

文章编号: 1008-2786-(2017)5-669-08

DOI: 10.16089/j.cnki.1008-2786.000266

# 雌雄青杨幼苗对磷缺乏差异响应的离子组学研究

唐铎腾<sup>1,2</sup>, 周 荣<sup>1,2</sup>, 张 胜<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所 山地表生过程与生态调控重点实验室, 成都 610041;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘 要:** 为探究雌雄异株植物对磷元素缺乏的性别差异响应, 以水培雌雄青杨幼苗为对象, 利用 ICP-OES 分别测定了对照条件和缺磷条件下, 雌雄青杨幼苗叶片及根中 10 种元素 (Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, Na, P 和 Zn) 的含量, 并分析了雌雄青杨元素含量变化与性别之间的关系。主成分分析中, 第一主成分 (PC1) 和第二主成分 (PC2) 分别解释了总变量的 50.6% 和 15.6%, 明确区分了器官之间和处理之间的差异, 发现缺磷条件下的根的变化比叶片更为明显。缺磷处理的青杨雄株幼苗叶片中 P 和 Cu 含量显著降低, 而雌株幼苗叶片中 Ca、Zn 和 Cu 的含量却显著增加; 缺磷处理导致雌雄青杨幼苗根中 P 含量均显著下降, 雄株幼苗根系中 Ca 含量也显著下降, 雌株幼苗根系中 S 含量显著增加。与青杨雄株相比, 对照和缺磷处理雌株根系中 K 和 Zn 含量均较高。此外, 缺磷处理的雌株叶片中 Ca 和 Cu 含量也比雄株高。元素相关性分析显示, 相同价态元素之间存在竞争效应, 但同主族元素之间的竞争并不显著。综上所述, 缺磷处理导致了雌雄青杨幼苗根和叶片中元素含量的显著变化, 相比于雄株, 青杨雌株幼苗受到的影响更为显著。

**关键词:** 磷缺乏; 雌雄异株; 离子组; 青杨

**中图分类号:** Q945.78

**文献标志码:** A

磷元素 (P) 是植物体内许多化合物的重要组成部分, 如氨基酸、植物激素、核酸等, 并以多种方式参与植物的生命活动, 包括生长发育、新陈代谢、信号转导和胁迫防御等<sup>[1]</sup>。磷缺乏会引起叶片光合色素含量和光合速率降低、叶面积减少, 进而导致地上生物量下降, 同时会促使根系数量和根毛密度增加, 改变植物根系形态结构<sup>[2,3]</sup>。研究表明, 我国大部分地区属缺磷土壤, 土壤磷含量仅为 0.043% ~ 0.066%<sup>[4]</sup>。土壤中的磷主要通过扩散作用到达植物根系表面, 由于磷的扩散速度很慢, 约为 10 ~ 30  $\mu\text{m}/\text{h}$ , 植物只能吸收根系附近土壤中的磷。因此, 植物对土壤中磷元素的吸收往往受到限制。植物生

长环境中矿质营养的可获得性直接影响植物体中元素的化学计量平衡<sup>[5,6]</sup>。因此, 环境中磷含量缺乏也必然会改变植物离子组的组成<sup>[7]</sup>。另外, 植物体的矿质元素组成和含量受到多个生理过程的共同调控, 而生理过程的实现也离不开多种离子的参与。植物离子组学正是研究植物体内元素组成、分布与累积以及这些元素随植物生理状况、生物与非生物刺激、发育阶段、生境和遗传等因素的变化及其机制的手段<sup>[8]</sup>。因此, 开展植物对磷胁迫的离子组学研究, 对于耐低磷胁迫物种选择和分子育种具有重要意义。本实验采用的水培方法能够精确控制培养液中矿质营养元素的种类和含量, 可以很好地解决试

**收稿日期** (Received date): 2017-06-22; **改回日期** (Accepted date): 2017-09-26

**基金项目** (Foundation item): 国家自然科学基金优秀青年科学基金 (31322014); 中国科学院前沿重点研究项目 (QYZDB-SSW-DQC037) [Excellent Young Scientist Program of the National Natural Science Foundation of China (31322014); Frontier Science Key Research Programs of CAS (QYZDB-SSW-DQC037)]

**作者简介** (Biography): 唐铎腾 (1991-), 男, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态学的研究 [Tang Duoteng (1991-), male, M. Sc. candidate, research on tree physiology and molecular ecology]

**\* 通讯作者** (Corresponding author): 张胜, 男, 研究员, 主要从事树木生理和分子生态学的研究 [Zhang Sheng (1979-), male, professor, research on tree physiology and molecular ecology] E-mail: zhangsheng@imde.ac.cn

验中精确控制磷浓度的问题,营造出完全缺磷的培养条件。

现有关于缺磷胁迫的相关研究主要集中于雌雄同株植物中,较少涉及雌雄异株植物。雌雄异株植物在全世界约有 14 620 种,在开花植物中所占比例为 7.5%,在被子植物中约为 6%<sup>[9,10]</sup>。研究显示,雌雄异株植物在形态、行为和生理层次上表现出二态性,以此来满足与生殖相关的特殊资源需求<sup>[11-13]</sup>。青杨(*Populus cathayana*),是我国乡土树种,广泛地分布于我国的南部、中部以及西南地区<sup>[14]</sup>,是典型的雌雄异株植物。由于其具有抗盐、抗旱、耐贫瘠的特点<sup>[13-16]</sup>,青杨是开展木本植物性别间差异研究的理想材料。本研究以雌雄青杨为实验对象,利用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES)技术,分别测定对照条件和缺磷处理条件下(P 浓度分别为:0.25 mMol/L 和 0 mMol/L,处理时间 60 天),青杨叶片和根的离子组成,结合主成分分析、方差分析和元素相关性分析来揭示:(1) 营养元素缺乏是否会引起雌雄青杨离子组水平上的差异性响应?(2) 根和叶中哪些元素存在性别差异?

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料与设计

试验采用双因素(性别和缺磷)完全随机设计,每个性别种植 120 株。缺磷处理前,采自青海省乐都的雌雄青杨插条(约 10 cm)培养于容积为 5 L 的黑色塑料桶中,使用完全营养液培养。营养液选用 Hoagland 配方,主要成分为:1.25 mMol/L  $\text{KNO}_3$ , 1.25 mMol/L  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ , 0.5 mMol/L  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , 0.25 mMol/L  $\text{KH}_2(\text{PO}_4)$ , 11.6  $\mu\text{Mol/L}$   $\text{H}_3\text{BO}_3$ , 4.6  $\mu\text{Mol/L}$   $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ , 0.19  $\mu\text{Mol/L}$   $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , 0.12  $\mu\text{Mol/L}$   $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ , 0.08  $\mu\text{Mol/L}$   $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ , 10  $\mu\text{Mol/L}$   $\text{Fe(III)-EDTA}$ 。培养液每三天更换一次,用 0.1 Mol/L HCl 和 0.1 Mol/L NaOH 调节 pH 至  $6.5 \pm 0.2$ 。青杨幼苗生长 60 天后,选取长势一致的雌雄幼苗各 40 株进行试验处理,每种性别中的 20 株用于缺磷处理,另外 20 株用作对照,处理时间为 2 个月。缺磷的培养液用相同摩尔浓度的 KCl 替代  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  (P 浓度为 0 mMol/L),其余成分不变。试验所用苗木均在温室内培养,环境条件控制为:日间温度 19~28℃,夜间温度 12~18℃,相对湿度 40~85%。

### 1.2 样品采集与测定

处理期结束后,随机采集对照条件和缺 P 处理的雌雄青杨幼苗第 4 和第 5 片完全展开的叶片和根系,去离子水洗净后用于离子含量测定。实验室中精确称量各样本 100 mg,马弗炉 500℃下干燥灰化 6 h,加入 10 ml  $\text{HNO}_3:\text{H}_2\text{O}(1:1)$  消化 10 h 用于元素提取。根据 Agilent 710 ICP-OES 光谱仪标准操作方法分析元素含量。

### 1.3 数据分析

统计分析使用 SPSS 24.1 软件。利用双因素方差分析(two-way ANOVA)分析性别、缺磷处理及其交互作用的影响,均值之间的多重比较采用 Tukey 检验,显著性水平均设置为 0.05。利用 SIMCA-P 14.1 软件对数据进行主成分分析(PCA),数据变换为默认的 UV 变换。Pearson 相关系数用来计算不同磷水平条件下元素之间的相关性,利用 R 语言包 Pheatmap 制作热图。

## 2 结果

### 2.1 离子组主成分分析

对离子组数据进行主成分分析(图 1 和图 2),发现不同磷水平对雌雄青杨离子的组成成分有较大影响。PCA 结果显示,第一主成分(PC1)和第二主成分(PC2)的累积贡献率为 75.6%,其中 PC1 能够解释总体数据 60.3% 的变异,明确区分了叶片和根样本;PC2 解释了总数据变异的 15.3%,大致区分两种磷水平处理,同时发现缺磷条件下根的变化比叶片更为明显。10 种元素中,对 PC1 贡献较大的元素是 Mn、Fe 和 Ca;对 PC2 贡献较大的元素有 P、Na 和 Cu。

### 2.2 两种磷水平条件下雌雄青杨叶片营养元素差异

两种磷水平条件下的雌雄青杨幼苗叶片中各元素含量如表 1 所示。结果显示,与对照相比,缺磷胁迫显著改变了雌雄青杨幼苗叶片中 Ca、P、Cu 和 Zn 的含量,一方面显著降低了雄株叶片中 P 和 Cu 的含量,下降幅度分别为 55% 和 92%;另一方面显著增加了雌株叶片中 Ca 和 Zn 的含量,增加幅度分别为 59% 和 1630%,而雌株叶片中 Cu 含量则增加到 1.4 mg/Kg。同时,青杨雌雄幼苗叶片中 Ca 和 Cu 含量表现出明显的性别差异。与雄株相比,缺磷处理的雌株叶片具有较高的 Ca 和 Cu 含量,而对照条

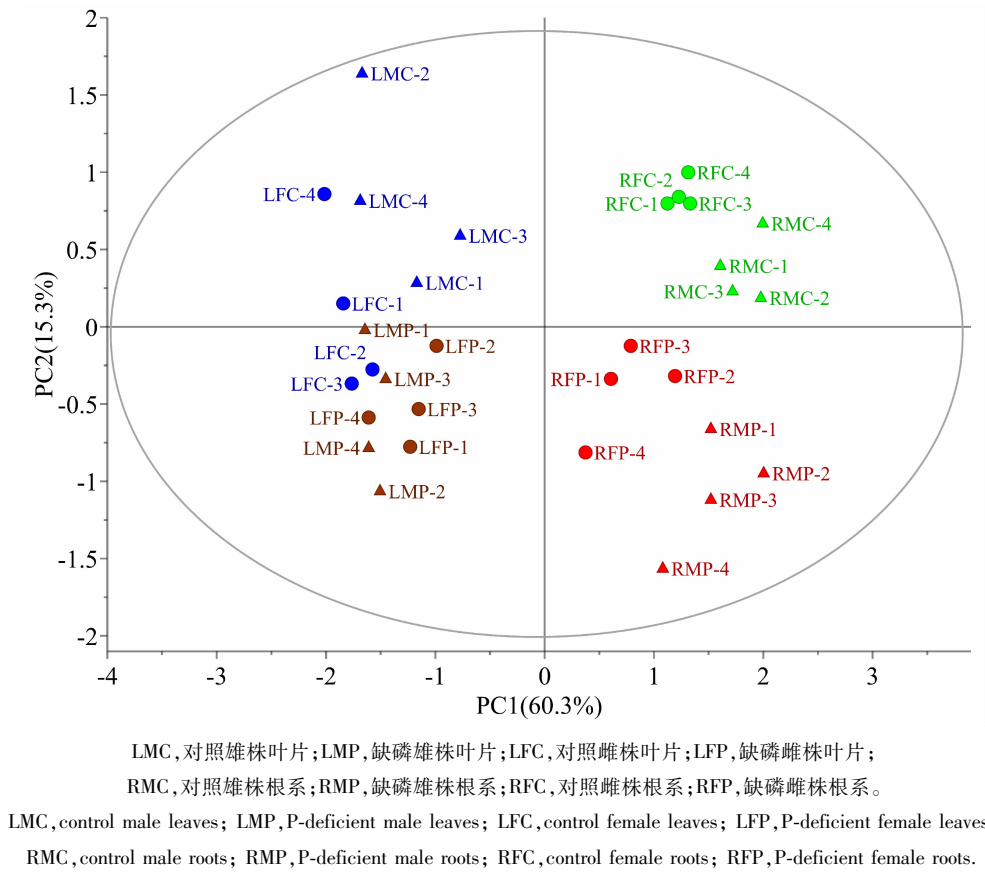


图 1 青杨幼苗中 10 种元素主成分分析

Fig. 1 Principle component analysis of 10 elements in *P. cathanaya* males and females

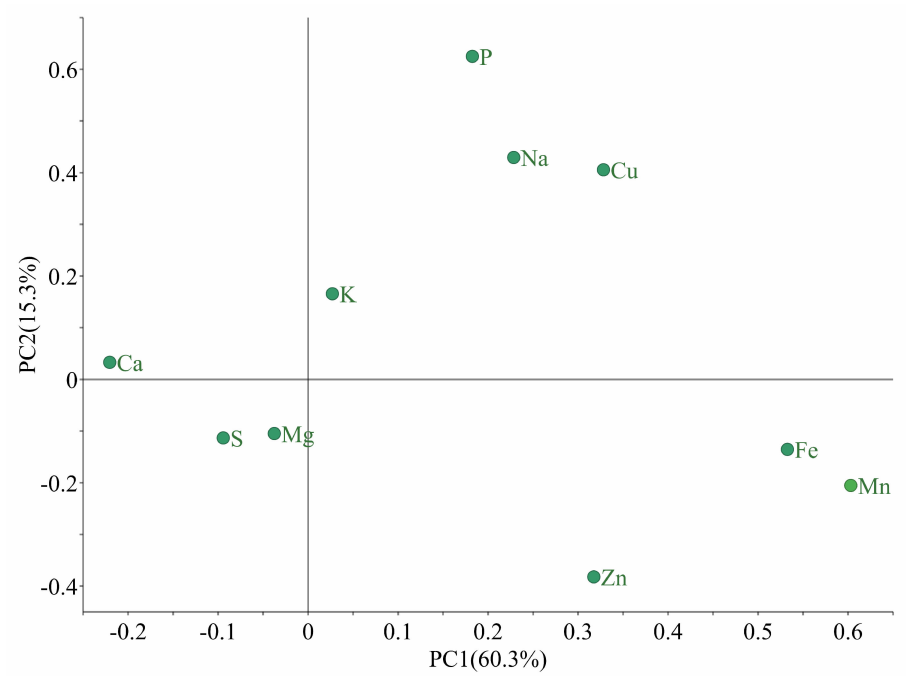


图 2 青杨幼苗中 10 种元素主成分分析荷载图

Fig. 2 PCA loading scatter plot of 10 elements of *P. cathanaya*

表 1 两种磷水平条件下雌雄青杨根和叶中营养元素含量(鲜重)  
Tab. 1 Element contents in leaves and roots of *P. cathartica* males and females under control and P - deficient conditions (FW)

P	性别 Sex	Ca(g/Kg)		K(g/Kg)		P(g/Kg)		S(g/Kg)		Mg(g/Kg)	
		叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root
对照	雄 Male	12.15 ± 0.56a	9.13 ± 0.38b	20.01 ± 0.55a	17.79 ± 0.27ab	2.67 ± 0.21c	7.75 ± 0.14b	4.87 ± 0.45ab	3.50 ± 0.2a	2.38 ± 0.12a	0 ± 0
	雌 Female	14.85 ± 1.44a	6.79 ± 0.37a	16.11 ± 1.31a	26.24 ± 2.1c	2.24 ± 0.12bc	11.97 ± 0.25c	5.63 ± 0.41ab	4.10 ± 0.24a	3.91 ± 0.30ab	0 ± 0
处理	雄 Male	13.97 ± 0.17a	5.66 ± 0.17a	18.66 ± 1.21a	15.39 ± 1.15a	1.19 ± 0.17a	1.08 ± 0.2a	4.43 ± 0.17a	4.47 ± 0.27ab	2.15 ± 0.29a	0 ± 0
	雌 Female	23.54 ± 2.35b	5.48 ± 0.32a	20.22 ± 3.05a	22.10 ± 1.56bc	1.62 ± 0.17ab	1.81 ± 0.21a	6.53 ± 0.64b	5.75 ± 0.51b	4.77 ± 0.31b	0 ± 0
P:ip		0.003	<0.001	0.454	0.042	<0.001	<0.001	0.615	0.002	0.197	ns
	P:sex	0.001	0.002	0.526	<0.001	0.992	<0.001	0.008	0.014	0.005	ns
P:sex × p		0.032	0.006	0.153	0.557	0.029	<0.001	0.166	0.322	0.095	ns
P	性别 Sex	Fe(g/Kg)		Mn(g/Kg)		Cu(mg/Kg)		Na(mg/Kg)		Zn(mg/Kg)	
		叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root
对照	雄 Male	0.20 ± 0.08ab	3.62 ± 0.32bc	0.14 ± 0.02ab	6.94 ± 0.97ab	9.91 ± 0.19c	33.59 ± 6.67b	13.00 ± 0.95b	23.56 ± 4.43ab	16.80 ± 6.82ab	86.31 ± 10.29b
	雌 Female	0.11 ± 0.02a	2.35 ± 0.26ab	0.11 ± 0.02a	3.04 ± 0.59a	0 ± 0a	13.78 ± 2.64ab	6.62 ± 1.61ab	31.11 ± 6.15b	2.09 ± 0.31a	37.66 ± 8.69a
处理	雄 Male	0.14 ± 0.02a	4.26 ± 0.57c	0.16 ± 0.01b	9.81 ± 1.48b	0.79 ± 0.12a	18.41 ± 6.35ab	5.17 ± 0.69a	12.93 ± 2.23a	24.89 ± 7.78ab	99.75 ± 14.86b
	雌 Female	0.36 ± 0.03b	2.04 ± 0.19a	0.13 ± 0.01ab	3.59 ± 0.77a	1.40 ± 0.25b	6.58 ± 2.81a	10.27 ± 2.35ab	22.15 ± 2.89ab	36.17 ± 5.67b	35.57 ± 10.11a
P:ip		0.066	0.662	0.076	0.117	<0.001	0.045	0.200	0.038	0.003	0.623
	P:sex	0.192	<0.001	0.027	<0.001	<0.001	0.008	0.687	0.069	0.679	<0.001
P:sex × p		0.006	0.222	0.749	0.271	<0.001	0.440	0.003	0.846	0.038	0.503

同列中含有不同字母表示不同处理间同一性状在  $P < 0.05$  (Tukey 检验) 水平上的差异显著。(4 个重复, 均值 ± 标准误)  
Values not sharing the same letters are significantly different at  $P < 0.05$  according to Tukey's test. ( $n = 4$ , mean ± SE)

件下的青杨雄株叶片具有较高的 Cu 含量。在对照和缺磷条件下,青杨叶片中 P 和 Zn 含量均未表现出明显的性别差异。此外,缺磷胁迫和性别间的交互作用显著影响了青杨叶片中 Ca、P、Cu 和 Zn 的含量。

### 2.3 不同磷水平条件下雌雄青杨根系中营养元素差异

从表 1 可知,雌雄青杨幼苗根中 Ca、K、P、S、Cu 和 Na 含量受到了缺磷胁迫的显著影响。缺磷处理显著降低了雌雄青杨幼苗根中 P 含量,下降幅度分别为 85% 和 86%。此外,缺磷处理一方面显著降低了青杨雄株幼苗根中 Ca 含量,降低幅度为 38%,另一方面显著增加了青杨雌株幼苗根中 S 的含量,增加幅度为 40%。除此之外,缺磷胁迫并未显著改变青杨根中其他元素含量。与雄株相比,对照和缺磷处理的青杨雌株细根中有较高含量的 K 和 Zn。在对照条件下,青杨雌株幼苗根中积累了较高含量的 P,而雄株幼苗根中积累了较高含量的 Ca。青杨幼苗根中 Ca 和 P 受到缺磷胁迫和性别交互作用的显著影响。同时,雌雄青杨根系在不同磷水平条件下均未检出 Mg 元素。

### 2.4 元素相关性分析

图 3 揭示了不同磷水平下青杨幼苗体内元素间的相关性。S、Mg 和 Ca 因具有类似的正相关性而被聚类为第 1 组;而 Mn、Zn、Fe 和 Ca 之间因具有类似的负相关性而被聚类为第 2 组;P、K 和 Na 之间也因类似的负相关性而聚类成为第 3 组。第一组与其他两组元素之间呈现出明显的拮抗关系,而第二组

与第三组元素之间表现出明显的协同关系,但 K 与 Mg、Ca、Cu、Zn 和 Fe 之间存在着较弱的拮抗关系。

## 3 讨论

### 3.1 两种供磷水平与雌雄青杨元素含量的关系

缺磷处理的青杨雌雄幼苗根和叶中 P 含量均有降低,一方面是因为缺磷处理(P 浓度:0 mM/L)导致植株幼苗无磷可吸收,另一方面磷是一种可转移的矿质元素,缺磷胁迫促使青杨将衰老组织中的磷转运到新生组织来满足生长需求,青杨总生物量增加后产生了“稀释效应”<sup>[20]</sup>。P 以  $\text{PO}_4^{3-}$  的形式广泛分布在糖磷酸、核酸、核苷酸、磷脂以及植酸中,在 ATP 反应、糖类代谢、蛋白质代谢和脂类代谢中起重要作用,是植物体内生理代谢活动不可缺少的一种元素。同时,P 对细胞分裂和植物各器官的分化发育,特别是开花结实具有重要作用<sup>[1]</sup>。在对照条件下,青杨雌株幼苗根中 P 含量显著高于雄株,表现出显著的性别差异。雌株根系对 P 的需求高于雄株,并以此来满足自身生长对矿质元素的额外需求<sup>[21-22]</sup>。而在缺磷条件下,雌雄青杨幼苗根、叶中 P 含量均未表现出显著的性别差异,说明雌雄青杨幼苗对 P 的最低需求大致相同。K、Ca 和 S 均是植物所必需的大量元素,对植物的生理和生长调节起着重要的作用。缺磷条件下的雌雄青杨幼苗根中 Ca 含量均有下降是由于  $\text{Ca}^{2+}$  吸收需要  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 的驱动,缺 P 间接降低了  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 的活性,进而影响植物对  $\text{Ca}^{2+}$  的吸收<sup>[23]</sup>。Ca 是质膜的重要组成部分,主要存在于叶片和一些较老的器官中,有维持膜结构的稳定性,防止细胞液外渗和早衰的作用,也是细胞壁的必需物质。缺磷处理的青杨雌株叶片中 Ca 含量显著高于雄株。因为 Ca 不易流动和易在衰老组织中积累<sup>[21]</sup>,这意味着缺磷青杨雌株幼苗叶片的衰老程度要高于雄株,雌株也因此具有比雄株更低的生长速率<sup>[19]</sup>。K 是多种酶的辅助因子,也是维持细胞膨胀和细胞内电中性的主要阳离子。在不同 P 水平条件下,青杨雌株根系中 K 含量均显著高于雄株,表现出对 K 的特殊需求。K 能够活化呼吸作用和光合作用的酶活性,加快植物对  $\text{CO}_2$  的同化效率,促进光合产物的运转以及糖、淀粉和蛋白质的合成<sup>[24]</sup>。青杨雌株根系中较高的 K 含量有助于转运更多的光合产物,用于根系的构建<sup>[2,3]</sup>,以此满足自身对矿质元素的额外需求。不

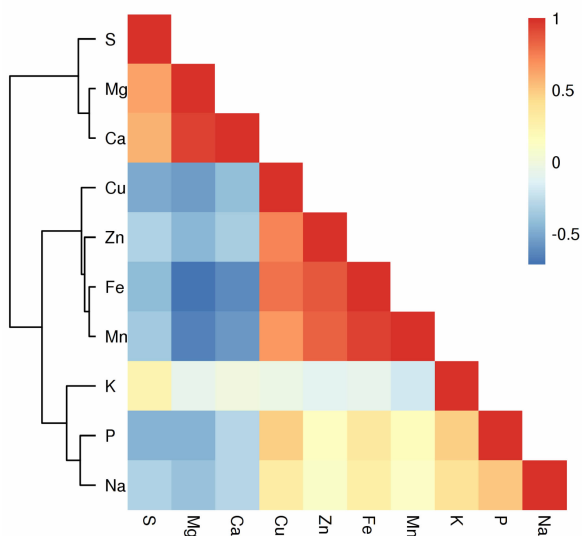


图 3 青杨幼苗元素生物相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis of elements in *P. cathayana* males and females

同磷水平条件下的雌雄青杨幼苗根、叶中 K 含量并没有显著差异,说明青杨对 K 的吸收并未受到缺磷处理的显著影响。缺磷处理导致雌雄青杨幼苗根中 S 含量均有增加,其中雌株 S 含量增加显著。 $\text{PO}_4^{3-}$  和  $\text{SO}_4^{2-}$  能被相同的阴离子吸附部位吸收,两者间具有竞争关系<sup>[25]</sup>, $\text{PO}_4^{3-}$  浓度下降会降低对吸附位点的竞争。植物对 S 的需求受其本身合成蛋白质数量和质量要求的控制,种类、部位以及发育时期的不同对硫素的需求不同。植物组织中蛋白质合成越活跃,所需的 S 也就越多<sup>[26]</sup>。缺磷处理导致雌株根系中 S 含量显著增加,雌株根系通过增加蛋白质的合成来增强自身对缺磷环境的适应能力。此外,缺磷处理的雌株叶片中 S 含量显著高于雄株,而青杨雄株根系中 S 含量在处理前后并未发生显著变化。我们先前研究认为青杨雄株蛋白质应激方式更加高效<sup>[1]</sup>,雄株抵抗缺磷逆境的能力要优于雌株。所以,青杨雌株幼苗可能通过富集 K、Ca 和 S 元素来获得更高的同化能力和抗逆能力。

Zn 和 Cu 是植物正常生长发育所必需的微量元素,缺磷处理显著改变了两种元素在青杨体内的分布。Zn 是多种重要酶类的组成成分和激活剂,能促进光合作用,参与碳水化合物代谢。同时,Zn 能通过增强植物在逆境条件下的细胞膜系统的稳定性来提高植物的抗逆性<sup>[27]</sup>。雌株叶片中 Zn 含量在缺磷处理后显著增加,雌株通过在叶片中富集更多的 Zn 来获取更高的光合效率以及抗逆性能。不同磷水平条件下的青杨雄株根系中 Zn 含量均显著高于雌株,意味着青杨雄株具有更高的光合能力和抗逆能力。缺磷胁迫显著降低了青杨雄株幼苗叶片中 Cu 含量,却显著增加了雌株幼苗叶片中 Cu 含量,表现出相反的性别响应差异,但缺磷胁迫没有改变雌雄青杨根系中 Cu 含量,所以雌雄植株叶片间的 Cu 含量差异是由于青杨体内的转运和分配差异造成的。植物通常将多余的 Cu 保留于根系,限制其向地上部运输,以避免过量 Cu 对光合作用及其他重要生理过程的干扰<sup>[28]</sup>,这与本研究的结果相一致。Cu 是抗坏血酸氧化酶、细胞色素氧化酶和过氧化物酶等组成成分,能够影响氧化还原过程。Cu 又存在于叶绿体的质体蓝素中,能通过影响光合作用电子传递间接影响光合作用。缺磷处理的雌株叶片可能通过积累较多的 Cu 来获得更高的抗氧化能力和较高的光合能力来维持自身的生长发育。同时,较高含量的 Cu 可能是由于缺磷导致细胞膜受损<sup>[19]</sup>,根细

胞膜无法有效控制 Cu 的分布,而被转运至叶片细胞中。此外,本研究中对照条件下青杨雌株叶片中 Cu 含量和两种磷水平条件下的雌雄青杨根中 Mg 均未检出。这可能是因为植物组织中两种元素的含量很低,低于仪器的检测下限,而未能检出。各处理中,除对照条件下的青杨雄株叶片中 Cu 含量较高,其他各处理的叶片 Cu 均较低,这可能与青杨叶片对该微量元素的需求量较低有关。青杨根、叶中 Zn 含量相差较大,大量的 Zn 被积累在根系中,只有小部分 Zn 被分配到叶片处。Mg 是叶绿素所必需的组成成分,是光合、呼吸过程中的各种酶的基本要素和活化剂。一般认为,植物种子中含 Mg 较多。茎、叶次之,根系最少<sup>[19]</sup>。

### 3.2 元素之间的生物相关性

研究不同环境条件下植物某部位中元素的关联性,能够揭示经过元素内稳态基因调控的元素间相互关系<sup>[8]</sup>。研究显示第 1 组与其他两组元素之间呈现出明显的拮抗关系。其他研究也发现,相同价态的元素竞争相同的转运通道,如 Mg、Cu、Fe 和 Cd 可以竞争 Ca 通道,与本研究 Ca 与 Zn、Fe 和 Cu 之间的显著负相关相同<sup>[29-31]</sup>。本研究中 Ca 和 Mg 之间存在显著正相关而被聚类在第 1 组中,这与前人研究存在一定差异,这可能与青杨根叶间 Mg 含量的较大差异相关。第 2 组与第 3 组元素之间表现出明显的协同关系,但 K 与 Mg、Ca、Cu、Zn 和 Fe 之间存在着较弱的竞争关系。植物需要调控体内正负离子的含量来保持电中性从而维持离子组成和代谢活动的稳定状态<sup>[6]</sup>。青杨对 K 的需求较大,为保持细胞正负电荷的平衡,需要调整其他带正电离子的含量,导致 K 与其他金属元素产生了竞争关系<sup>[31]</sup>。植物体内复杂的基因网络控制着元素的吸收、转运和代谢,研究显示大部分营养元素的控制基因都不仅仅只调控一种元素。因此,植物体内元素间稳态的调控具有很强的关联性<sup>[32]</sup>。

## 4 结论

磷元素缺乏会强烈地影响植物生长和代谢过程及其他营养元素的吸收和利用。因磷缺乏而导致的青杨离子组的差异不仅表现出组织特异性,还表现出性别特异性。相对于根系,磷缺乏引起青杨叶片中更复杂的元素间相互关系。与缺磷雄株相比,缺磷雌株的离子组变化更为显著,这种变化与性别间

抗逆性存在一定关系,但具体机制有待进一步研究。总之,开展青杨对营养需求的性别间差异研究可以为抗逆树种选育和山地植被生态修复性别搭配提供理论依据。

## 参考文献 (References)

- [1] ZHANG S, ZHOU R, ZHAO H X, et al. iTRAQ-based quantitative proteomic analysis gives insight into sexually different metabolic processes of poplars under nitrogen and phosphorus deficiencies [J]. *Proteomics*, 2016, **16**(4): 614–628.
- [2] NIU Y F, CHAI R S, JIN G L et al. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review [J]. *Annals of Botany*, 2013, **112**(2): 391–408.
- [3] PERET B, CLEMENT M, NUSSAUME L, et al. Root developmental adaptation to phosphate starvation: better safe than sorry [J]. *Trends in Plant Science*, 2011, **16**(8): 442–450.
- [4] QIU H B, LIU C X, YU T T, et al. Identification of QTL for acid phosphatase activity in root and rhizosphere soil of maize under low phosphorus stress [J]. *Euphytica*, 2014, **197**(1): 133–143.
- [5] VONDRACKOVA S, HEJCMAN M, SZAKOVA J, et al. Soil chemical properties affect the concentration of elements (N, P, K, Ca, Mg, As, Cd, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, and Zn) and their distribution between organs of *Rumex obtusifolius* [J]. *Plant and Soil*, 2014, **379**(1–2): 231–245.
- [6] 沙之敏, 袁婧, 赵峥, 等. 水稻种植模式对水稻籽粒离子组的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2016, **24**(05): 600–607 [SHA Zhimin, YUAN Jing, ZHAO Zheng, et al. Ionome of rice response to rice cultivation patterns [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2016, **24**(05): 600–607]
- [7] MAILLARD A, ETIENNE P, DIQUELOU S, et al. Nutrient deficiencies modify the ionic composition of plant tissues; a focus on cross-talk between Molybdenum and other nutrients in *Brassica napus* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, **67**(19): 5631–5641.
- [8] 曹继容, 钟广炎, 王其兵, 等. 植物离子组学及其研究方法与应用进展[J]. *植物学报*, 2014, **49**(04): 504–513 [CAO Jirong, ZHONG Guangyan, WANG Qibing, et al. Progress in methodology and application of plant ionomics [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2014, **49**(04): 504–513]
- [9] ANGER N, FOGLIANI B, SCUTT C P, et al. Dioecy in *Amborella trichopoda* evidence for genetically based sex determination and its consequences for inferences of the breeding system in early angiosperms [J]. *Annals of Botany*, 2017, **119**(4): 591–597.
- [10] RENNER S S. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database [J]. *American Journal of Botany*, 2014, **101**(10): 1588–1596.
- [11] LEI Y B, CHEN K, JIANG H, et al. Contrasting responses in the growth and energy utilization properties of sympatric *Populus* and *Salix* to different altitudes: implications for sexual dimorphism in *Salicaceae* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, **159**(1): 30–41.
- [12] LI Y, DUAN B L, CHEN J, et al. Males exhibit competitive advantages over females of *populus deltoides* under salinity stress [J]. *Tree Physiology*, 2016, **36**(12): 1573–1584.
- [13] SHIBATA A, KUDO G. Size-dependent sex allocation and reproductive investment in a gynodioecious shrub [J]. *Aob Plants*, 2017, **9**(1): plw089.
- [14] ZHANG S, FENG L H, JIANG H, et al. Biochemical and proteomic analyses reveal that *populus cathayana* males and females have different metabolic activities under chilling stress [J]. *Journal of Proteome Research*, 2012, **11**(12): 5815–5826.
- [15] WU N, LI Z, LIU H G, et al. Influence of arbuscular mycorrhiza on photosynthesis and water status of *Populus cathayana* Rehder males and females under salt stress [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, **37**(9).
- [16] YANG F, WANG Y, MIAO L F. Comparative physiological and proteomic responses to drought stress in two poplar species originating from different altitudes [J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, **139**(4): 388–400.
- [17] Yin C Y, Pang X Y, Chen K. The effects of water, nutrient availability and their interaction on the growth, morphology and physiology of two poplar species [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **67**(1): 196–203.
- [18] YANG F, XIAO X W, ZHANG S, et al. Salt stress responses in *Populus cathayana* Rehder [J]. *Plant Science*, 2009, **176**(5): 669–677.
- [19] ZHANG S, FENG L H, JIANG H, et al. Biochemical and proteomic analyses reveal that *populus cathayana* males and females have different metabolic activities under chilling stress [J]. *Journal of Proteome Research*, 2012, **11**(12): 5815–5826.
- [20] 樊卫国, 王立新. 不同供磷水平对组荷尔脐橙幼树生长及叶片营养元素含量的影响[J]. *中国农业科学*, 2012, **45**(04): 714–725 [FAN Weiguo, WANG Lixin. Effect of different phosphorus levels on growth and leaf element contents of young newhell navel orange trees [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, **45**(04): 714–725]
- [21] 杨鹏, 胥晓. 青杨雌雄幼苗对主要矿质元素的吸收与分配差异[J]. *植物研究*, 2011, **31**(02): 188–192 [YANG Peng, XU Xiao. Different absorption and distribution of main mineral elements between male and female *populus cathayana* seedlings [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2011, **31**(02): 188–192]
- [22] VILAS J S, CAMPOY J G, RETUERTO R. Sex and heavy metals: Study of sexual dimorphism in response to soil pollution [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, **126**: 68–75.
- [23] 周卫, 汪洪. 植物钙吸收、转运及代谢的生理和分子机制[J]. *植物学通报*, 2007, **24**(06): 762–778 [ZHOU Wei, WANG Hong. The physiological and Molecular mechanisms of calcium uptake, transport, and metabolism in plants [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2007, **24**(06): 762–778]
- [24] 唐忠厚, 张爱君, 陈晓光, 等. 低钾胁迫对甘薯块根淀粉理化特性的影响及其基因型差异[J]. *中国农业科学*, 2017, **50**(03): 513–525 [Tang Zhonghou, Zhang Aijun, Chen Xiaoguang, et al. Starch physico-chemical properties and their

- difference in three sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) genotypes under low potassium stress [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, **50**(03): 513–525]
- [25] 孔灵君, 徐坤, 何平, 等. 氮硫互作对大葱氮、磷、钾、硫吸收分配特性的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, **20**(01): 172–178 [KONG Lingjun, XU Kun, HE Ping, et al. Influence of interaction between nitrogen and sulfur on N, P, K and S absorption and distribution of Chinese spring onion[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2014, **20**(01): 172–178]
- [26] 吴宇, 高蕾, 曹民杰, 等. 植物硫营养代谢、调控与生物学功能[J]. *植物学通报*, 2007, **24**(6): 735–761 [WU Yu, GAO Lei, Heping, et al. Plant sulfur metabolism, regulation, and biological functions [J]. *Chinese Bulletin of Botany* 2007, **24**(6): 735–761]
- [27] 汪洪, 汪立刚, 周卫, 等. 干旱条件下土壤中锌的有效性及其与植物水分利用的关系[J]. *植物营养与肥料学报*, 2007, **13**(6): 1178–1184 [WANG Hong, WANG Ligang, ZHOU Wei, et al. Soil zinc availability under water stress condition and its relationship with plant water utilization: A review [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2007, **13**(6): 1178–1184]
- [28] 王小玲, 高柱, 黄益宗, 等. 铜胁迫对3种草本植物生长和重金属积累的影响[J]. *生态毒理学报*, 2014, **9**(4): 699–706 [WANG Xiaoling, GAO Zhu, HUANG Yizong, et al. Effects of copper stress on three kinds of herbaceous plants growth and heavy metal accumulation [J], *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2014, **9**(4): 699–706]
- [29] JIANG S L, WU J G, FENG Y, et al. Correlation analysis of mineral element contents and quality traits in milled rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2007, **55**(23): 9608–9613.
- [30] TEJADAJ M, GALVAN A, FERNANDEZ E, et al. Homeostasis of the micronutrients Ni, Mo and Cl with specific biochemical functions [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, **12**(3): 358–363.
- [31] 田歌, 王芬, 彭玲, 等. 不同供钾水平对平邑甜茶幼苗生长及 $\text{NO}_3^-$ 吸收利用特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, **28**(7): 1–10 [TIAN Ge, WANG Feng, PENG Ling, et al. Effects of different potassium levels on growth and  $\text{NO}_3^-$  uptake and utilization of *Malus hupehensis* Rehd seedlings [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(7): 1–10]
- [32] LAHNER B, GONG J, MAHMOUDIAN M, et al. Genomic scale profiling of nutrient and trace elements in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature Biotechnology*, 2003, **21**(10): 1215–1221.

## Ionic Study on *Populus Cathayana* Males and Females Responding to Phosphorus Deficiency

TANG Duoteng<sup>1, 2</sup>, ZHOU Rong<sup>1, 2</sup>, ZHANG Sheng<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** To explore the sex-specific responses to nutrient deficiency between *Populus cathayana* males and females, an ionic method was used to investigate the element changes in leaves and roots under a 60-days phosphorus deficiency. Ten elements (Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, Na, P and Zn) were determined by inductively coupled plasma emission spectrometry (ICP-OES), and analyzed using multivariate analysis and principal component analysis (PCA). P-deficiency significantly decreased the contents of P and Cu in the leaves in *P. cathayana* males, while increased the contents of Ca, Zn and Cu in females. P content decreased significantly in the roots in both sexes. P deficiency led to a significant decrease of Ca content in male roots, and an increase of S content in female roots. Compared to male plants, female plants had a higher K, Zn content in the roots under both control and P-deficient conditions. The PCA results showed that the first two principal components could explain 50.6% and 15.6% of the total variables, respectively. The results of elemental correlation analysis showed that the competition among the same valence elements in poplars was significant, but the competition among the main elements was not significant. These results suggest that P deficiency results in a significant influence on poplar ionome, and cause greater negative effects on females than on males.

**Key words:** Phosphorus deficiency; Dioecious; Ionome; *Populus cathayana*