02, 9.14 mm/cm²,CO 的浅层根长密度超过 PH,而 RO 的浅层根长密度仍然保持最大水平。以上结果表明,低磷胁迫诱导磷高效基因型 RO 将更多的根系分布在土壤浅层。

进一步分析了低磷对甘蔗根系分层根长密度占比的影响。低磷胁迫下,不同基因型根系在不同土层的根长密度占比具有明显差异。低磷处理下,随着时间延长,CO 的浅层根长密度占比一直处于很低的比例(40%~42%)(图 6A),PH 则从 57% 下降到 44%(图 6B),而 RO 的浅层区根长密度占比一直处于较高比例(51%~57%)(图 6C)。同时,磷低效基因型 CO 深层的根长密度占比一直较高,PH 则随时间推移而显著增加(图 6A,图 6B)。结果表明,低磷胁迫下,磷高效基因型 RO 的根长密度占比在浅层较高,根系集中在浅层。



柱上不同小写字母表示同一时间段内同一基因型甘蔗在不同处理和不同土层之间差异显著 ($P < 0.05$), 柱内百分数表示不同基因型甘蔗在 0~25 cm 土层的根长密度占比。

Different lowercase letters above the bars indicate significant difference in the same genotype among different treatments and different soil layers at the same time ($P < 0.05$). The percentage in bars indicate the ratio of root length density in 0-25 cm soil layer among different genotypes.

图 6 正常磷和低磷处理下 CO(A)、PH(B)和 RO(C)在浅层和深层的根长密度占比

Fig.6 The ratio of root length density in shallow and deep layers among CO(A),PH(B) and RO(C) under NP and LP treatments

2.4 根系形态和分布与甘蔗生长及磷营养的相关性分析

将根系形态和空间分布的相关指标与甘蔗相对生物量及相对磷积累量进行相关性分析(表 1),结果显示相对生物量与低磷条件下的比根长、浅层根长密度和浅层根长占比呈显著正相关,其中与比根长的

表 1 根系形态和分布指标与甘蔗生长及磷营养指标的相关性

Tab.1 Correlation between the indexes of root morphology and distribution and the indexes of sugarcane growth and P nutrition

指标 Indexes	相对生物量/% Relative biomass	相对磷积累量/% Relative P accumulation
比根长/(cm·g ⁻¹ root) Specific root length	0.81*	0.80*
比根表面积/(cm ² ·g ⁻¹ root) Specific root surface area	0.62	0.82*
比根体积/(cm ³ ·g ⁻¹ root) Specific root volume	0.53	0.40
比根尖数/(1·g ⁻¹ root) Specific root tip numbers	0.70	0.71*
比根分支数/(1·g ⁻¹ root) Specific root fork numbers	0.69	0.69
比根交叉数/(1·g ⁻¹ root) Specific root crossing numbers	0.39	0.70
浅层根长密度/(mm·cm ⁻²) Shallow root length density	0.72*	0.88*
浅层根长占比/% Shallow root length density ratio	0.77*	0.66

星号*表示 2 个指标之间有显著的相关性 ($P < 0.05$)。

Asterisks * indicate significant correlation ($P < 0.05$) between the two indexes.

相关性最高,相关系数达0.81。类似地,相对磷积累量与低磷条件下的比根长、比根表面积、比根尖数和浅层根长密度呈显著正相关,其中与浅层根长密度的相关性最高,相关系数达到0.88,与比根长的相关系数也达到0.80。值得注意的是,比根长和浅层根长密度都与相对生物量及相对磷积累量呈显著正相关,可见,比根长和浅层根长密度是影响甘蔗生长和磷营养的关键因素。

3 结论与讨论

3.1 磷高效与低效甘蔗干物质及磷营养的差异

植物的磷效率具有极大的变异性,在物种间和物种内都有明显区别,因此可以利用植物本身特有的遗传和营养特性评选出磷高效基因型^[1]。长期以来,磷效率的评价指标和标准各不一样,并且不会以单一指标进行评价。黄卓尧等^[14]以株高、生物量干重和根系形态特征为评价指标在玉米中评选出磷效率基因型。龚丝雨等^[25]则以植株磷积累量、干重、株高和根系长度等指标作为耐低磷基因型的评价标准。在本研究中重点考虑了植物生物量和磷积累量这2个指标,结果表明低磷胁迫对甘蔗RO的生长和磷吸收的影响最小,且在低磷条件下,相较于CO和PH,RO具有更高的相对生物量和相对磷积累量(图1),表明RO为磷吸收高效基因型。

选用合适培养方法对磷效率评价有重要影响。营养液培养可精密控制环境条件,样品采集方便,可重复性高,但生长环境和田间相差较大,适合植物苗期的磷效率评价。如龚丝雨等^[25]通过水培方法对不同烟草品种进行了磷效率类型划分。土培相较于营养液培养,生长环境更接近田间,同时具有较好的可控性和操作性。如黄卓尧等^[14]通过土培试验比较了不同玉米品种耐低磷性的差异。本研究结合水培试验和土培试验,比较了低磷条件下不同磷效率甘蔗的生物量和磷积累量差异,结果表明土培环境下,甘蔗生长和磷吸收对低磷胁迫的响应更加敏感,而RO在两种培养方法下都具有更高的相对生物量和磷积累量(图1),可见RO在低磷环境下具有更高的低磷适应性和磷吸收能力。

3.2 磷高效与低效甘蔗苗期根系形态的差异

本研究从根系形态和空间分布的角度探究了甘蔗磷吸收高效的可能生理机制。不同作物的磷高效吸收与根系形态性状之间密切相关,因此选择磷吸收有明显优势的根系形态是进行磷高效作物品种改良的重要方向^[1,26]。本研究发现,低磷胁迫下不同磷效率甘蔗苗期根系形态的各项指标呈现出显著差异(图2,图3),说明了甘蔗根系形态的差异与磷效率密切相关。

低磷胁迫下,植物一般通过增加根系形态的根长、侧根数、根毛长度和密度和排根数等性状来提高根系养分吸收面积,最终提高根系吸收土壤磷营养的能力^[8,27]。本研究发现,相对正常磷,低磷胁迫下,磷高效基因型RO的单位根系具有更多侧根数(根尖数、根分支数和根交叉数),更大的根长、根表面积及根体积;而磷低效基因型PH在低磷条件下的根系形态无显著变化;相反地,在低磷条件下,磷低效基因型CO单位根系的侧根数量、根长、根表面积和根体积等显著下降(图2,图3)。上述结果表明了甘蔗通过调节根系形态,增加根系与土壤的接触面积来应对低磷胁迫。

刘灵等^[28]通过大田试验研究发现,总根长对提高大豆磷效率起关键作用,是大豆磷效率尤其是磷吸收效率的决定性因素之一。在水稻中发现,侧根长度和数量的增加对增大根系的养分吸收表面积的增加起到重要作用^[29]。龚丝雨等^[25]发现磷高效烟草基因型在低磷条件下具有更大的地上部干重、根系干重和主根长度,表现出更高的低磷耐性。油菜苗期磷素高效吸收机制主要表现在根系形态参数更具优势,包括更大的根长、根表面积和根体积和侧根数^[30]。本研究发现甘蔗磷高效吸收的机制主要由根系形态的诸多指标如单位根系的根长、根表面积、根体积、侧根数(根分枝数、根交叉点数和根尖数)共同贡献(图2,图3),相关性分析结果则表明根系总长度的增加在甘蔗适应低磷和高效吸收磷素过程中发挥关键作用(表1)。上述结果表明,不同于同为禾本科的水稻,甘蔗与双子叶的大豆、油菜和烟草等的磷素高效吸收机制更相似。

3.3 磷高效与低效甘蔗根系空间分布的差异

由于移动性弱和固定性强,土壤中的磷主要分布在土壤浅层,所以根系分布较浅的基因型对磷的吸收更具优势,这也是磷高效基因型植物的重要特征^[16]。廖红等^[31]的研究表明低磷胁迫下,菜豆基根生长

角度变小,根系在表层生长介质中的分布相对增加,从而导致整个根系变浅。低磷促进了拟南芥和韭菜侧根生长,而抑制主根的生长,侧根密度显著增加^[11,32]。楼珏等^[33]比较了不同水稻品种根系对低磷胁迫的响应,发现低磷处理显著增加了深根品种的最大根长,而浅根品种的最大根长则显著减少,表明了水稻根系构型和分布具有高度可塑性。本试验于RDOS的种植槽中育苗,运用临摹和扫描技术使根系图像的原位采集更加高效和可靠(图4)。本试验观察分析了不同生长时期,各基因型根长密度变化及分布规律,结果表明磷高效基因型RO在低磷条件下的总根长密度增大,且主要表现在土壤浅层的根长密度明显增大(图4,图5),这与磷低效品种CO和PH的变化完全不同,表明RO应对低磷胁迫时能将更多的根系分布到土壤浅层,这种变化对磷的吸收非常有利,相关性分析结果也表明浅层根长密度和浅层根系占比是影响低磷胁迫下甘蔗吸收磷素的关键因素(表1),可见根系浅化是RO应对低磷胁迫的重要适应性特征。

赵静等^[34]研究发现,浅根型大豆根系有利于从土壤中吸收磷,显著提高大豆磷效率和产量。在水稻研究中发现,分布于浅层的水稻根系的根长占比与植株磷含量和生物量呈极显著相关^[35]。黄栌的根系通过增加浅层短细根系的分布,使其向水平方向集中来加强对养分的吸收^[36]。橡胶树分布在浅层的根系分支和根系生物量的增加,增强了其对低磷胁迫的适应性^[37]。本研究结果显示磷高效基因型RO在土壤浅层的根长密度占比一直保持较高比例(图6C),而其他2个基因型的浅层根长密度占比则长期处于较低比例或比例逐渐下降到较低比例(图6A,图B)。同时通过相关性分析发现低磷条件下,甘蔗浅层根系密度对甘蔗的生长和磷素吸收都有重要影响,结合磷素主要分布于土壤浅层以及浅层根型更有利于磷的吸收和获取的研究现状,本研究结果表明磷高效基因型RO能够通过改变根系的空间分布,即增加浅层根系密度和占比,以便于获取更多的磷素,更好地适应低磷胁迫。

4 结 论

本研究从根系形态和空间分布的角度初步探明了苗期甘蔗磷高效的生理机制:低磷胁迫下,磷高效基因型通过调节其根系形态,增加单位根系的根长、根系总面积、总体积和侧根数量来增加对磷的吸收,其中根系长度的变化最为关键;同时调整根系的空间分布使得浅层根系密度增加,浅层根系分布更多,增加对磷的获取。这些有利的根系形态和空间分布的适应性变化,促进甘蔗从环境中吸收更多的磷来适应和抵抗低磷胁迫环境。因此,在选育磷高效基因型和甘蔗磷效率遗传改良过程中,值得将根系形态和构型指标作为重要的评价指标。

参考文献 References:

- [1] CONG W F, SURIYAGODA L D B, LAMBERS H. Tightening the phosphorus cycle through phosphorus-efficient crop genotypes[J]. Trends in plant science, 2020, 25(10): 967-975.
- [2] UEDA Y, SAKURABA Y, YANAGISAWA S. Environmental control of phosphorus acquisition: a piece of the molecular framework underlying nutritional homeostasis[J]. Plant and cell physiology, 2021, 62(4): 573-581.
- [3] GONG H Q, MENG F L, WANG G H, et al. Toward the sustainable use of mineral phosphorus fertilizers for crop production in China: from primary resource demand to final agricultural use[J]. Science of the total environment, 2022, 804: 150183.
- [4] 郑淇元, 谢意太, 卞海洋, 等. 溶磷菌肥对红壤磷组分及土壤肥力的影响[J]. 江西农业大学学报, 2022, 41(1): 233-244.
ZHENG Q Y, XIE Y T, BIAN H Y, et al. Effects of phosphate solubilizing bio-fertilizer on phosphorus fractions and fertility of red soil[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2022, 41(1): 233-244.
- [5] WANG Y, WANG F, LU H, et al. Phosphate uptake and transport in plants: an elaborate regulatory system[J]. Plant and cell physiology, 2021, 62(4): 564-572.
- [6] BHADOURIA J, GIRI J. Purple acid phosphatases: roles in phosphate utilization and new emerging functions[J]. Plant cell reports, 2022, 41(1): 33-51.
- [7] JIN K, WHITE P J, WHALLEY W R, et al. Shaping an optimal soil by root-soil interaction[J]. Trends in plant science,

- 2017, 22(10): 823-829.
- [8] LIU D. Root developmental responses to phosphorus nutrition[J]. *Journal of integrative plant biology*, 2021, 63(6): 1065-1090.
- [9] YUAN H M, BLACKWELL M, MCGRATH S, et al. Morphological responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) roots to phosphorus supply in two contrasting soils[J]. *Journal of agricultural science*, 2016, 154(1): 98-108.
- [10] 陈可可, 黄莉娟, 王普昶, 等. 2种雀稗属牧草对低磷胁迫的生长、生理应激响应[J]. *核农学报*, 2021, 35(8): 1908-1915.
- CHEN K K, HUANG L J, WANG P C, et al. Growth and physiological responses of two species of paspalum forage to low phosphorus stress[J]. *Journal of nuclear agricultural sciences*, 2021, 35(8): 1908-1915.
- [11] PEREZ-TORRES C A, LOPEZ-BUCIO J, CRUZ-RAMIREZ A, et al. Phosphate availability alters lateral root development in *Arabidopsis* by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the tir1 auxin receptor[J]. *Plant cell*, 2008, 20(12): 3258-3272.
- [12] HE J, JIN Y, DU Y L, et al. Genotypic variation in yield, yield components, root morphology and architecture, in soybean in relation to water and phosphorus supply[J]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 1499.
- [13] 陈波浪, 盛建东, 蒋平安, 等. 不同基因型棉花磷效率特征及其根系形态的差异[J]. *棉花学报*, 2014, 26(6): 506-512.
- CHEN B L, SHENG J D, JIANG P A, et al. Differences of phosphorus efficiency characteristics and root morphology between two cotton genotypes[J]. *Cotton science*, 2014, 26(6): 506-512.
- [14] 黄卓烧, 程艳波, 黄华, 等. 不同类型玉米品种耐低磷评价[J]. *安徽农业科学*, 2021, 49(5): 158-161.
- HUANG Z R, CHENG Y B, HUANG H, et al. Study on the response of maize varieties to phosphorus deficiency[J]. *Journal of Anhui agricultural sciences*, 2021, 49(5): 158-161.
- [15] 马红, 孟捷, 李宁. 不同品种紫花苜蓿根系形态及生理特征对磷水平的响应[J]. *草业科学*, 2021, 38(2): 231-238.
- MA H, MENG J, LI N. Responses of root morphological and physiological characteristics of different alfalfa genotypes to phosphorus levels[J]. *Pratacultural science*, 2021, 38(2): 231-238.
- [16] LYNCH J P, BROWN K M. Topsoil foraging - an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability[J]. *Plant and soil*, 2001, 237(2): 225-237.
- [17] LIAO H, RUBIO G, YAN X L, et al. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean[J]. *Plant and soil*, 2001, 232(2): 69-79.
- [18] HUANG G Q, LIANG W Q, STURROCK, C J, et al. Rice actin binding protein RMD controls crown root angle in response to external phosphate[J]. *Nature communications*, 2018, 9(1): 2346.
- [19] HUANG Y L, YANG S, LONG G X, et al. Manganese toxicity in sugarcane plantlets grown on acidic soils of southern China[J]. *Plos one*, 2016, 11(3): e0148956.
- [20] SOLTANGHEISI A, HAYGARTH P M, PAVINATO P S, et al. Long term sugarcane straw removal affects soil phosphorus dynamics[J]. *Soil and tillage research*, 2021, 208: 104898.
- [21] SMITH D M, INMAN-BAMBER N G, THORBURN P J. Growth and function of the sugarcane root system[J]. *Field crops research*, 2005, 92(2/3): 169-183.
- [22] ZHANG J L, JIANG F F, SHEN Y X, et al. Transcriptome analysis reveals candidate genes related to phosphorus starvation tolerance in sorghum[J]. *BMC plant biology*, 2019, 19(1): 306.
- [23] 郑小妹, 洪欠欠, 胡丹丹, 等. 红壤性稻田土壤不同有效磷测试方法的比较[J]. *江西农业大学学报*, 2019, 41(4): 657-663.
- ZHENG X M, HONG Q Q, HU D D, et al. Evaluation of methods for determination of available phosphorus in reddish paddy soils[J]. *Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis*, 2019, 41(4): 657-663.
- [24] YANG S, YI K, CHANG M M, et al. Sequestration of Mn into the cell wall contributes to Mn tolerance in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.)[J]. *Plant and soil*, 2019, 436(1): 475-487.
- [25] 龚丝雨, 梁喜欢, 杨帅强, 等. 低磷胁迫对不同磷效率基因型烟草苗期生长及生理特征的影响[J]. *核农学报*, 2019, 33(6): 1217-1224.
- GONG S Y, LIANG X H, YANG S Q, et al. Effect on growth and physiological characteristics of tobacco genotypes with different p-efficiency at seedling stage under low-phosphorus stress[J]. *Journal of nuclear agricultural sciences*, 2019, 33(6): 1217-1224.

- [26] LAMBERS H, CLEMENTS J C, NELSON M N. How a phosphorus-acquisition strategy based on carboxylate exudation powers the success and agronomic potential of lupines (*Lupinus*, Fabaceae) [J]. *American journal of botany*, 2013, 100(2): 263-288.
- [27] SINGH GAHOONIA T, NIELSEN N E. Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties [J]. *Plant and soil*, 2004, 260(1): 47-57.
- [28] 刘灵, 廖红, 王秀荣, 等. 不同根构型大豆对低磷的适应性变化及其与磷效率的关系 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(4): 1089-1099.
- LIU L, LIAO H, WANG X R, et al. Adaptive changes of soybean genotypes with different root architectures to low phosphorus availability as related to phosphorus efficiency [J]. *Scientia agricultura Sinica*, 2008, 41(4): 1089-1099.
- [29] LI H B, XIA M, WU P. Effect of phosphorus deficiency stress on rice lateral root growth and nutrient absorption [J]. *Acta botanica Sinica*, 2001, 43(11): 1154-1160.
- [30] YANG M, DING G D, SHI L, et al. Quantitative trait loci for root morphology in response to low phosphorus stress in *Brassica napus* [J]. *Theoretical and applied genetics*, 2010, 121(1): 181-193.
- [31] 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, 42(2): 158-163.
- LIAO H, YAN X L. Adaptive changes and genotypic variation for root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency [J]. *Acta botanica Sinica*, 2000, 42(2): 158-163.
- [32] 杨俊霞, 郭爱花, 陈钰. 不同供磷水平对韭菜根构型及酸性磷酸酶活性的影响 [J]. *山东农业科学*, 2008, 37(7): 71-73.
- YANG J X, GUO A H, CHEN Y. Influence of different phosphorus levels on leek root configuration and acid phosphatase activity [J]. *Shandong agricultural sciences*, 2008, 37(7): 71-73.
- [33] 楼珏, 杨文清, 杨玲, 等. 不同根型水稻的根系可塑性比较研究 [J]. *核农学报*, 2018, 32(6): 1220-1229.
- LOU Y, YANG W Q, YANG L, et al. Comparison of roots plasticity in two rice groups with adverse root architectures [J]. *Journal of nuclear agricultural sciences*, 2018, 32(6): 1220-1229.
- [34] 赵静, 付家兵, 廖红, 等. 大豆磷效率应用核心种质的根构型性状评价 [J]. *科学通报*, 2004, 49(13): 1249-1257.
- ZHAO J, FU J B, LIAO H, et al. Evaluation of root configuration traits of soybean core germplasm with phosphorus efficiency application [J]. *Chinese science bulletin*, 2004, 49(13): 1249-1257.
- [35] FANG S Q, YAN X L, LIAO H. 3D reconstruction and dynamic modeling of root architecture in situ and its application to crop phosphorus research [J]. *Plant journal*, 2009, 60(6): 1096-1108.
- [36] 李金航, 周玫, 朱济友, 等. 黄栌幼苗根系构型对土壤养分胁迫环境的适应性研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2020, 42(3): 65-77.
- LI J H, ZHOU M, ZHU J Y, et al. Adaptability response of root architecture of *Cotinus coggygria* seedlings to soil nutrient stress [J]. *Journal of Beijing forestry university*, 2020, 42(3): 65-77.
- [37] 刘俊良, 魏孔亮, 冯俊, 等. 不同浓度磷肥处理对橡胶树幼苗根系生长影响初步研究 [J]. *中国热带农业*, 2020, 94(3): 65-69.
- LIU J L, WEI K L, FENG J, et al. Effects of different concentrations of phosphate fertilizer treatments on root growth of the rubber tree seedlings [J]. *China tropical agriculture*, 2020, 94(3): 65-69.