

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00875

缺磷胁迫增强了马铃薯植株的耐旱能力

王西瑶¹ 朱涛² 邹雪¹ 王吉生¹ 王谧³

¹ 四川农业大学农学院; ² 四川农业大学资源与环境学院; ³ 四川农业大学生命科学与理学院, 四川雅安 625014

摘要: 大多数研究结果表明, 充足的磷营养能促进光合作用和根系生长, 增加束缚水含量和膜稳定性, 提高植株的耐旱能力。我们在对马铃薯 24 个品种(系)的盆栽沙培试验中发现缺磷胁迫反而增强了植株的耐旱能力。为进一步研究磷营养对马铃薯植株耐旱能力的影响, 以两个远缘杂交后代分离群体的 60 个株系(30 d 苗龄)为材料, 在正常磷和缺磷的 1/2 MS 矿质营养液中培养 16 d 后, 用 8% PEG8000 模拟干旱胁迫 3 h, 干旱胁迫前后取样测定形态生理指标。结果表明, 缺磷处理的植株矮小且气孔密度下降, 长出更多新根; 叶片和根系的可溶性糖、脯氨酸(Pro)含量以及叶片过氧化物酶(POD)活性与正常磷处理相比升高了一倍左右。干旱胁迫后缺磷处理叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性极显著升高, 叶片未萎蔫; 而正常磷处理叶片 Pro、丙二醛(MDA)含量均显著升高, 叶片明显萎蔫; 缺磷处理叶片和根系可溶性糖、根系 Pro 含量、叶片 POD 和 SOD 活性都显著或极显著高于正常磷处理。说明马铃薯在适应缺磷胁迫中发生的形态和生理代谢改变有助于提高其耐旱能力。

关键词: 马铃薯; 缺磷胁迫; 形态变化; 生理变化; 耐旱能力

Drought Tolerance Enhanced by Phosphorus Deficiency in Potato Plants

WANG Xi-Yao¹, ZHU Tao², ZOU Xue¹, WANG Ji-Sheng¹, and WANG Mi³

¹ College of Agronomy; ² College of Resource and Environment; ³ College of Biology and Science, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

Abstract: Many morphological and physiological adaptations responding to drought or phosphorus (P) deficiency have been reported. But the researches on the relationship between P nutrition and drought tolerance are less, and the results are not consistent. The majority findings indicate that sufficient P nutrition can promote photosynthesis and growth of roots, increase bound water proportion and cell membrane stability and so on, thus enhance the adult plant drought tolerance. But it is found in our preliminary studies that potato grown in low-P environment showed a strong resistance to drought. This experiment aimed to verify and explain this phenomenon in morphological and physiological level. A total of 60 lines with 30-day-old seedlings chosen from two segregating populations of distant-hybridization progenies were cultured in 1/2 MS mineral nutrient solution with two treatments of normal P and without P for 16 d respectively. Then, 8% PEG8000 was used to simulate drought stress for 3 h. Before and after drought stress, the concentrations of proline (Pro), soluble sugar, malonaldehyde (MDA) and the activities of peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD) were measured, respectively. P deficient treatment increased the number of new roots, but reduced the leaf area and stomatal density. Before drought stress, the Pro and soluble sugar concentrations of roots and leaves, POD activity of leaves in P deficient plants were increased and reached about 2 times higher compared to P sufficient plants. After 3 h drought stress, plants in P deficient treatment did not wilted, and the soluble sugar concentrations of roots and leaves, Pro concentrations of roots, POD and SOD activities of leaves were significantly or very significantly higher, but plants in P sufficient treatment showed severely wilting and the MDA and Pro concentrations of leaves evidently increased. Therefore, we can conclude that the morphological and physiological changes adapting to P deficiency enhance the drought tolerance of potatoes.

Keywords: Potato; Phosphorus deficiency stress; Morphological changes; Physiological changes; Drought tolerance

干旱是造成农业减产的主要因素之一, 目前关于植物对干旱胁迫的应答在生理、细胞和分子水平上都有许多研究, 干旱对植物的伤害主要在于细胞缺水破坏内部活性氧(AOS)及自由基(O₂⁻、H₂O₂、HO·

等)的代谢平衡, 而活性氧能与细胞内的多种物质发生反应, 最典型的是氧化膜脂产生丙二醛(MDA), 作用于膜蛋白产生孔隙, 使膜系统受损, 代谢失调最终导致细胞死亡。植物的耐旱性可分为系统耐旱

本研究由四川省科技厅马铃薯优质高产关键技术研究产业化示范项目(05NG001-021-2)资助。

第一作者联系方式: E-mail: wxyrtl@163.com

Received(收稿日期): 2008-09-13; Accepted(接受日期): 2009-02-14.

性和细胞耐旱性。系统耐旱性是通过形态结构改变来维持生存,如根冠比增高,株形变小,蒸腾面积减小等。细胞耐旱性是细胞通过生理生化变化而表现出抵抗干旱的能力,包括积累渗透调节物脯氨酸(Pro)、可溶性糖、甜菜碱;提高活性氧清除系统中酶(SOD、POD、CAT)的活性和非酶类物质的含量,增强抗氧化能力,其中 SOD 能消除 O_2^- 产生 H_2O_2 ,而 H_2O_2 可被 POD、CAT 分解^[1]。

磷是植物生命活动所必需的三大营养元素之一,不仅参与细胞内 ATP、核酸、磷脂等重要物质的组成,也参与多种代谢反应和调节。植物缺磷在形态上一般表现为地上部矮小,根系发达,根/冠比增高,叶色暗绿,甚至出现紫红色;在生理上一般会降低光合速率,并通过调节代谢反应,增加根系的有机酸分泌,提高酸性磷酸酶以及磷酸转运子活性来增强磷的吸收与利用效率。

已有植物对缺磷和干旱胁迫适应性反应在形态、生理和分子水平的研究^[2-3],但目前对两者之间相互关系的研究较少,并且结论不一致。大多数研究表明,充足的磷营养能提高植株的耐旱能力,如张岁岐等^[4]通过盆栽试验表明适量施用磷肥能促进春小麦根系生长,增加束缚水含量和膜稳定性,提高渗透调节能力,从而增强耐旱性;沈玉芳等^[5]利用盆栽控水试验表明磷营养可增强玉米、小麦、大麦等作物对干旱胁迫的适应性,并在提高恢复能力方面具有非常重要的作用;钟鹏等^[6]利用水培法研究表明,低磷下生长的大豆耐旱能力下降。也有相反的研究结论,如 Rodriguez 等^[7]发现磷素缺乏会提高小麦的脱落酸含量和降低气孔导度,认为其对水分胁迫的敏感性小于施磷处理;Kramer^[8]也认为磷营养缺乏的植物会产生一系列类似于适应水分胁迫的性状,降低其对水分胁迫的敏感性。本研究组前期研究 24 个马铃薯品种(系)磷营养特性时发现,在沙培条件下突发性干旱使正常磷和高磷营养下的植株叶片明显萎蔫,而缺磷植株叶片未萎蔫,表现出缺磷胁迫下耐旱性的增强。为确认这一现象,我们选用其中两个品种合作 88 和中农 VIII(对低磷胁迫的响应都属于中间类型,合作 88 对干旱敏感,中农 VIII 对干旱的响应未知),在可控性更强的水培和 PEG 模拟干旱胁迫的条件下,同样发现缺磷胁迫的植株表现出较强的耐旱性(图 1)。为进一步探究这种现象是否在不同遗传背景的马铃薯材料中具有普遍性,并从形态、生理水平研究缺磷胁迫与耐旱性的

关系,设计了本试验。

1 材料与方法

1.1 试验材料

两个马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)远缘杂交分离群体 B9、B18 实生种子由中国农业科学院蔬菜花卉研究所提供,经种植,单株收获,得到实生薯块茎群体,从每群体中随机取 30 个株系。

1.2 试验设计

1/2 MS 正常磷营养液(以+P 表示),含 MS 大量元素(10×) 500 mL,微量元素(100×) 50 mL,Fe 盐(100×) 50 mL;加去离子水至 10 L,用 10% NaOH 调 pH 至 5.8。1/2 MS 缺磷营养液(以-P 表示),将正常 MS 大量元素中的 KH_2PO_4 去掉,其余同+P。

实生薯块(每个株系 6 个,直径 1~2 cm)经休眠后于营养土中生长 30 d,将植株分别移栽到+P、-P 营养液中培养,每种营养液 3 株。每 7 d 换 1 次营养液,通气泵间隙打气 $12 h d^{-1}$,光照强度 $60 \mu mol m^{-2} s^{-1}$,光周期 12 h 光/12 h 暗,温度 $23 \pm 1^\circ C$ 。

水培第 16 天观察记载植株形态差异,并取样(以-PEG 代表这一处理),之后换入含 8% PEG 8000 的 1/2 MS 营养液模拟干旱胁迫,胁迫 3 h 后观察记载萎蔫性状差异,并取样(以+PEG 代表这一处理),两样品均于 $-20^\circ C$ 保存,备用生理指标测定。

从缺磷和正常磷处理的各 180 株中剪取倒 4 或倒 5 叶(每株 1 叶),去叶柄并分别混合均匀,按测定指标和重复 3 次的原则称重分装。

1.3 马铃薯叶下表皮气孔计数

采用透明胶带粘取法^[9],从 60 个株系中随机选 20 个株系数在两种磷营养液水培第 0、16 天倒 3 复叶的第 1 对小叶主脉两侧偏上 $1 cm \times 2 cm$ 叶块下表皮的的气孔数目,在 10×40 视野下每个叶块计数 15 个视野。

1.4 叶片和根系 Pro 含量测定

采用酸性茚三酮比色法^[9]。乙醇黑暗浸提时间改为 12 h,其余操作不变。

1.5 叶片和根系可溶性糖含量的测定

采用蒽酮比色法^[10],略有改进。将 1 g 蒽酮加入 500 mL 浓硫酸搅拌溶解,测定时直接加 5 mL 蒽酮-浓硫酸试剂。提取液定容到 25 mL。其余操作不变。

1.6 叶片 SOD 活性测定

采用氮蓝四唑(NBT)光还原比色法^[10],20 min 内光化还原 50% NBT 为 1 个酶活力单位。

1.7 叶片 POD 活性测定

采用愈创木酚法^[10], 略有改进。取愈创木酚 0.1 mL 加入 40 mL 100 mmol L⁻¹ 磷酸缓冲液(pH 6.0), 加热搅拌至完全溶解, 定容至 50 mL。测定时加 0.3% H₂O₂ 2 mL、0.2% 愈创木酚 1 mL、酶液 1 mL 至比色皿。以前 5 min 内平均每分钟 A₄₇₀ 变化 0.01 为 1 个酶活力单位。

1.8 叶片 MDA 含量测定

采用硫代巴比妥酸(TAB)比色法^[9]。

采用 Excel、DPS v3.01 软件分析数据, 用 SSR 法分析处理间差异。

2 结果与分析

2.1 磷营养和干旱胁迫对马铃薯植株形态和叶下表皮气孔数目的影响

2.1.1 植株形态比较 各株系间在叶形、叶色、小叶对数、茎秆颜色、表皮毛密度和长度上表现出不同程度的差异, 图 2 为其中形态差异明显的 4 个株系。正常磷处理的植株茂盛, 叶片伸展柔软; 缺磷处理的植株矮小, 叶面积减小, 且叶增厚, 叶色浓

绿发暗, 在干旱胁迫前叶片都未萎蔫(图 2-A~D)。由图 2-I 和 J 可以看出, 缺磷胁迫 16 d 后, 植株长出许多新根, 但正常磷处理不如缺磷处理的密集。用 8% PEG8000 模拟干旱胁迫 3 h 后, 缺磷处理的植株未出现萎蔫症状(图 2-E~H 右边), 表现出对水分胁迫的耐性; 而正常磷处理的植株, 叶片严重萎蔫, 叶柄下垂, 表现出受水分胁迫伤害的性状(图 2-E~H 中的箭头所指)。虽然株系间存在形态差异, 并且受缺磷胁迫的性状表现不同, 但缺磷植株表现更耐旱, 说明这种现象在不同遗传背景的马铃薯品种和材料中具有一定的普遍性。

2.1.2 叶下表皮气孔密度比较 由表 1 可以看出, 水培 16 d 后, 缺磷处理的 20 个株系中, 有 19 个株系的气孔密度伴随着缺磷培养而降低, 其中 13 个株系达极显著水平, 3 个达显著水平, 说明在缺磷营养下生长的群体其下表皮气孔密度呈下降的趋势。正常磷营养下, 20 个株系中, 有 19 个株系的气孔密度与最初相比增加, 其中 13 个达极显著水平, 2 个达显著水平, 说明正常磷营养下生长的群体其下表皮气孔密度呈上升的趋势。

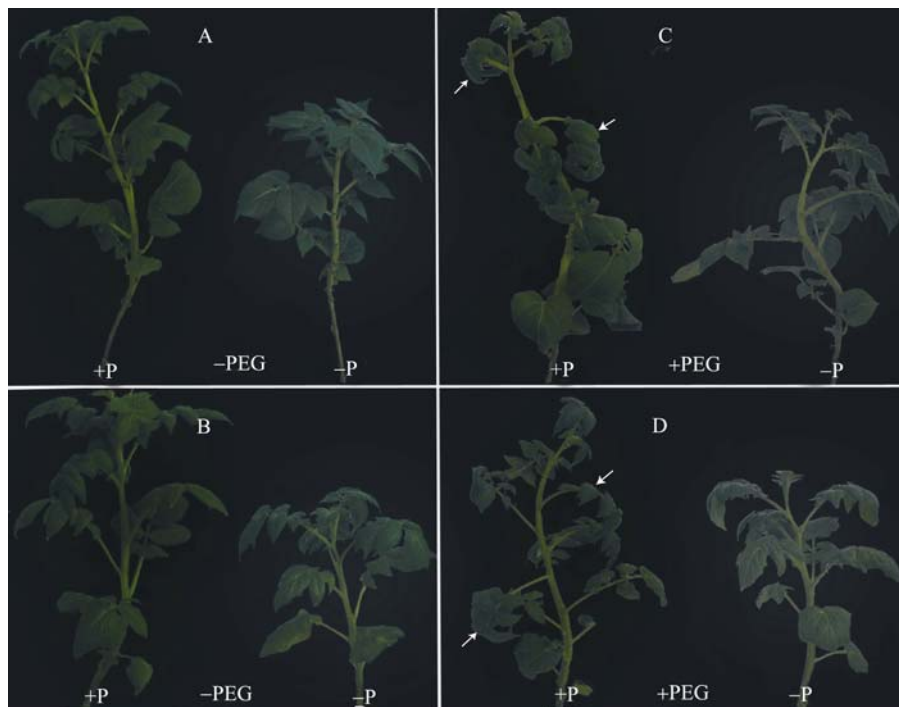


图 1 品种合作 88 和中农 VIII 在不同磷营养下对干旱胁迫的反应

Fig. 1 Effect of phosphorus nutrition and drought stress on morphology of cultivars Hezuo 88 and Zhongnong VIII

A: 干旱胁迫前(-PEG)的合作 88; B: 干旱胁迫前(-PEG)的中农 VIII; C: 干旱胁迫后(+PEG)的合作 88; D: 干旱胁迫后(+PEG)的中农 VIII。左边为+P 处理, 右边为-P 处理。箭头示萎蔫部分。

A and B are above ground parts of cultivars Hezuo 88 and Zhongnong VIII respectively, without drought stress (-PEG); C and D are the plants of A and B respectively under drought stress with PEG8000 (+PEG). In each picture, left is +P and right is -P treatment. Arrows show wilting parts. Scale bar = 3.3 cm.

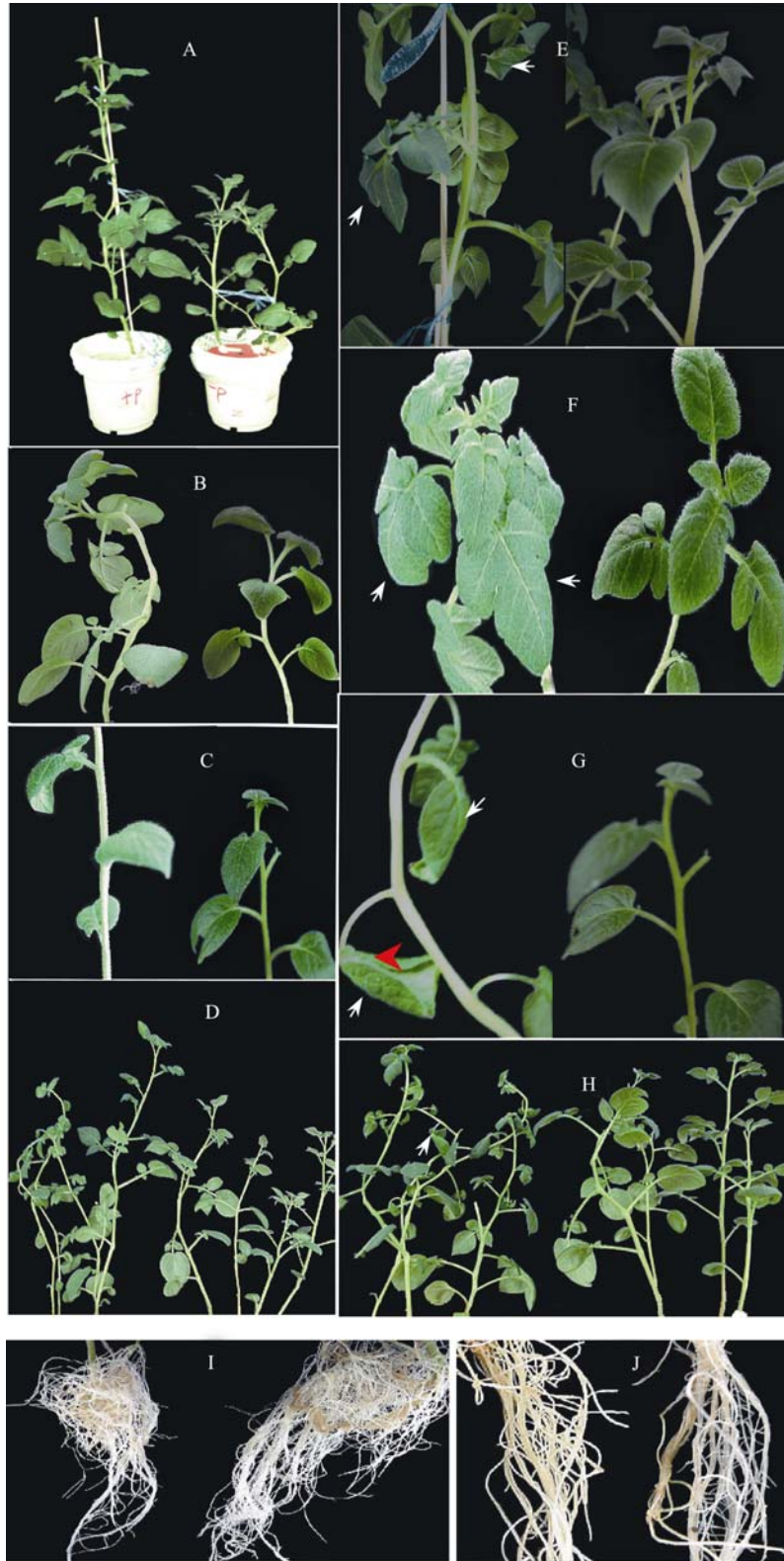


图 2 分离群体不同株系在不同磷营养下对干旱胁迫的形态反应

Fig. 2 Effect of phosphorus nutrition and drought stress on morphology of segregating population lines

A、B、C 和 D 分别是 4 个分离株系的地上部; I、J 是 2 个分离株系的根系, 为水培 16 d 的状态; E、F、G 和 H 分别是 A、B、C 和 D 所示植株用 8% PEG8000 模拟干旱胁迫 3 h 的状态。每幅图中, 左边为 +P 处理, 右边为 -P 处理。箭头示萎蔫部分。

A, B, C, and D are above ground parts of four lines; I and J are roots of two lines, water-cultured for 16 d; E, F, G, and H are the plants of A, B, C, and D respectively under drought stress for 3 h with 8% PEG8000. In each picture, left is +P treatment and right is -P treatment. Arrows show wilting parts. Scale bar: A: 5.0 cm; B: +P 3.6 cm, -P 1.8 cm; C: 1.2 cm and 0.9 cm; D: 3.6 cm; E: 2.0 cm and 0.9 cm; F: 1.2 cm and 0.7 cm; G: 0.9 cm and 0.5 cm; H: 2.2 cm; I: 3.5 cm; J: 4.0 cm.

表中数据还反映出不同株系间的气孔密度存在较大差异, 并且随磷处理下降或升高的幅度不同。

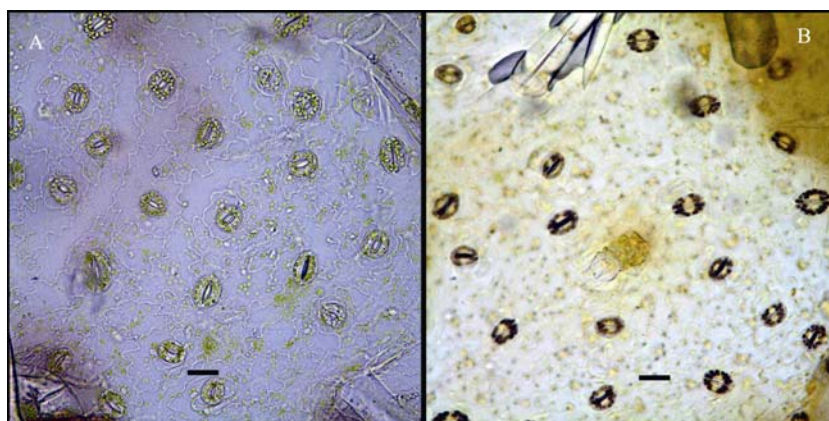


图 3 马铃薯叶下表皮气孔形态

Fig. 3 Stomatal morphology on lower epidermis of leaves

A: 未染色; B: 用 5 g L⁻¹ I₂-KI 染色。A: natural state; B: stained by 5 g L⁻¹ I₂-KI. Scale bar=35 μm.

表 1 磷营养对马铃薯叶下表皮气孔密度的影响

Table 1 Effect of P nutrition on the stomatal density on lower epidermis of leaves

株系 Line	水培天数 Days of water-culture			
	0 d		16 d	
	-P (No./10×40)		+P (No./10×40)	
B9-5	22.60±1.59	21.00±1.33*	22.47±1.73	27.30±2.26**
B9-6	22.43±2.47	19.45±2.16**	20.33±2.35	23.29±2.98**
B9-8	18.26±1.88	15.60±1.78**	16.93±3.39	19.90±2.60*
B9-9	24.40±2.87	21.20±1.93**	23.30±2.79	23.43±2.85
B9-20	25.60±3.58	22.00±3.63*	25.33±2.78	27.53±4.78
B9-21	19.60±2.41	16.90±1.59**	18.73±2.46	22.71±2.84**
B9-23	23.87±2.20	23.54±2.73	23.87±2.92	27.18±2.68**
B9-26	29.10±1.86	24.62±1.45**	28.49±2.56	29.90±1.66
B9-29	25.73±1.98	23.00±1.00**	27.13±3.46	31.60±2.21**
B9-38	19.47±1.60	16.38±1.77**	18.13±2.10	21.53±1.45**
B18-3	28.47±2.77	29.29±1.98	28.47±2.44	31.60±1.35**
B18-10	25.13±2.99	23.67±3.46	28.73±2.37	34.80±3.11**
B18-23	18.87±1.92	17.30±1.49*	16.13±2.59	19.33±2.77**
B18-34	20.73±2.25	18.09±2.38**	21.67±1.99	23.92±2.23*
B18-37	18.53±2.07	11.75±1.28**	22.33±2.13	33.30±2.00**
B18-40	24.00±1.73	23.38±1.89	20.00±2.42	24.60±2.07**
B18-42	23.50±2.11	19.10±2.56**	25.33±2.55	24.90±2.33
B18-60	15.33±1.95	12.20±1.55**	17.93±1.58	18.00±2.07
B18-64	24.47±1.81	21.00±1.33**	22.13±2.42	24.90±2.28**
B18-66	32.20±2.59	29.00±3.48**	37.13±3.39	40.90±2.64**

表中数据为平均值±标准差, n=15。*和**表示相同磷处理下不同时间的气孔数目在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。

Data in the table are mean±SD, n=15. * and **: significantly different between treatments with same phosphorus level but for different days at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

2.2 磷营养和干旱胁迫对马铃薯耐旱生理指标的影响

从图 2 可以看出缺磷处理能推迟萎焉出现的时

间, 增强植株耐脱水能力。这是否是因为缺磷胁迫影响了耐旱相关的生理代谢?为此我们在水培 16 d 取样(-PEG 处理), 并立即干旱胁迫 3 h 再取样

(+PEG 处理)测定耐旱生理指标。

2.2.1 叶片和根系可溶性糖含量的变化 由图 4 可知, 干旱胁迫前, 缺磷的植株叶片可溶性糖含量升高 135.26%, 达极显著水平(A)。两种磷处理组的植株叶片可溶性糖含量在干旱胁迫前后的变化都较小, 未达显著水平(比较 A 和 C)。正常磷营养植株叶片可溶性糖含量在干旱胁迫后仍极显著低于缺磷植株的, 只占其 48.35%(C)。

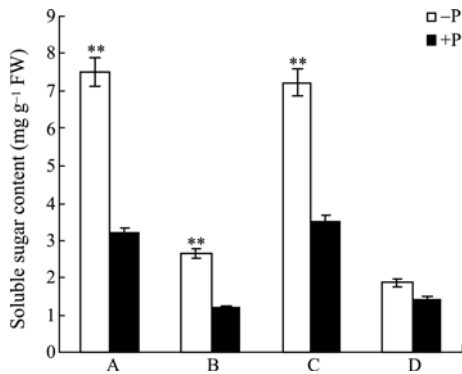


图 4 不同磷营养对干旱胁迫下的马铃薯可溶性糖含量的影响

Fig. 4 Effect of different phosphorus levels on soluble sugar contents of potato under drought stress

水培 16 d 后, A: 叶片, -PEG; B: 根系, -PEG; C: 叶片, +PEG; D: 根系, +PEG. **表示 -P 和 +P 处理在 0.01 水平上差异显著。

At 16 d of water culture, A: leaf, -PEG; B: root, -PEG; C: leaf, +PEG; D: root, +PEG. **: significantly different between -P and +P treatments at the 0.01 probability level.

干旱胁迫前, 缺磷营养下的植株根系可溶性糖含量也极显著高于正常磷营养下的植株, 升高 123.01%(B)。缺磷营养的根系可溶性糖含量在干旱胁迫后与干旱胁迫前相比下降 28.84%, 达极显著水平; 正常磷营养下, 干旱胁迫后群体的可溶性糖含量上升 21.33%, 达显著水平(比较 B 和 D)。虽然缺磷和正常磷处理的根系可溶性糖含量在干旱胁迫前后的变化不同(前者下降, 后者上升), 但在干旱处理后, 缺磷组根系的可溶性糖含量仍然大于正常磷组(D)。

2.2.2 叶片和根系 Pro 含量的变化 由图 5 可以看出干旱胁迫前, 缺磷组植株无论是叶片还是根系,

其 Pro 含量都高于正常磷营养下的(A 和 B), 叶片和根系分别升高了 74.39% 和 121.37%, 达极显著水平。缺磷组叶片的 Pro 含量在干旱胁迫后仍保持高水平状态与胁迫前的差异不显著(比较 A 和 C); 正常组叶片的 Pro 含量在干旱胁迫后极显著升高, 与干旱胁迫前相比上升了 91.44%。干旱胁迫后, 缺磷组和正常组间 Pro 含量的差异未达显著水平。

根系的 Pro 含量在干旱胁迫前后的变化与叶片不同, 无论是正常组还是缺磷组, 干旱胁迫后其 Pro 含量与干旱胁迫前相比都略有下降, 但差异不显著, 即缺磷组根系的 Pro 含量在干旱胁迫前后都为正常组的 2 倍左右(B 和 D)。

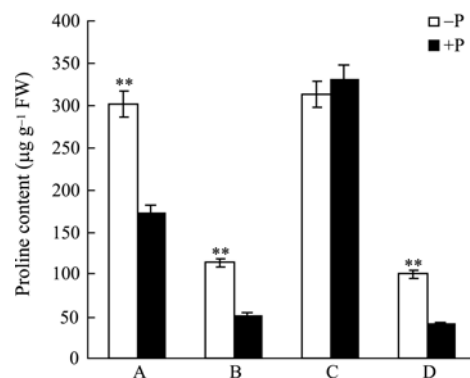


图 5 不同磷营养对干旱胁迫下马铃薯 Pro 含量的影响

Fig. 5 Effect of different phosphorus levels on Pro contents of potato under drought stress

水培 16 d 后, A: 叶片, -PEG; B: 根系, -PEG; C: 叶片, +PEG; D: 根系, +PEG. **表示 -P 和 +P 处理在 0.01 水平上差异显著。

At 16 d of water culture, A: leaves, -PEG; B: roots, -PEG; C: leaves, +PEG; D: roots, +PEG. **: significantly different between -P and +P treatments at the 0.01 probability level.

2.2.3 活性氧清除系统中的重要酶 POD、SOD 活性的变化 由表 2 可见在干旱胁迫前, 缺磷和正常磷处理间的 SOD 活性差异不显著。干旱胁迫后, 缺磷植株 SOD 活性与干旱胁迫前相比上升 26.64%, 达显著水平; 正常磷植株 SOD 活性有所下降, 但未达显著水平。干旱胁迫前, 缺磷组与正常组植株的 SOD 活性差异不显著, 但干旱胁迫后缺磷组 SOD 活性极显著高于正常磷组, 上升 49.57%。

表 2 缺磷和干旱胁迫对马铃薯叶片 POD 和 SOD 活力的影响

Table 2 Effect of P deficiency and drought stress on activities of POD and SOD in potato leaves

酶活力 Activity of enzyme	-PEG		+PEG	
	-P	+P	-P	+P
SOD (50% $\Delta OD_{525} g^{-1} FW$)	96.54 AB	94.80 AB	122.26 A	81.74 B
POD (0.01 $\Delta OD_{470} min^{-1} g^{-1} FW$)	1407.79 A	759.14 B	1335.68 A	693.16 B

每一种酶各处理间标不同大写字母的值差异达极显著水平, $P < 0.01$

Values for an enzyme followed by a different letter are significantly different between treatments, at $P < 0.01$.

干旱胁迫前, 缺磷胁迫使群体叶片的 POD 活性极显著升高, 与正常磷处理相比上升 85.45%。干旱胁迫后, 缺磷和正常磷处理的 POD 活性与干旱胁迫前相比都下降, 但未达显著水平。因此, 在干旱胁迫后, 叶片缺磷组 POD 活性仍极显著高于正常组, 正常组只占缺磷组的 51.90%。

2.2.4 叶片 MDA 含量的变化 MDA 是活性氧氧化膜脂的产物, 其含量可作为细胞受害程度的指标之一。由图 6 可知, 干旱胁迫前, 缺磷胁迫使植株叶片 MDA 含量升高 25.99%, 达显著水平(A)。干旱胁迫后, 缺磷组 MDA 含量升高 27.55%, 而正常组上升 72.63%(比较 A 和 B), 与缺磷组相比升幅很大, 这与正常组此时 POD 活性和 SOD 活性下降相吻合, 表明其活性氧清除系统能力弱, 使膜脂过氧化程度严重。

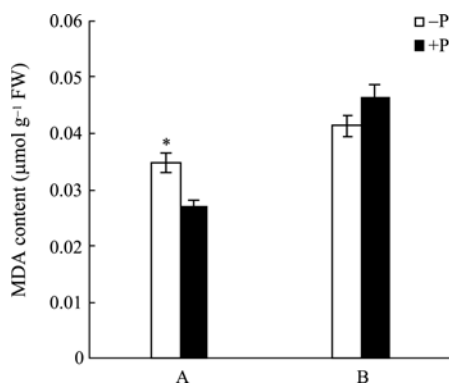


图 6 不同磷营养对干旱胁迫下的马铃薯叶片 MDA 含量的影响
Fig. 6 Effect of different phosphorus levels on MDA contents of potato leaves under drought stress

水培 16 d 后, A: -PEG; B: +PEG。*表示 -P 和 +P 处理在 0.05 水平上差异显著。

At 16 d of water culture, A: -PEG; B: +PEG. *: significantly different between -P and +P treatments at the 0.05 probability level.

3 讨论

Boussiba 等^[11]发现适度缺水, 矿质营养缺乏, 盐渍等均会提高烟草植株的抗冻性和耐缺氧力, 并正式将植物经受一种逆境作用所表现出的对同种或异种逆境的适应性反应称为植物的交叉适应。本试验从形态、生理水平探索到缺磷胁迫提高马铃薯耐旱能力的原因。

本试验结果表明缺磷下生长的马铃薯发生了植株矮小、根系发达等形态改变, 这与李锋等^[12]、Williamson 等^[13]、Hernández 等^[14]对水稻、拟南芥、菜豆的研究结果相似。已有的关于磷营养与气孔关系的研究多集中于磷对气孔行为的影响, 大多数试

验表明磷不足会降低气孔导度^[15-19]。关于磷营养与气孔密度的关系研究较少, 且结果相悖, 本试验发现缺磷胁迫后马铃薯下表皮气孔密度下降(表 1), 而刘厚诚等^[20]认为缺磷下长豇豆叶表皮气孔密度增大, 刘国栋等^[21]认为低磷胁迫不影响不同磷营养基因型小麦的气孔密度, 只会使气孔开度出现差异。鉴于此, 加之气孔对植物响应干旱逆境的特殊重要作用, 作者认为很有必要继续探索磷营养与气孔发生的关系。

本试验结果表明缺磷胁迫 16 d 会使可溶性糖、Pro 含量和 POD 活性为正常磷营养的 2 倍左右, 这与许多人的研究结果相似。如 Yao 等^[22]对玉米的研究表明缺磷胁迫促使 POD、SOD 活性以及 Pro 含量显著上升。Georgina 等^[14]的研究证明低磷下生长 21 d 的菜豆根系 Pro 含量是正常磷营养下的 1.7 倍, 可溶性糖类如甘露糖、蔗糖和果糖含量则分别为正常磷营养下的 1.2、3.5 和 2.8 倍。还有研究表明干旱胁迫时植物会通过增加渗透调节物、LEA 蛋白、水孔蛋白的含量以及抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性来增强对干旱的抗性^[1,23]。上述结果说明, 渗透调节和抗氧化能力的提高是植物在生理上对缺磷胁迫与干旱胁迫的交叉适应表现。

Wu 等^[2]利用基因芯片技术, 测定了拟南芥在缺磷培养 3 d 中的基因表达情况, 发现测定的 6 172 个基因中有 1 835 个表达上调或下调。这些基因涉及的功能领域广泛, 如光合作用、氮同化作用、糖类和脂类代谢、细胞壁以及蛋白质的合成和降解、信号转导等, 可见植物对磷缺乏的响应是一个很复杂的过程。Vasquez-Robinet 等^[24]测定了两个安第斯基基因型马铃薯 SUL 和 NOJ 在干旱胁迫中的基因响应情况, 其中有 704 个和 309 个基因在两个基因型中分别被诱导和抑制表达, 所以植物对干旱胁迫的反应也是一个非常复杂的过程。马铃薯植株对缺磷和干旱胁迫的基因响应存在哪些共同的表现, 以及它们功能的表现怎么与生理、形态性状表现相联系, 从而产生交叉适应, 有待进一步研究。

大多数研究表明充足的磷营养能促进光合作用和根系生长, 增加束缚水含量, 增强膜稳定性从而提高植株的耐旱能力, 采用的方式有水培、盆栽和大田试验, 研究的材料有小麦、大麦、玉米、大豆等, 评价的指标有产量、电导率、质膜透性、活性氧清除系统以及渗透调节物^[4-6]。本研究通过建立水培和 PEG 模拟干旱胁迫的马铃薯试验体系, 从形态、生理指标综合反映出适时的缺磷培养后再进行

干旱胁迫会延迟叶片萎蔫出现的时间, 增强植株的耐旱能力, 结论与大多数研究相反。这可能是试验体系以及评价耐旱的指标不同造成, 也可能是马铃薯对缺磷胁迫有特殊的响应表现。有必要进一步对相关评价指标体系以及在分子水平上的机制进行深入研究。

4 结论

缺磷胁迫会使水培条件下生长的马铃薯植株发生与耐旱相适应的形态和生理变化, 表现为植株矮小, 根系发达, 气孔密度下降; 渗透调节物可溶性糖和 Pro 的含量以及活性氧清除系统中的 POD 活性提高, 耐旱能力增强, 推测这一特性对于不同遗传背景的马铃薯植株具有一定的普遍性。

References

- [1] Kang Z-L(康宗利), Yang Y-H(杨玉红), Zhang L-J(张立军). Molecular mechanism of responding to drought stress in plants. *J Maize Sci* (玉米科学), 2006, 14(2): 96–100(in Chinese with English abstract)
- [2] Wu P, Ma L G, Hou X L, Wang M Y, Wu Y R, Liu F Y, Deng X W. Phosphate starvation triggers distinct alteration of genome expression in Arabidopsis roots and leaves. *Plant Physiol*, 2003, 132: 1260–1271
- [3] Caruso A, Cheddor F, Carpin S, Depierreux C, Delmotte F M, Kahlem G, Morabito D. Physiological characterization and identification of genes differentially expressed in response to drought induced by PEG6000 in *Populus Canadensis* leaves. *J Plant Physiol*, 2008, 165: 932–941
- [4] Zhang S-Q(张岁岐), Shan L(山仑). The effect of phosphorus nutrition on drought resistance of spring wheat. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 1998, 4(2): 115–119 (in Chinese with English abstract)
- [5] Shen Y-F(沈玉芳), Qu D(曲东), Wang B-L(王保莉), Zhang X-C(张兴昌). Effects of phosphorus on root hydraulic conductivity of crops under drought stress. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(2): 214–218 (in Chinese with English abstract)
- [6] Zhong P(钟鹏), Zhu Z-L(朱占林), Li Z-G(李志刚), Wang J-L(王建丽), Zhang Y-L(张玉玲). Effects of low-phosphorus and drought stresses on protective enzyme activities of soybean. *Chin Agric Sci Bull* (中国农学通报), 2005, 21(2): 153–154(in Chinese with English abstract)
- [7] Rodriguez D, Goudriaan J. Effects of phosphorus and drought stress on dry mater and phosphorus allocation in wheat. *J Plant Nutr*, 1995, 18: 2501–2517
- [8] Kramer P J. *Plant and Water Relationships: A Modern Synthesis*. New York: McGraw-Hill, 1969. p 1
- [9] Gao J-F(高俊凤). *Experimental Guidance for Plant Physiology* (植物生理学实验指导). Beijing: Higher Education Press, 2006 (in Chinese)
- [10] Xiong Q-E(熊庆娥). *Experimental Tutorial for Plant Physiology* (植物生理学实验教程). Sichuan: Sichuan Publish House of Science & Technology, 2003 (in Chinese)
- [11] Shang Q-M(尚庆茂), Li X-F(李晓芬), Zhang Z-G(张志刚). Molecular mechanisms of cross adaptation in plants. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 2007, 27(9): 1921–1928(in Chinese with English abstract)
- [12] Li F(李锋), Pan X-H(潘晓华), Liu S-Y(刘水英), Li M-Y(李木英), Yang F-S(杨福孙). Effect of phosphorus deficiency stress on root morphology and nutrient absorption of rice cultivars. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(5): 438–442(in Chinese with English abstract)
- [13] Williamson L C, Ribrioux S P C P, Fitter A H, Leyser H M O. Phosphate availability regulates root system architecture in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2001, 126: 875–882
- [14] Hernández G, Ramírez M, Valdés-López O, Tesfaye M, Graham M A, Czechowski T, Schlereth A, Wandrey M, Erban A, Cheung F, Wu H C, Lara M, Town C D, Kopka J, Udvardi M K, Vance C P. Phosphorus stress in common bean: Root transcript and metabolic responses. *Plant Physiol*, 2007, 144: 752–767
- [15] Yu H-Q(于海秋), Peng X-X(彭新湘), Yan X-L(严小龙), Cao M-J(曹敏建). Effect of phosphorus deficiency on microstructure and photosynthesis in soybean leaves. *J Jilin Agric Univ* (吉林农业大学学报), 2006, 28(4): 127–132(in Chinese with English abstract)
- [16] Zhang K-W(张可炜), Wang X-L(王贤丽), Li K-P(李坤朋), Zhang J-R(张举仁). Effect of low-level phosphorus stress on photosynthetic characteristics of maize inbred line seedlings with low-level phosphorus tolerance. *J Shandong Univ* (Nat Sci) (山东大学学报·理学版), 2007, 42(3): 89–94(in Chinese with English abstract)
- [17] Guo C-J(郭程瑾), Li B-X(李宾兴), Wang B(王斌), Li Y-M(李雁鸣), Xiao K(肖凯). Photosynthetic characteristics and relative physiological mechanism of wheat cultivars with different phosphorus efficiencies. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(8): 1209–1217(in Chinese with English abstract)
- [18] Peng Z-P(彭正萍), Li C-J(李春俭), Men M-X(门明新). Effects of P deficiency on photosynthetic characters and yield in two wheat cultivars with different spike types. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(8): 739–744(in Chinese with English abstract)
- [19] Liu F-J(刘建福). Influence of phosphorus stress on photosynthetic characteristics of macadamia seedlings. *J Southwest China Norm Univ* (Nat Sci) (西南师范大学学报·自然科学版), 2007, 32(2): 45–48(in Chinese with English abstract)

- [20] Liu H-C(刘厚诚), Chen G-J(陈国菊), Chen R-Y(陈日远), Kuang Y-H(邝炎华), Wu X-Y(吴筱颖). Anatomical structures of seedling of *Vigna unguiculata* ssp. *sesquipedalis* cultivars under phosphorus deficiency stress. *J Plant Resour Environ* (植物资源与环境学报), 2004, 3(1): 48–52(in Chinese with English abstract)
- [21] Liu G-D(刘国栋), Li J-Y(李继云), Li Z-S(李振声). Genotypic differences in some characters of wheat shoot system under low-P stress. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), 1998, 35(2): 235–241(in Chinese with English abstract)
- [22] Yao Q L, Yang K C, Pan G T, Rong T Z. The effects of low phosphorus stress on morphological and physiological characteristics of maize (*Zea mays* L.) landraces. *Agric Sci China*, 2007, 6: 559–566
- [23] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J Exp Bot*, 2007, 58: 221–227
- [24] Vasquez-Robinet C, Mane S P, Ulanov A V, Watkinson J I, Stromberg V K, Koeyer D D, Schafleitner R, Willmot D B, Bonierbale M, Bohnert H J, Grene R. Physiological and molecular adaptations to drought in Andean potato genotypes. *J Exp Bot*, 2008, 59: 2109–2123