植物营养与肥料学报 2015,21(4): 911 -919
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer
doi: 10.11674/zwyf.2015.0409
http: //www.plantnutrifert.org

田间玉米和蚕豆对低磷胁迫响应的差异比较

张 瑜, 刘海涛, 周亚平, 李春俭*
(中国农业大学资源与环境学院,北京 100193)

摘要:【目的】植物在长期进化过程中形成了一系列适应机制,以应对低磷胁迫。本文提出玉米主要通过根系形态变化适应低磷胁迫的假设,并通过与蚕豆植株在根系形态与生理方面对低磷胁迫反应的比较试验加以验证。**【方法】**在中国农业大学上庄长期定位试验田进行两年田间实验,玉米和蚕豆分别单作,重复 3 次。在玉米抽雄前的拔节至大喇叭口期和蚕豆的初花至盛花期两次取样(两年的两次取样时间间隔 10 ～12 天),比较研究了不供磷和供磷 100 kg/hm^2 下玉米和蚕豆生长和磷素吸收、根系在 0—40 cm 土层中分布、以及根际 pH 值和酸性磷酸酶活性的差异。**【结果】**1)玉米植株的生物量和含磷量远远高于蚕豆;第一次取样时蚕豆的根冠比高于玉米,而且两种植物低磷下的根冠比高于供磷充足处理。两次取样时玉米的总根长大于蚕豆,两种植物的大部分根系分布在 0—20 cm 表层土壤,玉米根系在 0—10 cm 土层的分布更多。2)蚕豆根系的比根长明显大于玉米,但单位根长吸磷量低于玉米,两种植物间的上述差异不受取样时间和供磷水平的影响。3)两次取样时,蚕豆根表的酸性磷酸酶活性均明显高于玉米。玉米根表的酸性磷酸酶活性在两个供磷水平下没有差异。第一次取样时,缺磷蚕豆根表的酸性磷酸酶活性高于供磷充足的蚕豆植株。4)缺磷蚕豆的根际土壤 pH 值明显低于供磷充足蚕豆;但玉米根际土壤 pH 值在缺磷和供磷充足条件下无显著差异。**【结论】**低磷条件下两种植物的根冠比均明显增加。玉米根系单位根长的吸磷量高于蚕豆,并且在含磷量丰富的表层土壤分布有更多根系,但缺磷条件下玉米没有增加根系的质子和酸性磷酸酶的分泌,主要以根系形态变化来适应低磷胁迫。结果支持本文提出的玉米主要通过根系形态变化适应低磷胁迫的假设。但蚕豆在低磷条件下除了增加根系生长外,还具有通过增加质子分泌和根表酸性磷酸酶活性提高根际土壤有效磷浓度的潜力。

关键词: 玉米; 蚕豆; 低磷胁迫; 根际; 根系; 适应性反应
中图分类号: S513; S643.6; S506.2　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1008-505X(2015)04-0911-09

Comparison of the responses between maize and faba bean to low phosphorus stress in the field

ZHANG Yu, LIU Hai-tao, ZHOU Ya-ping, LI Chun-jian*
(*College of Resource and Environment, China Agricultural University, Beijing 100193, China*)

Abstract:【Objectives】 In response to limited P availability, plants have evolved a wide adaptive mechanisms. Thers is a hypothesis that maize responds to P deficiency by modifying root morphological structure rather than by changing physiological processes. Comparision between the root morphological and physiological variations of maize and faba bean under low P condition was performed in the field to prove this hypothesis. **【Methods】** The experiments were conducted in the field of long-term P-fertilizer with two P levels (0 and 100 kg/hm^2) at the Shangzhuang Experimental Station of the China Agricultural University, Beijing in 2012 and 2013. Maize and faba bean were planted by monoculture with three replicates. Samples from the treatments in two years were taken at elongation and bell stage for maize and at initial and full bloom stage for faba bean in an interval of 10-12 days. Plant growth, P uptake, root distribution within the 0 - 40 cm soil profile, and rhizospheric pH and acid phosphatase activity of both plant species were incestigated. **【Results】** Data showed that the dry weight (DW) and

收稿日期: 2014-06-14　　**接受日期:** 2014-10-12　　**网络出版日期:** 2015-06-01
基金项目: "973"项目"肥料养分持续高效利用机理与途径"(2013CB127402)资助。
作者简介: 张瑜(1986—),女,内蒙古乌海市人,博士,主要从事植物营养生理研究。E-mail: zhangyu9999666@163.com
* 通信作者 E-mail: lichj@cau.edu.cn

P content of maize were significantly higher than those of faba bean. At the first harvest in two years, DW ratio in root versus shoot of faba bean was significantly higher than that of maize, and DW ratios of root versus shoot from both plant species under P0 were higher than that under P100. The total roots distribution of maize plant in the 0–10 cm soil layer were higher than those of faba bean at both harvests in two years, and faba bean has higher the specific root length than maize; While the amount of P taken up per unit in roots of faba bean was less than that of maize, regardless of the harvest time and P supply. The acid phosphatase activity on the root surface of faba bean was significantly higher than that of maize at both harvests, but the root surface of maize grown under P0 and P100 exhibited different activities, while that of faba bean under P0 was higher than that under P100. The value of pH in rhizosphere of faba bean grown under P0 was significantly lower than that grown under P100. However, there was no difference in rhizosphere pH of maize grown both at P0 and P100 levels.【**Conclusions**】The DW ratios of root versus shoot of maize and faba bean grown under P0 were significantly higher than those under P100. Maize plants took up more P per unit of root length, and exhibited more roots distribution in the top soil layer riching available P relative to faba bean. However, P deficient maize did not increase the release of proton and acid phosphatase in the rhizosphere soil, indicating that maize responds to P deficiency by mainly modifying root morphology. In comparison, faba bean responds to P deficiency by root morphological and physiological variations.

Key words: maize; faba bean; low phosphorus stress; rhizosphere; root; adaptive response

在许多发展中国家,土壤中的有效磷浓度低是限制玉米生长的最重要因素之一。据统计,缺磷至少影响全球八百万公顷农田的玉米产量[1]。磷肥施入土壤后,由于微生物的作用使得无机磷转化为有机成分,或者无机磷与阳离子相互作用而微溶于水,都是土壤中无机磷移动性差的主要原因[2-3]。土壤中只有小部分磷是以能够被植物吸收的离子形态存在于土壤溶液中,土壤溶液中的磷离子浓度在微摩尔级,其范围通常在0.1～10 μmol/L[2,4]。

为了适应土壤中有限可利用的磷资源,在长期进化过程中,植物逐步形成了一系列适应性机制,以增加从有效磷浓度低的土壤中吸收磷素,并提高体内的磷利用效率[3-5]。提高磷吸收效率一方面与根系的形态和结构改变有关[3,6-7],也与根系生理和分子机制的改变有关,例如提高磷转运蛋白相关基因的表达[8-9],或者通过酸化根际土壤[10-11]以及增加有机酸和磷酸酶分泌[12-14],来增加难溶性无机磷或有机磷的吸收。提高体内的磷利用效率有助于增加单位磷所产生的生物量或籽粒产量,并有助于磷素从营养体器官向籽粒转移[15]。

缺磷条件下,蚕豆根系表现为半径减小,根长、根表面积和根冠比增加,以及体内酸性磷酸酶活性提高[16];白羽扇豆则会形成特有的排根,并通过质子和有机酸的释放显著增加土壤中磷的有效性[17-20]。具有须根系的玉米对磷的适应性反应与蚕豆、白羽扇豆等植物的反应有所不同。玉米在缺磷条件下不会明显改变根际pH值[10,21],甚至有机酸的总分泌降低[10,22]。但在缺磷状态下,玉米能够改变根系生长[7,23],浅根型的根系比深根型根系具有更高的含磷量、相对生长率及生物量的积累[24]。磷高效玉米品种在低磷条件下具有较大的根冠比、更多的侧根数目和更长的总根长来扩大与土壤的接触范围,从而增加磷的吸收和生物量的积累[24-26]。上述研究结果是否意味着与豆科作物相比,玉米主要通过根系形态的变化来适应低磷胁迫?

已有关于植物对缺磷适应性反应的研究主要是在控制条件下、通过营养液培养或盆栽试验进行的。已知蚕豆是在缺磷条件下具有包括增加质子和酸性磷酸酶分泌等在内的明显生理适应性反应的代表性植物。在快速生长阶段,植物对养分的需求量大,在养分供应不足的条件下更容易出现缺素症状。本研究通过连续两年田间试验,在长期极度缺磷(Olsen-P <5 mg/kg)和供磷充足的定位试验田上,比较玉米和蚕豆在快速生长阶段植株生长及对磷的吸收、根系在0—40 cm土层中的分布、以及根际土壤pH值和酸性磷酸酶活性的变化,验证玉米主要通过根系形态的变化来适应低磷胁迫的假设。研究结果对了解不同植物在养分缺乏条件下适应性反应机制的差异具有理论意义。

1 材料和方法

1.1 供试材料

玉米杂交种郑单958和临蚕5号(*Viciafaba* L. cv. Lincan No.5)

1.2　试验设计和处理

试验于 2012 年和 2013 年在中国农业大学上庄试验站长期定位试验田进行。分不供磷(P0)和供磷 100 kg/hm^2 两个水平。定位试验从 1984 年至今,施用磷肥量不变,每年只种一季玉米。在施肥前,利用根钻法获取基础土壤。供试 0—30 cm 土壤的基础理化性状见表 1。在播种前灌溉土壤,使土壤含水量保持在约 75%。玉米和蚕豆分别于 2012 年 4 月 28 日和 2013 年 5 月 12 日同时播种,苗期间苗,两种作物均为单作。两年玉米的种植密度为 100000 株/公顷,行距 50 cm,株距 20 cm,小区面积为 21 m^2(5 m × 4.2 m);临蚕 5 号的种植密度 250000 株/公顷,行距 20 cm,株距 20 cm,小区面积为 20 m^2(5 m ×4 m)。试验采用随机区组设计,3 次重复。

表 1　2012 年和 2013 年土壤 0—30 cm 土层基础理化性状

Table 1　Soil chemical properties (0–30 cm soil layer) in 2012 and 2013

年份 Year	供磷水平(kg/hm^2) P supply	pH	总氮(g/kg) Total N	速效磷(mg/kg) Olsen-P	速效钾(mg/kg) Avail. -K	有机质 (g/kg) Organic matter
2012	0	7.92	0.64	1.85	95.4	7.97
	100	8.00	0.70	9.45	100.7	10.67
2013	0	8.05	0.68	2.79	110.5	10.34
	100	8.13	0.84	12.04	97.0	13.27

在播种玉米和蚕豆前不施用磷肥(P0)或施用 P_2O_5 100 kg/hm^2(P100),磷肥为过磷酸钙;同时均以硫酸钾形式施入 K_2O 150 kg/hm^2。所有处理氮肥总用量为尿素 240 kg/hm^2,其中 30% 为基肥,其余在玉米十二叶期时追施。2012 年 7 月 3 日和 7 月 15 日,2013 年 7 月 8 日和 7 月 18 日进行两次取样,均是在两种植物快速生长时期:玉米处于抽雄前的拔节至大喇叭口期;蚕豆处于初花至盛花期。

1.3　测定项目和方法

1.3.1 生物量和含磷量测定　取样时,每个小区选取 5 株地上部生长均匀的玉米和蚕豆植株,从茎基部剪断。分地上部和根系取样。样品取回后洗净(根系),在 105℃杀青 30 min,然后在 70℃烘干至恒重,称重,并用于测定植物组织含磷量。磷含量利用浓 H_2SO_4-H_2O_2 消煮—钒钼黄比色法测定[27]。

1.3.2 分层根系取样　收获地上部以后,通过分层挖取法在 P0 和 P100 处理的每个小区挖取 1 株玉米根系和 2 株蚕豆根系。玉米根系是以玉米茎为中心,挖取体积为 50 cm ×20 cm ×10 cm 的土体,垂直向下挖 4 层至距地面以下 40 cm。蚕豆是以两株蚕豆茎中间处为中心,挖取体积为 40 cm ×20 cm ×10 cm 的土体,共垂直向下挖 4 层。每层土体中的所有可见根系在田间由人工挑出后,装入封口袋,并按顺序编号,带回实验室用水冲洗干净后放入冰箱在 -20℃中保存,用于之后的根长扫描。根系经扫描仪(Epson 1680, Indonesia)扫描后用分析软件(WinRhizo Pro Vision 5.0 a)分析,计算各层土壤中的根长。

1.3.3 根际和非根际土壤取样　另取一株玉米和多株蚕豆用"抖土法"将植物根表的土壤轻轻抖落,附着在根表的土壤为根际土壤,同时在行间 0—40 cm 的土壤剖面取非根际土壤。田间将根际和非根际土壤装入封口袋中带回实验室。风干后过 2 mm 筛,用于测定根际和非根际土壤 pH 值。pH 值的测定以水为浸提液,土液比为 1∶2.5。

1.3.4 根表酸性磷酸酶测定　收获根际土壤后的根系在田间装入盛有 50 mL(依情况而定,以刚好没过植物根系为宜)0.2 mmol/L $CaCl_2$ 溶液的 250 mL 烧杯中浸提 1 min,在浸提过程中轻轻摇动根系,使尽可能多的根表土溶入浸提液中。取出根系后,吸取 10 mL 浸提液保存于 4℃,并带回实验室待测根表酸性磷酸酶活性。吸取 10 mL 浸提液后,将剩余浸提液澄清,去掉上清液,把剩余的湿土带回实验室,置于通风处风干后,称量干土重量,用于后续计算。在实验室内,将 0.5 mL 土壤浸提液加入 2 mL 的离心管中,加入 0.4 mL 醋酸钠缓冲液和 0.1 mL 对硝基苯磷酸二钠(pNPP)溶液。放入 25 ～30℃的恒温箱内培养 30 ～60 min(培养过程中不时的摇动试管)。反应结束时用 0.5 mL 的 0.5 mol/L 的 NaOH 溶液终止反应。并将土壤浸提液澄清,用离心机将反应

液离心,取上清液在405 nm的波长下比色,读取吸光度。使用对硝基酚(PNP)制作标准曲线,计算结果。酸性磷酸酶活性表述为每小时每克根际土水解产生的对硝基酚的微摩尔数[μmol/(g·h), soil][28]。

1.4 数据处理

本试验数据采用Microsoft Excel(2010)和SAS 8.2统计软件进行统计分析,LSD法检验差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同供磷水平对植物生长的影响

两年两次取样均为两种植物的快速生长时期。两年的结果表明,玉米的生物量远远大于蚕豆。第二次取样时,两种植物地上部的生物量远高于第一次取样(图1)。

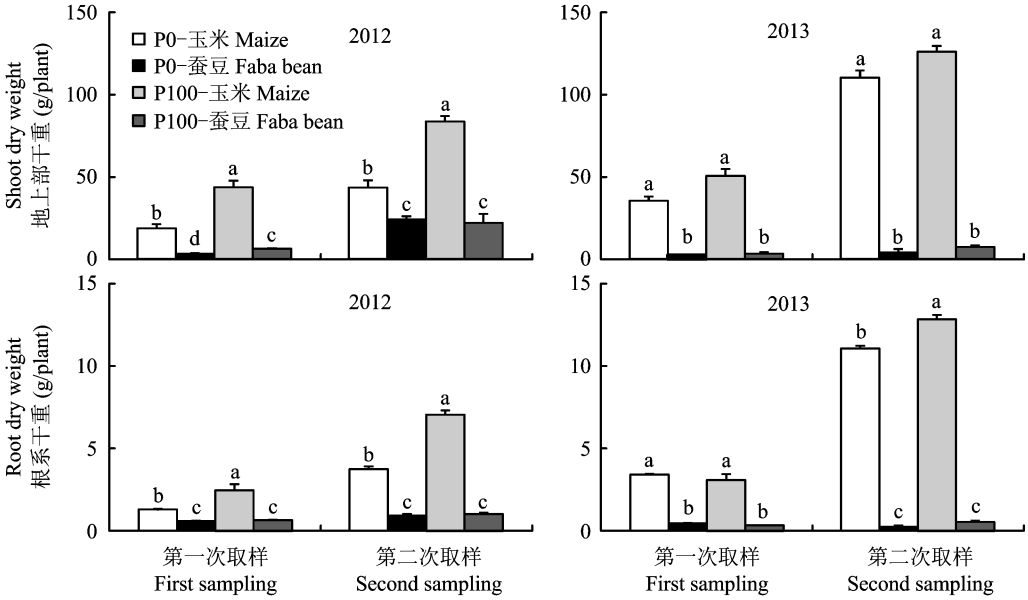

图1 两次取样时不同供磷水平下玉米和蚕豆地上部和根系的干重变化

Fig. 1 Shoot and root dry weight of maize ZD958 and *Viciafaba* (Lincan No. 5) with P0 and P100 supply at two harvests

[注(Note):图中每个柱子代表3个重复平均值 The bars represent the mean values from three replicates; 方柱上不同字母表示处理间差异在5%水平显著 Different letters above the bars represent significant difference among different treatments at 5% level.]

两种植物根冠比值的差异与生物量的差异明显不同。两年的结果表明,第一次取样时,P0和P100处理的蚕豆根冠比都高于玉米,但第二次取样时,玉米的根冠比则高于蚕豆,说明两种植物根冠比随生长时间延长在发生变化,与供磷水平无关。与P100处理相比,2012年第一次取样时,P0的玉米和蚕豆地上部干重分别下降57.2%和47.4%,根系干重分别下降了47.2%和10.6%;在2013年,P0处理的玉米和蚕豆地上部干重分别下降29.8%和24.2%,二者的根系干重不但没有下降,反而分别增加10.7%和33.11%。由于低磷条件下根系干重的下降幅度小于地上部的下降幅度,所以在第一次取样时,两种植物在缺磷条件下的根冠比都高于充足供磷的植株;第二次取样时两种植物在两个供磷水平下的根冠之间无显著差异(图2)。

2.2 不同供磷水平对植物磷吸收的影响

与两年两次取样时的生物量结果类似,玉米植株的含磷量远远高于蚕豆。第二次取样时,两种植物地上部的含磷量高于第一次取样(图3)。两种植物地上部和根系中的磷浓度没有很好的规律。两年第一次取样时,除2012年P100的玉米地上部磷浓度较高以外,两种植物在两个磷浓度下的地上部磷浓度无显著差异;2012年第二次取样时,两种植物在两个磷浓度下的地上部磷浓度无显著差异,但2013年蚕豆的地上部磷浓度显著高于玉米(图4)。

2.3 两种植物根系在不同土层中的分布及单位根长吸磷量

从根系在土壤中的纵向分布看,两种植物的根系都倾向于分布在0—20 cm表层土壤。两年两次取样时,无论供磷水平如何,玉米根系在0—10 cm

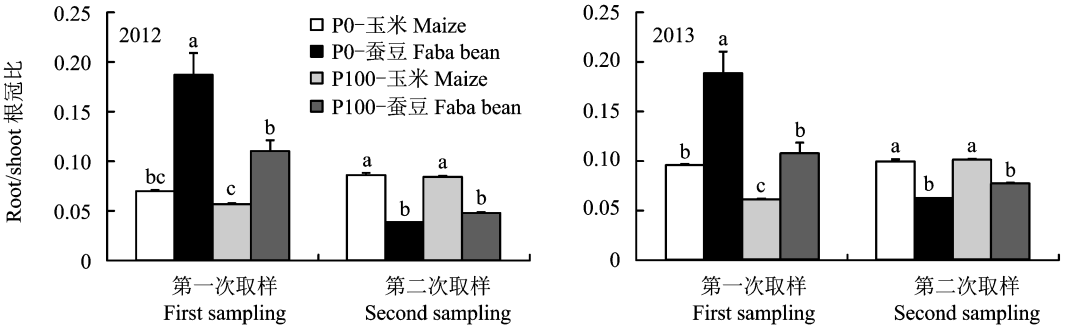

图 2　两次取样时不同供磷水平下玉米和蚕豆植株根冠比的变化

Fig. 2　Root/shoot DW ratio of maize ZD958 and *Viciafaba* (Lincan No. 5) with P0 and P100 supply at two harvests

[注(Note)：图中每个柱子代表 3 个重复平均值 The bars represent the mean values from three replicates；方柱上不同字母表示处理间差异在 5% 水平显著 Different letters above the bars represent significant difference among different treatments at 5% level.]

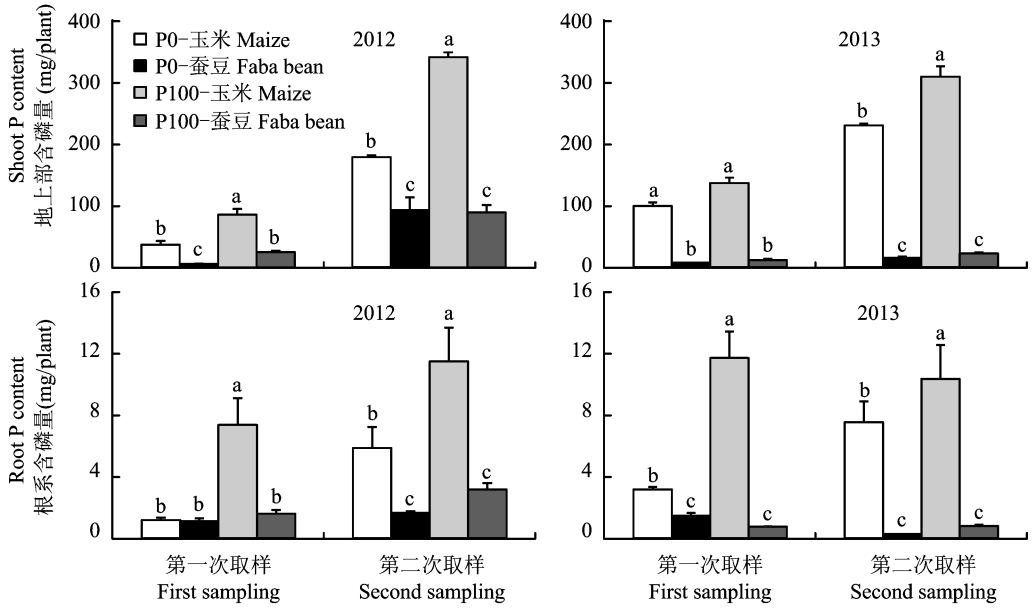

图 3　两次取样时不同供磷水平下玉米和蚕豆地上部和根系的磷含量

Fig. 3　Shoot and root P content of maize ZD958 and *Viciafaba* (Lincan No. 5) with P0 and P100 at two harvests

[注(Note)：图中每个柱子代表 3 个重复平均值 The bars represent the mean values from three replicates；方柱上不同字母表示处理间差异在 5% 水平显著 Different letters above the bars represent significant difference among different treatments at 5% level.]

土壤的根长都大于蚕豆根系(图 5)。玉米植株的总根长也大于蚕豆,不受供磷水平和取样时间的影响(表 2)。

比根长表示单位根重所形成的根长,能够反映根系的粗细。蚕豆的比根长明显大于玉米,而且不受取样时间和供磷水平的影响,说明蚕豆用较少的碳投入能够形成更长的根系(表 2)。与蚕豆的比根长明显大于玉米相反,玉米的单位根长吸磷量远远高于蚕豆(表 2),说明玉米根系的磷素吸收效率高于蚕豆。

2.4　两种植物根际土壤 pH 值及酸性磷酸酶活性

2013 年的试验结果表明,在两种供磷水平下,蚕豆根表的酸性磷酸酶活性均明显高于玉米。两次取样时,玉米根表的酸性磷酸酶活性在两种供磷水平下没有差别;但缺磷蚕豆根表的酸性磷酸酶活性在第一次取样时高于供磷充足的植株(图 6)。2012 年比较了两种供磷水平下两种植物根际与非根际土壤 pH 值的差异。两次取样结果表明,缺磷蚕豆根际土壤的 pH 值明显低于供磷充足蚕豆;但玉米根际土壤 pH 值在缺磷和供磷充足条件下无显著差异(表 3)。

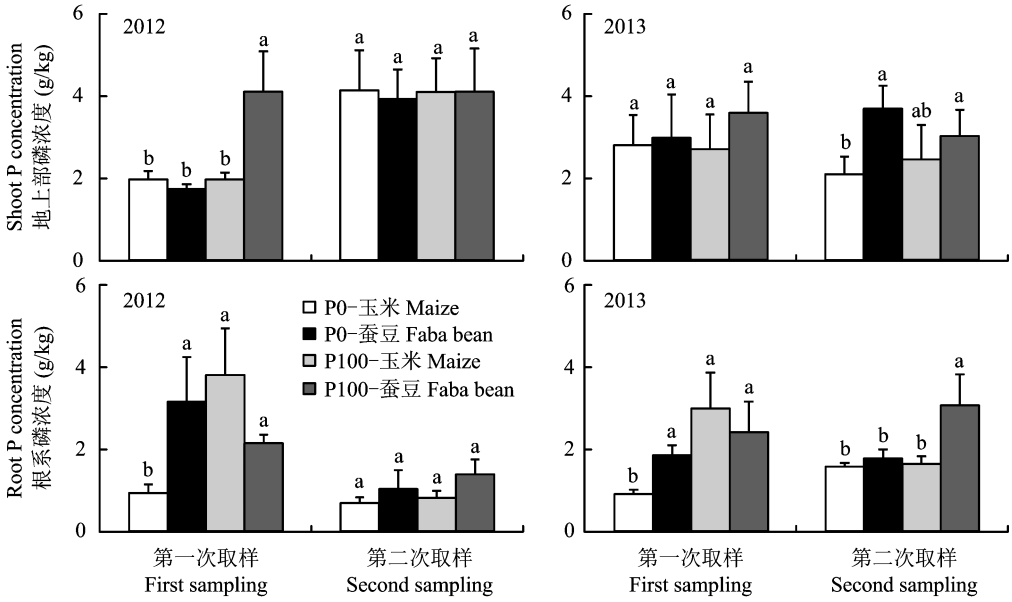

图4 两次取样时不同供磷水平下玉米和蚕豆地上部和根系的磷浓度

Fig. 4 Shoot and root P concentration of maize ZD958 and *Viciafaba* (Lincan No. 5) with P0 and P100 at two harvests

[注(Note): 图中每个柱子代表3个重复平均值 The bars represent the mean values from three replicates; 方柱上不同字母表示处理间差异在5%水平显著 Different letters above the bars represent significant difference among different treatments at 5% level.]

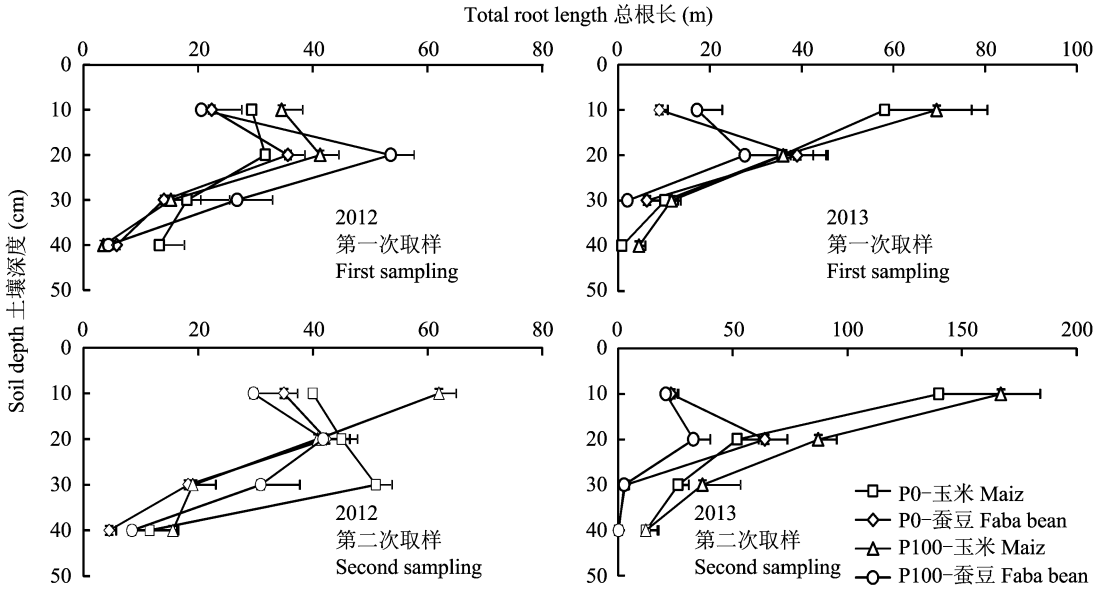

图5 两次取样时不同供磷水平下玉米和蚕豆根系在不同土层中的分布

Fig. 5 Root length distribution of maize ZD958 and *Viciafaba* (Lincan No. 5) supplied with P0 and P100 in each soil layer (0–40 cm soil with 10 cm increment) at two harvests

3 讨论

在植物生长早期,较大比例的光合产物分配到根部;随着生长时间的延长,植株根冠比不断下降。随着玉米从苗期(播种9天后)到成熟期(播种137天)生长时间的延长,根冠比从0.68下降到0.16[29]。本试验中,蚕豆的根冠比随生长时间延长的下降幅度远远大于玉米,使得其根冠比由第一次取样时大于玉米转变为在10—12天后的第二次取样时小于玉米,这一变化显然与供磷水平无关(图2),

表 2　不同供磷水平下玉米和蚕豆的总根长、比根长和单位根长吸磷量

Table 2　Total root length, specific root length and P uptake per unit of root length of maize ZD958 and *Viciafaba* (Lincan No. 5) supplied with P0 and P100

年份 Year	项目 Item	取样 Sampling	P0 玉米 Maize	P0 蚕豆 Faba bean	P100 玉米 Maize	P100 蚕豆 Faba bean
2012	总根长 Total root length(m)	第一次取样 1st sampling	84.45 b	78.89 b	106.00 a	94.94 a
		第二次取样 2nd sampling	130.54 a	100.05 b	113.75 a	110.86 a
	比根长 SRL(m/mg, DW)	第一次取样 1st sampling	64.85 b	132.22 a	42.91 c	142.27 a
		第二次取样 2nd sampling	34.94 b	107.45 a	16.18 c	106.71 a
	单位根长磷吸收量 P uptake efficiency (P mg/m, root)		1.13 b	0.90 b	2.34 a	0.53 c
2013	总根长 Total root length (m)	第一次取样 1st sampling	104.91 a	54.30 b	121.71 a	46.88 b
		第二次取样 2nd sampling	228.98 a	89.20 b	310.34 a	56.20 b
	比根长 SRL (m/mg, DW)	第一次取样 1st sampling	30.76 c	118.04 b	39.52 c	135.67 a
		第二次取样 2nd sampling	20.78 c	352.10 a	24.26 c	99.76 b
	单位根长磷吸收 P uptake efficiency (P mg/m, root)		0.47 a	0.06 b	0.53 a	0.09 b

注(Note): 比根长 SRL—specific root length;单位根长磷吸收 P uptake efficiency—两次收获期间磷净增量/第二次取样时总根长 Net P increment between two harvests/total root length at the 2nd harvest; 数值后不同字母表示每次取样处理间的差异在 5% 水平下显著 Values followed by different letters are significantly different among treatments at 5% level.

表 3　2012 年两次取样时不同供磷水平下玉米和蚕豆根际和非根际土壤的 pH 值

Table 3　pH values of rhizospheric and bulk soil of maize ZD958 and *Viciafaba* (Lincan No. 5) supplied with P0 and P100 in 2012

作物种类 Plant type	P0 根际 Rhizospheric soil	P0 非根际 Bulk soil	P100 根际 Rhizospheric soil	P100 非根际 Bulk soil
		第一次取样 1st sampling		
玉米 Maize	8.53 a	8.40 a	8.41 a	8.33 a
蚕豆 Faba bean	8.29 b	8.57 a	8.17 b	8.47 a
		第二次取样 2nd sampling		
玉米 Maize	8.43 a	8.38 a	8.09 a	8.21 a
蚕豆 Faba bean	7.93 b	8.18 a	8.08 b	8.29 a

注(Note): 数值后不同字母表示每次取样处理间在 5% 水平下差异显著 Values followed by different letters are significantly different among treatments at 5% level.

表明两种植物不同的根冠比变化规律。但第一次取样时,两种植物在缺磷条件下的根冠比都高于供磷充足的植株,属于典型的对缺磷胁迫的适应性反应。本试验中,根冠比变化的原因是由于在低磷胁迫下,地上部生长的减少幅度大于根系生长的减少幅度。这一方面有利于减少地上部的需求,同时通过增加根系的生长,来增加与土壤的接触范围,以增加对磷素的吸收。

两年两次取样,玉米的总根长均长于蚕豆根系(表 2),这与玉米的根系生物量明显大于蚕豆根重有关(图 1)。由于玉米属于须根系植物,根系在表层土壤,特别是 0—10 cm 土层的根长分布比例远远大于蚕豆根系。尽管玉米的总根长大于蚕豆根系,但蚕豆根系的比根长大于玉米(表 2),表明蚕豆对

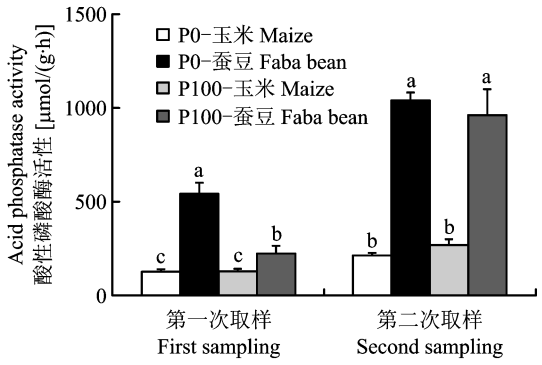

图6 2013年两次取样时不同供磷水平下玉米和蚕豆根际的酸性磷酸酶活性

Fig. 6 Acid phosphatase activity in rhizospheric soil of maize ZD958 and *Viciafaba* (Lincan No. 5) with P0 and P100 supply in 2013

[注(Note):图中每个柱子代表3个重复平均值 The bars represent the mean values from three replicates; 方柱上不同字母表示处理间差异在5%水平显著 Different letters above the bars represent significant difference among different treatments at 5% level.]

根系生长的碳投入更少,或蚕豆的根系更细。通过两年两次取样期间磷的净增量与根长的比值结果看,玉米根系单位根长的磷吸收效率远远高于蚕豆。因而增加根长有利于玉米对土壤中磷素的吸收。玉米根系磷吸收效率高的另一个重要原因是玉米地上部的生物量远远大于蚕豆(图1)。根系对养分的吸收量多少受地上部需求调控[30-31]。

生理变化是植物适应缺磷胁迫的另一种机制,但不同植物的反应明显不同。白羽扇豆可以利用土壤中大豆不能利用的磷[32];花生能够在大豆、高粱和玉米因缺磷而无法生长的贫瘠土壤上生长[33];蚕豆对难溶性Fe-P和Al-P的利用能力强于玉米[34]。本试验中,玉米根际土壤的pH并未由于缺磷而降低,支持已有的研究结果[10,21]。同样具有须根系的小麦在缺磷条件下也没有发生根际pH值的明显改变[35-36]。说明小麦玉米等作物在缺磷条件下不能通过增加质子分泌来活化土壤中的难溶性磷。另一方面包括番茄、鹰嘴豆、菜豆和白羽扇豆在内的很多双子叶植物在缺磷胁迫下,都会增加根系的质子分泌,以酸化土壤,或增加根表酸性磷酸酶活性[16-20, 36]。这与本研究中蚕豆缺磷时增加质子分泌和提高根际酸性磷酸酶活性的结果相同(表3、图6)。说明缺磷条件下,蚕豆除了增加根系的生长之外,还有部分光合产物的投入用于根系质子分泌和提高根表酸性磷酸酶活性,以增加土壤中难溶性磷甚至有机磷的利用。

参考文献:

[1] Lynch J P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops [J]. Plant Physiology, 2011, 156: 1041-1049.

[2] Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review[J]. Plant and soil, 2001, 237: 173-195.

[3] Marschner P. Mineral nutrition of higher plants (3rd edition) [M]. London: Academic Press, 2011.

[4] Mengel K, Kirkby E A. Principles of plant nutrition(5th edition) [M]. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2001.

[5] Raghothama K G. Phosphate acquisition: Annual review of plant biology, 1999, 50: 665-693.

[6] Barber S A. Soil Nutrient bioavailability: a mechanistic approach (3rd edition)[M]. New York: John Wiley & Sons Wiley, 1995.

[7] Lynch J P. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiology, 1995, 109: 7-13.

[8] Shargleng A N. Phosphorus: agriculture and the environment [M]. Madison, US: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science of America, 2005.

[9] Chiou T J, Lin S I. Signaling network in sensing phosphate availability in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2011, 62: 185-206.

[10] Neumann G, Römheld V. Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants[J]. Plant and Soil, 1999, 211: 121-130.

[11] Hinsinger P, Plassard C, Tang C, Jaillard B. Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: a review[J]. Plant and Soil, 2003, 248: 43-59.

[12] Dinkelaker B, Römheld V, Marschner H. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinusalbus* L.) [J]. Plant Cell and Environment, 1989, 12: 285-292.

[13] Helal H M, Dressler A. Mobilisation and turn over of soil phosphorus in the rhizosphere[J]. Z. Pflanzenernaehrung und Bodenkunde, 1989, 152: 175-180.

[14] 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.

[15] Moll R H, Kamprath E J, Jackson, W A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization[J]. Agronomy Journal, 1982, 74: 562-564.

[16] 张恩和, 张新慧, 王慧珍. 不同基因型春蚕豆对磷胁迫的适应性反应[J]. 生态学报, 2004, 24(8): 1589-1593.
Zhang E H, Zhang X H, Wang H Z. Adaptable effects of phosphorus stress on different genotypes of faba-bean[J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(8): 1589-1593.

[17] Gardner W K, Parbery D G, Barber D A. The acquisition of phosphorus by Lupinusalbus L. II. The effect of varying phosphorus supply and soil type on some characteristics of the soil/root interface[J]. Plant and Soil, 1982, 68: 33-41.

[18] Neumann G, Massonneau A, Martinoia E *et al*. Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupine[J]. Planta, 1999, 208: 373-382.

[19] Neumann G, Martinoia E. Cluster roots - an underground adaptation for survival in extreme environments[J]. Trends in Plant Science, 2002, 7: 162-167.

[20] Shane M W, Lambers H. Cluster roots: a curiosity in context [J]. Plant and Soil, 2005, 274: 101-125.

[21] George T S, Gregory P J, Robinson J S *et al*. Changes in phosphorus concentrations and pH in the rhizosphere of some agroforestry and crop species[J]. Plant and Soil, 2002, 246: 65-73.

[22] 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.

[23] Mollier A, Pellerin S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency [J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50: 487-497.

[24] Zhu J, Kaeppler S M, Lynch J P. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize[J]. Functional Plant Biology, 2005, 32: 749-762.

[25] Zhu J M, Lynch J P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.) seedlings[J]. Functional Plant Biology, 2004, 31: 949-958.

[26] Li K P, Xu Z P, Zhang K W *et al*. Efficient production and characterization for maize inbred lines with low-phosphorus tolerance[J]. Plant Science, 2006, 172: 255-264.

[27] Soon Y K, Kalra Y P. A comparison of plant tissue digestion methods for nitrogen and phosphorus analyses[J]. Canadian Journal of Soil Science, 1995, 75: 243-245.

[28] Luster J, Finlay R. Handbook of methods used in rhizosphere research[M]. Birmensdorf, Switzerland Swiss Federal Research Institute WSL, 2006, 631-632.

[29] Amos B, Walters T. Maize root biomass and net rhizodeposited carbon: an analysis of the literature[J]. Soil Science Society of America Journal, 2006, 70: 1489-1503.

[30] Wang H, Inukai Y, Yamauchi A. Root development and nutrient uptake[J]. Critical Review in Plant Science, 2006, 25: 279-301.

[31] Peng Y F, Niu J F, Peng Z P *et al*. Shoot growth potential drives N uptake in maize plants and correlates with root growth in the soil[J]. Field Crops Research, 2010, 115: 85-93.

[32] Braum S M, Helmke P A. White lupin utilizes soil phosphorus that is unavailable to soybean[J]. Plant and Soil, 1995, 176: 95-100.

[33] Ae N, Otani T, Makino T *et al*. Role of cell wall of groundnut roots in insolubilizing sparingly soluble phosphorus in soil[J]. Plant and Soil, 1996, 186: 197-204.

[34] 李淑敏. 间作作物吸收磷的种间促进作用机制研究[D]. 北京: 中国农业大学博士学位论文, 2004.
Li S M. Mechanism of interspecific facilitation on phosphorus uptake by crops in intercropping systems[M]. Beijing: PhD Dissertation of China Agricultural University, 1998.

[35] Neumann G, Römheld V. Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants[J]. Plant and Soil, 1999, 211: 121-130.

[36] Li H G, Shen J B, Zhang F S *et al*. Dynamics of phosphorus fractions in the rhizosphere of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) grown in monocropping and intercropping systems[J]. Plant and Soil, 2008, 312: 139-150.