

马晓诺,侯星宇,蔡红梅.长江中下游主栽水稻磷高效品种筛选及其生理生化特征[J].华中农业大学学报,2025,44(5):13-24.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2025.05.002

长江中下游主栽水稻磷高效品种筛选 及其生理生化特征

马晓诺,侯星宇,蔡红梅

华中农业大学资源与环境学院,武汉 430070

摘要 为解析水稻品种磷利用效率差异的机制,以长江中下游地区57份主栽水稻品种为试验材料,通过营养液培养试验进行磷效率筛选;进一步以筛选获得的磷高、低效品种为研究对象,结合营养液培养试验、土壤盆栽试验和大田小区试验,分析两者生长表型、产量形成、磷素吸收利用、酸性磷酸酶活性及相关基因表达水平的差异。结果显示,通过筛选确定磷高效品种荃优879(39#)和磷低效品种昌两优8号(21#),无论在全磷(+P)还是缺磷(-P)处理下,磷高效品种具有更加优良的根系构型和生物量,其株高、根系总表面积和总体积、根尖数、根和地上部干质量均显著高于磷低效品种;磷高效品种的有效穗数、穗长、千粒重、结实率和籽粒产量均显著高于磷低效品种;磷高效品种对磷素的吸收利用显著优于磷低效品种,其根和地上部磷累积量、植株中磷的吸收量、磷利用效率和利用指数均显著高于磷低效品种;-P处理下,磷高效品种根中OsPHR2、OsniR399、OsPT6和OsPAP10基因的表达水平,以及根内和根表的酸性磷酸酶活性高于磷低效品种。结果表明,优良的根系构型、更强的磷素吸收和利用能力、在根内和根外具有更高的有机磷活化能力是磷高效品种的重要特征。

关键词 水稻;磷利用效率;根系构型;磷吸收利用;基因表达;酸性磷酸酶活性;产量

中图分类号 S511.103.7 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2025)05-0013-12

磷(P)是植物生长发育所必需的大量营养元素,在植物光合呼吸、蛋白质和酯类合成、能量代谢、稳定细胞结构等方面具有重要作用。缺磷易导致作物生长受阻、植株矮小、分蘖减少、产量下降,因此,磷也是农业生产上限制作物产量形成的主要因子之一。磷肥是继氮肥之后广泛施用于农作物以提高产量的第二大肥料。据统计,我国磷肥消耗量约占全球总量的21%,农田平均施用量(P_2O_5)约为73 kg/ hm^2 ,是世界平均水平的2.4倍^[1]。然而,磷肥施入土壤后大约有85%~90%会被吸附固定,形成难以被植物利用的形态,导致磷的有效性较低^[2-3]。在我国,农作物对磷肥的利用率仅有10%~20%^[4-5],大量的磷素积累在土壤中或进入到水体中,不仅造成了资源浪费、增加了经济成本,更导致了水体富营养化,给生态环境造成严重负担^[6-7]。

水稻是我国主要的粮食作物,种植面积约占全国粮食种植总面积的1/4,稻米产量约占全国粮食总

产量的1/3,我国约有2/3的居民以稻米为主要口粮^[8-10]。因此,实现水稻高产稳产是保障我国粮食安全和社会稳定的重要支撑。研究表明,水稻对磷的吸收和利用效率具有显著的基因型差异^[11-13]。近年来,我国科研人员对多份水稻品种的磷素利用效率进行了鉴定和分析,筛选出若干磷高效品种。刘亚等^[14]对281份水稻品种进行了低磷耐受性鉴定,发现不同水稻品种间存在显著性差异;韩胜芳等^[15]发现,缺磷条件下不同水稻品种的生物量、磷含量和累积量存在很大差异,从中筛选出2个磷高效品种;张俊国等^[16]依据籽粒产量和生物量2个性状指标,从20份水稻品种中筛选出吉粳88等3个磷高效品种和沈农6014等3个磷低效品种;李莉等^[17]通过盆栽试验研究了27份水稻品种的磷效率,结合各品种的籽粒产量,从中筛选出兼具磷效率和籽粒产量存在显著性差异的品种。相关研究表明,水稻磷高效品种比磷低效品种具有更高的干物质积累和磷素吸收能

收稿日期:2024-11-19

基金项目:国家重点研发计划项目(2021YFD1901203)

马晓诺, E-mail: 1683663913@qq.com

通信作者:蔡红梅, E-mail: caihongmei@mail.hzau.edu.cn

力^[18],低磷条件下,磷高效水稻材料的生物量和磷累积量可达到磷低效材料的6.38和5.75倍^[19];水稻分蘖前期对磷的吸收和积累与产量形成及磷利用效率有着密切关系^[20],更高的磷吸收效率是磷高效水稻品种产量高于磷低效品种的主要原因^[21]。因此,农业生产上选用磷高效品种是提高作物磷素利用效率、保障粮食产量,同时节约资源、降低经济成本、保护生态环境的重要途径之一。

本研究以57份长江中下游地区主栽水稻品种为试验材料,在苗期通过营养液培养开展磷效率筛选;

表1 本试验所用长江中下游主栽水稻品种

Table 1 Rice varieties mainly cultivated in the middle and lower reaches of the Yangtze River used in this experiment

编号 Number	品种名称 Varieties	编号 Number	品种名称 Varieties
1#	晶两优华占 Jingliangyouhuazhan	30#	富两优508 Fuliangyou No. 508
2#	隆两优华占 Longliangyouhuazhan	31#	晶两优534 Jingliangyou No. 534
3#	陵两优268 Lingliangyou No. 268	32#	隆两优534 Longliangyou No. 534
4#	C两优华占 C Liangyouhuazhan	33#	全两优534 Quanliangyou No. 534
5#	荃优丝苗 Quanyousimiao	34#	玮两优534 Weiliangyou No. 534
6#	荃两优丝苗 Quanliangyousimiao	35#	全两优681 Quanliangyou No. 681
7#	徽两优丝苗 Huiliangyousimiao	36#	垦两优801 Kenliangyou No. 801
8#	五优晶丝苗 Wuyoujingsimiao	37#	荃优822 Quanyou No. 822
9#	红香优丝苗 Hongxiangyousimiao	38#	荃两优851 Quanlaingyou No. 851
10#	韵两优丝苗 Yunliangyousimiao	39#	荃优879 Quanyou No. 879
11#	靓两优丝苗 Liangliangyousimiao	40#	徽两优898 Huiliangyou No. 898
12#	荃优鄂丰丝苗 Quanyouefengsimiao	41#	Y两优900 Y Liangyou No. 900
13#	徽两优粤禾丝苗 Huiliangyouyuehesimiao	42#	丰两优916 Fengliangyou No. 916
14#	兴安香占 Xinganxiangzhan	43#	徽两优982 Huiliangyou No. 982
15#	悦两优美香新占 Yueliangyoumeixiangxinzhuan	44#	隆两优987 Longliangyou No. 987
16#	荃稻1号 Huidao No.1	45#	徽两优996 Huiliangyou No. 996
17#	红糯优1号 Hongnuoyou No.1	46#	捷两优1187 Jieliangyou No. 1187
18#	丰两优香一号 Fengliangyouxiang No.1	47#	荆两优1189 Jingliangyou No. 1189
19#	嘉丰优2号 Jiafengyou No.2	48#	隆两优1212 Longliangyou No. 1212
20#	红良优5号 Hongliangyou No. 5	49#	中谷优1361 Zhongguyou No. 1361
21#	昌两优8号 Changliangyou No. 8	50#	晶两优1377 Jingliangyou No. 1377
22#	六两优香11 Liuliangyouxiang No. 11	51#	隆两优1377 Longliangyou No. 1377
23#	香两优16 Xiangliangyou No. 16	52#	Y两优1928 Y Liangyou No. 1928
24#	Y两优17 Y Laingyou No. 17	53#	华两优2817 Hualiangyou No. 2817
25#	红香优68 Hongxiangyou No. 68	54#	华两优6516 Hualiangyou No. 6516
26#	旱优73 Hanyou No. 73	55#	辉两优华占 Huiliangyouhuazhan
27#	华浙优261 Huazheyou No. 261	56#	龙两优1137 Longliangyou No. 1137
28#	五优308 Wuyou No. 308	57#	广两优35 Guangliangyou No. 35
29#	A两优336 A Liangyou No. 336		

1.2 营养液培养试验

1)磷高效品种筛选试验。以表1中57份水稻品种为研究材料,于2022年6—7月在湖北省武汉市华

进一步以筛选获得的磷高、低效品种为研究对象,分析品种间生长表型、根系构型、磷素吸收利用、酸性磷酸酶活性及相关基因表达水平的差异,并通过土壤盆栽试验和大田小区试验对成熟期籽粒产量进行验证分析,旨在为作物磷高效机制的解析和优良种质选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验所用材料为来源于长江中下游地区的主栽水稻品种,共57份(表1)。

表1 本试验所用长江中下游主栽水稻品种

Table 1 Rice varieties mainly cultivated in the middle and lower reaches of the Yangtze River used in this experiment

中农业大学试验基地开展营养液培养试验。种子经浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至2叶1心,移栽至全磷(+P: 1×P, 300 μmol/L)和缺磷(-P:

1/80 P, 3.75 $\mu\text{mol/L}$)条件下生长。培养盒体积为30 L, 每盒种植9个品种, 每个品种种植3个重复, 每个重复2株, 每隔3 d 更换1次营养液。营养液配方参照国际水稻研究所水稻营养液配方^[22]。20 d后, 收获根和地上部, 烘干后称质量, 计算磷效率系数(磷效率系数为缺磷植株干质量与全磷植株干质量之比)。

2) 磷高、低效品种生理生化分析试验。以筛选获得的磷高效品种荃优879(39#)和磷低效品种昌两优8号(21#)作为研究材料,于2023年6—7月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展营养液培养试验。种子经浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至2叶1心, 移栽至全磷(+P: 1×P, 300 $\mu\text{mol/L}$)和缺磷(-P: 1/80 P, 3.75 $\mu\text{mol/L}$)条件下生长20 d。培养盒体积为30 L, 每个品种种植6个重复, 每个重复3株, 每隔3 d 更换1次营养液。取样前测定水稻株高和根长、扫描根系构型。取样时用纯水冲洗根部3遍, 分别收获根和地上部。其中3个重复的样品经烘干、称质量后测定磷含量; 另外3个重复收获鲜样后置于-80 ℃保存, 用于基因表达和酸性磷酸酶活性的测定。

3) 磷吸收试验。将筛选获得的钾磷高效品种荃优879(39#)和磷低效品种昌两优8号(21#)作为研究材料,于2023年6—7月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展营养液培养试验。种子经浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至2叶1心, 移栽至正常营养液中进行预培养1周。培养盒体积为30 L, 每个品种种植3个重复, 每个重复2株, 每隔3 d 更换1次营养液。之后将植株进行磷饥饿处理1周, 再进行全磷(300 $\mu\text{mol/L}$)恢复培养1周。在恢复培养前后取样, 取样时用纯水冲洗根部3遍, 收获植株后烘干、称质量, 用于磷含量的测定, 并计算植株对磷的吸收量(恢复培养后植株磷含量与干质量的乘积减去恢复培养前植株磷含量与干质量的乘积)。

1.3 土壤盆栽试验

以磷高效品种荃优879(39#)和磷低效品种昌两优8号(21#)为研究材料,于2023年5—9月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展土壤盆栽试验。所用土壤pH值为6.0, 有机质含量为8.65 g/kg, 全氮含量为0.8 g/kg, 有效磷含量为8.4 mg/kg, 速效钾含量为59 mg/kg。试验使用20 L桶, 每桶装入15 kg风干后的土壤。正常施肥量为N 0.2 g/kg(尿素, 含N 46.4%)、P₂O₅ 0.15 g/kg(过磷酸钙, 含P₂O₅ 12%)

和K₂O 0.2 g/kg(氯化钾, 含K₂O 60%)。磷肥和钾肥在插秧前施入土壤并搅拌均匀, 氮肥按照基肥追肥比2:1施用, 追肥在移栽约14 d后施入。试验设置正常施肥(+P)和不施磷肥(-P)处理, 每个处理种植6桶, 每个品种种植3桶, 每桶种植1株。待水稻生长至成熟期, 测量株高, 收获秸秆, 考察产量及构成因子, 晾干称质量后测定叶片、节、节间和籽粒磷含量。

1.4 大田小区试验

以磷高效品种荃优879(39#)和磷低效品种昌两优8号(21#)为研究材料,于2024年5—9月在湖北省武汉市蔡甸区螺丝岗村试验基地开展大田小区试验。试验地土壤pH值为5.33, 有机质含量为19.34 g/kg, 碱解氮含量为227.04 mg/kg, 有效磷含量为2.02 mg/kg, 速效钾含量为57.08 mg/kg。试验设置3个施磷(P₂O₅)水平(低磷LP: 0 kg /hm², 中磷NP: 22.5 kg /hm², 高磷HP: 45 kg /hm²)和3个种植密度(低密度M1: 10.5万株/hm², 中密度M2: 16.5万株/hm², 高密度M3: 30万株/hm²)的交互处理, 每个小区为20 m², 设3个重复。施用氮肥为尿素(含N 46.4%), 施用量为N 225 kg/hm²; 磷肥为过磷酸钙(含P₂O₅ 12%), 按上述3个水平施用; 钾肥为氯化钾(含K₂O 60%), 施用量为K₂O 90 kg /hm²; 氮肥按基肥: 分蘖肥: 穗肥=6:2:2(质量比)施用, 磷肥作基肥1次施用, 钾肥按基肥: 穗肥=7:3(质量比)施用。待水稻生长至成熟期, 收获种子, 测定籽粒产量。

1.5 分析测定方法

1) 根系构型扫描。使用根系扫描仪(Epson Perfection V700 Photo)对水稻根系进行扫描分析。

2) 磷含量测定。参照文献[23]对烘干的样品进行消化, 使用流动注射分析仪(FIAstar 5000, Sweden)测定磷含量, 参照文献[24-25]计算磷积累量、磷利用效率、磷利用指数、磷转运系数和磷在各部位的分配比例。

3) 基因表达分析。参照TRIZOL(Invitrogen)产品说明书对新鲜样品提取总RNA, 采用Hifair® II 1st Strand cDNA试剂盒(翊圣生物, 上海)进行反转录获得cDNA, 以cDNA为模板通过Hifair® qPCR SYBR Green Master Mix试剂盒(翊圣生物, 上海)在定量PCR仪(Applied Biosystems Quantstudio TM)上进行荧光定量PCR反应。用于PCR扩增的引物序列见表2。扩增完成后, 以OsUbiquitin为内参对数据进行平衡化, 通过2^{-△△Ct}法计算基因相对表达水平。

表2 用于荧光定量PCR的引物

Table 2 Primers used in fluorescence quantitative PCR

基因名称 Gene name	正向引物(5'→3') Forward primer	反向引物(5'→3') Reverse primer
<i>OsUbiquitin</i>	GACGGACGCACCCCTGGCTGA	TGCTGCCAATTACCATATACC
<i>OsSPX1</i>	GACCAGCTTCTACCATCAAACG	AGTTCCCTGCTGCTCCTCTGG
<i>OsIPS1</i>	AAGGGCAGGGCACACTCACATTATC	ATTAGAGCAAGGACCGAAACACAAAC
<i>OsPAP10</i>	ATACTGGCAGCCGACGGATGA	GAGGGAGCTGGAGCGGAGAA
<i>OsPT2</i>	CACAAACTCCTCGGTATGCT	GAAACCCCACAAATCCACAAC
<i>OsPT6</i>	GCCCCTGCAAACGTACTG	AGCCAGGCCAGTTATATATCAAC
<i>OsPT8</i>	AGAAGGCAAAAGAAATGTGTGT	AAAATGTATTCTGTGCCAAATTGCT
<i>OsPHO2</i>	ACAATGCTACAAGTCTGGTCTCAGTTC	GCAGCTCTTGTCGCCCTCATC
<i>OsmiR399d</i>	GGTGGCCTTTGATAGACCATCA	GCAGGCCGTTTGGTGAAT
<i>OsmiR399f</i>	GGCAGAGGTGATCAGATTGCA	GGCAAATCTCCTTGGCAGAG
<i>OsmiR399j</i>	GGAGCATGTGAAGTCTTTGTAGC	GGCAACTCTCCTTGGCAGA
<i>OsSQD2</i>	CTGAAAACGGTAATGGATAGG	AACAAACAACAGCACGAGC
<i>OsNLA1</i>	TCGAGTTGCACCTGGCATC	AAACACGGTATCCAAGCAAATCG
<i>OsPHR2</i>	GACCAGAATTGTCTGAAGGTTCTT	ACGCAATGCCTCAGTGAGAT

4)酸性磷酸酶活性测定。参照文献[26]分别测定各样品根表分泌、根内和地上部的酸性磷酸酶活性。

1.6 数据处理与分析

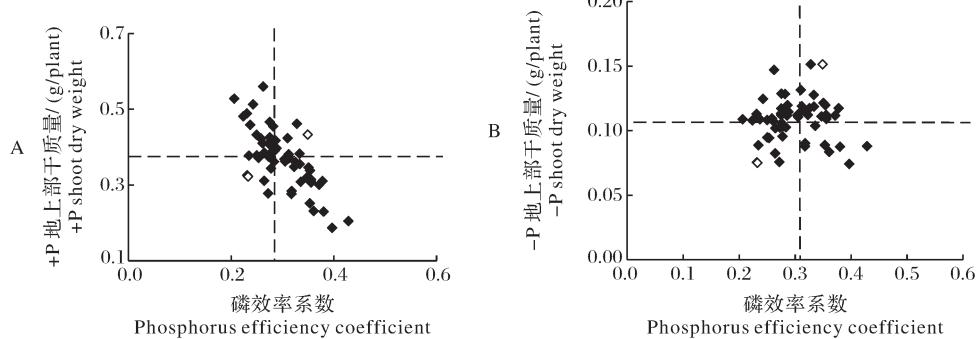
采用Microsoft Excel 2019软件进行数据统计与制图,采用Statistical Product and Service Solutions 23 (SPSS PASW Statistics 23)进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 磷高效品种的筛选

通过营养液培养试验对57份长江中下游主栽水

稻品种进行全磷(+P)和缺磷(-P)处理,各品种生物量和磷效率系数差异显著。+P处理下地上部干质量为0.19~0.56 g,平均值为0.37 g;-P处理下地上部干质量为0.07~0.15 g,平均值为0.11 g;磷效率系数为0.21~0.43,平均值为0.30(图1)。将地上部干质量与磷效率系数作四分图,可将之分为磷高效高生物量、磷高效低生物量、磷低效高生物量、磷低效低生物量4种类型(图1)。为探究磷高效高产品种的生理生化特征,从中选取磷高效高生物量品种荃优879(39#)和磷低效低生物量品种昌两优8号(21#)用于后续研究。



虚线表示平均值。The dashed line represents the average.

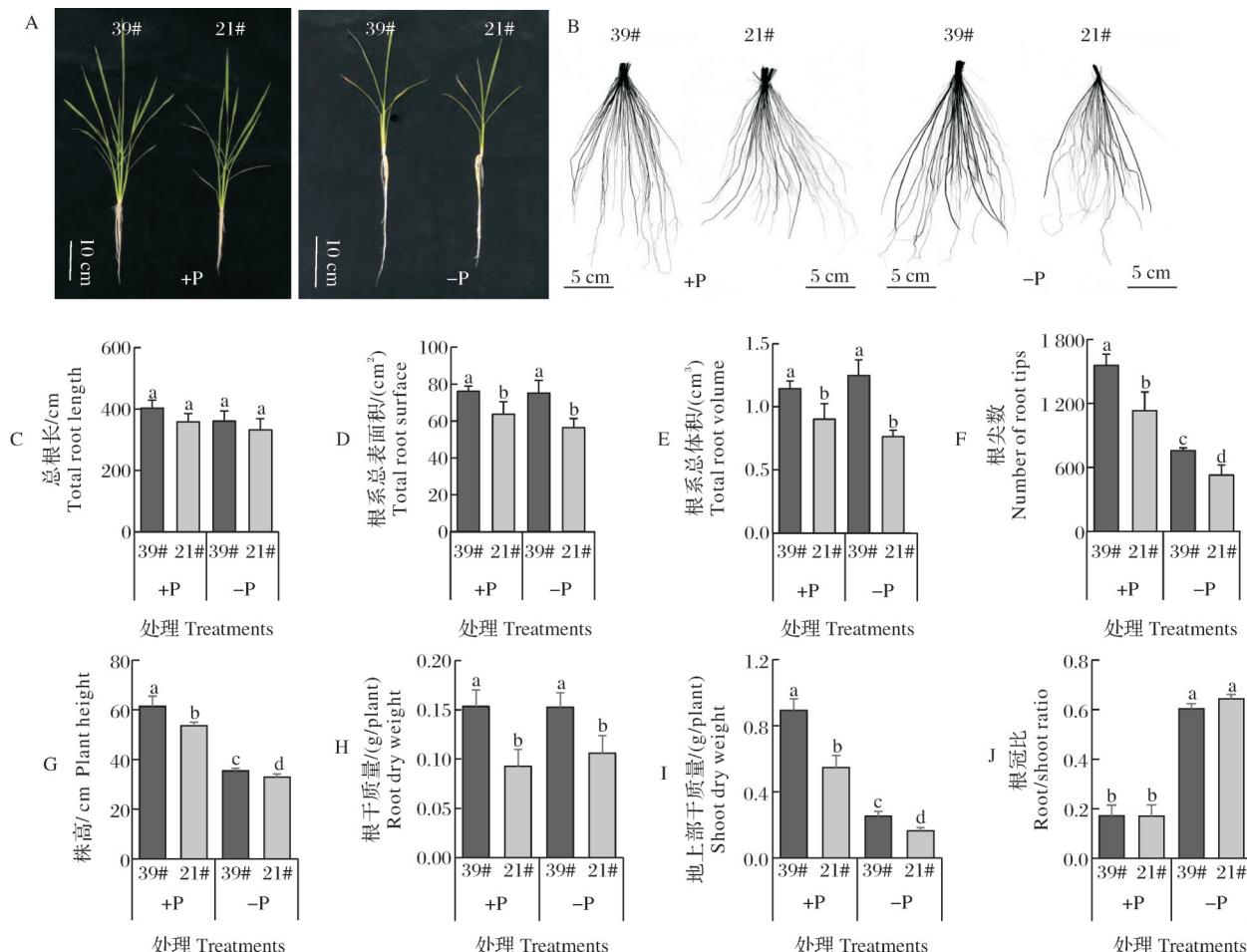
图1 全磷(A)和缺磷(B)处理下,各品种地上部干质量与磷效率系数的四分图

Fig. 1 Quadrant plot of shoot dry weight and phosphorus efficiency coefficient for each variety under +P(A) and -P(B) treatments

2.2 磷高、低效品种的根系构型与生长表型

无论是+P还是-P处理下,磷高效品种(39#)的生长表型均优于磷低效品种(21#)(图2A、B)。在+P和-P处理下,磷高效品种(39#)根系的总表面

积、总体积和根尖数均显著高于磷低效品种(21#),但两者之间总根长并没有显著差异(图2C-F)。无论是+P还是-P处理下,磷高效品种(39#)的株高、根和地上部干质量均显著高于磷低效品种(21#),但根



A:植株生长表型;B:根系表型;C:总根长;D:根系总表面积;E:根系总体积;F:根尖数;G:株高;H:根干质量;I:地上部干质量;J:根冠比。不同小写字母表示通过Tukey检验具有显著差异($P<0.05$)。下同。A: The growth phenotype; B: The root phenotype; C: Total root length; D: Total surface area of root; E: Total volume of root; F: Number of root tips; G: Plant height; H: Root dry weight; I: Shoot dry weight; J: Root shoot ratio. Different letters indicate significant differences by Tukey's test at $P<0.05$. The same as follows.

图2 +P和-P处理下,水稻苗期磷高效品种(39#)和磷低效品种(21#)的生长表型和根系构型
Fig. 2 Growth phenotype and root architecture of phosphorus efficient variety (39#) and phosphorus inefficient variety (21#) of rice under +P and -P treatments at seedling stage

冠比在两者之间并没有显著差异(图2G-J)。

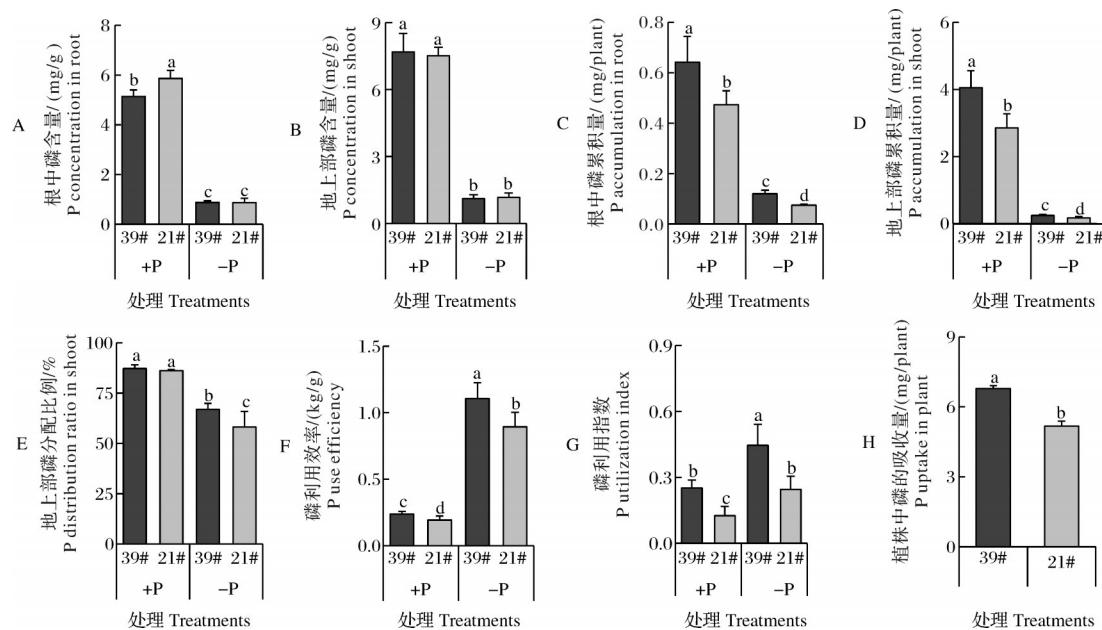
2.3 磷高、低效品种中磷素的吸收转运及利用

+P处理下,磷高效品种(39#)根中磷含量比磷低效品种(21#)低12.4%;-P处理下,两者没有显著差异;+P和-P处理下,两者地上部磷含量没有显著差异(图3A、B)。+P和-P处理下,磷高效品种(39#)根中磷累积量比磷低效品种(21#)分别高出35.7%和60.3%,地上部磷累积量比磷低效品种(21#)分别高出41.9%和43.7%(图3C、D)。+P处理下,磷高、低效品种中磷转运系数没有显著差异;-P处理下,磷高效品种(39#)中磷转运系数比磷低效品种(21#)高出15.2%。+P和-P处理下,磷高效品种(39#)中磷利用效率比磷低效品种(21#)分别高出23.5%和23.8%,磷利用指数比磷低效品种

(21#)分别高出99.4%和81.7%;磷高效品种(39#)植株对磷的吸收也显著高于磷低效品种(21#),高出30.4%(图3E~H)。可见,磷高效品种对磷的吸收、转运和利用能力均高于磷低效品种。

2.4 磷高、低效品种中磷吸收转运相关基因的表达

对磷高效品种(39#)和磷低效品种(21#)根和地上部磷吸收转运相关基因的表达水平进行分析,结果显示,磷高效品种(39#)中大部分磷吸收转运相关基因的表达水平显著高于磷低效品种(21#)(图4)。-P处理下,磷高效品种(39#)根中OsPAP10、OsPT6、OsmiR399d、OsmiR399f、OsmiR399j的表达水平显著高于磷低效品种(21#),OsPT2、OsPHO2的表达水平显著低于磷低效品种(21#);磷高效品种



A:根中磷含量;B:地上部磷含量;C:根中磷积累量;D:地上部磷积累量;E:地上部磷分配比例;F:磷利用效率;G:磷利用指数;H:磷吸收量。A:P content in root;B:P content in shoot;C:P accumulation in root;D:P accumulation in shoot;E:P distribution in shoot;F:P utilization efficiency;G:P utilization index;H:P uptake.

图3 +P和-P处理下,磷高效品种(39#)和磷低效品种(21#)中的磷含量及磷吸收利用

Fig. 3 Phosphorus content, uptake, and utilization in phosphorus efficient variety(39#) and phosphorus inefficient variety(21#) under +P and -P treatments

(39#)地上部 *OsSPX1*、*OsIPS1*、*OsPAP10* 的表达水平显著高于磷低效品种(21#)(图4)。+P 处理下,磷高效品种(39#)根中 *OsSPX1*、*OsPT2*、*OsmiR399f*、*OsSQD2*、*OsNLA1*、*OsPHR2* 的表达水平显著高于磷低效品种(21#);磷高效品种(39#)地上部 *OsIPS1*、*OsPAP10*、*OsPT2*、*OsPT6*、*OsmiR399d*、*OsmiR399j* 的表达水平显著高于磷低效品种(21#)(图4)。

2.5 磷高、低效品种中酸性磷酸酶的活性

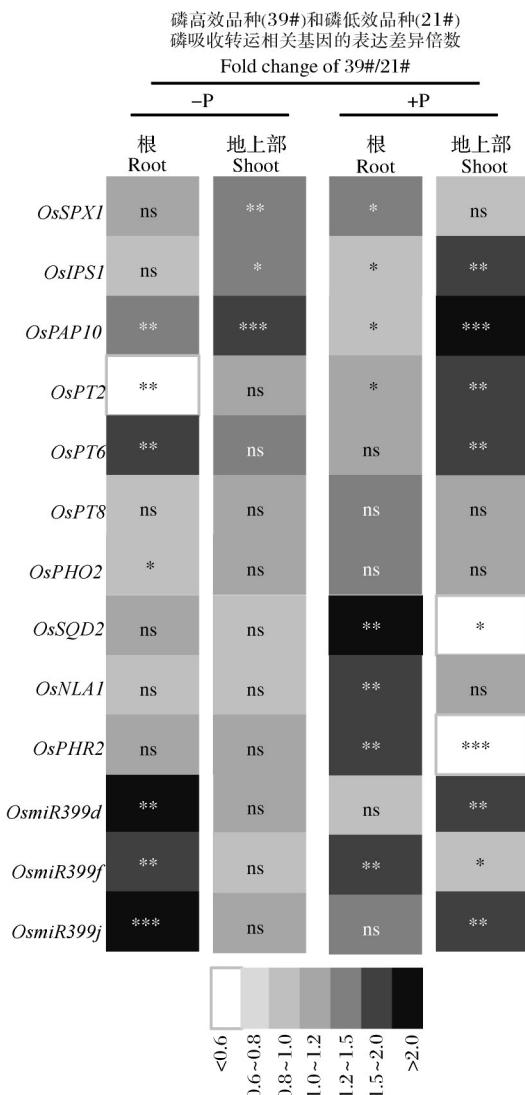
-P 处理显著提高了磷高、低效品种根表、根中和地上部的酸性磷酸酶活性(图5)。无论是+P 还是-P 处理下,磷高效品种(39#)根表和根中的酸性磷酸酶活性均极显著高于磷低效品种(21#),但是两者地上部酸性磷酸酶活性没有显著差异(图5)。在+P 和-P 处理下,磷高效品种(39#)根表酸性磷酸酶活性比磷低效品种(21#)分别高出 14.1% 和 5.6%,根中酸性磷酸酶活性比磷低效品种(21#)分别高出 100.8% 和 44.6%(图5A,B)。可见,磷高效品种对根内和根外有机磷的活化能力高于磷低效品种。

2.6 磷高、低效品种的生长、产量构成及磷分配利用

土壤盆栽试验结果显示,无论是+P 还是-P 处理下,磷高效品种(39#)的生长表型和结实均优于磷低效品种(21#)(图6A,B);磷高效品种(39#)秸秆干

质量、籽粒产量、有效穗数、结实率、千粒重和穗长均显著高于磷低效品种(21#),且磷低效品种(21#)在+P 处理和-P 处理间籽粒产量的降幅比磷高效品种(39#)高 10.1%(图6C~H)。无论是+P 还是-P 处理下,磷高效品种(39#)中籽粒磷利用指数均显著高于磷低效品种(21#)(图6I)。+P 和-P 处理下,磷高效品种(39#)的总磷累积量比磷低效品种(21#)分别高出 4.1% 和 35.5%(图6J)。+P 处理下,磷高效品种(39#)节、节间、籽粒中磷的累积量分别比磷低效品种(21#)高出 25.1%、2.5%、5.5%;-P 处理下,磷高效品种(39#)老叶、节、节间、籽粒中磷的累积量分别比磷低效品种(21#)高出 17.4%、119.6%、151.6%、35.8%(图6J)。在成熟期,磷主要积累和分配在籽粒中,磷高效品种(39#)籽粒中磷的分配比例略高于磷低效品种(21#),但两者间差异不显著(图6K)。

通过大田小区试验,对磷高、低效品种进行不同施磷水平和种植密度的交互处理,结果显示,低密度种植(M1)条件下,在 3 个施磷水平下磷高效品种(39#)产量均显著高于磷低效品种(21#),在 NP 施磷水平下产量最高;中密度种植(M2)条件下,在 3 个施磷水平下磷高效品种(39#)产量均显著高于磷低效品种(21#),在 LP 施磷水平下产量最高;高密度种植



星号表示通过t检验2个品种间磷吸收转运相关基因表达差异显著: $*P<0.05$, $**P<0.01$, $***P<0.001$, ns表示没有显著差异。As- terisks indicate significant differences between two varieties by t-test, $*P<0.05$, $**P<0.01$, $***P<0.001$, ns indicates no significant difference.

图4 +P和-P处理下,磷高效品种(39#)和磷低效品种

(21#)根和地上部磷吸收转运相关基因的表达差异

Fig. 4 Fold change of expression levels of genes involved in phosphorus uptake and transport in the root and shoot of phosphorus efficient variety(39#) and phosphorus inefficient variety(21#) under +P and -P treatments

(M3)条件下,LP施磷水平下磷高效品种(39#)产量显著高于磷低效品种(21#),NP施磷水平下两者没有显著差异,HP施磷水平下磷高效品种(39#)产量则显著低于磷低效品种(21#)(图7)。可见,中密度种植中低磷水平或者高密度种植低磷水平更加有利

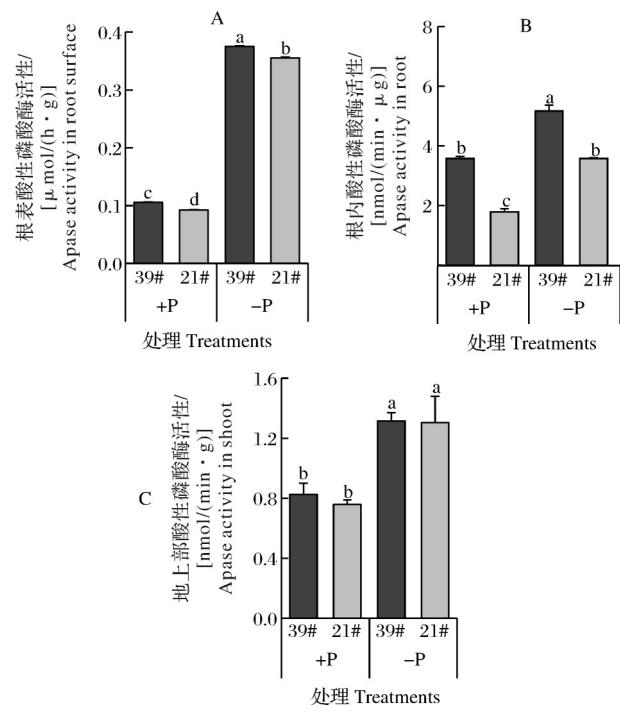


图5 +P和-P处理下,磷高效品种(39#)和磷低效品种(21#)根表(A)、根内(B)和地上部(C)酸性磷酸酶的活性

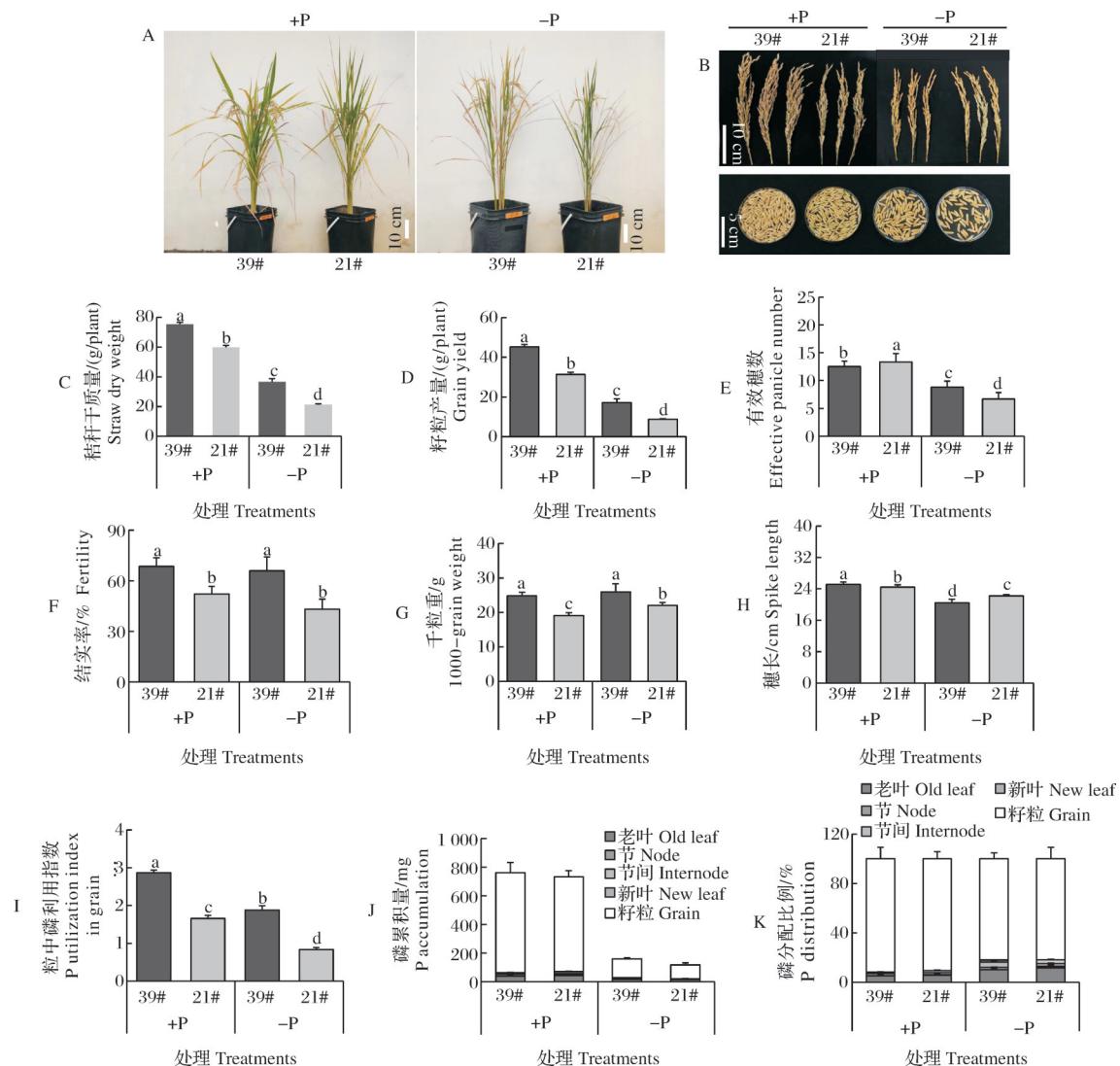
Fig. 5 Activities of acid phosphatase in the root surface(A), root(B) and shoot(C) of phosphorus efficient variety(39#) and phosphorus inefficient variety(21#) under +P and -P treatments

于磷高效品种产量形成。

3 讨 论

针对我国稻田磷肥利用效率低的问题,选用磷高效品种是提高作物磷素利用效率、保障粮食产量,同时也是节约资源、降低经济成本、保护生态环境的重要途径之一。本研究对57份长江中下游地区主栽水稻品种进行了磷效率筛选,并以筛选获得的高、低效品种为材料,探究了磷高效生理生化特征。结果显示,无论在+P还是-P处理下,磷高效品种(39#)的生长表型、根系构型、对磷素的吸收利用及产量形成均优于低效品种(21#)。前人研究表明,磷高效品种比磷低效品种具有更多的干物质积累、更优良的根系构型以及更高的磷素吸收能力^[18, 27-28]。本研究的结果也显示,相较于磷低效品种(21#),磷高效品种(39#)也表现为更高的生物量、结实率、千粒重、有效穗数、籽粒产量以及磷素吸收量、磷利用效率和磷利用指数。

根系是植物吸收水肥的主要器官,植株的生长发育和代谢活动均离不开根系。根系形态指标主要



A:生长表型;B:穗粒表型;C:秸秆干质量;D:籽粒产量;E:有效穗数;F:结实率;G:千粒重;H:穗长;I:籽粒磷利用指数;J:磷积累量;K:磷分配比例。A: The growth phenotype; B: The panicle phenotype; C: Straw dry weight; D: Grain yield; E: Effective spikes number; F: Fertility ; G: 1 000-grains weight; H: Spike length; I: P utilization index; J: P accumulation; H: P distribution.

图 6 +P 和 -P 处理下,成熟期磷高效品种(39#)和磷低效品种(21#)的生长、产量构成因子及磷分配利用

Fig. 6 Growth, yield components, phosphorus distribution and utilization in phosphorus efficient variety (39#) and phosphorus inefficient variety (21#) under +P and -P treatments at mature stage

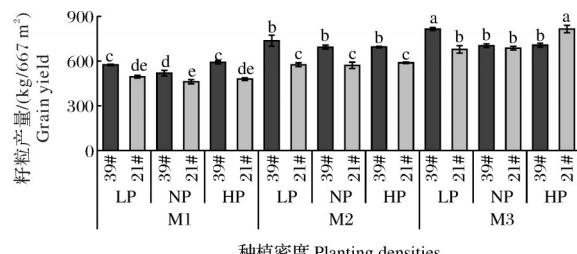


图 7 不同施磷水平和种植密度处理下,磷高效品种(39#)和磷低效品种(21#)的籽粒产量

Fig. 7 Grain yield of phosphorus efficient variety (39#) and phosphorus inefficient variety (21#) under different phosphorus application levels and planting densities

包括主根和侧根的长度、根尖数目、根的平均直径、根系的总表面积和总体积、根干质量等,与养分吸收效率有着密切关系。相关研究表明,植物对磷素的吸收量与其根系的生物量、表面积、侧根的长度和数目均具有显著的正相关关系,良好的根系构型是水稻磷高效的重要特征^[29-33]。白虓宇等^[19]研究表明,庞大的根系和较低的外皮层/内皮层占比是磷高效品种在低磷条件下能够高效吸收磷的重要原因。本研究中磷高效品种(39#)的根系总表面积和总体积、根尖数和根干质量均显著高于磷低效品种(21#);同时,磷高效品种(39#)根和地上部的磷积累量、植株

对磷的利用效率和利用指数均显著高于磷低效品种(21#)。磷吸收试验结果进一步证实, 磷高效品种(39#)对磷素的吸收量显著高于磷低效品种(21#)。可见, 磷高效品种具有优良的根系构型, 有利于植株从生存环境中吸收更多的磷素用于生长发育。

植物通过根系从生长环境中吸收磷、并将磷从根向地上部转运和分配这一过程主要依赖于细胞膜上的磷酸盐转运蛋白(phosphate transporter, PT)。水稻OsPT2和OsPT6均定位于质膜, OsPT2主要在主根和侧根的中柱中表达, OsPT6主要在初生主根和侧根的表皮层和内皮层表达, 两者在磷的吸收和转运过程中具有重要功能^[34]。本研究结果显示, -P处理下, 磷高效品种(39#)根中OsPT6的表达水平显著高于磷低效品种(21#); 而+P处理下, 磷高效品种(39#)根中OsPT2的表达水平显著高于磷低效品种(21#)。MYB转录因子PHR2(phosphorus starvation response)是水稻响应缺磷信号的主要调控因子, 其表达水平不受外界磷水平的影响, 可正向调控磷饥饿响应基因及部分PT基因的表达, 促进根系对磷的吸收^[35]。本研究中-P处理下, 磷高效品种(39#)根和地上部OsPHR2的表达水平略高于磷低效品种(21#); +P处理下, 磷高效品种(39#)根中OsPHR2的表达水平显著高于磷低效品种(21#), 但在地上部则显著低于磷低效品种(21#)。在低磷胁迫下, miR399的表达可被PHR上调表达, 从而降解PHO2的mRNA, 防止PHO2蛋白(E2泛素结合酶)对PT转运蛋白的降解^[36-39]。本研究结果显示, -P处理下, 磷高效品种(39#)根中OsmiR399d/f/j的表达水平显著高于磷低效品种(21#), 并且OsPHO2表达水平显著低于磷低效品种(21#)。由此可见, -P处理下, 磷高效品种根中较高的OsPHR2表达水平可直接上调OsPTs基因的表达水平, 同时上调OsmiR399d/f/j的表达, 从而抑制OsPHO2的表达, 在蛋白水平上防止OsPTs的降解, 最终维持根系对磷较高的吸收量及植株内较高的磷水平, 有利于植株生长发育。

在低磷条件下, 植物体内的酸性磷酸酶活性显著升高, 可将有机磷水解成无机磷被植物再利用。低磷胁迫不仅能促进胞内酸性磷酸酶的合成, 还可促进酸性磷酸酶向胞外分泌来水解生长介质中的有机磷, 解离出来的无机磷可被植物根系所吸收^[40-42]。OsPAP10c基因编码水稻根系分泌性紫色酸性磷酸酶, 在水稻对有机磷活化和利用过程中具有重要功

能; 利用OsPAP10c自身启动子提高其基因表达水平, 能显著提高转基因水稻酸性磷酸酶的活性及其对有机磷的利用能力, 从而促进水稻植株的生长并提高籽粒产量^[43-44]。本研究中磷高效品种(39#)中OsPAP10基因的表达水平显著高于磷低效品种(21#), 同时, 磷高效品种(39#)根内和根表的酸性磷酸酶活性也显著高于磷低效品种(21#)。可见, 磷高效品种根中高水平的酸性磷酸酶活性有利于根内有机磷的再利用, 同时根表高水平的酸性磷酸酶活性也有利于根外有机磷的活化, 提高磷的有效性, 有利于植株吸收更多的磷用于生长发育和籽粒形成。

参考文献 References

- [1] FAO.FAOSTAT database collections [DB/OL].(2020-10-12) [2024-11-19]. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/RFN>.
- [2] MACDONALD G K, BENNETT E M, POTTER P A, et al. Agronomic phosphorus imbalances across the world's croplands[J].PNAS,2011,108(7):3086-3091.
- [3] MALIK M A, MARSCHNER P, KHAN K S. Addition of organic and inorganic P sources to soil: effects on P pools and microorganisms [J]. Soil biology and biochemistry, 2012, 49: 106-113.
- [4] 赵玉芬,赵秉强,侯翠红,等.适应农业新需求,构建我国肥料领域创新体系:中国科学院学部咨询报告[J].植物营养与肥料学报,2018,24(2):561-568.ZHAO Y F, ZHAO B Q, HOU C H, et al. Adapting to the new demand of agriculture and constructing the innovation system of fertilizer field in China: academician consulting report of the Chinese Academy of Sciences[J].Journal of plant nutrition and fertilizers, 2018, 24 (2):561-568 (in Chinese with English abstract).
- [5] 冯媛媛.主要粮食作物磷肥利用率与土壤有效磷含量的定量关系分析[D].荆州:长江大学, 2019.FENG Y Y.An analysis of the relationship between phosphorus use efficiency and soil Olsen-P in the wheat, rice, corn land [D].Jingzhou: Yangtze University, 2019 (in Chinese with English abstract).
- [6] LE C, ZHA Y, LI Y, et al. Eutrophication of lake waters in China: cost, causes, and control [J]. Environmental management, 2010,45(4):662-668.
- [7] 生环境部.第二次全国污染源普查公报[R].(2020-06-29) [2024-11-19]. https://www.mee.gov.cn/xxgk2018/xxgk/xxgk01/202006/t20200610_783547.html. Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China.Bulletin of the second National Survey of pollution sources [R]. (2020-06-29) [2024-11-19]. https://www.mee.gov.cn/xxgk2018/xxgk/xxgk01/202006/t20200610_783547.html.
- [8] 严如玉,甘国渝,赵希梅,等.我国水稻优势产区生产格局及

- 施肥现状研究 [J]. 中国稻米, 2023, 29(3): 1-8. YAN R Y, GAN G Y, ZHAO X M, et al. Study on the production pattern and fertilization status of rice dominant production areas in China [J]. China rice, 2023, 29(3): 1-8 (in Chinese with English abstract).
- [9] 梁玉刚, 李静怡, 周晶, 等. 中国水稻栽培技术的演变与展望 [J]. 作物研究, 2022, 36(2): 180-188. LIANG Y G, LI J Y, ZHOU J, et al. Evolution and prospect of rice cultivation technology in China [J]. Crop research, 2022, 36(2): 180-188 (in Chinese with English abstract).
- [10] 赵凌, 赵春芳, 周丽慧, 等. 中国水稻生产现状与发展趋势 [J]. 江苏农业科学, 2015, 43(10): 105-107. ZHAO L, ZHAO C F, ZHOU L H, et al. Current situation and development trend of rice production in China [J]. Jiangsu agricultural sciences, 2015, 43(10): 105-107 (in Chinese).
- [11] HEDLEY M J, KIRK G J R, SANTOS M B. Phosphorus efficiency and the forms of soil phosphorus utilized by upland rice cultivars [J]. Plant and soil, 1994, 158(1): 53-62.
- [12] 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.
- [13] SHARMA S N, PRASAD R, DAVARI M, et al. Effect of phosphorus management on production and phosphorus balance in a rice (*Oryza sativa* L.)-wheat (*Triticum aestivum*) cropping system [J]. Archives of agronomy and soil science, 2011, 57(6): 655-667.
- [14] 刘亚, 李自超, 米国华, 等. 水稻耐低磷种质的筛选与鉴定 [J]. 作物学报, 2005, 31(2): 238-242. LIU Y, LI Z C, MI G H, et al. Screening and identification for tolerance to low-phosphorus stress of rice germplasm (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta agronomica sinica, 2005, 31(2): 238-242 (in Chinese with English abstract).
- [15] 韩胜芳, 邓若磊, 徐海荣, 等. 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, et al. 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 with English abstract).
- [16] 张俊国, 张三元, 杨春刚, 等. 水稻氮高效品种资源筛选的初步研究 II. 不同施氮水平下水稻产量性状的品种间差异 [J]. 吉林农业科学, 2009, 34(4): 27-30. ZHANG J G, ZHANG S Y, YANG C G, et al. A preliminary study on selection of high-nitrogen utilizable variety resources II. Differences among varieties in rice yield character under different N application [J]. Journal of Jilin agricultural sciences, 2009, 34(4): 27-30 (in Chinese with English abstract).
- [17] 李莉, 张锡州, 李廷轩, 等. 高产磷高效水稻磷素吸收利用特征 [J]. 应用生态学报, 2014, 25(7): 1963-1970. LI L, ZHAGN X, LI T, et al. Characteristics of phosphorus uptake and use efficiency of rice with high yield and high phosphorus use efficiency [J]. Chinese journal of applied ecology, 2014, 25(7): 1963-1970 (in Chinese with English abstract).
- [18] 王晓慧, 曹玉军, 魏雯雯, 等. 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, et al. Phosphorus utilization characteristics of forty spring maize hybrids with high-yielding potential in north of China [J]. Journal of plant nutrition and fertilizer, 2015, 21(3): 580-589 (in Chinese with English abstract).
- [19] 白虓宇, 李秀芳, 李传飞, 等. 磷高效水稻材料的根系形态结构特征 [J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(5): 1032-1042. BAI X Y, LI X F, LI C F, et al. The root morphological and structural characteristics of phosphorus-efficient rice materials [J]. Journal of plant nutrition and fertilizers, 2024, 30(5): 1032-1042 (in Chinese with English abstract).
- [20] LI G H, XUE L H, GU W, et al. 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(2/3): 214-221.
- [21] 杜明. 寒地水稻高产磷高效根系生理研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2022. DU M. Study on root physiology of rice with high phosphorus yield and high efficiency in cold region [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2022 (in Chinese with English abstract).
- [22] YOSHIDA S, FORNO D A, COCK J H, et al. Laboratory manual for physiological studies of rice [M]. Manila: International Rice Research Institute, 1976.
- [23] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. BAO S D. Soil agricultural chemistry analysis [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000 (in Chinese).
- [24] QI J F, YU L, DING J L, et al. Transcription factor Os-SNAC1 positively regulates nitrate transporter gene expression in rice [J]. Plant physiology, 2023, 192(4): 2923-2942.
- [25] JI C C, LI H X, DING J L, et al. Rice transcription factor Os-WRKY37 positively regulates flowering time and grain fertility under copper deficiency [J]. Plant physiology, 2024, 195(3): 2195-2212.
- [26] 刘露. 不同水稻品种中磷锌互作效应及机制的差异研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2020. LIU L. Study on the difference of phosphorus-zinc interaction effect and mechanism in different rice varieties [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020 (in Chinese with English abstract).
- [27] 邓亚萍. 水稻耐低磷的机理与栽培调控技术 [D]. 扬州: 扬州大学, 2022. DENG Y P. Mechanism of low phosphorus tolerance in rice and its cultivation control techniques [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2022 (in Chinese with English abstract).
- [28] 乔胜锋. 耐低磷中籼稻品种的农艺与生理特征及稻米品质

- [D]. 扬州:扬州大学,2023.QIAO S F.Agronomic and physiological characteristics and grain quality of indica rice varieties with tolerance to low phosphorus [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2023 (in Chinese with English abstract).
- [29] 严小龙,廖红,戈振扬,等.植物根构型特性与磷吸收效率[J].植物学通报,2000,35(6):511-519.YAN X L, LIAO H, GE Z Y, et al. Root architectural characteristics and phosphorus acquisition efficiency in plants [J]. Chinese bulletin of botany, 2000,35(6):511-519 (in Chinese with English abstract).
- [30] MORI A, FUKUDA T, VEJCHASARN P, et al. The role of root size versus root efficiency in phosphorus acquisition in rice [J]. Journal of experimental botany, 2016, 67(4):1179-1189.
- [31] GRUBER B D, GIEHL R F H, FRIEDEL S, et al. Plasticity of the *Arabidopsis* root system under nutrient deficiencies [J]. Plant physiology, 2013, 163(1):161-179.
- [32] SOUMYA P R, SHARMA S, MEENA M K, et al. Response of diverse bread wheat genotypes in terms of root architectural traits at seedling stage in response to low phosphorus stress [J]. Plant physiology reports, 2021, 26(1):152-161.
- [33] 郭童鑫,姚晓华,吴昆仑,等.青稞和豌豆根系形态和养分效率对种植模式和施肥水平的响应[J].植物营养与肥料学报,2023,29(6):1048-1059.GUO T X, YAO X H, WU K L, et al. Root morphology and nutrient efficiency of Tibetan barley and peas in response to planting patterns and fertilization levels [J]. Journal of plant nutrition and fertilizers, 2023, 29 (6) : 1048-1059 (in Chinese with English abstract).
- [34] AI P H, SUN S B, ZHAO J N, et al. Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6, have different functions and kinetic properties in uptake and translocation [J]. Plant journal, 2009, 57(5):798-809.
- [35] ZHOU J, JIAO F C, WU Z C, et al. OsPHR2 is involved in phosphate-starvation signaling and excessive phosphate accumulation in shoots of plants [J]. Plant physiology, 2008, 146 (4):1673-1686.
- [36] FUJII H, CHIOU T J, LIN S, et al. A miRNA involved in phosphate-starvation response in *Arabidopsis* [J]. Current biology, 2005, 15(22):2038-2043.
- [37] BARI R, DATT PANT B, STITT M, et al. PHO2, microRNA399, and PHR1 define a phosphate-signaling pathway in plants [J]. Plant physiology, 2006, 141(3):988-999.
- [38] 张倩倩,任剑豪,张宇昕,等.植物磷饥饿信号分子调控网络及磷高效遗传改良[J].中国科学:生命科学,2024,54(5):866-882.ZHANG Q Q, REN J H, ZHANG Y X, et al. Molecular regulatory network of plant phosphorus hunger signal and efficient genetic improvement of phosphorus [J]. Scientia sicinae, 2024, 54(5) : 866-882 (in Chinese with English abstract).
- [39] 徐纪明,陆宏,吴忠长,等.作物磷高效遗传改良与生物安全研究进展[J].农业生物技术学报,2024,32(8):1909-1921. XU J M, LU H, WU Z C, et al. Research progress on genetic improvement and biosafety of crop phosphorus efficiency [J]. Journal of agricultural biotechnology, 2024, 32(8) : 1909-1921 (in Chinese with English abstract).
- [40] 沈宏,施卫明,王校常,等.不同作物对低磷胁迫的适应机理研究[J].植物营养与肥料学报,2001,7(2):172-177.SHEN H, SHI W M, WANG X C, et al. Study on adaptation mechanisms of different crops to low phosphorus stress [J]. Plant nutrition and fertilizer science, 2001, 7(2):172-1770 (in Chinese with English abstract).
- [41] 乔亚科,李桂兰.作物耐低磷机制及耐低磷育种研究进展[J].河北科技师范学院学报,2007,21(1):67-73.QIAO Y K, LI G L. Research advance in mechanism of plant tolerance to low phosphorous and breeding (summary) [J]. Journal of Hebei Normal University of Science & Technology, 2007, 21(1):67-73 (in Chinese with English abstract).
- [42] 黄宇,张海伟,徐芳森.植物酸性磷酸酶的研究进展[J].华中农业大学学报,2008,27(1):148-154.HUANG Y, ZHANG H W, XU F S. Research progress on plant acid phosphatase [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2008, 27 (1):148-154 (in Chinese with English abstract).
- [43] DENG S R, LU L H, LI J Y, et al. Purple acid phosphatase 10c encodes a major acid phosphatase that regulates plant growth under phosphate-deficient conditions in rice [J]. Journal of experimental botany, 2020, 71(14):4321-4332.
- [44] LU L H, QIU W M, GAO W W, et al. OsPAP10c, a novel secreted acid phosphatase in rice, plays an important role in the utilization of external organic phosphorus [J]. Plant, cell & environment, 2016, 39(10):2247-2259.

Screening phosphorus efficient rice varieties mainly planted in middle and lower reaches of Yangtze River and its physiological and biochemical characteristics

MA Xiaonuo, HOU Xingyu, CAI Hongmei

College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract 57 rice varieties mainly planted in the middle and lower reaches of Yangtze River were used to study the mechanism of differences in phosphorus utilization efficiency (PUE) among rice varieties. Hydroponic culture was used to screen phosphorus efficiency. The selected phosphorus-efficient and phosphorus-inefficient rice varieties were used to analyze differences in growth, yield formation, absorption and utilization of phosphorus, the activity of acid phosphatase and expression level of related genes with experiments including hydroponic culture, soil pot, and field plot. The results showed that the phosphorus efficient and phosphorus inefficient variety was identified through screening as Quanyou 879 (39#) and Changliangyou 8 (21#). The architecture of root system and biomass of phosphorus efficient variety were better than those of phosphorus inefficient variety under both +P and -P treatments, with significantly higher plant height, total surface area and volume of roots, number of root tips, and dry weight of roots and shoots. The effective number of spikes, spike length, thousand-grain weight, seed setting rate, and grain yield of phosphorus efficient variety were higher than those of phosphorus inefficient variety. The absorption and utilization of phosphorus in phosphorus efficient variety was significantly higher than that in phosphorus inefficient variety. The accumulation of phosphorus in roots and shoots, the absorption of phosphorus, use efficiency and utilization index of phosphorus in phosphorus efficient variety were all significantly higher than those in phosphorus inefficient variety. The expression level of *OsPHR2*, *OsmiR399*, *OsPT6*, and *OsPAP10* genes in roots of phosphorus efficient variety under -P condition was higher than that of phosphorus inefficient variety. The activity of acid phosphatase in both roots and root surface of phosphorus efficient variety under both +P and -P treatments was significantly higher than that of phosphorus inefficient variety. It is indicated that the excellent architecture of root, stronger absorption capacity and utilization ability of phosphorus, the higher ability of releasing organic phosphorus into inorganic phosphorus to improve the phosphorus availability to plants are important characteristics of phosphorus efficient variety.

Keywords rice; phosphorus utilization efficiency; architecture of root system; phosphorus utilization efficiency (PUE); gene expression; activity of acid phosphatase; yield

(责任编辑:张志钰)