植物营养与肥料学报 2015,21(4): 898 -910 doi: 10.11674/zwyf.2015.0408
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer http: //www.plantnutrifert.org

缺磷对不同耐低磷玉米基因型酸性磷酸酶活性的影响

张丽梅, 郭再华, 张 琳, 贺立源
(华中农业大学资源环境学院,湖北武汉 430070)

摘要:【目的】酸性磷酸酶活性与土壤及植株体内有机磷的分解和再利用有着密切的关系。本研究以不同耐低磷玉米自交系为材料,研究低磷胁迫下玉米叶片、根组织内以及根系分泌酸性磷酸酶活性的变化及基因型差异,探讨酸性磷酸酶与玉米耐低磷之间的关系,以期更深入地了解玉米耐低磷的生理机制。**【方法】**以 5 个典型耐低磷自交系 99180T、99239T、99186T、99327T、99184T 和 2 个磷敏感自交系 99152S、99270S 为试验材料,采用营养液培养方法,设正常磷和低磷两种处理,分别于缺磷处理 3、8 和 12 d 时调查取样,测定地上部干重、根干重、叶片中无机磷(Pi)含量、根和地上部磷累积量、根系分泌 APase 活性以及叶片中 APase 活性,并于缺磷处理 12 d 测定根系内 APase 活性。**【结果】**1) 缺磷使玉米地上部干重下降,根干重、根冠比增加,随着缺磷处理(3 d→8 d→12 d)时间的延长,根干重、根冠比增加幅度增大,且耐低磷自交系根干重增加幅度普遍大于敏感自交系。2)低磷条件下,玉米自交系磷吸收、利用效率存在基因型差异,耐低磷自交系 99239T、99180T 和 99327T 磷吸收效率较高,99186T 和 99184T 磷利用效率高,敏感自交系 99152S、99270S 磷吸收和利用效率均较低。3)低磷处理使玉米自交系叶片无机磷(Pi)含量显著下降,耐低磷自交系 99184T、99327T 和 99239T 下降幅度较小,相对叶片无机磷含量较高。4)缺磷诱导玉米根系分泌的 APase 活性升高。耐低磷自交系 99184T 和 99186T 根系分泌 APase 活性升高幅度较大,其余 3 个耐低磷自交系未表现出明显优势。缺磷处理 3 d、8 d,玉米根系分泌 APase 活性与磷累积量显著正相关,而 12 d 时相关性不显著;根系分泌 APase 活性与磷利用效率在缺磷处理 12d 时达显著正相关。说明玉米根系分泌 APase 活性与磷吸收、利用效率相关关系不稳定。5)缺磷处理 12 d,各玉米自交系根组织内 APase 活性与根系分泌 APase 活性变化情况较一致,两者相关系数 $r = 0.755$ ($P < 0.05$)。6)缺磷条件下各玉米自交系叶片组织内 APase 活性均有升高趋势,并表现出明显的基因型差异。缺磷处理 8 d,耐低磷自交系 99184T 和 99239T 叶片组织内 APase 活性升高幅度最大,其次是 99327T 和 99186T,99180T、99270S 和 99152S 升高幅度较小;缺磷处理 12 d, 各玉米自交系叶片 APase 活性仍继续增加,99239T、99184T、99327T 和 99186T 的相对 APase 活性均较高,99270S 和 99152S 的相对 APase 活性较低。相关性分析表明,缺磷条件下玉米自交系叶片中相对 APase 活性与叶片中相对无机磷(Pi)含量显著正相关,与磷吸收、利用效率不显著相关。**【结论】**低磷诱导玉米叶片、根组织和根系分泌 APase 活性升高,根组织和根系分泌 APase 活性的大小与玉米耐低磷能力不完全相关,叶片 APase 活性与玉米耐低磷能力有较好的一致性。

关键词: 玉米; 缺磷; 酸性磷酸酶; 基因型
中图分类号: S346^{+}.2; S513 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2015)04-0898-13

Effects of phosphate deficiency on acid phosphatase activities of different maize genotypes tolerant to low-p stress

ZHANG Li-mei, GUO Zai-hua, ZHANG Lin, HE Li-yuan
(*College of Resources and Environment*, *Huazhong Agricultural University*, *Wuhan 430070*, *China*)

Abstract:【Objectives】Acid phosphatases affects P acquisition and use efficiency of crops. In this study, seven maize inbred lines (five low-P tolerant and two low-P sensitive maize genotypes) were used to study their differences in acid phosphatase(APase)activities in maize leaves, root tissue and root exudation under low P stress, and to discuss relationship between the APase activities and P efficiency. These results may explain the

收稿日期: 2014-04-08 **接受日期:** 2015-01-28 **网络出版日期:** 2015-05-20
基金项目: 国家自然科学基金项目(40701076);湖北省自然科学基金项目(2014CFB946)资助。
作者简介: 张丽梅(1970—), 女, 浙江兰溪人, 高级工程师,从事植物逆境生理生态研究。Tel: 027-87280522,E-mail:lmzhang@mail.hzau.edu.cn

physiological mechanism of low phosphorus tolerance in maize.【**Methods**】A hydroponic experiment were designed in two P levels and used five low-P tolerant (99180T, 99239T, 99186T, 99327T and 99184T) and two low-P sensitive (99152S and 99270S) maize genotypes as materials. We determined the shoot dry weight, root dry weight, P accumulation in root and shoot, inorganic P content in leaves, APase in leaves and root exudation under the phosphorus deficiency treatments after 3 d, 8 d and 12 d, and APase in root was analyzed under the phosphorus deficiency treatments after 12d.【**Results**】1) The shoot dry weight was decreased, the root dry weight and root-shoot ratio of maize are significantly increased in the low-P tolerant maize genotypes with elongated treated time from 3 d to 8 d and 12 d in the low-P stress treatment. 2) There are significant differences in P uptakes and utilization efficiencies among different maize genotypes. Three low-P tolerant inbreds of 99239T, 99180T and 99327T have high uptake efficiency and 99186T and 99184T have high P-utilization efficiency, while both the P-sensitive inbreds 99152S and 99270S have low P-uptake and utilization efficiency. 3) The inorganic phosphorus (Pi) contents in leaves of maize are decreased significantly under the low-P stress, but the decreases in the low-P tolerant inbreds 99184T, 99327T and 99239T are less than in 99186T and 99184T under the low P, and the relative Pi contents in the leaves of the former three ones are higher than the latter two. 4) The APase activities in root exudation are increased in the low P level, and the activities in root exudation of the low-P tolerant inbreds, 99184T and 99186T, are higher than in other inbreds. The activities of root secreted APase are positively correlated with the P uptake efficiencies at the 3 and 8 d of low-P stress, and positively correlated with the P utilization efficiencies at the 12 d of low-P stress. These results indicate there are no significant correlations between the APase activities of root secreted and the P uptake and utilization efficiencies. 5) On the 12th day under low-P stress, changes of the root APase activities are consistent with root exudates in all the maize inbreds with the correlation coefficient $r = 0.755$ ($P < 0.05$). 6) Compared with the normal P treatment, the APase activities in leaves are significantly increased under the low-P treatment, and there are significant differences among seven maize inbreds. The increases of the APase activities in leaves are in order of 99184T and 99239T > 99327T and 99186T > 99180T, 99270S and 99152S after 8 d under the low-P stress. The APase activities in leaves of all maize inbreds are gradually increased after 12 d under the low-P stress, and the APase activities of 99239T, 99184T, 99327T and 99186T are higher than those of 99270S and 99152S. The APase activities in leaves of maize show no significant correlation with the P uptake and utilization efficiency. There is a significant positive correlation between the APase activity and the relative Pi content in leaves of maize under the P deficient condition.【**Conclusions**】The APase activities in leaves, roots and root exudation of all the tested inbreds are increased in response to the P deficiency. The low-P tolerance are significantly correlated with the APase activities in leaves of maize, but not those in the roots in the low P condition.

Key words: maize; phosphate deficiency; acid phosphatase; genotype

我国土壤中全磷含量很高,但仍有 74% 的耕地缺磷[1],土壤中绝大部分磷素以难溶性磷酸盐和有机磷形式存在,难以被植物吸收利用,低磷成为限制作物生长和产量的主要因子[2]。土壤中有机磷含量占全磷的 20%～80%[3],能否利用土壤有机磷对植物的磷营养有重要意义。

酸性磷酸酶是一种重要的水解酶,它不仅在植物碳水化合物的转化及蛋白质的合成中起着重要作用,还与土壤及植株体内有机磷的分解和再利用有着密切的关系[4-5]。缺磷条件下转入酸性磷酸酶基因的白三叶草及紫花苜蓿利用有机磷的能力均提高[6-7]。低磷条件下油菜植株体内各部位的 APase 活性大幅度提高,且衰老器官的酶活性高于新生器官[8]。缺磷条件下耐低磷基因型根系及根表面 APase 活性均增加,且增加的速度快、量大,敏感基因型仅根表面的 APase 活性增加,且增加的量小[9]。低磷胁迫能引起水稻根系酸性磷酸酶的升高,低磷敏感品种升高的幅度更大[10]。关于酸性磷酸酶活性与磷吸收、利用效率的关系报道也不一。Mclachlan 等[11]提出小麦根系分泌的酸性磷酸酶活

性与吸磷量呈显著负相关。Zhang 等[12]发现缺磷胁迫下油菜磷营养和磷吸收效率与根系分泌的酸性磷酸酶活性不直接相关,而叶片酸性磷酸酶活性与磷利用效率呈显著正相关。有关酸性磷酸酶与作物耐低磷关系一直是土壤学和植物营养学界关注的研究课题之一,但目前仍很难确定酸性磷酸酶活性高低与植物对缺磷胁迫的调控有无明确的相关关系。

玉米是我国主要的粮食作物、饲料作物和工业原料。土壤缺磷已成为玉米营养限制的重要因素之一。前期研究表明,不同基因型玉米存在显著的磷效率差异[13]。为评估缺磷条件下酸性磷酸酶对玉米磷效率的贡献,本文研究了低磷胁迫下玉米植株磷累积量、叶片无机磷含量、叶片和根组织内酸性磷酸酶的变化,玉米根系分泌酸性磷酸酶活性的动态变化及基因型差异,进一步探讨玉米酸性磷酸酶与耐低磷之间的关系,以期更为深入地了解玉米耐低磷的内在机制。

1 材料与方法

1.1 供试材料

前期对国内外不同遗传背景的300份玉米自交系进行多次土培筛选,以筛选出的5个典型耐低磷自交系99180T、99239T、99186T、99327T、99184T和2个磷敏感自交系99152S、99270S为供试材料。

1.2 试验设计

设高磷(0.2 mmol/L)和低磷(1 μmol/L)2种处理,重复3次。采用营养液培养,营养液配方参照Magnavaca的玉米营养液配方(Urrea-Gomez 等,1996)。种子经0.1% $HgCl_2$ 表面灭菌15 min,冲洗后再催芽12 h左右,然后播于经过硫酸钙处理的细砂中,幼苗长到二叶一心时,将生长整齐一致的幼苗切去胚乳,移入1/2玉米营养液,3 d后改用全营养液,在全营养液中生长3 d,进行磷处理。为保证各品种始终处于相同的生长环境中,培养用容积为20 L塑料盆,所有自交系在同一盆中进行混合培养,每个自交系每盆种8株。为了保证培养过程中营养液浓度变化不大,及时更换营养液,前两次每3 d换一次营养液,以后每2 d换一次营养液。培养期间每天通气15 min,并调节pH在5.5～6.0之间。自然光照。

1.3 样品采集与测定

分别于缺磷处理3 d、8 d和12 d调查取样,测定地上部干重、根干重、叶片中无机磷(Pi)含量、根和地上部全磷含量、根系分泌APase活性以及叶片中APase活性,并于缺磷处理12 d测定根系内APase活性。

叶片中无机磷(Pi)测定参照潘晓华等[14]的方法。取玉米第三片叶0.5 g,加入5 mL(1 mL 10% TCA +4 mL蒸馏水)提取液,用酸洗石英砂碾磨,4层纱布过滤,3500 × g 离心10 min,吸取0.1 mL上清液于试管中,再加入0.4 mL蒸馏水,1.5 mL磷试剂(6 mol/L硫酸:蒸馏水:2.5%钼酸铵水溶液:1%抗坏血酸 = 1:4:2:2配制)。45℃温浴30 min,于660 nm处比色。

根和地上部全磷测定,采用硫酸-高氯酸消化,钼锑抗比色法测定。

根系分泌APase活性的测定[9]:取生长一致的玉米幼苗2株(第1次取样)或1株(第2、3次取样),将其根系放入盛有50 mL(第1次)或100 mL(第2、3次)由0.1 mol/L醋酸-醋酸钠缓冲溶液(pH = 5.8)为溶剂的0.1 g/L对硝基苯磷酸二钠酶反应液中,反应瓶外裹有黑塑料袋,在黑暗条件下,25℃处理60 min后,取出幼苗并向反应液中加入1 mL 1 mol/L NaOH溶液终止酶促反应,于405 nm下比色测定酶活性。酶活性以单位时间内单位重量的根水解对硝基苯磷酸二钠生成的对硝基苯酚的量来表示[μmol/(g·h), FW]。

叶片中APase活性的测定参考林启美等[15]的方法,鲜叶用蒸馏水洗净吸干后,用直径0.6 cm的打孔器取6个叶饼立即放入含5 mL(pH为5.8)50 mmol/L的醋酸-醋酸钠缓冲溶液和5 mL 5 mmol/L的P-NPP(对硝基苯磷酸二钠)中。30℃下恒温培养箱中保持30 min,加入1 mL 1 mol/L NaOH溶液终止反应,405 nm下比色。同时做空白对照,即在加入叶片前加入1 mL 1 mol/L NaOH溶液。

根组织中APase活性的测定采用匀浆法[9],取部分鲜根洗净吸干称重后,充分剪碎,混匀,加入2 mL pH 5.8的50 mmol/L醋酸-醋酸钠缓冲液在研钵中研磨成浆,再加入3 mL醋酸-醋酸钠缓冲液将其物质全都洗入离心管中,在0℃,转速为9000 r/min的条件下,离心30 min,取200 μL上清液于培养皿中加入5 mL 5 mmol/L对硝基苯磷酸二钠置于30℃恒温培养箱中,保持30 min,取出后加1 mL 1 mol/L NaOH溶液终止反应,于405 nm下比色,测定APase活性,同时做空白试验。酶活性以单位时间内单位质量的根生成的对硝基苯酚(PNP)的量来

表示[μmol/(g·min), FW]。

1.4 数据处理

为了消除不同基因型间固有的个体差异,各玉米自交系之间的比较采用相对值。数据统计采用 Excel 和 SPSS 14.0 软件。

2 结果与分析

2.1 缺磷对玉米幼苗生长的影响

苗情调查发现,缺磷处理 3 d,各自交系均未出现缺磷症状,与对照相比,植株生长较正常;缺磷处理 8 d,敏感自交系 99152S 和 99270S 出现叶片发紫的缺磷症状;缺磷处理 12 d,两个敏感自交系缺磷症状加重,植株生长矮小,耐低磷自交系未出现叶片发紫的缺磷症状或缺磷症状很轻(99327T),但与对照相比,植株生长也稍缓慢。与正常磷处理相比,缺磷处理促进玉米根系生长,使根系变细变长。

由表 1 可知,缺磷处理 3 d,各玉米自交系地上部、根及根冠比受影响均不明显,从相对比值看,也不存在基因型差异。随着缺磷处理时间延长,各自交系相对地上部干重逐渐减小,而相对根干重呈增加趋势,尤其在缺磷处理 12 d 后,各自交系地上部干重低于正常磷处理,但根干重均明显高于正常磷处理,说明玉米根系最先感受到缺磷胁迫,并有较强的自我调节能力,把地上部较多的光合产物分配到根系中去,以保证根系生长,增大根系体积,吸收更多的磷来满足植株生长需要。多重比较发现,耐低磷自交系 99186T、99184T、99327T 根干重增加幅度较大,而敏感自交系 99152S 增加幅度较小。

从根冠比看,正常磷处理时,随着玉米植株的生长,根冠比减小;低磷处理时,随着胁迫时间的延长,根冠比呈增大趋势,低磷处理 12 d 各自交系根冠比大于低磷处理 8 d 时的根冠比。缺磷使各自交系根冠比增加,但不同自交系增加幅度不同,缺磷处理 8 d,相对根冠比以 99270S、99186T 较大,99152S 最小,其他四个自交系介于它们之间且差异不显著;缺磷处理 12 d 时, 相对根冠比以 99184T、99186T 最大,99327T 最小。可见,缺磷时不同耐低磷玉米自交系在根冠比上的表现与耐低磷能力没有明显相关。这与张可炜等[16]、刘渊等[17]的研究结果相似,缺磷处理时根冠比增大可能是作物适应低磷逆境的一种主动适应机制,但不能作为磷效率的评价标准。有些耐低磷自交系,如 99327T 在缺磷时虽然根干重有所增加,但由于地上部受影响较小,生物量较大,表现为根冠比增加幅度小;低磷敏感自交系 99152S 缺磷时根干重增加最少,但由于地上部受影响更大,因此根冠比较大。

2.2 缺磷对玉米磷吸收和利用效率的影响

植株 P 累积量与供磷水平密切相关,缺磷处理时玉米植株 P 累积量明显低于正常磷处理时植株 P 累积量,随着缺磷时间的延长,相对 P 累积量下降,说明植株 P 累积量受缺磷影响程度增加(见表 2)。从相对值看,低磷处理 8 d,99239T、99180T 和 99184T 植株相对磷累积量较高;低磷处理 12 d,99239T、99180T 和 99327T 植株相对磷累积量较高。说明低磷条件下,这几个耐低磷自交系磷吸收效率仍较高。敏感自交系 99152S、99270S 和耐低磷自交系 99186T 受低磷胁迫时植株相对磷累积量始终较低,表明磷吸收效率低。

磷利用效率是指单位磷产生的干物重的多少。表 2 结果表明,在缺磷逆境中不同基因型玉米在磷利用效率上都有一定的适应能力,随着缺磷时间的延长,各玉米自交系的磷利用效率均不同程度地持续升高。从相对磷利用率比较,缺磷时 99186T 相对磷利用率最高,表明缺磷时这个自交系磷利用效率最高,99184T 次之。

2.3 缺磷对玉米叶片无机磷(Pi)含量的影响

由表 3 可看出,正常磷处理时,随着玉米幼苗的生长,叶片无机磷(Pi)含量呈上升趋势,缺磷处理使各自交系叶片无机磷(Pi)含量快速下降。随着低磷处理时间的延长,从 3～8 d,叶片中无机磷含量持续下降,低磷处理 12 d 与 8 d 相比,又有所升高。不同玉米自交系叶片无机磷(Pi)含量有差异,且受缺磷影响的程度也不同。正常磷处理时,叶片中无机磷含量基本上以 99180T、99270S 和 99186T 较高,99184T 和 99152S 较低。低磷处理 8 d、12 d,从相对值看,耐低磷自交系 99184T、99327T 和 99239T 相对无机磷含量始终较高,耐低磷自交系 99186T 和敏感自交系 99270S 相对无机磷含量较低。不管在正常磷还是低磷条件下,耐低磷自交系 99184T 叶片无机磷含量均较低,但受低磷影响较小,相对无机磷含量较高。

表1 缺磷条件下不同玉米自交系根、冠干重及根冠比

Table 1 The dry weights of root and shoot and their ratios in different maize inbreds under P – stress

磷处理 P treatment	自交系 Inbred	3 d			8 d			12 d		
		根 Root (g/plant)	地上部 Shoot (g/plant)	根冠比 Root/shoot	根 Root (g/plant)	地上部 Shoot (g/plant)	根冠比 Root/shoot	根 Root (g/plant)	地上部 Shoot (g/plant)	根冠比 Root/shoot
+P	99180T	0.19 ± 0.00 a	0.54 ± 0.03 ab	0.36 ± 0.02 a	0.20 ± 0.01 a	0.69 ± 0.05 bc	0.29 ± 0.01 a	0.20 ± 0.01 a	0.91 ± 0.04 a	0.22 ± 0.01 a
	99239T	0.11 ± 0.01 d	0.41 ± 0.01 cd	0.267 ± 0.01 bcd	0.14 ± 0.02 bc	0.64 ± 0.06 cd	0.22 ± 0.02 c	0.17 ± 0.02 ab	1.00 ± 0.07 a	0.17 ± 0.01 bc
	99186T	0.09 ± 0.01 de	0.38 ± 0.03 de	0.227 ± 0.00 d	0.11 ± 0.01 cd	0.58 ± 0.02 cd	0.18 ± 0.01 d	0.10 ± 0.01 cd	0.69 ± 0.05 bc	0.14 ± 0.00 d
	99327T	0.13 ± 0.01 c	0.48 ± 0.04 bc	0.28 ± 0.01 b	0.15 ± 0.02 b	0.69 ± 0.08 bc	0.22 ± 0.01 bc	0.16 ± 0.01 ab	0.86 ± 0.09 ab	0.19 ± 0.01 b
	99184T	0.16 ± 0.01 b	0.58 ± 0.02 a	0.27 ± 0.01 bc	0.23 ± 0.01 a	0.97 ± 0.09 a	0.23 ± 0.01 bc	0.16 ± 0.03 ab	0.98 ± 0.06 a	0.16 ± 0.01 cd
	99152S	0.07 ± 0.01 e	0.32 ± 0.03 e	0.23 ± 0.01 cd	0.08 ± 0.01 d	0.47 ± 0.04 d	0.17 ± 0.01 d	0.08 ± 0.00 d	0.53 ± 0.03 c	0.15 ± 0.01 cd
	99270S	0.09 ± 0.01 de	0.32 ± 0.03 e	0.29 ± 0.00 b	0.14 ± 0.00 bc	0.78 ± 0.02 b	0.18 ± 0.01 d	0.14 ± 0.01 bc	0.80 ± 0.04 ab	0.18 ± 0.01 bc
–P	99180T	0.21 ± 0.01 a	0.51 ± 0.02 a	0.41 ± 0.01 a	0.21 ± 0.01 ab	0.59 ± 0.03 bcd	0.36 ± 0.01 a	0.29 ± 0.01 a	0.70 ± 0.02 ab	0.42 ± 0.00 a
	99239T	0.12 ± 0.01 cd	0.49 ± 0.01 a	0.25 ± 0.02 cd	0.17 ± 0.01 bc	0.62 ± 0.03 bc	0.27 ± 0.00 b	0.22 ± 0.02 abc	0.79 ± 0.04 a	0.28 ± 0.01 bc
	99186T	0.09 ± 0.00 de	0.34 ± 0.04 b	0.26 ± 0.03 bcd	0.12 ± 0.01 c	0.50 ± 0.02 cd	0.25 ± 0.02 b	0.16 ± 0.04 ± cd	0.55 ± 0.04 c	0.28 ± 0.01 bc
	99327T	0.14 ± 0.01 bc	0.45 ± 0.04 a	0.31 ± 0.01 b	0.17 ± 0.01 bc	0.70 ± 0.04 b	0.25 ± 0.00 b	0.24 ± 0.02 ab	0.80 ± 0.05 a	0.29 ± 0.02 bc
	99184T	0.17 ± 0.01 ab	0.54 ± 0.01 a	0.32 ± 0.01 b	0.23 ± 0.04 a	0.92 ± 0.05 a	0.25 ± 0.01 b	0.23 ± 0.04 abc	0.73 ± 0.05 a	0.32 ± 0.01 b
	99152S	0.07 ± 0.01 e	0.31 ± 0.03 b	0.24 ± 0.02 d	0.06 ± 0.01 d	0.37 ± 0.02 e	0.16 ± 0.03 c	0.09 ± 0.01 d	0.33 ± 0.02 d	0.26 ± 0.01 c
	99270S	0.11 ± 0.03 cde	0.35 ± 0.03 b	0.30 ± 0.02 bc	0.17 ± 0.02 bc	0.63 ± 0.05 bc	0.27 ± 0.01 b	0.19 ± 0.01 bc	0.58 ± 0.06 bc	0.33 ± 0.02 b
–P/+P	99180T	1.07 ± 0.05 a	0.95 ± 0.03 b	1.12 ± 0.02 a	1.09 ± 0.05 a	0.86 ± 0.05 ab	1.27 ± 0.03 bc	1.45 ± 0.03 ab	0.77 ± 0.02 ab	1.88 ± 0.02 ab
	99239T	1.09 ± 0.10 a	1.18 ± 0.03 a	0.92 ± 0.07 a	1.17 ± 0.05 a	0.97 ± 0.05 ab	1.21 ± 0.01 bcd	1.27 ± 0.12 bc	0.79 ± 0.04 ab	1.59 ± 0.06 cd
	99186T	1.00 ± 0.04 a	0.90 ± 0.11 b	1.15 ± 0.11 a	1.16 ± 0.06 a	0.87 ± 0.03 ab	1.35 ± 0.12 ab	1.57 ± 0.09 a	0.79 ± 0.17 ab	1.97 ± 0.10 a
	99327T	1.05 ± 0.09 a	0.94 ± 0.08 b	1.11 ± 0.04 a	1.13 ± 0.06 a	1.01 ± 0.06 a	1.12 ± 0.01 bcd	1.45 ± 0.14 ab	0.93 ± 0.06 a	1.54 ± 0.08 d
	99184T	1.07 ± 0.06 a	0.92 ± 0.02 b	1.15 ± 0.06 a	1.02 ± 0.05 ab	0.96 ± 0.05 ab	1.05 ± 0.06 cd	1.49 ± 0.24 ab	0.75 ± 0.11 ab	2.02 ± 0.05 a
	99152S	0.95 ± 0.08 a	0.94 ± 0.08 b	1.01 ± 0.08 a	0.75 ± 0.07 b	0.78 ± 0.05 b	0.98 ± 0.15 d	1.13 ± 0.11 c	0.62 ± 0.04 b	1.81 ± 0.10 abc
	99270S	1.14 ± 0.06 a	1.07 ± 0.08 a	1.03 ± 0.08 a	1.24 ± 0.15 a	0.81 ± 0.08 ab	1.53 ± 0.06 a	1.36 ± 0.04 abc	0.72 ± 0.07 ab	1.89 ± 0.11 ab

注(Note)：数值后不同字母表示同一处理不同品种间在0.05水平差异显著 Values followed by different lowercase letters mean data significantly different among cultivars in the same treatment at the 0.05 level.

表 2　不同磷处理对玉米磷累积量和利用效率的影响

Table 2　Effects of P treatments on P uptake and P use efficiency of 7 maize inbreds

磷处理 P treatment	自交系 Inbred	P 累积量 P – accumulation (mg/plant)			P 利用率 P – utilization efficiency (g/mg, P)		
		3 d	8 d	12 d	3 d	8 d	12 d
+ P	99180T	3.59 ± 0.19 a	4.57 ± 0.07 a	6.85 ± 0.19 a	0.21 ± 0.00 b	0.24 ± 0.01 b	0.19 ± 0.01 c
	99239T	2.51 ± 0.08 bc	2.87 ± 0.25 b	6.00 ± 1.04 ab	0.21 ± 0.01 b	0.27 ± 0.01 ab	0.20 ± 0.00 c
	99186T	2.00 ± 0.14 cd	2.93 ± 0.12 b	5.11 ± 0.30 ab	0.24 ± 0.01 ab	0.23 ± 0.01 b	0.16 ± 0.00 d
	99327T	3.08 ± 0.26 ab	3.75 ± 0.61 a	5.35 ± 0.39 ab	0.20 ± 0.00 b	0.22 ± 0.02 b	0.19 ± 0.01 c
	99184T	2.68 ± 0.03 b	3.92 ± 0.06 a	4.44 ± 0.70 b	0.28 ± 0.01 a	0.30 ± 0.02 a	0.26 ± 0.00 a
	99152S	1.60 ± 0.20 d	2.41 ± 0.18 b	2.67 ± 0.23 c	0.24 ± 0.02 ab	0.23 ± 0.01 b	0.23 ± 0.01 b
	99270S	1.83 ± 0.28 d	3.98 ± 0.16 a	5.08 ± 0.18 ab	0.23 ± 0.04 ab	0.23 ± 0.01 b	0.19 ± 0.00 c
– P	99180T	2.70 ± 0.18 a	2.47 ± 0.08 a	2.09 ± 0.04 a	0.27 ± 0.01 b	0.42 ± 0.01 d	0.55 ± 0.02 d
	99239T	2.11 ± 0.17 b	1.66 ± 0.09 c	1.88 ± 0.15 ab	0.29 ± 0.01 b	0.47 ± 0.04 bc	0.54 ± 0.06 d
	99186T	1.63 ± 0.05 bc	0.99 ± 0.04 d	1.11 ± 0.17 c	0.30 ± 0.03 b	0.64 ± 0.01 a	0.74 ± 0.05 b
	99327T	2.07 ± 0.14 b	1.68 ± 0.11 c	1.63 ± 0.07 b	0.31 ± 0.01 b	0.52 ± 0.01 b	0.64 ± 0.03 c
	99184T	2.00 ± 0.14 b	2.00 ± 0.10 b	1.20 ± 0.14 c	0.35 ± 0.01 a	0.71 ± 0.06 a	0.93 ± 0.03 a
	99152S	1.27 ± 0.14 c	1.16 ± 0.08 d	0.70 ± 0.06 d	0.29 ± 0.01 b	0.37 ± 0.02 d	0.59 ± 0.01 cd
	99270S	1.45 ± 0.28 c	1.59 ± 0.16 c	1.26 ± 0.05 c	0.31 ± 0.02 b	050 ± 0.02 bc	0.60 ± 0.03 cd
– P/ + P	99180T	0.75 ± 0.05 a	0.54 ± 0.02 ab	0.30 ± 0.01 a	1.30 ± 0.05 abc	1.76 ± 0.03 d	2.89 ± 0.11 cd
	99239T	0.84 ± 0.07 a	0.58 ± 0.03 a	0.31 ± 0.03 a	1.38 ± 0.07 ab	1.73 ± 0.14 c	2.73 ± 0.32 cd
	99186T	0.81 ± 0.03 a	0.34 ± 0.01 d	0.22 ± 0.02 b	1.23 ± 0.11 bc	2.71 ± 0.05 a	4.76 ± 0.17 a
	99327T	0.67 ± 0.05 a	0.45 ± 0.03 bc	0.30 ± 0.01 a	1.43 ± 0.03 a	2.31 ± 0.04 b	3.32 ± 0.15 bc
	99184T	0.75 ± 0.05 a	0.51 ± 0.03 ab	0.27 ± 0.04 ab	1.27 ± 0.05 abc	2.33 ± 0.10 b	3.63 ± 0.11 b
	99152S	0.79 ± 0.09 a	0.48 ± 0.04 abc	0.26 ± 0.02 ab	1.18 ± 0.03 c	1.61 ± 0.08 cd	2.59 ± 0.04 d
	99270S	0.79 ± 0.15 a	0.40 ± 0.04 cd	0.25 ± 0.01 ab	1.37 ± 0.10 ab	2.17 ± 0.09 c	3.24 ± 0.15 bc

注(Note)：数值后不同字母表示同一处理不同品种间在 0.05 水平差异显著 Values followed by different lowercase letters are significantly different among cultivars in the same treatment at 0.05 level.

2.4　缺磷对玉米根系分泌酸性磷酸酶的影响

从图 1 和表 4 可看出,缺磷处理后各玉米自交系根系分泌 APase 活性均明显高于正常磷处理。随着缺磷处理时间的延长(3 d→8 d→12 d),根系分泌 APase 活性持续增加,且不同自交系 APase 活性增加幅度不同(见表 4)。缺磷处理 3d,99184T 和 99180T 的 APase 活性最高,99327T 其次,99152S 和 99270S 的 APase 活性较低。以相对值比较,99184T、99327T 的 APase 活性升高幅度较大,分别是正常磷处理的 1.67、1.58 倍。缺磷处理 8 d,99180T 的 APase 活性最高,其次是 99184T、99327T 和 99270S,99152S 的 APase 活性最低,其相对 APase 活性也最小。缺磷处理 12 d,99184T、99270S、99327T、99186T 的 APase 活性较高。相对值比较,99184T 的相对 APase 活性最高,缺磷处理是正常磷处理的 3.99 倍;其次是 99186T。有机磷是土壤磷素的重要组成部分[3],而酸性磷酸酶可以促进土壤有机磷的水解,因此根系分泌酸性磷酸酶活性的增加对提高土壤磷的生物有效性具有非常重要的意义。缺磷胁迫后耐低磷自交系 99184T、99186T 根系分泌 APase 活性升高幅度较大,表明这两个自交系在缺磷土壤中可能具有较强的利用有机磷的能力。其余 3 个耐低磷自交系未表现出明显优势。

表3 不同磷处理对玉米叶片无机磷含量的影响

Table 3 Effect of the P deficiency on leaf Pi concentrations of 7 maize inbreds(μg/g, FW)

自交系 Inbred	+P			−P			−P/+P		
	3 d	8 d	12 d	3 d	8 d	12 d	3 d	8 d	12 d
99180T	159.79±2.54 a	166.66±17.70 b	329.92±21.35 a	102.14±4.93 a	37.76±0.86 b	126.41±15.40 a	0.64±0.03 bc	0.23±0.01 b	0.38±0.05 ab
99239T	140.84±4.09 ab	148.91±16.50 b	260.40±2.63 b	70.70±2.51 c	49.86±4.14 a	112.40±9.59 ab	0.50±0.02 d	0.33±0.03 a	0.43±0.04 a
99186T	81.9±4.80 d	187.74±7.00 b	283.30±15.65 ab	47.80±1.06 d	29.33±0.47 b	93.82±1.41 bcd	0.58±0.02 cd	0.16±0.01 c	0.33±0.01 b
99327T	136.51±9.20 bc	191.61±12.17 b	265.13±21.27 b	92.70±3.87 ab	58.63±0.66 a	107.85±8.05 abc	0.68±0.05 b	0.31±0.01 a	0.41±0.04 a
99184T	68.8±7.54 d	93.37±1.24 c	197.68±1.23 c	54.51±2.97 d	29.80±2.07 b	83.46±0.69 cd	0.79±0.02 a	0.32±0.02 a	0.42±0.01 a
99152S	118.70±3.41 c	195.90±6.42 b	201.66±5.47 c	68.90±1.95 c	48.97±4.60 a	71.86±5.61 d	0.58±0.02 cd	0.25±0.02 b	0.36±0.04 ab
99270S	148.58±6.52 ab	254.70±5.15 a	296.51±4.93 ab	85.03±1.13 b	51.42±4.00 a	96.28±3.97 bcd	0.57±0.01 cd	0.20±0.02 bc	0.32±0.02 b

注(Note)：数值后不同字母表示同一处理不同品种间在0.05水平差异显著 Values followed by different lowercase letters mean data significantly different among cultivars in the same treatment at the 0.05 level.

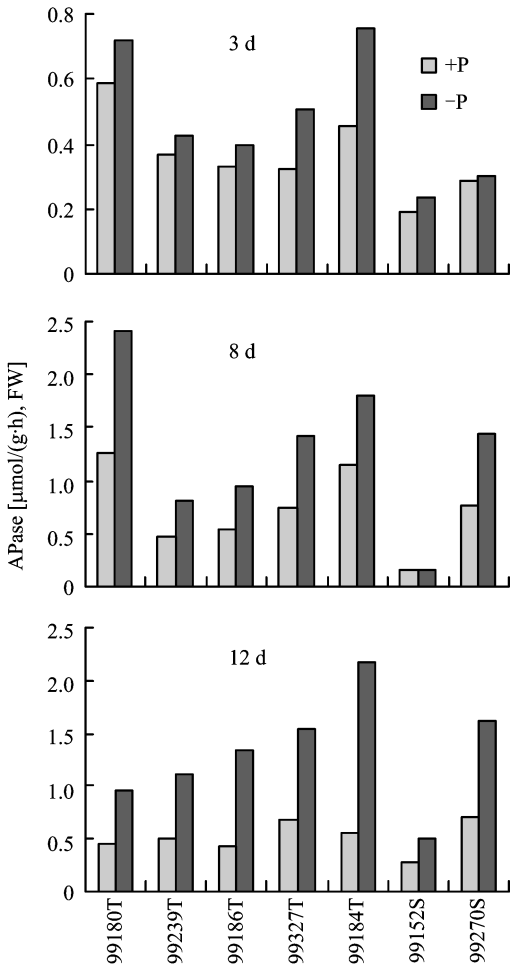

图 1　不同处理时间玉米根系分泌的 APase 活性差异

Fig. 1　Activity differences of APase secreted from root at different treatment days

表 4　根系分泌酸性磷酸酶活性相对值（−P/+P 比值）

Table 4　Relative activity of APase secreted by maize roots

自交系 Inbred	3 d	8 d	12 d
99180T	1.23 ± 0.16 b	1.91 ± 0.01 a	2.11 ± 0.20 c
99239T	1.15 ± 0.09 b	1.72 ± 0.05 a	2.16 ± 0.28 c
99186T	1.20 ± 0.04 b	1.77 ± 0.11 a	3.17 ± 0.12 b
99327T	1.58 ± 0.09 a	1.94 ± 0.12 a	2.22 ± 0.11 c
99184T	1.67 ± 0.02 a	1.59 ± 0.19 a	3.99 ± 0.39 a
99152S	1.22 ± 0.12 b	1.11 ± 0.06 b	1.79 ± 0.20 c
99270S	1.07 ± 0.09 b	1.87 ± 0.11 a	2.26 ± 0.19 c

注(Note)：同列数值后不同字母表示不同品种间在 0.05 水平差异显著 Values followed by different lowercase letters in a column are significantly different among cultivars at 0.05 level.

2.5　缺磷对玉米根组织内酸性磷酸酶活性的影响

缺磷处理 12 d,各玉米自交系根组织内 APase 活性均升高,但不同自交系升高幅度存在差异。敏感自交系 99152S 升高幅度最小,缺磷处理仅为正常磷处理的 1.02 倍;耐低磷自交系 99186T 和 99184T 根组织中 APase 活性升高幅度最大,为正常磷处理的 1.32 倍左右（表 5）。此时各自交系根组织中相对 APase 活性与根系分泌 APase 活性(表 4)相关系数 $r = 0.755^{*}$,在 0.05 水平上显著相关,推测根系分泌 APase 活性与根组织中 APase 活性有关。

表 5　不同玉米自交系缺磷处理 12 d 根组织内酸性磷酸酶活性差异［μmol/(g · min), FW］

Table 5　Genotypic difference of root APase activities under low-P stress for 12 days

自交系 Inbred	+P	−P	−P/+P
99180T	1.07 ± 0.12 ab	1.26 ± 0.08 b	1.18 ± 0.08 ab
99239T	0.78 ± 0.08 b	0.96 ± 0.05 cd	1.22 ± 0.06 ab
99186T	0.91 ± 0.13 b	1.21 ± 0.12 bc	1.32 ± 0.13 a
99327T	1.35 ± 0.08 a	1.65 ± 0.06 a	1.22 ± 0.05 ab
99184T	0.85 ± 0.09 b	1.13 ± 0.07 bcd	1.32 ± 0.09 a
99152S	0.86 ± 0.04 b	0.87 ± 0.07 d	1.02 ± 0.09 b
99270S	0.92 ± 0.11 b	1.13 ± 0.08 bcd	1.23 ± 0.09 ab

注(Note)：同列数值后不同字母表示不同品种间在 0.05 水平差异显著 Values followed by different lowercase letters in a column are significantly different among cultivars at 0.05 level.

2.6　缺磷对玉米叶片酸性磷酸酶活性的影响

与正常磷处理相比,缺磷条件下各玉米自交系叶片 APase 活性均有升高趋势,从相对值看,缺磷处理 3 d 到 12 d,随着缺磷处理时间的延长,酶活性升高幅度增大(表 6)。缺磷处理 3 d, 除 99184T 外,大部分玉米自交系叶片 APase 活性与正常磷条件下的 APase 活性差异不明显。缺磷处理 8 d,各玉米自交系叶片 APase 活性增加,并表现出显著的基因型差异,以相对值比较,耐低磷自交系 99184T 和 99239T 的升高幅度最大,其次是 99327T 和 99186T, 99180T、99270S 和 99152S 的升高幅度较小。缺磷处理 12 d, 各玉米自交系叶片 APase 活性仍继续增加,99239T 相对 APase 活性最高,99184T、99327T 和 99186T 次之,敏感自交系 99270S 和 99152S 的相对 APase 活性均较低。叶片相对 APase 活性的差异,是否表明缺磷条件下不同玉米自交系利用自身有机

表6 磷营养对不同基因型玉米叶片 Apase 活性的影响(A/g, FW)

Table 6 Effect of the P deficiency on Apase in leaves of maize inbreds

自交系 Inbred	3 d			8 d			12 d		
	+P	−P	−P/+P	+P	−P	−P/+P	+P	−P	−P/+P
99180T	0.33 ± 0.01 bc	0.35 ± 0.01 b	1.06 ± 0.16 a	0.32 ± 0.01 bc	0.35 ± 0.01 bc	1.08 ± 0.04 c	0.23 ± 0.03 bcd	0.38 ± 0.01 ab	1.65 ± 0.05 abc
99239T	0.23 ± 0.02 e	0.25 ± 0.02 c	1.05 ± 0.09 a	0.19 ± 0.03 d	0.35 ± 0.05 bc	1.91 ± 0.12 a	0.14 ± 0.00 e	0.27 ± 0.03 c	1.96 ± 0.19 a
99186T	0.29 ± 0.01 cde	0.36 ± 0.01 b	1.06 ± 0.01 a	0.26 ± 0.02 c	0.36 ± 0.06 bc	1.37 ± 0.10 b	0.17 ± 0.01 cde	0.32 ± 0.03 bc	1.89 ± 0.17 ab
99327T	0.43 ± 0.02 a	0.50 ± 0.04 a	1.17 ± 0.10 a	0.40 ± 0.02 a	0.55 ± 0.04 a	1.38 ± 0.09 b	0.24 ± 0.01 b	0.47 ± 0.03 a	1.91 ± 0.13 ab
99184T	0.35 ± 0.01 b	0.46 ± 0.03 a	1.31 ± 0.10 a	0.31 ± 0.02 bc	0.60 ± 0.01 a	1.94 ± 0.04 a	0.24 ± 0.00 bc	0.46 ± 0.03 a	1.93 ± 0.05 ab
99152S	0.25 ± 0.04 de	0.26 ± 0.01 c	1.02 ± 0.11 a	0.25 ± 0.01 c	0.31 ± 0.01 c	1.22 ± 0.03 bc	0.16 ± 0.04 de	0.24 ± 0.03 c	1.47 ± 0.21 bc
99270S	0.32 ± 0.01 bcd	0.31 ± 0.01 bc	1.00 ± 0.01 a	0.36 ± 0.01 ab	0.41 ± 0.05 b	1.16 ± 0.14 bc	0.31 ± 0.02 a	0.42 ± 0.03 a	1.34 ± 0.11 c

注(Note):数值后不同字母表示同一处理不同品种间在0.05水平差异显著 Values followed by different lowercase letters mean data significantly different among cultivars in the same treatment at the 0.05 level.

磷的能力存在明显差异?苗情调查发现,缺磷处理8d,敏感自交系 99152S 和 99270S 已开始出现叶片发紫的缺磷症状,缺磷处理12 d,这两个自交系缺磷症状已较严重,但叶片酶活性升高幅度小于耐低磷自交系,可能表明其利用自身有机磷的能力较差。耐低磷自交系叶片未出现缺磷症状,植株生长虽受缺磷影响,但影响程度相对较小,是否与其通过自身调节,提高叶片 APase 活性,加快磷的重复利用,提高磷的利用效率有关?

2.7　酸性磷酸酶活性与叶片无机磷含量、植株磷吸收和利用效率的关系

从表7结果可知,磷处理3 d、8 d,玉米根系分泌 APase 活性与植株磷累积量显著正相关,12 d 时相关性不显著,以相对值比较,缺磷处理3 d 时根系分泌 APase 活性与植株磷累积量显著负相关,8 d 和12 d 时均未达显著水平。根系分泌 APase 活性与磷利用效率相关性在缺磷处理12 d 时呈显著正相关,相关系数达到 0.7392*。缺磷处理12 d,玉米根组织中 APase 活性与磷累积量相关不显著,与 P 利用率呈显著正相关($r=0.7765^{*}$)。缺磷处理3 d、8 d、12 d,玉米自交系叶片中相对 APase 活性与叶片中相对无机磷(Pi)含量相关系数分别为 0.8980**、0.7138* 和 0.7096*,均呈极显著或显著正相关。不管在正常磷还是缺磷条件下,叶片中 APase 活性与磷累积量、磷利用率均不显著相关。

表7　不同供磷水平下不同组织中酸性磷酸酶活性与植株磷积累量、叶片无机磷含量和磷利用率的相关性

Table 7　Correlation of APase activities from different tissues of maize with plant P uptake, P use efficiency and leaf inorganic P concentration under different P levels

项目 Item	磷处理 P treatment	APase 活性 APase activity						
		根分泌物 Root secretion			根系 Root	叶片 Leaf		
		3 d	8 d	12 d	12 d	3 d	8 d	12 d
P 累积量 P uptake	+P	0.8471**	0.9389**	0.4107	0.2968	0.5483	0.6920	0.1719
	−P	0.8221*	0.8626**	−0.0634	0.3867	0.3679	0.3970	0.1607
	−P/+P	−0.7515*	−0.2838	−0.6973	−0.4011	−0.5622	0.5225	0.1113
P 利用率 P use efficiency	+P	−0.1279	0.3607	−0.1648	−0.2644	−0.1429	−0.3454	0.0311
	−P	0.2490	0.3132	0.7393*	0.0782	0.3606	0.3546	0.4639
	−P/+P	0.1239	0.5188	0.7392*	0.7765*	0.0854	−0.2459	0.3955
叶片无机磷含量 Leaf Pi content	+P	0.1214	−0.3746	0.3215	0.3523	0.0088	0.3230	0.3134
	−P	0.1618	−0.2914	−0.0392	0.4522	0.2012	−0.0482	0.2057
	−P/+P	0.6936	−0.1104	0.1864	0.1462	0.8980**	0.7138*	0.7096*

注(Note):*—$P<0.05$;**—$P<0.01$.

3　讨论

植物根系是活跃的吸收和合成器官,也是植物最先感受并传导养分胁迫信号的部位,植物感受这一逆境信号后就会作出相应的反应,例如改变根系形态和分布、提高根系活力、根系特异性分泌物的形成和分泌以及诱导某些酶及蛋白活性的变化等,以提高植物在缺磷环境中对磷素的吸收和利用[18-20]。本研究结果表明,缺磷胁迫促使玉米根系变长变细,根干重、根冠比增加,随着缺磷处理时间延长,根干重、根冠比增加幅度增大。耐低磷自交系 99180T、99327T、99184T 根系较大,根系适应性较强,缺磷时相对根干重较大。99186T 根系较小,但也表现出良好的根系适应性,缺磷时相对根干重、相对根冠比较大。敏感自交系 99152S 根系小、适应性差,不管在正常磷还是低磷条件下,根干重均明显小于其它自交系;从变化的幅度来看,低磷处理初期根冠比增加幅度较小,后期增加幅度大,说明与其它自交系相比,99152S 缺磷胁迫初期,同化产物向根系的转运能力较差,胁迫后期,缺磷对其地上部的影响远大于对根系的影响导致根冠比增大。敏感自交系 99270S 受缺磷影响时根冠比、根干重增加幅度较大,地上部受低磷影响同样较大,说明缺磷胁迫时其根系生长适应能力较强,可能其它原因导致其耐低

磷能力较差,这还有待进一步研究。

从矿质营养学的角度看,作物磷高效是通过营养吸收利用效率来实现的。对于不同的磷高效基因型来讲,磷效率的两个构成因素哪个更重要,具体原因如何,尚无统一报道。有人认为磷高效基因型兼备高的磷吸收效率和磷利用效率[21];有人认为能更好地利用吸收的磷产生干物质是造成磷效率差异的主要原因[22]。笔者前期通过大量土培试验发现,较强的磷吸收能力是导致玉米自交系磷高效的主要原因[13]。本试验结果表明,耐低磷自交系99239T、99180T和99327T磷吸收效率均较高,99186T和99184T磷利用效率高;两个敏感自交系吸收和利用效率均较低。本次试验采用营养液培养方法,采用可溶性无机磷源,由于培养介质不同,玉米的磷吸收利用效率表现与土培试验不完全一致。如99186T、99184T在低磷条件下根系分泌APase活性升高幅度较大,可能这两个自交系在缺磷土壤中具有较强的利用有机磷的能力,由于营养液培养中无有机磷,因此,这方面优势得不到发挥。

植株根系分泌的酸性磷酸酶活性高低直接关系着介质中有机磷有效性的大小,根系分泌酸性磷酸酶活性升高被认为是植物适应低磷胁迫的一个适应性机制。以往的研究结果也表明在受到低磷胁迫时,花生[23]、甜菜[24]、落叶松[25]等植物根系分泌的酸性磷酸酶活性增加。但对于根系分泌酸性磷酸酶活性的高低与植物对缺磷胁迫的耐性之间是否有明确的相关关系,仍存在争议。孙海国和张福锁[26]提出,苗期小麦完整根系分泌的酸性磷酸酶活性可作为有效筛选磷高效小麦的一个生理指标。而Mclanchlan提出缺磷胁迫下小麦根系分泌酸性磷酸酶活性的高低与小麦磷效率之间没有明确的相关性[27]。Marschner等[28]和George等[29]的研究表明,根系分泌的酸性磷酸酶活性有利于土壤有机磷的利用和吸收,但并不能解释植物的磷营养。本研究结果表明,缺磷促使玉米根系分泌的APase活性升高,随胁迫时间延长,酶活性升高幅度增加。不同自交系APase活性增加幅度不同,但增加幅度的高低与玉米耐低磷能力并不完全相关。低磷胁迫下,耐低磷自交系99184T和99186T根系分泌APase活性升高幅度较大,其余3个耐低磷自交系未表现出明显优势。这也更加说明了玉米耐低磷机制的复杂性,有些自交系通过根系分泌APase来提高耐低磷能力,有些自交系不是。

对于根系分泌APase活性与磷吸收、利用效率的关系,前人也作了一些研究,得到的结论并不相同。如Mclachlan等[11]提出小麦根系分泌的酸性磷酸酶活性与吸磷量呈显著负相关。Zhang等[12]报道缺磷条件下油菜根系分泌的酸性磷酸酶活性与磷吸收效率不直接相关。本研究分析了玉米根系分泌APase活性与磷吸收、利用效率的相关性发现,缺磷处理3 d、8 d,玉米根系分泌APase活性与磷累积量显著正相关,而12 d时相关性不显著。根系分泌APase活性与磷利用效率在缺磷处理12 d时达显著正相关。因此,相关关系并不稳定。究其原因有两方面,一是玉米根系分泌APase活性因胁迫时间、生长时间而异;二是缺磷条件诱导了玉米根系分泌的酸性磷酸酶活性升高,由于介质中没有有机磷源,分泌的APase发挥不了应有的作用,植物不能从介质中吸收有机磷素,因此导致根系分泌的酸性磷酸酶与植株体内磷累积量之间不能维持显著的相关性。

除诱导根系分泌到生长介质中的分泌型APase活性显著增强外,低磷对细胞内的APase活性也有明显的诱导作用。其生理意义可能是增加对体内有机磷化合物的水解,以促进有机磷源的再利用,适应与低磷胁迫有关的生化过程对PO_4^{3-}的需求,提高磷素的利用效率[8]。本研究发现,缺磷处理12 d,玉米自交系根组织内APase活性升高。敏感自交系99152S升高幅度最小,耐低磷自交系99186T和99184T升高幅度较大。此时各自交系根组织内相对APase活性与根系分泌相对APase活性具有一致性,推测根系分泌APase活性与根组织内APase活性可能有关。

低磷诱导玉米自交系叶片APase活性升高,随着缺磷处理时间延长叶片APase活性升高幅度增大。不同自交系反应不同。总体来看,耐低磷自交系叶片APase活性升高幅度较大,尤其是99184T,受缺磷胁迫后APase活性显著升高,表明其对低磷反应快,对体内有机磷的再利用能力较强,其它耐低磷自交系,缺磷处理8 d到12 d时叶片APase活性也明显升高。敏感自交系99270S和99152S,在缺磷处理8 d到12 d时,已出现叶片发紫的缺磷症状,但其叶片酶活性升高幅度明显低于耐低磷自交系,表明其利用自身有机磷的能力较差。叶片APase活性与玉米耐低磷能力有较好的一致性,叶片APase活性与玉米耐低磷指数(植株干重与缺磷症状的加权平均值)相关系数0.8495**,极显著正相关。与磷吸收、利用效率不显著相关,因为水培条件下并不是所有的耐低磷玉米自交系都表现为磷吸收效率高

或磷利用效率高,而是有的耐低磷自交系表现为磷吸收效率高,有的自交系磷利用效率高,所以吸收、利用效率与耐低磷能力也并不显著相关。玉米自交系叶片 APase 活性与磷吸收和利用效率的关系需在土培条件下进一步验证。对于叶片 APase 活性与磷效率之间关系的研究报道也不一致,Yan 等[30]利用 2 个大豆亲本及其重组自交系研究叶片酸性磷酸酶活性与磷吸收和利用效率的关系,结果表明叶片酸性磷酸酶活性与其磷吸收效率和利用效率的相关性均不显著。而梁霞等[31]、丁宏等[32]对不同基因型大豆的研究表明,在低磷胁迫条件下,叶片酸性磷酸酶活性与植株干重、全磷含量及产量呈显著相关,叶片酸性磷酸酶活性可以作为评价磷效率的指标。不同研究者得到的试验结果存在差异,原因可能是由于试验材料的不同,植物生长环境的不同,低磷处理时间的不同造成。

植株体内的酸性磷酸酶具有将有机磷转化为无机磷的能力,因此在缺磷条件下,叶片酸性磷酸酶活性的增高理论上会造成植株体内的无机磷含量的增高。本研究也发现,缺磷条件下玉米自交系叶片中相对 APase 活性与叶片中相对无机磷(Pi)含量显著正相关。但叶片酸性磷酸酶活性的变化与无机磷浓度的变化并不同步,缺磷处理 3 d,叶片无机磷(Pi)含量已明显下降,但大多数自交系叶片 APase 活性升高不明显,随着缺磷处理时间的延长,叶片 APase 活性升高幅度增大。

参 考 文 献:

[1] 张宝贵, 李贵桐. 土壤生物在土壤磷有效化中的作用[J]. 土壤学报, 1998, 35(1): 104-111.
Zhang B G, Li G T. Roles of soil organisms on the enhancement of plant availability of soil phosphorus[J]. Acta Pedologica Sinica, 1998, 35(1): 104-111.

[2] Lynch J P. Roots of the second green revolution[J]. Australian Journal of Botany, 2007, 55: 1-20.

[3] Dalal R C. Soil organic phosphorus[J]. Advances in Agronomy, 1977, 29: 83-117.

[4] Asmar F, Gahoonia T S, Nielsen N E. Barley genotypes differ in activity of soluble extracellular phosphatase and depletion of organic phosphorus in the rhizosphere soil[J]. Plant and Soil, 1995, 172: 117-122.

[5] Helal H M. Varietal differences in root phosphatase activity as related to the utilization of organic phosphates[J]. Plant and Soil, 1990, 123: 161-163.

[6] Ma X F, Wright E, Ge Y X *et al*. Improving phosphorus acquisition of white clover (*Trifolium repens* L.) by transgenic expression of plant-derived phytase and acid phosphatase genes [J]. Plant Science, 2009, 176: 479-488.

[7] Ma X F, Tudor S, Wang Z Y. Transgenic expression of phytase and acid phosphatase genes in alfalfa (*Medicago sativa*) leads to improved phosphate uptake in natural soils [J]. Molecular Breeding, 2012, 30(1): 377-391.

[8] 石磊, 梁宏玲, 徐芳森, 王运华. 甘蓝型油菜幼苗体内磷组分差异与磷高效关系的研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2008, 14(2): 351-356.
Shi L, Liang H L, Xu F S, Wang Y H. Genotypic variation in phosphorus fractions and its relation phosphorus efficiency in seedlings of *Brassica napus* L[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2008, 14(2): 351-356.

[9] Liu Y, Mi G H, Chen F J *et al*. Rhizosphere effect and root growth of two maize (*Zea mays* L.) genotypes with contrasting P efficiency at low P availability[J]. Plant Science, 2004, 167: 217-223.

[10] 李锋, 李木英, 潘晓华, 朱安繁. 不同水稻品种幼苗适应低磷胁迫的根系生理生化特性[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(1): 48-52.
Li F, Li M Y, Pan X H, Zhu A F. Biochemical and physiological characteristics in seedlings roots of different rice cultivars under low-phosphorus stress[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2004, 18(1): 48-52.

[11] Mclachlan K D. Acidphosphatase activity of intact root sandphosphorus nutrition in plants. 2 variations among wheat roots[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1980, 31(3): 441-448.

[12] Zhang H W, Huang Y, Ye X S, Xu F S. Analysis of the contribution of acid phosphatase to P efficiency in *Brassica napus* under low phosphorus stress[J]. Plant and Soil, 2009, 320: 91-102.

[13] Zhang L M, He L Y, Li J S, Xu S Z. Phosphorus nutrient characteristics of different maize (*Zea mays* L.) inbreds for tolerance to low-P stress[J]. Agricultural Sciences in China, 2005, 4(1): 101-105.

[14] 潘晓华,刘水英,李 锋,李木英. 低磷胁迫对不同水稻品种幼苗光合作用的影响[J]. 作物学报,2003,29(5):770-774.
Pan X H, Liu S Y, Li F, Li M Y. Effect of low phosphorus stress on leaf photosynthesis in the seedlings of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars[J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(5): 770-774.

[15] 林启美, 黄德明. 应用酸性磷酸酶进行番茄磷素诊断[J]. 华北农学报, 1991, 6(2): 78-83.
Lin Q M, Huang D M. Evaluation of an acid phosphatase assay for detection of phosphorus deficiency in tomato leaves[J]. Acta Agriculturae Boreali Sinica, 1991, 6(2): 78-83.

[16] 张可炜, 李坤朋, 刘治刚, 张举仁. 磷水平对不同基因型玉米苗期磷吸收利用的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(5): 795-801.
Zhang K W, Li K P, Liu Z G, Zhang J R. Effect of phosphorus level on phosphorus absorption and utilization of different genotype maize seedlings [J]. Plant Nutrition and Fertilizer

Science, 2007, 13(5): 795-801.

[17] 刘渊, 李喜焕, 孙星, 张彩英. 磷胁迫下大豆酸性磷酸酶活性变化及磷效率基因型差异分析[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(4): 521-528.
Liu Y, Li X H, Sun X, Zhang C Y. Variation of acid phosphatase activity and analysis of genotypic difference in P efficiency of Soybean under phosphorus stress[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2012, 13(4): 521-528.

[18] Gaume A, Mächler F, Leòn C D *et al*. Low-P tolerance by maize genotypes: significance of root growth, and organic acids and acid phosphatase root exudation[J]. Plant and Soil, 2001, 228: 253-264.

[19] MacDonald G K, Bennett E M, Potter P A. Ramankutty N. Agronomic phosphorus imbalances across the world's croplands [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2011, 108: 3086-3091.

[20] 李涛, 曹翠玲, 田霄鸿, 胡景江. 低磷胁迫下熊猫豆侧根增多的生理机制研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2013,19(4): 926-933.
Li T, Cao C L, Tian X H, Hu J J. Physiological mechanism of increasing lateral roots of Pha seolus coccineus L. under P deficiency[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2013,19(4): 926-933.

[21] Horst W J, Abdou M, Wiesler F. Genotypic difference in phosphorus efficiency in wheat[J]. Plant and Soil, 1993, 155/156: 293-296

[22] Gardiner D T and Christen N W. Characterization of phosphorus efficiencies of two winter wheat cultivars[J]. Soil Science Society of America Journal, 1990, 54: 1337-1340.

[23] 魏志强, 史衍玺, 孔凡美. 缺磷胁迫对花生磷酸酶活性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2002, 24(3): 44-46.
Wei Z Q, Shi Y X, Kong F M. The effect of phosphorus deficiency stress on acid phosphatase in peanut[J]. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2002, 24(3): 44-46.

[24] 周建朝, 韩晓日, 奚红光. 磷营养水平对不同基因型甜菜根磷酸酶活性的效应[J]. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(2): 233-239.
Zhou J C, Han X R, Xi H G. Effects of phosphorus rate on root phosphatase activities of different sugar beet genotypes[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2006, 12(2): 233-239

[25] 陈永亮,李修岭,周晓燕. 低磷胁迫对落叶松幼苗生长及根系酸性磷酸酶活性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(6): 46-50.
Chen Y L, Li X L, Zhou X Y. Effects of phosphate deficiency on the grow th and acid phosphatase activity of *Larix gmelinii* seedlings[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2006, 28(6): 46-50

[26] 孙海国,张福锁. 缺磷条件下的小麦根系酸性磷酸酶活性研究[J]. 应用生态学报, 2002, 13(3): 379-381.
Sun H G, Zhang F S. Effect of phosphorus deficiency on activity of acid phosphatase exuded by wheat roots[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(3): 379-381.

[27] Mclanchlan K D. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. Ⅰ. Assay conditions and phosphatase activity [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1980, 31: 429-440.

[28] Marschner P, Solaiman Z, Rengel Z. Brassica genotypes differ in growth, phosphorus uptake and rhizosphere properties under P-limiting conditions[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2007, 39: 87-98.

[29] George T S, Gregoryb P J, Hockinga P, Richardsona A E. Variation in root-associated phosphatase activities in wheat contributes to the utilization of organic P substrates in vitro, but does not explain differences in the P-nutrition of plants when grown in soils[J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 64: 239-249.

[30] Yan X, Liao H, Trull M C *et al*. Induction of a major leaf acid phosphatase does not confer adaptation to low P availability in common bean[J]. Plant Physiology, 2001, 125: 1901-1911.

[31] 梁霞,刘爱琴,马祥庆,等. 磷胁迫对不同杉木无性系酸性磷酸酶活性的影响[J]. 植物生态学报, 2005, 29(1): 54-59.
Liang X, Liu A Q, Ma X Q *et al*. The effect of phosphorus deficiency stress on activities of acid phosphatase in different clones of Chinese fir[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2005, 29(1): 54-59.

[32] 丁洪,李生秀. 酸性磷酸酶活性与大豆耐低磷能力的相关研究[J]. 植物营养与肥料学报, 1997, 3(2): 123-128.
Ding H, Li S X. Study on correlation between acid phosphatase activity and low phosphorus tolerance of soybean[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 1997, 3(2): 123-128.