

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2023)02-0167-06

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2023.02.010

马铃薯基因型磷效率差异及其生理机制

赵玉阳¹, 秦永林¹, 樊明寿¹, 刘素军², 贾立国^{1*}

(1. 内蒙古农业大学农学院, 内蒙古 呼和浩特 010019; 2. 内蒙古师范大学生命科学与技术学院, 内蒙古 呼和浩特 010020)

摘要: 作为作物生长发育的三大必需营养元素之一, 磷在马铃薯生产中的重要性不言而喻。磷素缺乏是中国马铃薯生产重要的限制因素之一, 提高马铃薯的磷效率是马铃薯生产中应对磷胁迫的最佳方法。从不同马铃薯基因型磷效率差异以及相关生理响应方面的研究成果进行了系统的总结, 并对提高马铃薯磷效率研究方向的未来进行了展望, 以期马铃薯磷素高效利用提供参考。

关键词: 马铃薯; 磷; 效率; 胁迫; 吸收; 利用

Phosphorus Efficiency Difference and Physiological Mechanism of Potato Genotype

ZHAO Yuyang¹, QIN Yonglin¹, FAN Mingshou¹, LIU Sujun², JIA Ligu^{1*}

(1. College of Agriculture, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019, China;

2. Life Science and Technology College, Inner Mongolia Normal University, Hohhot, Inner Mongolia 010020, China)

Abstract: As one of the three essential nutrients for crops growth and development, the importance of phosphorus in potato production is self-evident. Phosphorus deficiency is one of the important limiting factors of potato production in China. Improving the phosphorus efficiency of potato is the best way to deal with the phosphorus stress in potato production. The research results of phosphorus efficiency differences and related physiological responses of different potato genotypes were systematically summarized, and the future research direction for improving potato phosphorus efficiency was prospected so as to provide a reference for the efficient utilization of potato phosphorus.

Key Words: potato; phosphorus; efficiency; stress; absorption; utilization

作为一种营养丰富、经济效益高的粮菜兼用作物, 马铃薯自传入中国以来的400余年间, 其产业不断扩大, 如今马铃薯已成为了中国第四大粮食作物, 不仅在满足中国人口增长过程中产生

的粮食需求发挥了巨大的作用, 也是许多地区种植业乃至经济发展的重要支撑^[1]。在大田栽培条件下, 马铃薯的产量和品质会受到多种因素的限制, 土壤中的磷素缺乏便是其中重要的限制因素

收稿日期: 2023-04-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(32060724, 31960390); 内蒙古高等学校青年科技英才支持计划(NJYT-20-B16)。

作者简介: 赵玉阳(2000-), 男, 硕士研究生, 从事植物营养生理研究。

*通信作者(Corresponding author): 贾立国, 副教授, 主要从事马铃薯水分及营养生理研究, E-mail: nndjialiguo@163.com。

之一^[2]。磷是作物生长发育的三种必需营养元素之一, 马铃薯缺磷会导致光合作用速率降低, 植株生长缓慢、产量下降^[3]。据统计, 中国所有农业土地中约有75%的土壤磷缺乏现象严重, 且磷在酸性或碱性土壤中容易与金属离子结合, 从而形成难溶性的磷酸盐, 土壤中施入的磷肥会被固定成为植物难以吸收利用的难效态磷^[4,5]。现有研究发现, 全世界当季磷肥利用率仅有15%~25%, 而中国的磷肥当季利用率只有7.3%~20.1%^[6]。磷矿石作为不可再生资源, 随着使用的增加全球储量逐渐枯竭。施入大量的磷肥来满足作物磷需求, 不仅会造成资源的浪费, 而且会增加地表径流的磷素含量, 造成水体污染。马铃薯对磷素的需求和土地缺磷的矛盾, 已成为影响中国马铃薯产业发展的主要矛盾之一。严小龙等^[7]研究表明, 作物不同基因型在磷的吸收和利用效率间存在显著差异, 证明了作物拥有提高磷效率的基因潜力。因此, 提高马铃薯对磷的吸收和利用效率, 是解决土壤磷素缺乏与马铃薯对磷的大量需求间矛盾的有效方法。

1 磷素营养在马铃薯生长发育中的作用

磷作为农作物生长发育所必需的三大营养元素之一, 是植物体基本的有机化合物以及遗传物质和细胞膜的组成成分, 同时还在植物的各项代谢活动(光合作用、呼吸作用、酶促反应等)中起到重要的作用。磷酸盐是植物吸收土壤中有效磷的主要途径, 作物在生长过程中获取足够的磷, 能够帮助植物进行光合作用, 提高植物体内无机物转化为有机物的效率, 增强其合成和运输重要化合物(核酸、磷脂、核蛋白、碳水化合物等)的能力^[8]。因此, 当植物缺磷时, 自身合成代谢受到影响, 叶片表现为灰绿色, 光合效率低, 生长发育缓慢, 植株矮小、瘦弱, 根系较浅, 营养器官小。马铃薯是一种对磷的需求量很大但吸收磷素能力较弱的作物^[9]。在马铃薯生长前期, 植株吸收的磷主要集中于地上部, 参与茎叶系统的生长与构建。无机磷是植物叶绿体的重要组成成分, 而光合作用是马铃薯同化有机物的重要过程, 因此, 植株吸收的有效磷是否足够, 直接影响马铃薯最终的产量与品质。高聚林等^[10]通过研究马铃

薯不同生育期的磷素吸收、积累和分配的规律发现, 在不同的生育时期, 磷素在马铃薯体内呈现出很强的流动性, 而块茎是磷素最终的贮存库。马铃薯在块茎膨大期磷吸收效率达到最大值, 磷素水平与块茎的生长以及最终的产量有着密切的关系。

2 磷效率含义的研究

由于研究的作物特性不同以及研究目的与意义的差异, 在学术界关于磷效率有着不同的定义。Clark 和 Brown^[11]将相同施磷水平下植物的含磷量作为磷效率的标准。Elliott 和 Lauchli^[12]则将磷效率定义为植物吸收的每个单位磷所能产生的干物质量。Shenoy 和 Kalagudi^[13]在提高植物磷素利用效率并实现可持续种植的研究中将植物的磷效率分为磷吸收效率(Phosphorus-absorption efficiency, PAE)和磷利用效率(Phosphorus-utilization efficiency, PUE)。耿雷跃等^[14]在对大豆磷效率QTL定位的分析研究中对磷吸收效率和磷利用效率的定义进行了解释, 他们认为磷吸收效率是单个植物吸收土壤中有有效磷的能力, 而磷利用效率是植物利用吸收的单位无机磷代谢产生的干物质量。如今, 对磷效率的一般定义包含了植物根系从土壤中获取磷的效率和同化及利用所获得磷的效率两方面, 将磷效率分为磷的吸收效率和利用效率也是研究磷效率时的一般方法。

3 磷高效的生理基础

磷效率是磷素吸收效率和利用效率及转运效率的综合表现^[15]。经过漫长的演变, 植物产生了一系列适应低磷环境的策略。这些策略可以简单归纳为两个机制: 一是提高根系对土壤磷吸收效率的机制; 二是合理利用植物体内的磷提高磷利用效率的机制。植物磷高效的生理机制十分复杂, 与其遗传特性、形态结构和生理生化特征关系密切, 当今科学界仍未对植物磷高效机制有明确的认识。

3.1 磷高效的形态特征

根构型指在二维或者三维上对植物根系形态的描述, 是根系的长度、数量、密度、直径等的空间分布特征, 植物地下根系会在不同土壤状况

下形成不同形态复杂的根构型^[16,17]。关于根构型与磷吸收效率间的关系有许多不同的意见。Ge等^[18]发现在磷胁迫环境下作物会改变根构型来形成有利于更好吸收表土有效磷的根系结构。在关于油菜、小麦等作物的根系形态和生理特性的研究表明, 磷高效的基因型在低磷条件下普遍具有根系发达、根直径小、长度较长以及较高的吸收面积的特点。作物在适应低磷条件下根构型的改变普遍表现为主根生长减缓, 侧根及不定根的生长发育促进, 根毛的密度和长度增加, 来提高根系与土壤的接触面积, 提高磷吸收效率。对于大田作物, 根毛表面积能够占根系总表面积的77%, 根毛密度以及长度的增加能够显著增加根系表面积与土壤的接触面积, 促进植物对养分的吸收, Föhse等^[19]试验证明了根毛吸收的磷在植物对磷的吸收总量占到了90%。根毛的生长与磷素的供应量显著相关, 在磷胁迫条件下, 作物根系的根毛数量与长度显著增加, 促进其对磷素的吸收。

研究发现, 马铃薯在适应低磷胁迫时, 大量增加体内促进细胞分裂与生长的植物激素产生, 以此促进根系的生长发育。Smalle和Straeten^[20]发现马铃薯的光合作用产物分配会在磷胁迫条件下发生改变, 更多的光合产物流向根系, 促进根系的发育, 植株根冠比增加, 增强根系的吸磷能力。目前关于磷高效根构型的研究常见于豆科植物中, 暂无关于马铃薯磷高效根构型的相关研究。

3.2 磷高效吸收的生理特性

高等植物在磷缺乏的条件下除改变根构型来加强磷素吸收能力外, 还会通过根系分泌多种根系分泌物来活化根际土壤中的磷。根系分泌物是土壤、土壤微生物以及植物之间相互影响、相互作用的信息物。这些无机或有机专一性或非专一性的根系分泌物, 有些能够通过土壤微生物的作用来活化土壤中的难效磷或是直接降低根际土壤pH值, 例如多种有机酸、 H^+ 、 HCO_3^- , 来增加土壤中磷素的有效性^[21]。Robinson等^[22]研究表明, 拟南芥、水稻等植物的根系在磷胁迫条件下能够通过促进分泌特异性水解酶增强对根际土壤中磷素的水解能力, 促进根系对磷的吸收。玉米根系主要通过分泌酒石酸, 小麦、油菜的根系主要通

过分泌苹果酸以及柠檬酸来增强磷的吸收。有机酸能够降低土壤pH值来增加难溶磷的溶解度, 也可以与一些金属元素螯合, 增加土壤有效磷含量^[23]。不同磷效率基因型的作物, 在磷胁迫时分泌根系分泌物的能力存在差异。刘国栋等^[24]研究发现在磷胁迫条件下, 磷高效的小麦基因型根系分泌的有机酸量较磷低效基因型多, 活性也更强。酸性磷酸酶在植物吸收磷过程中发挥了重要的作用。丁洪等^[25]在研究酸性磷酸酶活性与大豆耐低磷能力的相关分析时发现, 不同磷效率的基因型在磷胁迫条件下分泌的酸性磷酸酶的活性有较大的差异。关于缺磷环境下植物调节根系分泌物机制的研究鲜有报道。已有的研究成果表明, 根系分泌有机酸的过程是一个选择性的主动调节, 有机酸的分泌很可能受到与细胞质膜上 H^+ -ATP酶偶联的阴离子通道以及磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(Phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)的活性影响。对磷胁迫条件下的白羽扇豆施用阴离子通道抑制剂, 显著地减少了其根系有机酸的分泌量, 而PEPC是根系所分泌有机酸的碳源, 因此, PEPC的活性变化与有机酸分泌量的增加或减少呈现出同步的趋势^[26]。

磷在植物体内有很强的流动能力, 植物的三大必需营养元素氮、磷、钾中, 磷素在马铃薯植株中拥有最高的再利用率^[27]。磷从衰老的部位向正在生长发育的代谢旺盛的新生组织转运的能力, 是马铃薯磷高效的重要机制之一。Furlani等^[28]和Wieneke^[29]的研究结果表明, 在相同磷供应环境下, 磷高效的作物能够产生更多的干物质, 并不是其拥有更高的磷吸收效率, 而是植株内的磷从衰老叶片转移到新生叶片当中的能力更强。马铃薯对磷的高再分配能力的特性, 能够弥补磷吸收方面的缺乏, 表现出较高的磷效率。

3.3 根系磷素吸收的机理

植物根系以 $H_2PO_4^-$ 和 HPO_4^{2-} 的形式从土壤中获取磷素, 扩散是离子移动至根系表面的主要方式。根系对磷的吸收以及磷在植物细胞间的跨膜运输消除了质膜点位的极性, 因此, 磷进入植物细胞的过程是 H^+ 和磷共运输的需能过程^[30]。根系养分吸收动力学是研究植物吸收矿质营养特性和

机理的重要手段, Claassen 和 Barber^[31]在 20 世纪 70 年代改进了描述酶促反应的米氏方程, 提出了根系养分吸收动力学方程:

$$I_n = I_{\max} \times (C - C_{\min}) / K_m + (C - C_{\min})$$

式中: $I_{\max}$ 是根系对离子最大吸收速率, K_m 是米氏常数(该值越小表示根系对离子的亲和力越强), $C_{\min}$ 是离子吸收速度等于零时介质中该离子的最低浓度。这些参数都是表示作物对土壤有效磷亲和力的重要参数。植物中磷效率较高的基因型均有较小的 K_m 、 $C_{\min}$ 和较大的 $I_{\max}$ 的特点。在对不同基因型大豆和玉米的根系吸磷动力学参数的研究中发现, 不同基因型间的吸磷动力学参数差异显著, 证明作物根系对有效磷的亲和力存在着基因型差异, 高磷效率的基因型拥有更高的有效磷亲和力, 磷吸收效率更高^[32]。在植物根系磷素吸收动力学的研究成果表明, 植物磷素吸收的特性差异是因为植物普遍存在两个不同的磷素吸收系统。一个是由磷胁迫条件诱发的高磷亲和力系统, K_m 值变化为 3~7 $\mu\text{mol/L}$, 缺磷环境下植物主要依靠该高磷亲和力系统获取磷; 另一个是低磷亲和力系统, K_m 值变化为 50~330 $\mu\text{mol/L}$, 植物在磷充足的环境下依靠低磷亲和力系统吸收磷, 低磷亲和力系统也参与了植物细胞间磷的跨膜运输, 起到维持植物体内磷平衡的作用^[33]。磷转运体(Phosphate transporter, PHT)是植物吸收和转运磷过程中不可缺少的协助蛋白。借助于对磷吸收缺陷酵母突变体功能互补技术, 目前玉米、小麦、水稻等作物中磷转运体基因家族的成员都已被鉴定和研究, 马铃薯的磷转运体基因也已被完整的鉴定, 但对这些转运体蛋白调节机制的了解还较少, 需要更加深入的研究^[34]。

3.4 磷高效利用的生理特性

植物的磷利用效率(Phosphorus use efficiency, PUE)包括了植物对所吸收磷素的运输效率和代谢效率, 通常定义为植物组织利用单位磷量产生的干物质量, 磷利用效率高的植物基因型能够在较低的磷浓度环境下维持正常的生理代谢活动, 产生一定生物量所需的磷供应量少于磷利用效率低的基因型。一般来说, PUE 一般以生物产量/植株磷积累量来表示。李继云等^[35]研究发现, PUE 与

籽粒产量和生物产量呈现显著的正相关关系, 在中等或低磷的环境下, 磷素利用效率的差异是不同基因型间干物质量差异的主要原因。

植物体内含有多种不同的磷转运蛋白, 这一特性反映出磷在植物体内的运输是一个复杂的过程。目前对植物磷转运体吸收磷素的机制研究较多且深入, 但关于磷素进入植物体后如何被分配、存储以及利用的机理研究还比较少。无机磷被根系吸收至根表皮细胞后, 磷转运体将其运输到不同的亚细胞器, 原生质体内不同的亚细胞器间进行无机磷交换, 来满足各亚细胞器的正常生理代谢。磷转运体同样调控着无机磷在不同的细胞、组织间的移动和分配, 来满足植物生长发育的需求^[36]。根据对磷的亲和力以及功能特性, 将植物体内的磷转运体划分为高亲和磷转运体和低亲和磷转运体。研究发现, 高亲和磷转运体的编码蛋白基因在缺磷环境下表达, 在根系对根际土壤的逆磷梯度吸收中起主导作用; 低亲和磷转运体则决定着磷运载系统的活性, 影响磷在植物体内的运输及稳态^[37]。

4 展 望

目前, 解决植物生长发育过程中磷素缺乏问题的方法, 可以总结为两条基本的途径: 一是通过增加磷肥的施入以及针对土壤特性使用科学的磷肥施用技术, 来增加土壤有效磷的供应量; 二是选育磷高效的品种来提高磷肥利用率。随着磷矿石资源的短缺以及磷肥大量施用过程中带来的资源浪费和环境污染, 选育磷高效品种是更符合长远利益的研究方向。磷素吸收、运输和利用的生理机制十分复杂, 目前对于小麦、玉米、油菜等作物磷高效机制研究的报道较多, 而关于马铃薯磷效率的研究还比较少, 仍然有许多需要被探明的问题。基于马铃薯的特性和相关的研究, 未来马铃薯磷效率研究的方向可能有如下几个方面。

(1) 磷在土壤中的移动性很差, 马铃薯获取的磷绝大多数来自于根系对根际土壤有效磷的吸收。根系在磷素吸收方面起着决定性的作用, 对于马铃薯磷高效的根系生理特性和根构型以及调控方式, 仍需要更加深入的研究。

(2)关于促进磷吸收、转运的基因表达研究较多,但磷代谢利用相关的基因表达还需要更深入的研究。

(3)通过对磷高效生理的分子机制和基因表达的研究,改良马铃薯磷效率相关的遗传特性,选育具有理想根构型和生理机制的马铃薯基因型,实现减肥增效的目的。

[参 考 文 献]

- [1] 李中慧,张颢城,王秀丽. 中国马铃薯供需现状及发展前景[J]. 农业展望, 2022, 18(6): 79-85.
- [2] 陈磊,王盛锋,刘自飞,等. 低磷条件下植物根系形态反应及其调控机制[J]. 中国土壤与肥料, 2011(6): 1-12.
- [3] 王一凡,杨江伟,唐勋,等. 马铃薯响应磷胁迫机制及磷高效利用育种[J]. 中国马铃薯, 2021, 35(1): 68-74.
- [4] 程明芳,何萍,金继运. 我国主要作物磷肥利用率的研究进展[J]. 作物杂志, 2010, 134(1): 12-14.
- [5] 吴平,刘莉萍,张立平,等. 植物营养分子生理学[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [6] 向万胜,黄敏,李学垣. 土壤磷素的化学组分及其植物有效性[J]. 植物营养与肥料学报, 2004(6): 663-670.
- [7] 严小龙,黄志武,卢仁骏,等. 关于作物磷效率的遗传学研究[J]. 土壤, 1992(2): 102-105.
- [8] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [9] 邢海峰. 内蒙古阴山北麓滴灌条件下高产马铃薯群体发育、磷素营养特点及磷肥运筹策略研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.
- [10] 高聚林,刘克礼,盛晋华,等. 旱作马铃薯磷素的吸收、积累和分配规律[J]. 中国马铃薯, 2003, 17(6): 326-330.
- [11] Clark R B, Brown J C. Differential phosphorus uptake by phosphorus-stressed corn inbred [J]. Crop Science, 1974, 14 (4): 505-508.
- [12] Elliott G C, Lauchli A. Phosphorus efficiency and phosphate-iron interaction in maize [J]. Agronomy Journal, 1985, 77(3): 399-403.
- [13] Shenoy V V, Kalagudi G M. Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping [J]. Biotechnology Advances, 2005, 23(7-8): 501-513.
- [14] 耿雷跃,崔士友,张丹,等. 大豆磷效率QTL定位及互作分析[J]. 大豆科学, 2007(4): 460-466.
- [15] 曲晓华. 拟南芥磷高效突变体的筛选及营养机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2005.
- [16] 韩照阳. 不同根构型油菜的抗旱特性及其分子基础研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- [17] 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.
- [18] Ge Z, Rubio G, Lynch J P. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model [J]. Plant and Soil, 2000, 218(1-2): 159-171.
- [19] Föhse D, Claassen N, Jungk A. Phosphorus efficiency of plants: II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species [J]. Plant and Soil, 1991, 132: 261-272.
- [20] Smalle J, Straeten D V D. Ethylene and vegetative development [J]. Physiologia Plantarum, 1997, 100(3): 593-605.
- [21] 刘国栋,李继云,李振声,等. 植物高效利用土壤磷营养的化学机理[J]. 植物营养与肥料学报, 1995, 1(3-4): 72-78.
- [22] Robinson W D, Park J, Tran H T, et al. The secreted purple acid phosphatase isozymes AtPAP12 and AtPAP26 play a pivotal role in extracellular phosphate-scavenging by *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(18): 6531-6542.
- [23] 张福锁,曹一平. 根际动态过程与植物营养[J]. 土壤学报, 1992, 29(3): 240-250.
- [24] 刘国栋,李继云,李振声. 低磷胁迫下小麦根系反应的基因型差异[J]. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(3): 212-218.
- [25] 丁洪,李生秀,郭庆元,等. 酸性磷酸酶活性与大豆耐低磷胁迫能力的相关分析[J]. 植物营养与肥料学报, 1997, 3(2): 123-127.
- [26] Johnson J F, Vance C P, Allan D L. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus* (altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase) [J]. Plant Physiology, 1996, 112(1): 31-41.
- [27] 高炳德. 马铃薯产量形成与环境条件及营养条件的关系[J]. 马铃薯杂志, 1987, 1(1): 29-33.

- [28] Furlani A M C, Clark R B, Ross W M, *et al.* Differential phosphorus uptake, distribution, and efficiency by sorghum inbred parents and their hybrids [C]//Gableman H W, Loughman B C. Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition. Berlin: Springer Netherlands, 1987: 287–298.
- [29] Wieneke J. Phosphorus efficiency and phosphorus remobilization in two sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) cultivars [J]. Plant and Soil, 1990, 123: 139–145.
- [30] Muchhal U S, Pardo J M, Raghothama K G. Phosphate transporters from the higher plant *Arabidopsis thaliana* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1996, 93 (19): 10519–10523.
- [31] Claassen N, Barber S A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants [J]. Plant Physiology, 1974, 54(4): 564–568.
- [32] 李志洪, 陈丹, 曹亚军, 等. 磷胁迫不同基因型大豆根系生长和吸磷动力学反应 [J]. 吉林农业大学学报, 1995, 17(2): 54–57.
- [33] Gilroy S, Jones D L. Through form to function: root hair development and nutrient uptake [J]. Trends in Plant Science, 2000, 5(2): 56–60.
- [34] Liu B, Zhao S, Wu X, *et al.* Identification and characterization of phosphate transporter genes in potato [J]. Journal of Biotechnology, 2017, 264: 17–28.
- [35] 李继云, 孙建华, 刘全友, 等. 不同小麦品种的根系生理特性、磷的吸收利用效率对产量影响的研究 [J]. 西北植物学报, 2000, 20(4): 503–510.
- [36] Versaw W K, Garcia L R. Intracellular transport and compartmentation of phosphate in plants [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2017, 39: 25–30.
- [37] Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptation by plants for securing a nonrenewable resource [J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 423–447.