

文章编号:1000-8551(2019)06-1217-08

# 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

龚丝雨 梁喜欢 杨帅强 张世川 朱肖文 刘齐元\*

(江西农业大学农学院/作物生理生态与遗传育种教育部重点实验室,江西 南昌 330045)

**摘要:**为揭示不同磷效率烟草对低磷胁迫的响应机理,以磷高效且耐低磷基因型 K326 和云烟 105 及磷低效且低磷敏感基因型 G28 和中烟 101 为试验材料,设置低磷( $0.01 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ , LP)和正常磷( $1.00 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ , NP)2 个处理,研究不同磷效率基因型烟草苗期主要农艺性状及生理指标对低磷处理的反应。结果表明,磷高效基因型的农艺指标(株高、地上部干重、根系干重等)在 2 种处理中均显著高于磷低效基因型,表明磷高效基因型在 LP 和 NP 水平下均能较好生长,对磷素具有较高的吸收或利用效率;在 LP 下,磷高效基因型的主根长增幅较大,干重、株高等降幅较小,即磷高效品种的生长受低磷影响较小,耐低磷性较强。在生理指标方面,LP 条件下磷高效基因型的 3 种保护酶[过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)]和酸性磷酸酶(ACP)活性及可溶性糖和游离脯氨酸含量的增幅较磷低效基因型大,丙二醛(MDA)含量的增幅较小,可溶性蛋白含量、根系活力的降幅较小,水培培养液的 pH 值降幅较大;磷高效基因型的农艺性状及生理指标的耐低磷指数均高于磷低效基因型。综上,在低磷胁迫中,磷高效基因型烟草具有较强的活性氧清除能力,可累积较多渗透调节物质以维持细胞渗透势,较好地保护细胞,增强体内 ACP 活性,提高对磷素的吸收利用效率,维持自身的正常生长与代谢。本研究结果为烟草磷素高效吸收利用提供了一定的理论依据。

**关键词:**低磷;磷效率;烟草;生长;生理

DOI:10.11869/j.issn.100-8551.2019.06.1217

磷(P)是植物生长发育过程中的营养元素之一,也是构成植物体内重要有机化合物(如 ATP、磷脂、核酸)的必要元素,在植物能量转化与物质代谢中发挥着重要的作用<sup>[1-2]</sup>。磷素是评价土壤肥力的主要指标之一,其含量及有效性对作物的生长发育和新陈代谢具有重要影响<sup>[3]</sup>。目前,我国耕地土壤有效磷严重缺乏,施用磷肥虽能使土壤有效磷含量上升<sup>[4]</sup>,但存在磷肥利用效率低,生产成本高等问题,且持续施用还会引发水体富营养化等一系列环境污染问题<sup>[5-6]</sup>。研究发现同一作物的不同品种对低磷胁迫和磷肥效应具有显著的品种差异<sup>[7]</sup>。因此,利用磷高效植物种质资源,研究植物对磷素高效吸收利用机理,对降低植物对磷肥的依赖性,建立发展高效、高产、优质、环保的作物生产体系和促进农业可持续健康发展具有重要意义。

烟草(*Nicotiana tabacum* L.)是我国栽培的重要经

济作物,每年烟草行业的税收约占全国总财政收入的 10%,具有举足轻重的地位<sup>[8]</sup>。研究表明,烟草虽然对磷素需求量不高,但对磷的缺乏极度敏感,生长期若缺磷则表现出生长缓慢、株体瘦小、叶片窄小、叶色发黑、烟叶化学成分欠协调等症状,最终导致烟叶减产和品质下降<sup>[9]</sup>。

目前,关于不同磷效率基因型作物在低磷胁迫下的生理特性研究已有大量报道,前人通过对大豆<sup>[10]</sup>、水稻<sup>[11]</sup>、小麦<sup>[12-13]</sup>等作物进行研究,发现磷高效品种在低磷条件下的根系活力、可溶性蛋白含量及酸性磷酸酶活性均显著高于磷低效品种,且其保护酶活性也保持在较高水平,丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量明显更低。高家合等<sup>[14]</sup>、徐敏等<sup>[15]</sup>和李华丽<sup>[16]</sup>对耐低磷及磷高效烟草品种筛选进行了相关研究,而关于不同磷效率类型烟草在磷胁迫下生理特征的研究尚

收稿日期:2018-09-11 接受日期:2018-11-20

基金项目:江西省烟草专卖局科技项目(201401001),江西农业大学研究生创新专项资金项目(NDYC2017-S013)

作者简介:龚丝雨,女,主要从事烟草科学研究。E-mail: gongsiyu0024@163.com

\* 通讯作者:刘齐元,男,教授,主要从事烟草科学研究。E-mail: qiyuanl@126.com

鲜见报道。本试验在前期研究的基础上,根据2017年烟草耐低磷及磷高效基因型的筛选结果(尚未发表),以耐低磷且磷高效品种(K326、云烟105)和低磷敏感且磷低效品种(G28、中烟101)为试验材料进行磷效率特征探讨,以期为进一步研究烟草养分高效生理机理和培育磷高效基因型烟草提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试烟草材料为磷高效且耐低磷品种(K326、云烟105)和磷低效且低磷敏感品种(G28、中烟101)。其中,云烟105由江西省烟叶科学研究所提供,其他3个品种均由国家农作物种质资源平台烟草种质资源子平台提供。

### 1.2 试验设计

试验于2018年在江西农业大学实验基地进行。采用营养液水培方式,选择饱满健康的烟草种子进行漂浮育苗,待烟草长至四叶一心期时,挑选长势一致的烟苗在培养盆(长×宽×高=52 cm×40 cm×15 cm)中等间距定植,进行低磷(LP, 0.01 mmol·L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)与正常磷(NP, 1.00 mmol·L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)营养液处理,营养液体积为8 L·盆<sup>-1</sup>,各品种每个处理培养1盆,每盆48株。营养液配制方法参考文献[17],并用NaOH和H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>调节营养液pH值为6.0。NP处理营养液配方:2.5 mmol·L<sup>-1</sup> NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>、1.0 mmol·L<sup>-1</sup> KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>、2.4 mmol·L<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、4.6×10<sup>-2</sup> mmol·L<sup>-1</sup> H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>、5.0 mmol·L<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub>、2.0 mmol·L<sup>-1</sup> MgSO<sub>4</sub>、9.0×10<sup>-3</sup> mmol·L<sup>-1</sup> MnCl<sub>2</sub>·4H<sub>2</sub>O、7.65×10<sup>-4</sup> mmol·L<sup>-1</sup> ZnSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O、3.7×10<sup>-2</sup> mmol·L<sup>-1</sup> Fe-EDTA、3.2×10<sup>-4</sup> mmol·L<sup>-1</sup> CuSO<sub>4</sub>、1.6×10<sup>-5</sup> mmol·L<sup>-1</sup> (NH<sub>4</sub>)<sub>6</sub>MO<sub>7</sub>O<sub>24</sub>。LP处理中KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>浓度为0.01 mmol·L<sup>-1</sup>,其他配方与NP相同,以KCl平衡调整K<sup>+</sup>。每隔3 d更换1次营养液,每天上午9:00用氧气泵向营养液通气30 min。从最后一次营养液更换日起连续5 d(6月25日-6月29日)定时(21:00)测定营养液的pH值,处理28 d后开始测定烟草的农艺性状及相关生理指标。

### 1.3 测定指标与方法

1.3.1 农艺性状的测定 参照烟草标准(YC/T 142-2010)[18]调查烟草株高(cm)、茎粗(mm)等农艺性状;采用排水法测定根系体积(mL);像素法测量叶面积(cm<sup>2</sup>);利用SPAD-502叶绿素仪(日本美能达公司)测定烟草叶片的叶绿素含量相对值(SPAD值)。将新

鲜烟株分为地上部分和根系,105℃杀青30 min,75℃烘干获得干重。

1.3.2 生理指标的测定 根系活力测定采用氯化三苯基四氮唑(triphenyl tetrazolium chloride, TTC)还原法;叶片游离脯氨酸含量采用酸性茚三酮(acidic ninhydrin)法;MDA及可溶性糖含量采用硫代巴比妥酸(thiobarbituric acid, TBA)法测定[19]。采用试剂盒(南京建成生物工程研究所)分别测定叶片可溶性蛋白含量、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)及酸性磷酸酶(acid phosphatase, ACP)活性。其中,ACP以每克组织蛋白在37℃与基质作用30 min产生1 mg酚表示其活性,即U·g<sup>-1</sup> prot;SOD以每克组织在1 mL反应液中SOD抑制率达50%时所对应的SOD量为一个酶活力单位,单位为U·g<sup>-1</sup> FW。采用试剂盒(苏州科铭生物技术有限公司)分别测定叶片过氧化氢酶(catalase, CAT)和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性。其中,CAT以每克组织每分钟催化1 nmol H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>降解定义为一个酶活力单位,即nmol·min<sup>-1</sup>·g<sup>-1</sup> FW;POD以每克组织在每毫升反应体系中每分钟A<sub>470</sub>变化0.01为一个酶活力单位,即U·g<sup>-1</sup> FW。营养液pH值利用台式pH测定仪(上海雷磁仪器厂)测定。

1.3.3 耐低磷指数的计算 采用耐低磷指数(low-phosphorus tolerance index, L/N)[20]比较不同磷效率类型烟草在低磷胁迫下的生长及生理特征差异,按照公式计算耐低磷指数:

$$\text{耐低磷指数} = \frac{\text{低磷条件下指标测定值}}{\text{正常磷条件下指标测定值}} \quad (1)$$

### 1.4 数据分析

利用Microsoft Excel 2007进行数据统计与图表制作;运用SPSS 22.0进行数据分析,多重比较采用LSD检验法,两组数据间的差异显著性采用T检验法。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同磷效率烟草农艺性状的差异

由表1可知,低磷胁迫下,4个烟草基因型苗期农艺性状均受到不同程度的影响。与正常磷相比,低磷胁迫下烟苗的株高、茎粗、根体积、地上部干重、根干重、最大叶面积及叶片SPAD值均有所减小,而主根长有所增大。对于茎粗而言,G28、中烟101在2种磷素水平下均差异显著,而K326、云烟105均无显著差异。除茎粗外,各烟草基因型的其他指标(地上部干重、根干重、株高、SPAD值等)LN与NP间均差异显著。

表 1 不同供磷条件下各烟草基因型苗期农艺性状特征  
Table 1 Characteristics of the agronomic traits in tobacco varieties at seedling stage under different phosphorus levels

指标 Index	基因型 Genotype	基因型 Genotype			
		G28	中烟 101	云烟 105	K326
株高 Plant height/cm	LP	8.03dB	10.00cB	14.85bB	18.27aB
	NP	11.03cA	12.90cA	18.00bA	22.17aA
	L/N	0.73a	0.78a	0.83a	0.83a
茎粗 Stem diameter/mm	LP	4.04bB	4.26bB	5.11aA	5.67aA
	NP	4.80bA	5.17bA	5.51abA	5.96aA
	L/N	0.84bc	0.83c	0.93ab	0.95a
主根长 Main root length/cm	LP	16.17dA	18.20cA	31.12aA	26.24bA
	NP	15.38cB	14.93cB	23.30aB	20.95bB
	L/N	1.05c	1.22b	1.34a	1.25ab
根体积 Root volume/mL	LP	0.28dB	0.58cB	1.09bB	1.53aB
	NP	0.39dA	0.78cA	1.39bA	1.93aA
	L/N	0.73a	0.74a	0.78a	0.79a
地上部干重 Shoot dry weight/g	LP	0.19cB	0.24cB	0.64bB	0.93aB
	NP	0.57dA	0.70cA	1.00bA	1.33aA
	L/N	0.34c	0.35c	0.64b	0.70a
根干重 Root dry weight/g	LP	0.02cB	0.02cB	0.05bB	0.07aB
	NP	0.05dA	0.06cA	0.07bA	0.08aA
	L/N	0.35b	0.37b	0.73a	0.79a
最大叶面积 Maximum leaf area/cm <sup>2</sup>	LP	75.84dB	84.42cB	141.65aB	121.95bB
	NP	129.88cA	149.11cA	213.12aA	177.26bA
	L/N	0.59b	0.57b	0.67ab	0.69a
SPAD 值 SPAD value	LP	11.07cB	12.63cB	20.97bB	17.97aB
	NP	18.93dA	20.67cA	29.50bA	25.77aA
	L/N	0.58c	0.61bc	0.71a	0.70ab

注:同行不同小写字母表示下的不同品种间差异显著( $P < 0.05$ ),同列不同大写字母表示同一品种的不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。下同。

Note: Different lowercase letters in the same line indicate significantly different among different varieties under the same treatment at 0.05 level. Different capital letters in the same column indicate significant different among different treatments of the same variety at 0.05 level. The same as following.

低磷胁迫下,不同磷效率烟草品种的各指标变化幅度存在明显差异,其中株高、SPAD 值降幅依次为云烟 105(17.50%、28.92%)<K326(17.59%、30.27%)<中烟 101(22.48%、38.90%)<G28(27.20%、41.52%);茎粗、根干重、最大叶面积降幅依次为 K326(4.87%、12.50%、31.20%)<云烟 105(7.26%、28.57%、33.54%)<G28(15.83%、60.00%、41.61%)<中烟 101(17.60%、66.67%、43.38%);地上部干重、根

体积降幅依次为 K326(30.08%、20.73%)<云烟 105(36.00%、21.58%)<中烟 101(65.71%、25.64%)<G28(66.67%、28.21%)。主根长增幅依次为云烟 105(33.56%)>K326(25.25%)>中烟 101(21.90%)>G28(5.14%)。其中,K326 和云烟 105 的主根长增幅较大,地上部与根干重、株高、茎粗等降幅较小,且其 L/N 值均较大,说明磷高效烟草品种在低磷胁迫下仍能保持较高的磷素利用效率。

## 2.2 不同磷效率烟草细胞保护酶活性的差异

由表 2 可知,低磷胁迫显著提高了各烟草品种的 CAT、POD 和 SOD 活性。低磷水平下,G28、中烟 101、云烟 105 和 K326 的 CAT 活性较正常磷处理分别提高了 23.63%、57.71%、67.23% 和 88.96%,POD 活性分别提高了 23.20%、23.23%、40.78% 和 39.68%,SOD 活性分别提高了 17.61%、9.63%、38.89% 和 40.94%。低磷胁迫下,G28 的 CAT、POD 活性增幅均为最低,中烟 101 的 SOD 活性增幅最低,K326 的 CAT 和 SOD 活性增幅最高,云烟 105 的 POD 活性增幅最高。结果表明,磷高效品种的细胞保护酶提升幅度较大,而磷低效品种提升较小。CAT、POD 和 SOD 活性的 L/N 值均表现为 K326、云烟 105 较高,中烟 101、G28 较低。

## 2.3 不同磷效率烟草酸性磷酸酶活性的差异

由表 3 可知,低磷水平下,云烟 105、K326 根和叶中 ACP 活性均显著提高,G28、中烟 101 根和叶中的 ACP 活性虽有所增加,但均无显著差异。根中 ACP 活性增幅依次为 K326(47.94%)>云烟 105(25.85%)>中烟 101(15.67%)>G28(9.52%);叶中 4 个品种的 ACP 活性变化趋势同根一致,增幅最大为 K326(49.02%),其次是云烟 105(26.67%),再次为中烟 101(8.79%),G28(8.77%)最低;根和叶中 ACP 活性增幅均表现为 K326>云烟 105>中烟 101>G28,说明磷高效品种的 ACP 活性增幅大于磷低效品种。根中,K326 的 L/N 值显著高于其他 3 个基因型,云烟 105 的 L/N 值显著高于中烟 101、G28;叶中,各烟草基因型的 L/N 值间无显著差异。2 种处理下,根和叶中的 ACP 活性均为 K326 和云烟 105 较高,说明磷高效品种在 LP 和 NP 处理下均具有高效的磷营养效率。同一处理下,各基因型根中 ACP 活性均高于叶片。

## 2.4 不同磷效率烟草根系活力及水培营养液 pH 值的差异

由表 4 可知,与正常施磷相比,低磷水平下各烟草基因型的根系活力均显著降低,其中降幅最大的是 G28,降低了 73.00%,K326 降幅最小(25.26%)。根系活力的 L/N 值以 K326 为最高,云烟 105 和中烟 101

表 2 不同供磷条件下各烟草基因型细胞保护酶活性

Table 2 Cell protective enzyme activities in tobacco varieties at seedling stage under different phosphorus levels

指标 Index		基因型 Genotype			
		G28	中烟 101	云烟 105	K326
CAT/(nmol·min <sup>-1</sup> ·g <sup>-1</sup> FW)	LP	15.75dA	21.78cA	23.73bA	26.02aA
	NP	12.74bB	13.81aB	14.19aB	13.77aB
	L/N	1.24c	1.60b	1.65b	1.87a
POD/(U·g <sup>-1</sup> FW)	LP	2 922.22dA	3 621.58cA	5 718.73aA	5 458.37bA
	NP	2 371.92dB	2 938.89cB	4 062.22aB	3 907.77bB
	L/N	1.23b	1.23b	1.41a	1.40a
SOD/(U·g <sup>-1</sup> FW)	LP	130.73cA	137.14cA	160.11bA	207.75aA
	NP	111.16cB	125.09bB	115.28cB	147.40aB
	L/N	1.18b	1.10b	1.39a	1.41a

表 3 不同供磷条件下各烟草基因型酸性磷酸酶活性

Table 3 Acid phosphatase activities in tobacco varieties at seedling stage under different phosphorus levels

组织 Tissue		基因型 Genotype			
		G28	中烟 101	云烟 105	K326
根 Root	LP	1.38dA	1.55cA	1.85bA	2.16aA
	NP	1.26bA	1.34abA	1.47aB	1.46aB
	L/N	1.10c	1.15c	1.26b	1.48a
叶 Leaf	LP	0.62dA	0.99cA	1.33bA	1.52aA
	NP	0.57bA	0.91aA	1.05aB	1.02aB
	L/N	1.13a	1.09a	1.26a	1.50a

表 4 不同供磷条件下各烟草基因型根系活力

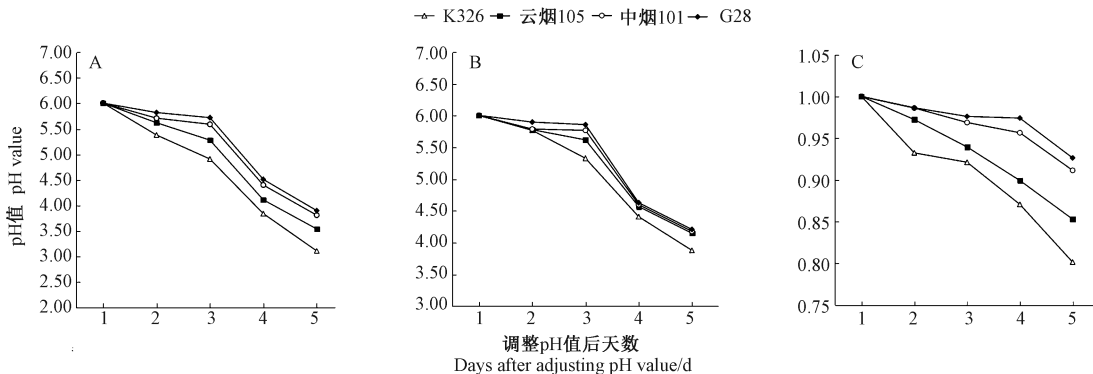
Table 4 Root activities in tobacco varieties at seedling stage under different phosphorus levels

处理 Treatment	基因型 Genotype			
	G28	中烟 101	云烟 105	K326
LP	4.02cB	5.25cB	17.94bB	26.01aB
NP	14.89cA	14.49cA	28.36bA	34.80aA
L/N	0.27c	0.36bc	0.65ab	0.75a

次之,G28 最低,表明磷低效烟草品种的根系活性受低磷胁迫的影响更为明显。

由图 1 可知,LP 和 NP 处理下,各烟草基因型的营养液 pH 值随着处理时间的延长均呈降低趋势。各烟草基因型的 pH 值变化存在差异,调整 pH 值后第

1~第 5 天,LP 处理下 G28、中烟 101、云烟 105 和 K326 的 pH 值由 6.00 分别下降至 3.90、3.81、3.54 和 3.11,NP 处理下 pH 值由 6.00 分别下降至 4.21、4.18、4.15 和 3.88,L/N 则由 1.00 分别下降至 0.93、0.91、0.85 和 0.80。LP 和 NP 处理下各品种 pH 值变化整体均表现为 K326>云烟 105>中烟 101>G28,说明磷高效品种降低根际 pH 值的能力明显高于磷低效品种。



Note: A;LP. B;NP. C;L/N.

图 1 不同供磷条件下各烟草基因型营养液 pH 值变化

Fig.1 Changes of pH value of nutrient solutions in tobacco varieties under different phosphorus levels

## 2.5 不同磷效率烟草抗逆生理指标的差异

由表5可知,LP处理下,4个烟草品种的可溶性糖、游离脯氨酸及MDA含量均显著高于NP,而可溶性蛋白则显著低于NP。低磷水平下,各烟草基因型可溶性蛋白含量降幅依次为云烟105(35.31%)<K326(37.51%)<中烟101(51.51%)<G28(56.11%),MDA含量增幅依次为G28(62.50%)>中烟101(54.32%)>云烟105(22.82%)>K326(22.46%),游离脯氨酸含量增幅依次为云烟105(65.75%)>K326(64.37%)>中烟101(27.62%)>G28(19.77%),可溶性糖含量增幅依次为K326(61.42%)>云烟105(46.36%)>G28(31.96%)>中烟101(27.08%)。LP和NP处理下,可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸含量均以磷高效基因型(K326和云烟105)较大,磷低效基因型(G28和中烟101)较小,上述3个指标的L/N值亦是如此。各基因型烟草MDA含量在NP处理下依次表现为中烟101>云烟105>G28>K326,但无显著差异,而在LP处理下磷低效基因型品种则显著高于磷高效基因型品种。

表5 不同供磷条件下各烟草基因型苗期主要生理指标

Table 5 Main physiological indexes in tobacco varieties at seedling stage under different phosphorus levels

指标 Index		基因型 Genotype			
		G28	中烟 101	云烟 105	K326
可溶性蛋白 Soluble protein /(mg·g <sup>-1</sup> )	LP	9.63cB	9.97cB	21.51bB	30.21aB
	NP	21.94cA	20.56cA	33.25bA	48.34aA
	L/N	0.44b	0.49ab	0.65a	0.63a
可溶性糖 Soluble sugar /(mmol·g <sup>-1</sup> )	LP	25.56cA	23.70cA	37.57bA	51.72aA
	NP	19.37cB	18.65cB	25.67bB	32.04aB
	L/N	1.32c	1.27c	1.46b	1.62a
游离脯氨酸 Free proline /(μg·g <sup>-1</sup> )	LP	13.63dA	28.97cA	97.43aA	85.21bA
	NP	11.38dB	22.70cB	58.78aB	51.84bB
	L/N	1.20b	1.28b	1.66a	1.64a
丙二醛 MDA /(μmol·g <sup>-1</sup> )	LP	3.90aA	3.75aA	2.96bA	2.89bA
	NP	2.40aB	2.43aB	2.41aB	2.36aB
	L/N	1.63a	1.54b	1.23c	1.23c

## 3 讨论

作物在生长前期对磷素缺乏十分敏感,当磷素供给量处于低水平时,植物体内碳水化合物的合成就会受影响,细胞分裂受阻,进而导致植株生长缓慢<sup>[16]</sup>。本研究中,LP处理下各烟草基因型生长均受到明显影

响,其株高、茎粗、地上部干重、根干重、根体积、最大叶面积及叶片SPAD值均低于NP水平,各烟草基因型的不同指标(除K326、云烟105的茎粗外)在2种磷素水平下的差异均达显著水平;不同磷效率烟草基因型对磷胁迫的响应不同,磷高效品种(K326和云烟105)的减小幅度明显低于磷低效品种(G28和中烟101),表明磷高效品种在磷浓度较低的情况下仍能保持较高的生物量,维持正常生长。Vejchasarn等<sup>[21]</sup>研究表明,植物在低磷逆境中通过改变根系形态来提高磷素吸收效率。这与本研究结果相同。本研究中,在LP处理下,云烟105、K326、中烟101和G28主根分别增长33.56%、25.25%、21.90%、5.14%,扩大了根系活动范围,增加了根系与磷素的接触面积,促进了植物吸收利用更多磷素,保证了植物正常生长<sup>[22]</sup>。LP条件下,不同基因型烟草的根系指标存在明显差异,其中K326主根长、根体积及根干重的L/N值分别为1.25、0.79、0.79,云烟105为1.34、0.78、0.73,G28为1.05、0.73、0.35,中烟101为1.22、0.74、0.37。说明磷高效品种根系指标的L/N值较高,受低磷的影响明显更小,根系适应性优于磷低效品种。这与前人<sup>[23-24]</sup>的研究结果相同。

低磷不仅使植物的根系形态产生适应性变化,还会引起植物根系甚至全株发生一系列生理变化<sup>[25]</sup>。植物根系通过分泌有机酸,选择性吸收阴阳离子等方式酸化根际,以降低根际pH值,活化更多难溶性磷并产生更多有机磷水解酶<sup>[26]</sup>。本研究中,G28培养液pH值由6.00下降至3.90,中烟101降至3.81,云烟105降至3.54,K326降至3.11,低磷降低了各烟草基因型的培养液pH值,且随着胁迫时间的延长,pH值降低幅度。此外本研究还发现培养液的pH值降幅因品种而异,磷高效品种的pH值变化幅度更大,更能酸化根际来促进磷素的吸收,适应低磷逆境。这与前人在油菜<sup>[27]</sup>、小麦<sup>[28]</sup>等作物上的研究结果类似。说明在一定范围内,低磷处理时间越长,植物根际pH值越低<sup>[28]</sup>。根系活力是根系功能的主要衡量指标之一,可在一定程度上反映植物对水分和矿物质的代谢能力。研究发现植物处于逆境中会降低根系活力<sup>[29]</sup>。这与本研究结果相同。本研究表明,不同磷效率烟草根系活力的降低程度不同,降幅较大的为G28(73.00%)、中烟101(63.77%),较小的为云烟105(36.74%)、K326(25.26%),说明磷低效品种的根系生理活性受到的影响更明显,而磷高效品种在低磷胁迫下表现出较强的新陈代谢能力。

ACP是植物生长过程中一种重要的水解酶,能够

促进有机磷的水解,提高磷素的生物有效性<sup>[30]</sup>。研究表明,植物在缺磷条件下体内的 ACP 活性会显著增强<sup>[30-32]</sup>。这与本研究结果相同。本研究中,各烟草基因型的 ACP 活性均呈增加趋势,说明 ACP 活性增强是植物对低磷胁迫的适应性反应。张海伟等<sup>[33]</sup> 研究认为,植物磷效率与 ACP 活性呈正相关,在本试验中也得到相似结论。LP 条件下,根系 ACP 活性的提高量以 K326 和云烟 105 为较大,分别为 47.94%、25.85%,中烟 101 和 G28 为较小,分别为 15.67%、9.52%,叶片也以 K326(49.02%)、云烟 105(26.67%) 为较大,中烟 101(8.79%)、G28(8.77%) 为较小,具有较高磷效率的烟草基因型不同部位的 ACP 活性增强效果明显大于磷低效型,说明磷效率越高,植物体内的 ACP 活性也越高。但也有学者<sup>[34]</sup> 认为,ACP 仅是植物对低磷胁迫的诱导物,而与磷效率无关,具体原因还有待进一步研究。

当植物处于低磷胁迫时体内会产生大量超氧自由基,致使活性氧代谢失衡,从而对植物细胞造成一定的氧化伤害。为了维持正常的生理状态,植株体内的保护酶(SOD、POD、CAT 等)活性会增强,共同作用清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和自由基<sup>[35]</sup>。本研究中,低磷胁迫促使各基因型烟草的 SOD、POD、CAT 活性均显著增强,这与前人在小麦<sup>[35]</sup> 上的研究结果一致。低磷水平下,不同处理的烟草 3 种保护酶活性均表现为磷高效品种高于磷低效品种。这与敖雪等<sup>[36]</sup> 发现磷高效基因型大豆 CAT、POD 及 SOD 3 种保护酶活性在整个生育期均保持在较高水平的结论相一致。说明磷高效品种的细胞保护能力更强,能通过增强保护酶活性来保证细胞膜的完整性,维持细胞内外的氧化还原平衡,使植物在低磷逆境中能进行正常代谢生长<sup>[37]</sup>。

植物在逆境条件中会迅速累积大量游离脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质来维持细胞渗透势,起到保护细胞的作用<sup>[38]</sup>。本研究中,LP 条件下各烟草品种的游离脯氨酸和可溶性糖含量均显著升高,而可溶性蛋白含量显著降低,游离脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量在低磷时表现为磷高效型(K326、云烟 105) 较高,磷低效型(中烟 101、G28) 较低。这与李俊等<sup>[39]</sup> 的研究结果一致。本研究还发现在 LP 水平下,云烟 105(22.82%) 及 K326(22.46%) 的 MDA 含量增幅均显著低于 G28(62.50%) 及中烟 101(54.32%),磷高效基因型烟草的 MDA 含量明显低于磷低效型,这与前人在水稻<sup>[40]</sup>、玉米<sup>[41]</sup> 等作物的研究结果相一致。MDA 是膜质过氧化的最终产物,其含量能反映膜质过氧化作用水平<sup>[42]</sup>,磷高效型烟草在 LP 条件下 MDA 含量更

低,说明膜质过氧化程度更轻,受到的伤害更小,对低磷胁迫的抗性高于磷低效型。

## 4 结论

与磷低效基因型(G28、中烟 101) 相比,磷高效基因型(K326、云烟 105) 在低磷时能够迅速做出一系列抗逆反应,通过增大主根长和根体积,增强根系活力,提高 ACP 活性,分泌更多酸性物质,更大程度地增强细胞保护酶系统(CAT、SOD 和 POD) 活性以及积累更多细胞渗透物质,从而减轻低磷胁迫带来的危害和维持较高磷效率。鉴于时间因素,本试验未测定烟草的磷素吸收、利用效率以进行 ACP 活性与磷效率的相关性分析,故后续可将不同基因型烟草的磷效率与 ACP 活性差异之间的关系作为研究方向。本试验为苗期试验,与大田情况可能有所不同,因此仍需大田试验进行验证。

## 参考文献:

- [1] 原向阳,郭平毅,黄洁,张丽光,郭俊,解丽丽,聂萌恩,王玉国,王宏富. 缺磷胁迫下草甘膦对抗草甘膦大豆幼苗光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(1): 221-228
- [2] Bielecki R L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1973, 24(1): 225-252
- [3] 赵庆雷,吴修,袁守江,王凯荣,高洁,陈峰,张士永,孙公臣,谢小立,马加清. 长期不同施肥模式下稻田土壤磷吸附与解吸的动态研究[J]. 草业学报, 2014, 23(1): 113-122
- [4] 袁天佑,王俊忠,冀建华,牛俊义,慕兰. 长期施肥条件下潮土有效磷的演变及其对磷盈亏的响应[J]. 核农学报, 2017, 31(1): 125-134
- [5] 陈敏,马婷婷,丁艳萍,常江,郜红建,章力干,丁玉宇. 配方施肥对水稻养分吸收动态及产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(1): 237-246
- [6] 孙金华,毕银丽,裘浪,江彬. 土壤中丛枝菌根真菌对宿主植物磷吸收作用机制综述[J]. 土壤通报, 2016, 47(2): 499-504
- [7] Chapin F S I. Adaption of selected trees and grasses to low availability of phosphorus[J]. Plant and Soil, 1983, 72(2/3): 283-287
- [8] 李保江. 中国烟草重税政策对增加政府收入和减少烟草消费的影响[J]. 中国烟草学报, 2010, 16(5): 82-88
- [9] 肖庆礼,黄帅,刘国顺,王传兴,习红昂,陈广晴,李晓宇. 施磷对低磷土壤烤烟化学成分和香气物质含量的影响[J]. 河南农业大学学报, 2009, 43(5): 491-496
- [10] Ao X, Zhang H J, Liu J Q, Wang H Y, Xie F T, Han X R. Physiological and biochemical characteristics of soybean genotypes with different phosphorus efficiencies under various phosphorus concentrations [J]. Communications in Soil Science and Plant

- Analysis, 2013, 44(19): 13
- [11] 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
- [12] 郭程瑾, 李宾兴, 王斌, 李雁鸣, 肖凯. 小麦高效吸收和利用磷素的生理机制[J]. 作物学报, 2006, 32(6): 827-832
- [13] 吴沂珀, 张锡洲, 李廷轩, 阳显斌, 吴德勇. 小麦不同磷效率品种对不同磷源的利用差异及酸性磷酸酶的作用[J]. 核农学报, 2013, 27(3): 351-357
- [14] 高家合, 邓碧儿, 曾秀成, 廖红, 严小龙, 王秀荣. 烟草磷效率的基因型差异及其与根系形态构型的关系[J]. 西北植物学报, 2010, 30(8): 1606-1613
- [15] 徐敏, 叶协锋, 刘国顺, 闫新甫, 张丹. 磷对不同基因型烤烟幼苗生长和生理特性的影响[J]. 华北农学报, 2006, 21(3): 23-26
- [16] 李华丽. 不同生育期烤烟翠碧一号应对磷胁迫的生理响应[D]. 福州: 福建农林大学, 2011
- [17] 钟思荣, 陈仁霄, 陶瑶, 龚丝雨, 何宽信, 张世川, 张启明, 刘齐元. 不同烟草基因型氮素吸收效率与利用效率差异[J]. 中国烟草科学, 2017, 38(4): 58-63
- [18] 全国烟草标准化委员会. YC/T 142-2010 烟草农艺性状调查测量方法[S]. 北京: 中国标准出版社, 2010
- [19] 苍晶. 植物生理学实验教程[M]. 北京: 高等教育出版社, 2013
- [20] 李春艳, 马龙, 张宏, 李诚. 新疆小麦苗期耐低磷指标的筛选[J]. 麦类作物学报, 2013, 33(1): 137-140
- [21] Vejchasarn P, Lynch J P, Brown K M. Genetic variability in phosphorus responses of rice root phenotypes[J]. Rice, 2016, 9(1): 29
- [22] Fohse D, Classen N, Jungk A. Phosphorus efficiency of plants. II: significance of root radius-root hairs and canon-anion balance for phosphorus influx in seven plant species[J]. Plant and Soil, 1991, 132(2): 261-272
- [23] 刘霜, 李廷轩, 戢林, 张树金. 不同磷处理下两种生态型粗齿冷水花的富磷特征及根系形态差异[J]. 草业学报, 2013, 22(3): 211-217
- [24] 陈波浪, 盛建东, 蒋平安, 李卫华, 王靓. 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
- [25] 刘辉. 大麦和小麦对低磷胁迫的生长反应及其生理生化机制研究[D]. 重庆: 西南农业大学, 2003
- [26] 谢安强, 洪伟, 吴承祯, 洪滔, 林勇明. 内生真菌对低磷胁迫下尾巨桉生理及土壤特性的影响[J]. 西南林业大学学报, 2013, 33(3): 1-7
- [27] 王文华, 周鑫斌, 周永祥, 常红. 不同磷效率油菜根际土壤磷活化机理研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(6): 1379-1387
- [28] 刘晓斌, 展晓莹, 张丽, 刘璇, 张淑香. 液培条件下磷水平对两种磷效率小麦根际特征的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2013(6): 22-27
- [29] 廉华, 谢秀芳, 李欣, 黄超, 李莹, 李雪微, 马光恕. 磷素对甜瓜幼苗根系生理活性物质的影响[J]. 核农学报, 2015, 29(8): 1632-1639
- [30] Goldstein A H. Phosphate starvation inducible enzymes and proteins in higher plants[J]. Society for Experimental Biology Seminar, 1992, 49: 25-44
- [31] 苏军, 张武君, 杜琳, 宋亚娜, 付艳萍. 磷胁迫下蔗糖对水稻苗期根适应性及磷酸转运蛋白基因表达的影响[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(11): 1334-1340
- [32] 周建朝, 韩晓日. 苗龄及pH值对不同基因型甜菜根际磷酸酶活性的影响[J]. 作物学报, 2005, 31(3): 368-373
- [33] 张海伟, 黄宇, 叶祥盛, 徐芳森. 低磷胁迫下甘蓝型油菜酸性磷酸酶对磷效率的贡献分析[J]. 中国科学: 生命科学, 2010, 40(5): 418-427
- [34] 魏志强, 史衍玺, 孔凡美. 缺磷胁迫对花生磷酸酶活性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2002(3): 44-46
- [35] 郑金凤, 董少鸣, 李成璞, 白志英, 李存东, 毕常锐. 低磷胁迫对小麦代换系保护酶活性和丙二醛含量的影响及染色体效应[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(6): 1366-1372
- [36] 敖雪, 谢甫缙, 张惠君, 刘婧琦. 磷对不同磷效率基因型大豆保护酶的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(1): 67-71
- [37] 陈淑钦. 不同磷效率水稻响应低磷胁迫的差异蛋白研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2012
- [38] 姚海梅, 李永生, 张同祯, 赵娟, 王婵, 王汉宁, 方永丰. 早-盐复合胁迫对玉米种子萌发和生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2301-2307
- [39] 李俊, 张春雷, 秦岭, 马霓, 李锋. 不同磷效率基因型油菜对低磷胁迫的生理响应[J]. 中国油料作物学报, 2010, 32(2): 222-228, 234
- [40] 郭玉春. 不同基因型水稻对低磷胁迫的响应及其分子机制研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2005
- [41] 陈俊意, 蔡一林, 吕学高. 不同磷效率玉米基因型相对生物学指标和相对生理特性的差异[J]. 中国农学通报, 2007, 23(5): 239-242
- [42] 韩多红, 李善家, 王恩军, 孟红梅, 陈叶, 张勇. 外源钙对盐胁迫下黑果枸杞种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. 中国中药杂志, 2014, 39(1): 34-39

# Effect on Growth and Physiological Characteristics of Tobacco Genotypes With Different P-efficiency at Seedling Stage Under Low-phosphorus Stress

GONG Siyu LIANG Xihuan YANG Shuaiqiang ZHANG Shichuan  
ZHU Xiaowen LIU Qiyuan \*

(Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Ministry of Education/College of Agronomy,  
Jiangxi Agricultural University, Nanchang, Jiangxi 330045)

**Abstract:** In order to reveal the response mechanisms to low phosphorus stress of different tobacco genotypes, the experiment was conducted using the tobacco genotypes with low-P tolerant and P-efficient genotypes K326 and Yunyan 105, low-P sensitive and P-inefficient genotypes G28 and Zhongyan 101 with low P ( $0.01 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ , LP) and normal P ( $1.00 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ , NP) two treatments to study their responses of main agronomic characteristics and physiological indexes to low P at seedling stage. The results showed that the agronomy indexes (plant height, shoot dry weight, root dry weight, etc) of P-efficient genotypes were significantly higher than those of P-inefficient genotypes at both treatments, which indicated that P-efficient genotypes could grow well under the level of LP and NP and they had higher P absorption or utilization efficiency. The main root length of P-efficient genotypes increased more, and dry weight and plant height decreased less at LP, namely the growth of P-efficient genotypes were less affected by LP and their tolerance to LP were stronger. For physiological indexes, the activities of three protective enzymes [catalase (CAT)、superoxide dismutase (SOD)、peroxidase (POD)], acid phosphatase (ACP) activities, soluble sugar content and free proline content increased more, MDA content increased less, soluble protein content and root activity decreased less, and the pH value of hydroponics nutrient solution decreased more in P-efficient genotypes. The LP tolerance indexes of agronomic characteristics and physiological indexes of P-efficient genotypes were higher than that of P-inefficient genotypes. In summary, under LP stress, P-efficient genotypes had strong scavenging ability of active oxygen. They could maintain cell osmotic potential by accumulate more osmotic adjustment substances to protect cell well and improve the absorption and utilization of P by enhance ACP activity to promote P activation to maintain their normal growth and metabolism. The results of this article provided theoretical support for the efficient phosphorus uptake and utilization of tobacco.

**Keywords:** low phosphorus, phosphorus efficiency, tobacco, growth, physiology