

NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 供应条件下水稻磷高效品种初选

陈晨 龚海青 金梦灿 郜红建*

(安徽农业大学 资源与环境学院/农田生态保育与污染防治安徽省重点实验室,合肥 230036)

摘要 为探讨在 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 条件下不同水稻品种生物量、磷素含量及磷素积累量的差异。利用国际水稻所营养液培养方法,在相同浓度(40 mg/L)NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 条件下测定 102 个水稻品种苗期生物量和磷素吸收积累量的差异,并采用隶属函数法将评价指标进行标准化,基于磷效率综合值和分层聚类热图分析,进行水稻品种磷效率类型划分。在 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 下,不同水稻品种的生物量和磷积累量差异性显著,变异系数分别在 52.83%~69.54% 和 52.82%~73.82%。在 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 培养下的主成分情况相同,主成分 1 由茎叶生物量、根系生物量、整株生物量、茎叶磷积累量、根系磷积累量和整株磷积累量决定,主要反映植株的生物量及磷素积累量;主成分 2 由不同器官的磷含量决定。综合水稻苗期磷素吸收积累统计分析方法,将茎叶生物量、根系生物量、整株生物量、茎叶磷积累量、根系磷积累量和整株磷积累量作为水稻苗期磷高效综合评价指标。初步认为‘2845’、‘中粳 2503’、‘华瑞稻’、‘连粳 7 号’、‘德香 4103’、‘甬优 9 号’、‘Ⅱ优 602’、‘两优 766’、‘盐粳 11 号’、‘丰两优 80’和‘深两优 1813’为 2 种氮素供应下的磷高效型品种/系。

关键词 水稻; NH₄⁺-N; NO₃⁻-N; 磷效率; 磷高效品种

中图分类号 S511

文章编号 1007-4333(2018)09-0032-11

文献标志码 A

Primary screening of high phosphorus use efficiency of rice varieties under NH₄⁺-N and NO₃⁻-N conditions

CHEN Chen, GONG Haiqing, JIN Mengcan, GAO Hongjian*

(School of Resources and Environment/Anhui Province Key Laboratory of

Farmland Ecological Conservation and Pollution Prevention, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

Abstract The aim of this study was to provide theoretical basis for screening rice varieties with high phosphorus efficiency by investigating the aboveground biomass, phosphorus content and phosphorus accumulation of different rice varieties under same concentration of NH₄⁺-N and NO₃⁻-N. A of 102 rice varieties at seedling stage were taking as study material. The subordinate function of interval [0, 1] was adopted to standardize the evaluation indices of rice standardized using. The 102 rice varieties were classified based on the integrated value of phosphorus efficiency and hierarchical cluster analysis. There were significant differences in leaf, root and whole plant stem, as well as P accumulation in roots, stems and leaves of the different rice varieties under same NH₄⁺-N and NO₃⁻-N incubation conditions, and the coefficients of variation were ranged from 52.83% to 69.54% and from 52.82% to 73.82%, respectively. Different rice varieties had same principal components under both NH₄⁺-N and NO₃⁻-N conditions. The first principal component, which reflected the biomass indices and P accumulation, was mainly determined by the whole plant, stem, leaf and root biomass, as well as accumulated P in the whole plant, stem and leaf and root. The second principal component was determined by P content in different parts of rice plants. By integrating variation characteristics and statistic analysis of P uptake and accumulation in rice, the whole plant biomass, stem and leaf

收稿日期: 2017-09-05

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2013BAD07B08)和国家重点研发计划项目(2016YFD0200107、2016YFD0300801、2016YFD0300900)课题资助

第一作者: 陈晨, 硕士研究生, E-mail: chenchenahau@163.com

通讯作者: 郜红建, 教授, 主要从事植物养分高效吸收方面研究, E-mail: gaohongjian2@163.com

biomass, root biomass, whole plant P accumulation, stem and leaf P accumulation and root P accumulation were considered as indices to evaluate high P use efficiency potentials of rice varieties at seedling stage. The rice varieties of '2845', 'ZS2503', 'HRD', 'LJ 7', 'DX 4103', 'YY 9', 'II Y 602', 'LY 766', 'YJ 11', 'FLY 80' and 'SLY 1813' were identified as the high P use efficiency varieties under both NH_4^+ -N and NO_3^- -N conditions.

Keywords rice varieties; NH_4^+ -N, NO_3^- -N; phosphorus use efficiency; high phosphorus efficient variety

磷是细胞质和细胞核的主要成分之一,直接参与水稻体内糖、蛋白质和脂肪的代谢。供磷不足会影响到水稻植株体内的能量代谢过程,抑制水稻的正常生长^[1]。我国有74%的耕地缺磷^[2],水稻生长发育期间缺磷,影响水稻的生育状况和产量形成^[3]。增施磷肥是解决土壤中磷素不足和有效性低的有效途径。然而,我国磷矿资源匮乏,土壤磷有效性和利用效率低下,以及过多施用磷肥引起的环境污染问题已威胁到我国农业的可持续发展^[4]。筛选磷高效品种,是提高作物磷吸收效率的有效手段^[5]。随着分子生物学的迅速发展,遴选和培育高效吸收利用磷素的水稻品种被认为是合理利用磷素资源、减少环境污染的重要途径。

不同水稻品种对磷素吸收利用存在基因型差异^[6-8]。磷高效有2种情况:一种是低磷条件下,能够吸收较多磷,即吸磷能力强;另一种是吸收相同磷素,能够生产更多的干物质。磷高效基因型比磷低效基因型品种具有较强的干物质积累和磷素吸收能力,在缓解磷矿资源缺乏和提高磷素利用率上具有重要作用^[9-10]。水稻生育前期的磷积累量与水稻产量及磷利用效率密切相关,特别是分蘖期磷的积累量是提高水稻产量的关键,而生育后期磷积累量增加幅度不明显,并与产量无显著相关性^[11]。研究供氮形态对不同基因型水稻磷素吸收累积差异及其影响机理,筛选磷高效基因型水稻品种,对于提高水稻的磷素利用效率具有重要意义。前人有关磷高效基因型水稻品种的研究多关注不同生育期、磷肥施用方式及不同磷肥施用量条件下水稻磷吸收利用的特征,而对于不同供氮形态条件下,水稻磷吸收、累积和干物质累积等方面的研究还鲜少报道。本研究采用营养液培养方法,研究102个水稻品种在相同浓度(40 mg/L)的 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 供应条件下苗期植株生物量、磷含量、磷素累积量等营养指标的差异,基于磷效率综合值和分层聚类热图分析,将不同基因型磷效率水稻品种划分为高、中和低磷效率类型,旨在为磷高效水稻品种的筛选提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

长江中下游地区主推的102个水稻品种/系(编号1~102)分别由湖南省水稻研究所、安徽农业大学、安徽省农业科学院和南京农业大学提供(表1),其中籼稻占11.76%;粳稻占40.08%;杂交稻占42.16%,产量水平为5 000~7 000 kg/hm²,2005—2016年的长江中下游主栽品种。

1.2 试验设计与处理

选择饱满一致水稻种子,用10%的双氧水消毒30 min后,自来水冲洗2~3遍,再用蒸馏水清洗干净,放入底部垫有浸润滤纸的发芽盒。水稻种子置于28℃恒温培养箱中避光催芽,待出现胚芽鞘后,移至安科发芽纸上培养。将发芽种子沿宽边均匀放置在发芽纸(规格38#:25.4 cm×38.1 cm)上,卷成圆筒状后用亚克力支撑架固定,垂直放入蒸馏水中,光照培养2 d后,依次在国际水稻研究所1/4和1/2倍标准浓度的水稻专用营养液中分别培养4 d,1倍标准浓度的水稻专用营养液中培养7 d后,用蒸馏水冲洗水稻根系后,移入相同氮浓度(40 mg/L)的 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 营养液中培养10 d。国际水稻研究所水稻专用营养液的组成为: NH_4NO_3 , 408.0 mg/L, $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 46.8 mg/L, K_2SO_4 , 174.0 mg/L, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 393.6 mg/L, CaCl_2 , 111.0 mg/L, $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 1.98 mg/L, $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0.124 mg/L, H_3BO_3 , 0.62 mg/L, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.057 4 mg/L, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0.1 mg/L, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 19.5 mg/L, 柠檬酸 30.0 mg/L。含 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 的营养液分别用 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 和 KNO_3 替换 NH_4NO_3 , 含 NH_4^+ -N 营养液中加入 5.89 mg/L 的双氰胺 ($\text{C}_2\text{H}_4\text{N}_4$) 以抑制可能发生的硝化作用,同时设置只加入 5.89 mg/L 的双氰胺 ($\text{C}_2\text{H}_4\text{N}_4$) 不含 NH_4^+ -N 的营养液为对照。培养液每2 d更换1次,pH用1 mg/L HCl 或 1 mg/L NaOH 调节至 5.5 ± 0.1 。试验分为 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 2 个处理,每个处理

3个重复,每个重复5株水稻幼苗,水稻培养至六叶期时,分别收获植株的茎叶和根部样品^[12]。

表1 供试水稻品种(系)及编号

Table 1 Varieties and numbers of selected rice

编号 Number	品种 Variety	编号 Number	品种 Variety	编号 Number	品种 Variety
1	农香 25	35	武运 23	69	辐照 1号
2	玉针香	36	WJ112	70	淮稻 18号
3	株两优 819	37	镇 11号	71	泗稻 12号
4	湘晚籼 17号	38	Y两优 646	72	镇稻 18号
5	黄华占	39	新两优 343	73	武运粳 19号
6	陆两优 996	40	Y两优 2号	74	武运粳 21号
7	湘晚籼 12号	41	广两优 3905	75	连粳 9号
8	丰两优	42	甬优 9号	76	连粳 7号
9	湘早籼 32号	43	晚稻 119	77	镇稻 8号
10	湘早籼 45号	44	苏稻 5号	78	武运粳 24号
11	丰源优 299	45	中籼 2503	79	宁粳 5号
12	C两优 608	46	两优 766	80	新两优 6号
13	丰源优 2997	47	新两优 223	81	皖稻 153
14	湘早籼 24号	48	Ⅱ优 602	82	丰两优 9号
15	湘早籼 6号	49	新两优 106	83	两优 383
16	隆香优 130	50	航香 18	84	两优 378
17	湘早籼 42号	51	春优 84	85	Y两优 1号
18	湘晚籼 22号	52	徽两优 6号	86	南粳 94140
19	陆两优 996	53	新两优香 42	87	丰两优 80
20	镇 16	54	两优 8106	88	嘉优 2号
21	WJ93	55	深两优 1813	89	镇稻 12号
22	镇 15号	56	德香 4103	90	新稻 25
23	WJ46	57	皖稻 68号	91	深两优 3117
24	镇稻 14号	58	粤优 1128	92	新稻 18号
25	宁粳 1号	59	苏秀 9号	93	丰两优 6348
26	WJ109	60	华粳 5号	94	甬优 2640
27	WO32	61	盐粳 7号	95	两优 3905
28	镇 9424	62	ANW	96	南粳 49
29	镇 18	63	扬粳 4037	97	宁粳 2号
30	镇稻 19号	64	淮稻 6号	98	WO32
31	宁粳 3号	65	华瑞稻	99	中早 3号
32	WJ104	66	盐粳 11号	100	连粳 11号
33	镇稻 10号	67	金粳 18	101	圣稻 16
34	镇稻 88号	68	扬辐粳 8号	102	2845

1.3 测定项目及方法

部分茎叶和根部样品于 $105\text{ }^\circ\text{C}$ 下杀青 30 min, 置 $75\text{ }^\circ\text{C}$ 下烘干至恒重, 称量茎叶干重与根部干重, 计算整株生物量、磷含量和磷累积量。水稻茎叶和根部样品经 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮, 钒钼黄比色法测定植株全磷含量。茎叶磷累积量为茎叶与其磷含量之积; 根部磷累积量为根部与其磷含量之积; 整株磷累积量为整株干重与其磷含量之积。

1.4 磷效率综合值计算方法

采用隶属函数法综合分析磷效率综合值^[13-15]。用隶属函数法将水稻磷高效评价指标扩展为闭区间 $[0, 1]$ 上进行综合评价。公式为:

$$Y_{ij} = (X_{ij} - X_{j\min}) / (X_{j\max} - X_{j\min})$$

式中: Y_{ij} 表示第 i 品种第 j 评价指标的磷高效隶属函数值; X_{ij} 表示第 i 品种第 j 评价指标的测定值; $X_{j\min}$ 表示所有品种第 j 评价指标的最小值; $X_{j\max}$ 表示所有品种第 j 评价指标的最大值; i 表示某个品种; j 表示某项评价指标。权重采用客观赋权法计算, 公式为:

$$E_j = C_j / \sum C_j$$

式中: E_j 表示 j 评价指标的权重; C_j 表示第 j 评价指标的变异系数。磷效率综合值 $P = [\sum (Y_{ij} \times E_j)] / 5$ 。

1.5 数据分析方法

数据采用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 19.0、Heaml 1.0 heatmap illustrator 软件进行分析, 根据隶属函数法计算氮效率综合值, 采用欧氏距离平方

(Squared Euclidean distance) 拟合聚类进行热图分析 (Hierarchical heatmap), 通过颜色的梯度及相似程度来反映不同品种间的相似性和差异性。

2 结果与分析

2.1 不同氮素供应下水稻苗期各性状变异特征分析

变异系数可以衡量品种间各性状的变异程度, 变异系数越大, 表明品种间水稻苗期营养性状差异愈明显^[16]。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 供应条件下, 水稻各器官生物量及磷吸收累积指标均表现出一定的变异性, 变异系数变幅相差较大。在 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 供应条件下, 水稻性状指标变异系数范围为 25.48%~69.54%, 其中整株磷含量变异系数最小, 为 25.48%, 根系磷累积量变异系数最大, 为 69.54%。在 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 供应条件下, 水稻性状指标变异系数范围为 24.54%~73.82%, 其中根系磷含量变异系数最小, 为 24.54%, 茎叶磷累积量变异系数最大为 73.82%。在 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 供应条件下, 茎叶生物量、根系生物量、整株生物量、茎叶磷累积量、根系磷累积量和整株磷累积量变异系数均在 50% 以上, 说明该指标能较好展现水稻品种间差异性; 茎叶磷含量、根系磷含量和整株磷含量变异系数在 50% 以下。此外, 水稻苗期各营养性状参数值在 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 下的平均值 (除根系生物量外) 均高于其在 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 供应条件下的参数值, 说明水稻在 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 供应条件下能够吸收更多的磷 (表 2)。

表 2 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 供应条件下水稻磷吸收累积变化特征

Table 2 Variation characteristics of phosphorus traits of rice under $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ conditions

营养性状 Nutritive trait	$\text{NH}_4^+\text{-N}$			$\text{NO}_3^-\text{-N}$		
	变幅 Range	均值 Average	变异系数/% CV	变幅 Range	均值 Average	变异系数/% CV
茎叶生物量/mg Shoot biomass per plant	8.03~105.07	46.51	54.51	8.15~98.25	41.87	55.89
根系生物量/mg Root biomass per plant	3.29~52.88	21.37	52.83	3.55~46.65	21.74	52.82
整株生物量/mg Whole plant biomass	11.31~150.77	67.87	52.99	11.73~141.27	63.60	53.96
茎叶 P 含量/mg Shoot P content	0.03~0.09	0.06	27.17	0.02~0.08	0.04	32.59
根系 P 含量/mg Root P content	0.02~0.06	0.04	28.56	0.02~0.06	0.03	24.54

表 2(续)

营养性状 Nutritive trait	NH ₄ ⁺ -N			NO ₃ ⁻ -N		
	变幅	均值	变异系数/%	变幅	均值	变异系数/%
	Range	Average	CV	Range	Average	CV
整株 P 含量/mg Whole plant P content	0.03~0.08	0.05	25.48	0.02~0.07	0.04	28.00
根系 P 累积量/mg Root P accumulation	0.01~0.26	0.09	69.54	0.01~0.22	0.07	68.87
整株 P 累积量/mg Whole plant P accumulation	0.03~1.12	0.37	66.82	0.03~0.91	0.279	70.63

2.2 不同氮素供应条件下水稻品种苗期各性状的因子分析

对 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 供应条件下水稻苗期的 9 个营养参数进行因子分析,计算出特征值和累计贡献率^[17-19]。水稻不同营养性状在 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 供应下总方差解释可得到保留主因子载荷矩阵及载荷图^[20]。通过因子分析以及载荷图可知,在 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 供应下皆可以确定主成分为 2 个,且累积贡献率分别为 91.43% 和 92.06%。其中,在 NH₄⁺-N 供应下,主成分 1 与茎叶生物量、根系生物量、整株生物量有较大的正相关,主要反映

为水稻苗期生物量、磷累积量指标,方差贡献率为 82.29%。主成分 2 与茎叶磷含量、根系磷含量和整株磷含量有较大的正相关,主要反映为水稻苗期磷含量指标,其方差贡献率为 9.14%。而在 NO₃⁻-N 供应下,主成分 1 的方差贡献率为 78.97%,主成分 2 的方差贡献率为 13.09%,主成分 1 主要由茎叶生物量、根系生物量和整株生物量决定,这与 NH₄⁺-N 供应下的主成分决定情况相同。在 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 供应下,第 2 主成分皆由磷含量决定。各主成分的贡献率说明在两种氮素供应下对水稻磷素吸收累积影响最大的是生物量指标(表 3 和图 1)。

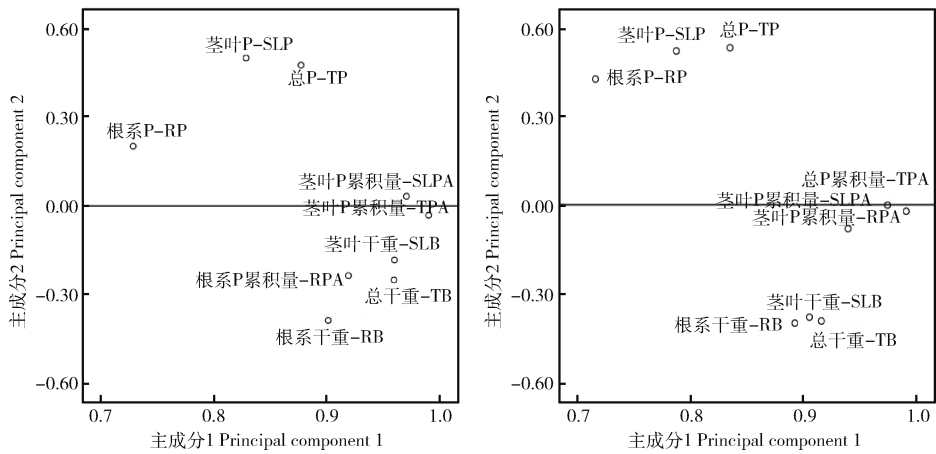
表 3 水稻营养性状在 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 供应下总方差解释Table 3 Total variance analysis of rice under NH₄⁺-N and NO₃⁻-N conditions

参数 Parameter	NH ₄ ⁺ -N		NO ₃ ⁻ -N	
	主成分 1	主成分 2	主成分 1	主成分 2
	Principal component 1	Principal component 2	Principal component 1	Principal component 2
特征值 Eigenvalue	7.41	0.82	7.11	1.78
方差贡献率 Variance contribution rate	82.29	9.14	78.97	13.09
累积贡献率 Cumulative percentage	82.29	91.43	78.97	92.06

2.3 不同氮素供应条件下水稻苗期养分效率综合值及热图分析

根据水稻苗期营养性状变异特征及磷素营养参数分析,确定茎叶生物量、根系生物量、整株生物量、茎叶磷累积量、根系磷累积量和整株磷累积量作为水稻苗期磷高效综合评价指标。将评价指标绝对值转化为相对值,通过复合运算得到不同水稻品种的

磷效率综合值。在 NH₄⁺-N 供应条件下,水稻磷效率综合值的变幅为 0.20~1.09,均值为 0.54,其中‘丰两优’磷效率综合值最小,为 0.20,‘盐粳 11 号’磷效率综合值最大,为 1.09。在 NO₃⁻-N 供应条件下,水稻磷效率综合值的变幅为 0.20~1.15,均值为 0.54,其中‘C 两优 608’磷效率综合值最小,为 0.20,‘丰两优 80’磷效率综合值最大,为 1.15(表 4)。



SLB 代表茎叶干重;RB 代表根系干重;TB 代表总干重;SLP 代表茎叶磷含量;RP 代表根系磷含量;TP 代表整株总磷含量;SLPC 代表茎叶磷累积量;RPC 代表根系磷累积量;TPC 代表整株总磷累积量。

SLB, stem and leaf dry biomass; RB, root dry biomass; TB, total dry biomass; SLP, stem and leaf P, %; RP, root P, %; TP, total P, %; SLPA, stem and leaf P accumulation; RPA, root P accumulation; TPA, the whole plant total P accumulation.

图 1 NH_4^+-N (a) 和 NO_3^--N (b) 供应下水稻营养参数主分分析载荷

Fig. 1 Analysis of nutrient traits in rice under NH_4^+-N (a) and NO_3^--N (b) conditions

利用 102 个水稻品种苗期的磷效率综合值进行热图(Hierarchical heat map)分析,用颜色变化直观地将数据值的大小表示出来,通过颜色的深浅梯度及相似程度来反映数据的相似性和差异性。综合分析 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 培养条件下的磷效率综合值,通过欧氏距离法拟合聚类分析,将参试水稻品种分为 3 个类群。第一类群为磷高效型水稻品种:有 11 个品种,占 10.78%,其平均磷效率综合值范围为 0.83~1.05;第二类群磷中效型水稻品种:有 65 个品种,占 63.73%,其平均磷效率综合值范围为 0.39~0.82;第三类群磷低效型水稻品种:有 26 个品种,占 25.49%,其平均磷效率综合值范围为 0.21~0.34。初步认为‘2845’、‘中粳 2503’、‘华瑞稻’、‘连梗 7 号’、‘德香 4103’、‘甬优 9 号’、‘Ⅱ优 602’、‘两优 766’、‘盐梗 11 号’、‘丰两优 80’和‘深两优 1813’为 2 种氮素供应下的磷高效型品种(图 2)。

3 讨论

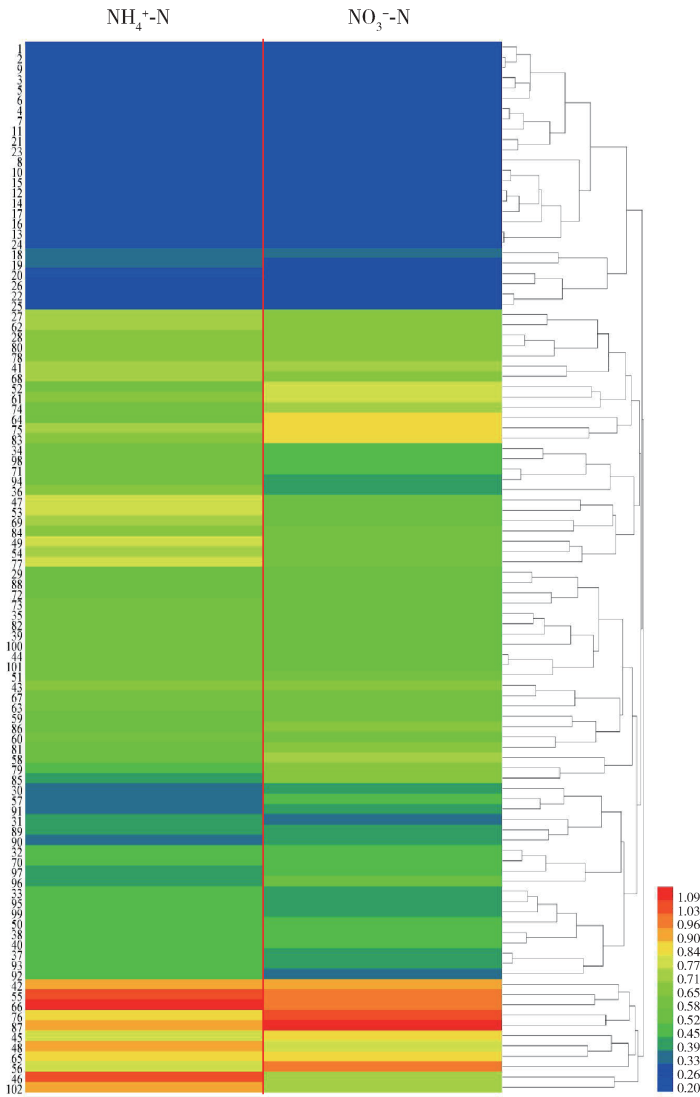
氮是植物生长必需的营养元素,也是陆地生态系统中的主要限制性元素,在植物的多种生理代谢过程中发挥着重要作用,对植物 P 的吸收和 C 的固定产生影响^[21]。植物吸收的氮主要是铵态氮(NH_4^+-N)和硝态氮(NO_3^--N)。由于 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 的形态和离子性质不同,对植物吸收和生长发育的影响也不同。 NO_3^--N 可促进 K^+ 、 Ca^{2+}

和 Mg^{2+} 等阳离子的吸收,抑制磷和其他阴离子的吸收,这可能与硝态氮和磷酸根同为阴离子,水稻根系吸收存在竞争关系,特别是竞争根系细胞膜上的存在相同的转运蛋白/载体有关^[22-32]。而 NH_4^+-N 则相反,抑制 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 和 Zn^{2+} 的吸收,尤其对 K^+ 和 Ca^{2+} 的抑制作用更加明显,增加磷的吸收^[33-34]。本研究结果表明,在单供 NH_4^+-N 的体系中,水稻苗期茎叶和根系的生物量、P 吸收累积量均高于 NO_3^--N 处理下的各指标值,说明 NH_4^+-N 有利于水稻对 P 的吸收和累积,和前人的研究结果基本一致^[35-37]。原因可能是因为: NO_3^--N 在进入植物体后一部分还原成 NH_4^+-N ,并在细胞质中进行代谢,再参与水稻吸收代谢过程^[22]。 NH_4^+-N 的吸收还原过程比 NO_3^--N 的吸收还原过程减少了能量上的消耗,因此, NH_4^+-N 培养下的水稻具有优良的磷吸收累积能力,铵态氮能更好地被水稻吸收,这与水稻是喜铵植物的结论是一致的。 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 所带电荷的不同,也导致了植物对磷素吸收、利用上的差异。 NH_4^+-N 供应有利于增加阴离子的吸收,而 NO_3^--N 供应可以促进阳离子的吸收。这是因为,供应 NH_4^+-N 时,植株会吸收大量 NH_4^+-N 进入体内,为了维持电荷平衡,植株会减少阳离子的吸收;同时, NH_4^+-N 在根表的集聚对其他阳离子具有排斥作用,在一定程度上降低了其他阳离子的吸收,促进了阴离子吸收^[28]。 NO_3^--N 的

表4 水稻不同品种在 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 供应条件下磷效率综合值

Table 4 Integrated phosphorus use efficiency values of rice varieties under different nitrogen conditions

品种 编号 No. of variety	磷效率综合值 Integrated value of phosphorus efficiency		品种 编号 No. of variety	磷效率综合值 Integrated value of phosphorus efficiency		品种 编号 No. of variety	磷效率综合值 Integrated value of phosphorus efficiency				
	NH_4^+ -N	NO_3^- -N		NH_4^+ -N	NO_3^- -N		NH_4^+ -N	NO_3^- -N			
1	0.23	0.23	27	0.73	0.70	53	0.77	0.52	79	0.46	0.70
2	0.22	0.23	28	0.66	0.70	54	0.77	0.63	80	0.67	0.70
3	0.22	0.22	29	0.57	0.54	55	1.03	0.98	81	0.58	0.67
4	0.24	0.24	30	0.37	0.42	56	0.80	0.99	82	0.63	0.54
5	0.23	0.23	31	0.42	0.38	57	0.37	0.45	83	0.69	0.88
6	0.22	0.24	32	0.47	0.49	58	0.52	0.74	84	0.69	0.58
7	0.24	0.24	33	0.50	0.44	59	0.53	0.63	85	0.43	0.69
8	0.20	0.22	34	0.64	0.47	60	0.59	0.65	86	0.53	0.67
9	0.22	0.23	35	0.62	0.55	61	0.69	0.81	87	0.94	1.15
10	0.22	0.22	36	0.70	0.45	62	0.71	0.69	88	0.56	0.55
11	0.25	0.24	37	0.46	0.40	63	0.62	0.64	89	0.41	0.40
12	0.23	0.20	38	0.49	0.48	64	0.61	0.90	90	0.39	0.40
13	0.24	0.22	39	0.63	0.56	65	0.89	0.87	91	0.38	0.45
14	0.23	0.20	40	0.51	0.48	66	1.09	0.97	92	0.50	0.38
15	0.23	0.22	41	0.76	0.74	67	0.65	0.64	93	0.46	0.41
16	0.21	0.20	42	0.96	0.96	68	0.76	0.71	94	0.59	0.45
17	0.22	0.21	43	0.66	0.65	69	0.72	0.55	95	0.50	0.45
18	0.34	0.35	44	0.62	0.58	70	0.46	0.49	96	0.42	0.53
19	0.34	0.32	45	0.81	0.85	71	0.59	0.46	97	0.45	0.49
20	0.26	0.28	46	1.07	0.72	72	0.58	0.57	98	0.63	0.46
21	0.25	0.25	47	0.81	0.55	73	0.60	0.56	99	0.49	0.45
22	0.29	0.28	48	0.93	0.84	74	0.62	0.76	100	0.60	0.54
23	0.24	0.26	49	0.80	0.60	75	0.74	0.90	101	0.61	0.58
24	0.24	0.22	50	0.51	0.45	76	0.89	1.06	102	0.95	0.75
25	0.29	0.29	51	0.63	0.59	77	0.81	0.64			
26	0.27	0.29	52	0.64	0.84	78	0.68	0.69			



1, 2, 3...102 表示水稻的品种编号; 聚类图右下角的红-蓝色阶表示磷效率综合值从高(红色)到低(蓝色)变化。

1, 2, 3... 102 represents the rice variety number; The red-blue color in the lower right corner of the cluster plot indicates that the overall phosphorus efficiency value varies from high (red) to low (blue).

图 2 不同氮素培养下水稻不同品种(系)磷素综合值分层聚类热图分析

Fig. 2 Hierarchical clustering analysis of integrated phosphorus use efficiency values of rice varieties under different nitrogen conditions

作用正好相反, 会减少阴离子的吸收, 增加阳离子的吸收^[24]。此外, NH₄⁺-N 供应有利于磷在营养介质中的移动, 降低根际磷的消耗, 而供应 NO₃⁻-N 时磷在营养介质中移动性较小, 根际磷的耗竭程度也较大, 故 NH₄⁺-N 供应下的磷吸收累积能力高于 NO₃⁻-N 供应下的磷吸收累积能力^[26]。

水稻磷素吸收累积差异不仅与氮素形态有关, 同时也决定于品种的遗传特性^[27]。不同基因型水稻品种对磷吸收利用率存在显著的品种间差异, 筛选和培育磷高效水稻品种是提高磷利用效率, 减少

磷损失的重要途径^[28-29]。韩胜芳等^[6]发现, 缺磷条件下粳稻品种植株的单株鲜重、干重、全磷含量和单株磷累积量等具有较大差异, 认为 TP309 和优质 8 号为磷高效品种。本研究的结果表明, 102 个水稻品种的苗期茎叶、根系磷含量和磷累积量都存在显著的基因型差异, 这与李莉等^[9]和李永夫等^[38]研究结果基本一致。这说明从供试的水稻种质资源中以生物量、磷累积量指标筛选的磷高效基因型水稻品种具有较大可行性。一般而言, 与低效基因型水稻品种相比, 磷高效基因型具有较高的磷素吸收和累

积量,或获得更高产量水平的能力。而高效植物种类或品种一般表现为有两种类型:一类是具有相对较大根体;另一类是植株具有较高的单位根长吸磷速率^[30]。本研究结果显示,102个水稻品种的磷效率值存在明显差异,这可能与磷高效型水稻品种具有更优良的遗传机制,更强的吸磷能力,生产出更多的干物质质量有关。因此,通过增强植株磷素吸收和利用能力的相关基因表达,增加水稻磷吸收及运转代谢能力,从而获得磷素高效吸收、利用品种的遗传能力将是今后研究的重要方向。

有关养分高效资源的评价与筛选研究,多以水稻抽穗以后至产量形成为基础,将产量视为养分高效评价和筛选的最直观指标,但存在周期长、工作量大,易受气候、土壤环境和病害等因素影响问题。研究表明,正常供磷情况下,水稻的产量只与生育前期的磷积累量呈显著正相关,与生育中后期积累的磷没有显著的相关性^[11,29]。这可能是因为在正常供磷条件下,水稻在生育中期和生育后期吸收积累的磷属于低效吸收,又称之为奢侈吸收,对水稻产量影响不大^[30-31]。因此在生产过程中,如果能够保证水稻在生育前期吸收积累较多的磷素,就有可能获得较高的稻谷产量。本研究筛选的磷效率指标以及以此为依据划分的磷高效、磷中效和磷低效型水稻品种还有待于在田间进行进一步验证。

4 结 论

本研究采用营养液培养方法,研究102个水稻品种在相同浓度的(40 mg/L)NH₄⁺-N和NO₃⁻-N供应条件下苗期植株生物量、磷含量和磷积累量的性状差异,得出结论如下:

1)综合水稻苗期磷素吸收累积变异特征及因子分析,将茎叶生物量、根系生物量、整株生物量、茎叶磷积累量、根系磷积累量和整株磷积累量作为水稻苗期磷高效综合评价指标。

2)初步认为‘2845’、‘中粳 2503’、‘华瑞稻’、‘连粳 7号’、‘德香 4103’、‘甬优 9号’、‘Ⅱ优 602’、‘两优 766’、‘盐粳 11号’、‘丰两优 80’和‘深两优 1813’为2种氮素供应下的磷高效型品种。

参考文献 References

[1] Mori A, Fukuda T, Vejchasarn P, Nestler J, Pariascatanaka J, Wissuwa M. The role of root size versus root efficiency in

phosphorus acquisition in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(4):1179-1189

[2] 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(1):12-14

Cheng M F, He P, Jin J Y. Research progress of phosphate fertilizer utilization in main crops in China[J]. *Crop Journal*, 2010(1):12-14(in Chinese)

[3] 郭再华, 贺立源, 徐才国. 磷水平对不同磷效率水稻生长及磷、锌养分吸收的影响[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(4):355-360

Guo Z H, He T Y, Xu C G. Effects of supplied P levels on plant growth and uptake of P and Zn in different P-efficiency rice[J]. *China Journal of Rice Science*, 2005, 19(4):355-360 (in Chinese)

[4] Hinsinger P. Bioavailability of inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review[J]. *Plant & Soil*, 2001, 237(2):173-195

[5] 李玉京, 李滨, 李继云, 李振声. 植物有效利用土壤磷特性的遗传学研究进展[J]. *遗传*, 1998, 20(3):39-42

Li Y J, Li B, Li Z S, Li Z S. Advance in genetic study on character of plant efficiently soilphosphorus[J]. *Hereditas*, 1998, 20(3):39-42(in Chinese)

[6] 韩胜芳, 邓若磊, 徐海荣, 曹云飞, 肖凯. 缺磷条件下不同水稻品种磷素吸收特性的研究[J]. *植物遗传资源学报*, 2007, 8(2):223-227

Han S F, Deng R L, Xu H R, Cao Y F, Xiao K. Characteristics of phosphorus uptake in different rice (*Oryza sativa*) cultivars under phosphorus stress condition [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2007, 8(2):223-227 (in Chinese)

[7] Akinrinde E A, Gaizer T. Differences in the performance and phosphorus-use efficiency of some tropical rice(*Oryza sativa* L) varieties[J]. *Pakistan Journal of Nutrition*, 2006, 5(3):206-211

[8] Sharma S N, Prasad R, Davari M, Ram M, Dwivedi M K. Effect of phosphorus management on production and phosphorus balance in a rice (*Oriza sativa* L)-wheat (*Triticum aestivum*) cropping system [J]. *Archives of Agronomy & Soil Science*, 2011, 57(6):655-667

[9] 李莉, 张锡洲, 李廷轩, 余海英, 戢林. 不同产量类型水稻基因型干物质积累与磷素吸收利用[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(3):588-597

Li L, Zhang X Z, Li Y X, Yu H Y, Ji L. Genotype differences in dry matter accumulation and phosphorus absorption and use efficiency in rice[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2014, 20(3):588-597(in Chinese)

[10] 王晓慧, 曹玉军, 魏雯雯, 刘双利, 吕艳杰, 刘春光. 我国北方40个高产春玉米品种的磷素利用特性[J]. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(3):580-589

Wang X H, Cao Y J, Wei W W, Liu S L, Lv Y J, Liu C G. Phosphorus utilization characteristics of forty spring maize

- hybrids with high-yielding potential in north of China[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2015, 21(3):580-589 (in Chinese)
- [11] Li G, Xue L, Gu W, Yang C, Wang S, Ling Q, Qin X, Ding Y. Comparison of yield components and plant type characteristics of high-yield rice between Taoyuan, a 'special eco-site' and Nanjing, China[J]. *Field Crops Research*, 2009, 112(2):214-221
- [12] 陈晨, 龚海青, 张敬智, 郜红建. 水稻根系形态与氮素吸收累积的相关性分析[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(2):333-341
- Chen C, Gong H Q, Zhang J Z, Gao H J. Correlation between root morphology and nitrogen uptake of rice[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2017, 23(2):333-341 (in Chinese)
- [13] 王贺正. 水稻抗旱性研究及其鉴定指标的筛选[D]. 雅安: 四川农业大学, 2007
- Wang H Z. Study on drought resistance and screening identification indexes of drought resistance in rice[D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2007 (in Chinese)
- [14] 陈文荣, 曾玮玮, 李云霞, 李永强, 郭卫东. 高丛蓝莓对干旱胁迫的生理响应及其抗旱性综合评价[J]. *园艺学报*, 2012, 39(4):637-646
- Chen W R, Zeng W W, Li Y X, Li Y Q, Guo W D. The physiological responds of high bush blueberry to drought stress and the comprehensive evaluation on their drought resistance capacity[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, 39(4):637-646 (in Chinese)
- [15] 戴林. 水稻氮高效基因型筛选及其生理机制研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010
- Ji L. Nitrogen absorption and distribution characteristics of rice genotype (*Oryza sativa*) with high nitrogen utilization efficiency[D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2010 (in Chinese)
- [16] 陈晨, 龚海青, 张敬智, 郜红建. 不同基因型水稻苗期氮营养特性差异及综合评价[J]. *中国生态农业学报*, 2016, 24(10):1347-1355
- Chen C, Gong H Q, Zhang J Z, Gao H J. Evaluation of nitrogen nutrition characteristics of different rice cultivars at seedling stage [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2016, 24(10):1347-1355 (in Chinese)
- [17] 李强, 罗延宏, 谭杰, 孔凡磊, 杨世民, 袁继超. 玉米杂交种苗期耐低氮指标的筛选与综合评价[J]. *中国生态农业学报*, 2014, 22(10):1190-1199
- Li Q, Luo Y H, Tan J, Kong F L, Yang S M, Yuan J C. Indexes screening and comprehensive evaluation of low nitrogen tolerance of hybrid maize cultivars at seedling stage [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2014, 22(10):1190-1199 (in Chinese)
- [18] 徐艳霞, 李旭业, 杨伟光, 高海娟, 尤海洋, 王晓春. 基于主成分分析和聚类分析的玉米自交系芽苗期抗旱指标的研究[J]. *作物杂志*, 2014(3):54-57
- Xu Y X, Li X Y, Yang W G, Gao H J, You H Y, Wang X C. Evaluation of drought resistance in maize seedling emergence stage using principal components analysis and cluster analysis[J]. *Crops*, 2014(3):54-57 (in Chinese)
- [19] 黄英, 张波, 武晓娟, 王小东, 薛文通. 基于主成分分析的绿豆沙加工用品种筛选[J]. *食品科学*, 2012, 33(13):104-107
- Huang Y, Zhang B, Wu X J, Wang X D, Xue W T. Variety screening for mung bean paste production based on principal component analysis[J]. *Food Science*, 2012, 33(13):104-107 (in Chinese)
- [20] And R W P, Adams P J, Pandis S N. Ammonia emission controls as a cost-effective strategy for reducing atmospheric particulate matter in the Eastern United States [J]. *Environmental Science & Technology*, 2007, 41(2):380-386
- [21] Han W, Fang J, Guo D, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2):377-85
- [22] Xiao T J, Yang Q S, Wei R, Xu G H, Shen Q R. Effect of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungus on nitrogen and phosphorus utilization in upland rice-mungbean intercropping system[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2010, 9(4):528-535
- [23] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1):30-50
- [24] Li J, Dong T, Guo Q, Zhao H. *Populus deltoides*, females are more selective in nitrogen assimilation than males under different nitrogen forms supply[J]. *Trees*, 2015, 29(1):143-159
- [25] Jing J, Zhang F, Rengel Z, Shen J. Localized fertilization with P plus N elicits an ammonium-dependent enhancement of maize root growth and nutrient uptake [J]. *Field Crops Research*, 2012, 133(4):176-185
- [26] 邹春琴, 杨志福. 氮素形态对春小麦根际 pH 与磷素营养状况的影响[J]. *土壤通报*, 1994(4):175-177
- Zou C Q, Yang Z F. Effects of nitrogen forms on pH and P nutrition status in rhizosphere of SpringWheat [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 1994(4):175-177 (in Chinese)
- [27] 穆平, 黄超, 李自超. 中国粳稻核心种质耐低磷性的鉴定与筛选[J]. *中国农业大学学报*, 2008, 13(6):1-5
- Mu P, Huang C, Li Z C. Screening and identification for tolerance to low-phosphorus stress of japonica rice (*Oryza sativa* L.) core collection in China [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2008, 13(6):1-5 (in Chinese)
- [28] 宋爱梅, 黄新朋, 孙淑斌, 张亚丽, 徐国华. 氮高效水稻品种苗期耐低磷种质的筛选与鉴定[J]. *中国水稻科学*, 2010, 24(5):479-486
- Song A M, Huang X P, Sun S B, Zhang Y L, Xu G H. Screening and identification of rice cultivars with relatively

- high nitrogen use efficiency for tolerance to phosphorus deficiency at seedling stage [J]. *China Journal of Rice Science*, 2010, 24(5): 479-486 (in Chinese)
- [29] Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review [J]. *Plant & Soil*, 2001, 237(2): 173-195
- [30] 韩胜芳. 水稻磷素吸收的生理和分子基础研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2009
- Han S F. The physiological mechanism and molecular biology of phosphorus acquisition in rice (*Oryza sativa* L) [D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2009 (in Chinese)
- [31] 邹长明, 秦道珠, 徐明岗, 申华平, 王伯仁. 水稻的氮磷钾养分吸收特性及其与产量的关系 [J]. 南京农业大学学报, 2002, 25(4): 6-10
- Zou C M, Qin D Z, Xu M G, Shen H P, Wang B R. Nitrogen, phosphorous and potassium uptake characteristics of rice and its relationship with grain yield [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2002, 25(4): 6-10 (in Chinese)
- [32] 许飞云, 张茂星, 曾后清, 朱毅勇. 水稻根系细胞膜质子泵在氮磷钾养分吸收中的作用 [J]. 中国水稻科学, 2016, 30(1): 106-110
- Xu F Y, Zhang M X, Zeng H Q, Zhu Y Y. Involvement of plasma membrane H^+ -ATPase in uptake of nitrogen, phosphorus and potassium by rice root [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2016, 30(1): 106-110 (in Chinese)
- [33] Ruan J, Zhang F, Ming H W. Effect of nitrogen form and phosphorus source on the growth, nutrient uptake and rhizosphere soil property of *Camellia sinensis* L [J]. *Plant & Soil*, 2000, 223(1/2): 65-73
- [34] Serna M D, Borrás R, Legaz F, Primo-Millo E. The influence of nitrogen concentration and ammonium/nitrate ratio on N-uptake, mineral composition and yield of citrus [J]. *Plant & Soil*, 1992, 147(1): 13-23
- [35] 周毅, 郭世伟, 高迎旭, 陈贵, 沈其荣. 供氮形态和水分胁迫耦合作用对磷在苗期-分蘖期水稻植株不同部位含量与分配的影响 [J]. 中国水稻科学, 2006, 20(5): 505-511
- Zhou Y, Guo S W, Gao Y X, Chen G, Shen Q R. Effects of coupling between nitrogen forms and water stress on content and distribution of phosphorus in different parts of rice plants at the seedling and tillering stages [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2006, 20(5): 505-511 (in Chinese)
- [36] 叶莉莎, 陈双林. 硝态氮和铵态氮供应比例对雷竹碳、氮、磷化学计量的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(6): 1672-1678
- Ye L S, Chen S L. Effects of nitrate and ammonia supply ratio on the C, N and P stoichiometric characteristics of *Phyllostachys violascens* [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2016, 22(6): 1672-1678 (in Chinese)
- [37] 张彦东, 范志强, 王庆成, 王政权. 不同形态 N 素对水曲柳幼苗生长的影响 [J]. 应用生态学报, 2000, 11(5): 665-667
- Zhang Y D, Fan Z Q, Wang Q C, Wang Z Q. Effect of different nitrogen forms on growth of *Fraxinus mandshurica* seedlings [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(5): 665-667 (in Chinese)
- [38] 李永夫, 罗安程, 王为木, 蔡炳祥, 胡晓跃, 杨肖娥. 不同供磷水平下水稻磷素吸收利用和产量的基因型差异 [J]. 土壤通报, 2005, 36(3): 365-370
- Li Y F, Luo A C, Wang W M, Cai B X, Hu X Y, Yang X E. Different phosphorus utilization and yield of rice genotype in different phosphorus levels [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2005, 36(3): 365-370 (in Chinese)

责任编辑: 吕晓梅