# 磷素环境与马褂木种源的生长和干物质积累*

李建民[1] 王 剑[2] 周志春[2] 饶龙兵[2] 金国庆[2]

(1. 福建省林业科技推广总站 福州 350003; 2. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所 富阳 311400)

关键词: 马褂木; 种源; 磷素环境; 生长; 干物质积累

中图分类号:S722; S791.248 文献标识码:A 文章编号:1001 - 7488(2005)05 - 0192 - 04

# Growth and Dry Matter Accumulation of *Liriodendron chinese* Provenances Related to Phosphorus Environment

Li Jianmin[1] Wang Jian[2] Zhou Zhichun[2] Rao Longbing[2] Jin Guoqing[2]

(1. *The Extending Center for Forestry Science and Technology of Fujian Province Fuzhou* 350003;
2. *The Research Institute of Subtropical Forestry, CAF Fuyang* 311400)

**Abstract**: Soil culture experiment at two phosphorus levels was conducted to study the relationship between phosphorus environment and growth as well as dry mater accumulation of six classical Chinese tulip tree provenances from various areas. The result showed that phosphorus supply would accelerate the growth and dry matter accumulation of *Liriodendron chinese*, which would adapt to phosphorus starvation by increasing root-shoot-ratio and the relative value of root parameters. The western provenances were observed to grow better at two phosphorus levels than the eastern ones. The response model of phosphorus was varied with the provenances tested. It was found that Tongdao of Hunan and Wuyishan of Fujian were less sensitivity to phosphorus with high phosphorus efficiency and productivity, while Shaoyang of Hunan and Suichang of Zhejiang were more sensitivity to phosphorus with low phosphorus efficiency. Well-developed lateral root system and more fibrous roots under low phosphorus was perhaps one of the important reasons for the provenances with high phosphorus efficiency. It was preliminarily determined that Liping of Guizhou was an excellent provenance with moderate sensitivity to phosphorus, while Tongdao of Hunan was superior provenance with high tolerability to low phosphorus stress or high phosphorus efficiency.

**Key words**: *Liriodendron chinese*; provenances; phosphorus environment; growth; dry matter accumulation

自然土壤中有效磷含量很低,难以满足植物最佳生长的需要。据统计,在全世界 13.19 亿 $hm^2$ 的耕地中约有 43 %缺磷,而我国耕地则有 2/3 缺磷(何绪生等,1998)。我国南方地区高温多雨,富铝化作用明显,多数土壤呈酸性或强酸性,磷素固定强烈,土壤有效磷含量仅在 1 ~ 2 $mg \cdot kg^{-1}$(邱燕等,2003)。虽然施用磷肥的效果显著,但其利用率一般不超过 10 %,多为土壤固定并转变成植物较难吸收的 Ca - P、Fe - P 和 Al - P 等(熊毅,1997)。鉴于植物具有将土壤难溶态磷转化为有效态磷并加以吸收利用的能力,通过选育磷高效利用的植物品种来开发土壤中难溶态的磷素资源,可减小对施用磷肥的依赖,从根本上解决土壤有效磷素缺乏的难题,这是当今植物育种的前沿性热点问题。

马褂木(*Liriodendron chinese*)又名中国鹅掌楸,木兰科鹅掌楸属落叶大乔木,我国二类保护树种,其树干通直、速生丰产性能显著,是适宜南方山地优先发展的纸浆纤维材和胶合板用材树种。研究试验发现,马褂木对立地条件反应敏感,在结构疏松、深厚肥沃、湿润及排水良好的土壤中表现出显著的速生丰产性,而在较差立地上生产力较低(李建民,2001;李建民等,2000)。基于马褂木种源试验研究成果,其优良种源在福建等省开始较大规模的推广应用。当前影响马褂木人工林速生丰产的一个重要因素是南方山地红壤地力衰退、缺磷严重。选育推出耐低磷型或高磷效率的优良基因型有助于推动马褂木人工林发展和基地建设。本文利用马褂木 6 个代表性种源的磷肥盆栽试验,从苗木根系形态建成和干物质积累角度研究揭示马褂木应对低磷胁迫的适应机制和对磷肥反应的种源差异,从而为马褂木耐低磷或磷效率育种提供科学理论依据。

收稿日期:2004 - 12 - 28。

基金项目:福建省科技厅重点项目"马褂木营养高效种源选择及共生菌根研究"(2003N040)。

* 周志春为通讯作者。

## 1　材料和方法

1.1　材料来源　选择浙江遂昌、福建武夷山、江西庐山、湖南邵阳、湖南通道、贵州黎平 6 个马褂木种源开展磷肥盆栽试验,这些参试种源基本覆盖了马褂木的主要自然分布区。盆栽试验基质取自亚林所虎山的贫瘠缺磷酸性红壤,其有机质含量为 6.11 g•kg$^{-1}$,全 N 和全 P 含量分别为 0.34、0.33 g•kg$^{-1}$,水解 N、有效 K 和有效 P 含量分别 30.97、220.68 和 5.25 mg•kg$^{-1}$,pH 值 4.47。

1.2　盆栽试验设计　种源磷素盆栽试验设置在亚林所的实验大棚内。基质土壤经过风干过筛后,与珍珠岩、磷酸钙一起混合均匀后装盆,土壤和珍珠岩的质量比为 3∶1。设置低磷(不施磷肥,-P)和高磷(1.5 g 过磷酸钙•kg$^{-1}$,+P)2 种磷素水平处理,每种磷素水平处理都有 6 个种源参试,每种源 32 盆。试验用磷肥为浙江绍兴产,含 $P_2O_5$ 12.4%。营养杯直径 10 cm,高 12 cm。2003 年 12 月将马褂木种源种子直接在温室沙床内播种催芽,以培养试验用芽苗。2004 年 4 月当芽苗长至 2 叶 1 芯大小时,各种源选取大小基本一致的芽苗进行移栽。每营养杯移栽芽苗 1 株,芽苗移栽后正常管理。在芽苗开始正常生长后,每 15 d 每盆约喷施 N 和 K 各 5 mg,以保持 N、K 等营养的正常水平,直至收获。

1.3　试验收获和数据分析　马褂木磷肥盆栽试验苗于 2004 年 9 月底收获。不同磷水平下每种源随机选取 10 株生长正常的苗木,测量苗高、地径及主根长、侧根数、侧根长、须根数(也即二级侧根)、根体积等根系形态学参数。通过调查须根密度(侧根 3 cm 根段内的须根数量),换算侧根总长中的须根数量作为须根总数。根体积用排水法测定。最后将苗木分成根、茎、叶 3 部分,经 105 ℃杀青 30 min,79 ℃烘干至恒重,测定各部分干物质量,估算干物质积累量的根冠比。用 SAS 统计软件的 ANOVA 程序按种源、磷肥水平进行双因素和单因素方差分析,检验种源、磷肥效应。

## 2　结果与分析

2.1　不同磷水平下马褂木种源的苗高生长和干物质积累　1)苗高生长　方差分析结果表明,马褂木苗高生长存在显著的磷肥效应($p < 0.000\ 1$),施用磷肥将强烈促进马褂木的苗高生长,但各参试种源对施用磷肥的遗传反应却差异很大(表 1)。比较分析发现,福建武夷山和湖南通道两种源对磷肥反应的敏感性较低,其低磷下苗高与高磷下苗高之比分别高达 66% 和 60%。相反,湖南邵阳和贵州黎平两种源对磷肥的敏感性则较高,其低磷下的苗高仅分别为高磷下高苗的 39% 和 49%。浙江遂昌和江西庐山两种源苗高生长对磷肥的敏感性介于上述两类种源间。

表 1　不同磷水平下马褂木种源的苗高生长

**Tab.1　Height growth of six provenances of *L.chinese* at different phosphorus levels**

| 种源 Provenances | -P/cm | +P/cm | -P/+P |
|---|---|---|---|
| 浙江遂昌 Suichang, Zhejiang | 7.1 | 13.3 | 53 |
| 福建武夷山 Wuyishan, Fujian | 8.1 | 12.3 | 66 |
| 江西庐山 Lushan Jiangxi | 9.8 | 18.6 | 53 |
| 湖南邵阳 Shaoyang, Hunan | 7.4 | 18.7 | 39 |
| 湖南通道 Tongdao, Hunan | 10.9 | 18.3 | 60 |
| 贵州黎平 Liping, Guizhou | 11.2 | 22.8 | 49 |
| 显著水平($p$) Significant level | 0.033 2 | 0.000 7 | - |

比较不同磷素水平下马褂木种源的苗高生长差异,可为不同条件立地筛选确定适宜的优良种源。在高磷水平下,马褂木中西部的种源包括贵州黎平、湖南通道、湖南邵阳和江西庐山等都具有较大的苗高生长量,平均为东部种源的 1.53 倍,尤其是贵州黎平种源苗高生长最为突出。已有研究发现,马褂木可分为东部和中西部两大种源区,后者又可分为西南和华中两个亚区,黔东南、湘西南、川东南等是其分布中心和优良种源的集中分布区(李建民,2001;李建民等,2002)。来自中心分布区的优良种源在富磷的盆栽试验条件下具有较大的苗高生长量是不难想象的。在低磷盆栽试验条件下,贵州黎平和湖南通道 2 个西部种源的苗高生长仍远高于东部的浙江遂昌和福建武夷山种源,但中部的湖南邵阳种源在低磷水平表现较差。2)干物质积累与分配　与苗高生长一样,马褂木种源干物质积累量也存在显著的磷肥效应($p < 0.000\ 1$),随着土壤磷素环境的改善,马褂木种源的干物质积累量将成倍增加(表 2)。不同磷水平下马褂木干物质积累量的种源差异与苗高有些微不同。高磷水平下,贵州黎平、湖南通道和邵阳等西部种源具有很强的干物质生产力能力,单株干物质积累量为 1.198 ~ 1.367 g,而在东部种源中,则数福建武夷山种源的干物质生产能力较强,与浙江遂昌种源相比高出 37%。在低磷胁迫条件下,湖南通道和福建武夷山种源的干物质积累量最高,贵州黎平和江西庐山种源次之,湖南邵阳和浙江遂昌种源的干物质生产能力最低,不及湖南通道种源的 40%。在低

磷和高磷条件下种源干物质积累量之比其实代表种源磷效率的大小,表示为磷胁迫条件下的干物质积累量与正常磷水平时的差异,体现了植物对低磷逆境适应能力的强弱。表 2 结果显示,湖南通道和福建武夷山两种源具有较高的磷效率,分别为 37 %和 39 %,其干物质的生产对磷肥的敏感性较低;贵州黎平和江西庐山种源的磷效率中等,分别为 27.5 %和 30.4 %;湖南邵阳和浙江遂昌种源的磷效率最低,仅分别为 15.4 %和 19.4 %。根据种源苗高生长、磷效率大小及对磷肥的敏感性,可初步认定湖南通道为耐低磷型或高磷效率的优良种源,贵州黎平为磷素中等敏感型优良种源,在生产上可根据立地条件的不同优先推广应用。而浙江遂昌和湖南邵阳两种源不仅磷效率低,而且在低磷水平下生长表现也较差,在推广应用时应慎重。

表 2 不同磷水平下马褂木种源干物质积累量

**Tab. 2 Dry matter accumulation and root-shoot-ratio of six provenances for *L. chinese* at different phosphorus levels**

| 种源 Provenances | 干物质积累量 Dry matter accumulation/g | | | 根冠比 Root-shoot-ratio | |
|---|---|---|---|---|---|
| | - P | + P | - P/ + P | - P | + P |
| 浙江遂昌 Suichang, Zhejiang | 0.173 | 0.839 | 20.6 | 0.42 | 0.39 |
| 福建武夷山 Wuyishan, Fujian | 0.449 | 1.152 | 39.0 | 0.38 | 0.29 |
| 江西庐山 Lushan, Jiangxi | 0.317 | 1.043 | 30.4 | 0.43 | 0.25 |
| 湖南邵阳 Shaoyang, Hunan | 0.185 | 1.198 | 15.4 | 0.52 | 0.27 |
| 湖南通道 Tongdao, Hunan | 0.505 | 1.367 | 37.0 | 0.40 | 0.31 |
| 贵州黎平 Liping, Guizhou | 0.330 | 1.200 | 27.5 | 0.50 | 0.26 |
| 显著水平( $p$) Significant level | 0.003 6 | 0.698 5 | — | 0.269 5 | 0.014 0 |

根冠比用以说明植株生产的干物质在地下部分和地上部分的分配情况。研究表明,在高磷水平下马褂木种源根冠比虽然普遍较小,但种源差异却达到显著水平( $p = 0.014\ 0$),其值变化在 0.26 ~ 0.39 间,较低磷水平低 7.1 % ~ 48.0 %。随着磷胁迫的加深,马褂木种源根冠比显著增加,种源根冠比的绝对值虽然相差 36.8 %,但未达到统计学的显著水平( $p = 0.269\ 5$)。试验未发现低磷水平下种源根冠比与其磷效率、干物质生产能力及苗高生长表现的相关性。

2.2 不同磷水平下马褂木种源的根系形态参数 1) 根系数量 由于磷素在土壤中的移动性很小,植物的根系形态特征对于其有效吸收利用土壤磷素具有决定性作用。研究发现,马褂木种源的须根、侧根数量与磷素营养环境密切相关(表 3)。相对于松类等树种,马褂木生长对立地条件敏感。在高磷水平下充足的营养能满足马褂木种源地上部茎叶和地下部根系的生长,须根和侧根数量分别较低磷水平增加 239.91 %和 57.35 %,这可解释为什么高磷水平下马褂木种源,特别贵州黎平、湖南通道等种源具有较好生长表现和较强的干物质积累量。在低磷胁迫的盆栽条件下,磷素的缺乏是影响马褂木高径和根系生长的限制性因素,结果使马褂木种源须根和侧根的绝对量大幅减少,但其侧根数与植株干物质积累量的相对比例却显著提高了,这是植物应对低磷胁迫的一种主动反应机制。研究观测到,低磷条件下马褂木种源须根和侧根的发达与否,与其磷效率和干物质生产能力关系紧密。如湖南通道和福建武夷山两种源在低磷水平下须根和侧根最为发达,其磷效率最高,干物质生产能力最强;湖南邵阳和浙江遂昌种源须根、侧根不发达,其磷效率最低,干物质生产能力最弱;贵州黎平和江西庐山种源则介于其中间。 2) 根系体积和长度 根系体积和长度,尤其是侧根长度是反映林木磷效率的重要特异性指标(谢钰容等,2004)。与须根和侧根的数量相类似,根体积和侧根长对磷素环境反应极其敏感(表 4)。较之于低磷水平,高磷水平下马褂木种源根体积和侧根总长平均分别增加了 166.7 %和 73.2 %,其中以须根和侧根发达的湖南通道、贵州黎平和福建武夷山种源根体积最大、侧根总长最长,而须根和侧根数较少的湖南邵阳和浙江遂昌种源根体积较小、侧根总长较短。在低磷水平下,根体积和侧根总长两个根系参数呈现与高磷水平下相同的变化规律,如湖南通道和福建武夷

表 3 不同磷水平下马褂木种源的须根和侧根数

**Tab. 3 Number of fibrous roots and lateral roots of six provenances for *L. chinese* at different phosphorus levels**

| 种源 Provenances | 侧根数 Number of lateral roots | | 须根数 Number of fibrous roots | |
|---|---|---|---|---|
| | - P | + P | - P | + P |
| 浙江遂昌 Suichang, Zhejiang | 5 | 15 | 54 | 142 |
| 福建武夷山 Wuyishan, Fujian | 15 | 21 | 97 | 231 |
| 江西庐山 Lushan, Jiangxi | 12 | 17 | 28 | 197 |
| 湖南邵阳 Shaoyang, Hunan | 8 | 14 | 22 | 180 |
| 湖南通道 Tongdao, Hunan | 16 | 22 | 115 | 276 |
| 贵州黎平 Liping, Guizhou | 12 | 18 | 73 | 293 |
| 显著水平( $p$) Significant level | 0.000 1 | 0.135 4 | 0.000 1 | 0.243 4 |

山种源的根体积高达 0.895 $cm^3$ 和 1.165 $m^3$,侧根总长分别达 113.2 cm 和 102.1 cm,湖南邵阳和浙江遂昌种源的根体积低至 0.405 $cm^3$ 和 0.345 $m^3$,侧根总长分别为 56.0 cm 和 31.6 cm。根据上述结果,低磷下须根和侧根发达、根体积大、侧根总长度长的马褂木种源具有较高的磷效率和干物质生产能力。这里未观测到不同磷水平下马褂木种源主根长的显著差异性,应与育苗容器对主根生长的制约有关。

表 4　不同磷水平下马褂木种源的根体积、侧根总长和主根长

Tab. 4　Root volume, total length of lateral roots, tap root length of six provenrdnces for *L. chinese* at different phosphorus levels

| 种源 Provenances | 根体积 Root volume/$cm^3$ | | 侧根总长 Total length of lateral roots/cm | | 主根长 Tap root length/cm | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | - P | + P | - P | + P | - P | + P |
| 浙江遂昌 Suichang, Zhejiang | 0.345 | 1.16 | 31.6 | 114.9 | 11.7 | 20.7 |
| 福建武夷山 Wuyishan, Fujian | 1.165 | 2.14 | 102.1 | 143.1 | 18.3 | 15.3 |
| 江西庐山 Lushan, Jiangxi | 0.620 | 1.80 | 91.8 | 113.5 | 18.1 | 16.5 |
| 湖南邵阳 Shaoyang, Hunan | 0.405 | 1.20 | 56.0 | 123.0 | 15.9 | 15.6 |
| 湖南通道 Tongdao, Hunan | 0.895 | 2.59 | 113.2 | 195.6 | 17.5 | 20.5 |
| 贵州黎平 Liping, Guizhou | 0.699 | 2.12 | 85.5 | 141.5 | 20.6 | 16.1 |
| 显著水平($p$) Significant level | 0.001 1 | 0.054 6 | 0.000 3 | 0.101 7 | 0.228 4 | 0.261 6 |

## 3　结论与讨论

低磷胁迫下,植物为活化和吸收利用土壤磷素形成了各种不同的适应机制。涉及植物根系的应对机制包括两个方面:一是通过改变根系形态和根构型或与菌根共生以扩大根系吸收范围;二是通过根系的生理变化如根系分泌有机酸等以提高磷的有效性(Marschner,1995;Lynch,1995;严小龙,2000)。磷高效基因型多通过增加根长和减少根半径、增加根体积、根毛和侧根数量,扩大根系与土壤的接触面积,从而提高根系对磷素的吸收机会(谢钰容等,2002)。

马褂木具有根系发达,对立地反应敏感的特点。研究马褂木种源对磷肥的遗传反应差异,有助于筛选确定适宜不同磷素环境的优良种源和制定科学的施肥原则,并为马褂木磷效率育种奠定理论基础。本文研究发现马褂木种源对磷素营养环境极为敏感,施用磷肥能显著促进马褂木种源苗高和根系生长及干物质积累,说明选择立地和施用磷肥在马褂木速丰林营建中的重要性。试验观测到,不管在低磷还是高磷水平下,马褂木西部种源较东部种源生长表现良好、根系发达,这是由地处分布中心的西部种源本身的遗传潜势决定的。然而,研究发现马褂木不同种源对磷肥的遗传反应差异巨大。湖南通道和福建武夷山的苗高生长和干物质生产对磷肥的敏感性较低,磷效率较高;湖南邵阳和浙江遂昌种源对磷肥敏感,磷效率最低;贵州黎平和江西庐山种源对磷肥的敏感性和磷效率则介于其中间。

研究证实,缺磷使马褂木种源的地上部茎叶和地下部根系的绝对生长量显著减小,但其根冠比和侧根数等根系参数的相对值却显著提高,这是马褂木对低磷胁迫作出的一种主动反应。高磷效率的马褂木种源如湖南通道和福建武夷山等不仅在高磷水平下根系发达,而且在低磷胁迫条件下也具有相对较多的须根和侧根、较大的根体积及较长的侧根总长,可以说这是马褂木高磷效率种源形成的重要机制之一。综合考虑 6 个参试种源苗高生长、磷效率大小及对磷肥敏感性,可初步认定贵州黎平为磷素中等敏感型优良种源,湖南通道为耐低磷型或高磷效率的优良种源。

## 参　考　文　献


何绪生,李素霞,李旭辉,等.1998.控效肥料的研究进展.植物营养与肥料学报,4(2):97 - 106

李建民.2001.马褂木地理遗传变异和优良种源选择.林业科学,37(4):41 - 49

李建民,封剑文,谢　芳,等.2000.鹅掌楸人工林的丰产特性.林业科学研究,13(6):622 - 627

李建民,周志春,吴开云,等.2002.RAPD 标记研究马褂木地理种群的遗传分化.林业科学,38(4):61 - 66

邱　燕,张鼎华.2003.南方酸性土壤磷素化学研究进展.福建稻麦科技,21(3):14 - 17

谢钰容,周志春.2002.林木对低磷胁迫的适应性机制和遗传学研究进展.林业科学研究,14(6):734 - 740

谢钰容,周志春,金国庆,等.2004.低 P 胁迫对马尾松不同种源根系形态和干物质分配的影响.林业科学研究,16(3):272 - 278

熊　毅.1997.中国土壤(第二版).北京:科学出版社

严小龙.2000.植物养分吸收效率的理想根构型.见:冯　峰,张福锁,杨新泉.植物营养研究 - 进展与展望.北京:中国农业大学出版社,1 - 11

Lynch J P. 1995. Root architecture and plant productivity. Plant Physiol, 109: 7 - 13

Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants (2nd edn). London: Academic Press, 889