

植物与低磷环境研究进展——诱导、适应与对策*

戴开结^{1,2} 何 方¹ 官会林³ 沈有信^{2,4*} 张光明⁵

(¹ 中南林业科技大学, 长沙 410004; ² 中国科学院西双版纳热带植物园, 西双版纳 666303; ³ 云南师范大学能源和环境科学学院, 昆明 650092; ⁴ 中国科学院研究生院, 北京 100039; ⁵ 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘 要 自从 20 世纪 70 年代人们发现适应低磷土壤的作物根际磷的有效性明显增加的现象之后, 植物与低磷环境的研究便引起了人们的重视。植物如何适应低磷环境和如何有效利用土壤磷素资源的问题已成为国内外当前的研究热点之一。研究表明, 低磷条件下, 植物根系形态结构会发生适应性变化, 根冠间的物质分配会向根部倾斜使根冠比增加; 植物根际酸度变化、有机酸分泌和磷酸酶释放有利于活化和利用土壤中的磷素资源; 不同种类或品种的植物具有不同的磷营养效率基因型, 具有不同亲和力的磷转运体, 也具有不同的磷活化机制。人类对植物适应低磷机制的研究还将继续, 揭示植物对低磷环境的响应对策和发掘植物有效利用磷素资源的潜力, 在经济上和环保上均有非常现实的意义。

关键词 植物, 环境, 低磷, 策略, 进展

中图分类号 Q142

文献标识码 A

文章编号 1000- 4890(2006) 12- 1580- 06

Research advances in plant and its low-phosphorus environment—inducement, adaptation and countermeasures. DAI Kaijie^{1,2}, HE Fang¹, GUAN Huilin³, SHEN Youxin^{2,4}, ZHANG Guangming⁵ (¹Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; ²Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna 666303, China; ³College of Energy and Environment Science, Yunnan Normal University, Kunming 650092, China; ⁴Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ⁵Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(12): 1580~ 1585.

The research of plant and its low-phosphorus environment has been attached importance since the finding in the 1970s that there was a marked increase of P availability in the rhizosphere of crops having adapted to low phosphorus environment. How plant adapts to low-phosphorus environment and makes effective use of soil phosphorus has become a hotspot both at home and abroad. Many researches indicated that under low-phosphorus environment, plant root could make an adaptive change in morphology, and the matter allocation was inclined to root, inducing an increase of root/shoot ratio. The change of pH in rhizosphere, the exudation of organic acids, and the release of phosphatase were all beneficial to the activation and utilization of soil phosphorus. Different plant species or variety had different P-nutritional efficiency genotype, P-transporter system, and P-activation mechanism. The research on how plant adapts to low-phosphorus environment will be further continued, and it is of realistic significance for economy and environment protection to unveil the countermeasures of plant response to low-phosphorus environment, and to explore the potentialities of plant in making effective use of soil phosphorus.

Key words plant, environment, low phosphorus, countermeasure, advance.

1 引 言

磷是控制植物生命过程的重要元素之一, 植物在生长过程中需要大量的磷。磷不仅是植物体内许多重要化合物的组成成分, 而且还以多种途径参与植物体内的各种代谢过程, 在人类赖以生存的土壤-植物-动物生态系统中起着不可替代的作用^[3]。

然而, 由于磷具有极易被固定的特性, 使得土壤中磷的有效性很低。在土壤中, 磷是所有基本营养元素中有效性最低的一种, 它在土壤中的浓度一般低于其它大量元素^[42]。世界上绝大部分土壤都严

重缺磷, 尤其在热带亚热带地区, 土壤缺磷更加严重^[19]。但土壤中的全磷含量并不低, 只是由于土壤中钙、铁、铝以及土壤粘粒的大量存在, 大部分磷与 Ca^{2+} 、 Fe^{3+} 、 Fe^{2+} 和 Al^{3+} 等结合成难溶性磷酸盐, 95% 以上的磷为无效形式, 植物根系很难吸收利用, 使植物表现为缺磷, 呈现所谓的“遗传学缺乏”^[52]。

磷已经成为限制植物生长的一个主要因子, 成为世界各国植物营养学家和生物学家思考的问题。许多学者致力于研究如何利用土壤中潜在的磷素资

* 云南省自然科学基金资助项目(2002C0069M)。

** 通讯作者

收稿日期: 2005- 11- 17 接受日期: 2006- 09- 11

源, 挖掘植物自身对磷的利用潜力和提高土壤中难溶态磷的有效性, 有关植物适应低磷环境和有效利用土壤磷素资源的研究成了热点^[15, 17, 31, 36, 47, 57, 60]。人们试图探询植物对磷营养胁迫的抗性机理, 进而发掘植物本身的潜力, 寻找出能高效利用土壤磷的方法。

2 国内外研究进展

2.1 植物根系形态结构与低磷

植物根系的形态与空间分布受遗传系统与土壤环境因子的共同影响, 具有较高的可塑性^[7], 根系发育是植物内部遗传系统和外部生物与非生物因素共同作用的结果。根系是植物吸收土壤养分、水分的最主要器官, 养分和水分主要通过根系的直接截获或者通过质流、扩散到根表后被根系吸收。研究表明, 磷由土壤溶液向根的迁移主要靠扩散作用, 而磷在土壤中的扩散系数却较低(约为 $3 \times 10^{-14} \text{ mol} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), 植物根系主要吸收距根表面 1~4 mm 根际土壤中的磷^[21], 根系形态、根长度、密度、侧根数量与植物对土壤磷的利用效率密切相关。在长期磷胁迫情况下, 植物通过改变根系形态来提高对土壤磷素的吸收能力, 主要表现在根长度、根毛长度及侧根数量的增加^[3, 5], 不同植物根系形态的不同导致了其吸磷能力的差异^[24]。

缺磷会导致某些植物根重和根长增加、根半径减少, 一些植物在低磷时的吸磷量与根系长度呈正相关。Barber 等^[41]用 2 个玉米品种所做的实验表明, 低磷条件下, 吸磷较高的品种, 根系较长。林翠兰^[32]对不同玉米品种磷利用效率的研究也表明, 在缺磷条件下高效利用磷的品种, 根长度和根体积均较大。低磷能诱导菜豆主根上侧根的生长而抑制基根上侧根的生长, 从而增加分布在土壤表层的总根长和吸收面积, 在低磷胁迫下, 菜豆的整个根系变浅, 以利于根系对土壤表层磷的吸收^[39]。低磷胁迫能诱导白羽扇豆形成一种特殊的簇生根, 显著提高了磷的吸收效率^[46]。簇生根的产生可以提高植物根系与土壤的接触面积, 簇生根产生的地方还通过旺盛的有机酸分泌来增加根际周围难溶性磷酸盐的分解和提高它们在土壤中的移动性, 从而显著提高植物对土壤磷利用的生物有效性^[50, 58]。李海波等^[22]的研究表明, 低磷对水稻的侧根发生发育具有明显的诱导作用, 李锋等^[20]的研究表明, 耐低磷水稻品种的侧根长、侧根数及侧根密度在低磷条件下

均明显增加。

其它许多研究还表明, 根长与磷的吸收量呈正相关, 根半径与磷的吸收效率成正比, 磷的亏缺区与根毛区紧密相关, 低磷条件可促进根毛形成, 根毛长度在提高磷效率的作用方面比根密度更重要^[41, 54]。根毛变长和增加能显著提高单位根长的磷吸收速率, 从而改善植物的磷营养状况^[43]。研究还表明, 激素也可能影响根毛的生长^[7]。

根构型也是研究根系在土壤中分布情况的热点之一, 同一根系中不同类型的根(直根系)或不定根(须根系)在生长介质中的空间造型和动态分布, 是根系状况的一个重要方面。虽然不同种植物之间或同一种植物的不同品种之间根构型的差异很大, 但根构型具有可塑性, 这种可塑性对植物吸收土壤中难移动的磷素具有重要作用^[44]。例如, 菜豆是直根系植物, “深根吸水, 浅根吸磷”的伞状根构型是其磷效率的理想根构型^[39]; 低磷条件下植物发生的形态和结构变化增加了根系比表面积, 从而导致了更多分岔的根构型, 有利于植物增加对土壤磷的吸收^[69]。

2.2 低磷条件下植物根冠间的物质分配和根冠比

缺磷条件下, 植物光合产物优先向地下部分尤其是根尖分配, 以保证和加快根的生长, 并相对地抑制地上部分的生长。根系生长量相对增加和根冠比增加被认为是植物对低磷胁迫适应性反应和耐低磷能力的标志^[3]。单子叶植物较双子叶植物具有较高磷效率, 其原因之一是单子叶植物在低磷条件下能够分配较多的光合产物到地下部分^[70]。

低磷胁迫能使根冠比增加被认为是植物耐低磷胁迫的机制之一, 一种观点认为, 低磷相对促进根系生长, 是植物适应贫瘠土壤的主动反应; 而另一种观点认为, 根冠比增加是由于低磷条件下地上部生长速率下降比根系生长速率下降更明显所致, 是植物对磷贫瘠的一种被动反应^[33]。例如, 不同水稻(*Oryza sativa*)品种根/冠比增加的机理不同, 耐低磷品种大粒稻和莲塘早 3 号由于适应低磷胁迫而向地下部转运更多的碳水化合物而促进根系生长, 使根/冠比增加, 低磷敏感品种沪占七和新三百的地上部和地下部均受到抑制, 而地下部受抑制的程度更小, 从而使根/冠比亦有所增加^[20]。在低磷条件下, 油菜(*Brassica campestris* var. *oleifera*)、苕子(*Vicia dasycarpa*)、小麦(*Triticum aestivum*)等植物的根冠比增加, 根半径减少, 单位根重的表面积增大, 从

而增强作物对缺磷环境的适应能力。

2.3 有机酸的释放对土壤磷的活化

有机酸能降低土壤对磷的吸附量,促进磷素释放,磷胁迫下,植物根系通过分泌低分子量有机酸提高磷的生物有效性。有研究表明,有机酸(氨基酸)能增加磷的活性,主要归于3个方面,一是阴离子与磷酸盐的直接交换;二是有机复合物在pH降低时部分水解;三是铁、铝性部分整合溶解^[4, 16, 28]。

Kpomblekou等^[66]发现,相同浓度时,有机酸(柠檬酸、草酸)比矿质酸(硫酸、硝酸、盐酸)对磷矿粉的溶解能力更强,即有机酸具有溶解难溶态磷的作用。许多研究表明,柠檬酸及根际其它有机酸甚至可以溶解土壤中的闭蓄态磷。根据Gardner^[58]的研究,白羽扇豆(*Lupinus albus*)分泌柠檬酸,这些柠檬酸不仅有利于根际的酸化,溶解难溶性无机磷酸盐,提高磷的有效性,还可与土壤中的 Fe^{3+} 、 Al^{3+} 、 PO_4^{3-} 等离子结合形成多聚体。这种多聚体移动到根表,依靠根排出的 H^+ 和还原物质还原降解后,其中磷、铁等元素以 H_2PO_4^- 、 Fe^{2+} 形式被根系吸收利用,从而促进了磷的吸收^[18]。有机酸作用的另一方面是为根际微生物提供了碳源和能源,从而通过微生物的作用来活化土壤中的磷。Knight^[65]于1989年报道,根系共生菌能促进呼吸作用增加 CO_2 的产量, CO_2 和水分子所形成的亚碳酸根可导致土壤pH的下降,进一步促进磷的可溶性。

陆文龙等^[30]通过室内模拟实验证明,在石灰性土壤上,柠檬酸和草酸活化土壤磷的作用高于苹果酸和酒石酸。在红壤上,不同有机酸活化土壤磷的能力从大到小的顺序是:柠檬酸>草酸>酒石酸>苹果酸。低分子量的有机酸可以降低土壤中磷的固着性,同时对苹果酸、柠檬酸等7种有机酸的研究表明,在土壤磷吸附方面,三元羧酸>二元羧酸>一元羧酸。柠檬酸不仅能活化土壤中的磷,而且还可以提高根际对铁、锰的还原能力^[58]。

关于根系的产酸机理目前尚不完全清楚,有人认为是由于低磷时,根细胞膜的透性增加,从而增加了有机物的外溢^[14]。

2.4 根际土壤磷酸酶活性对土壤磷有效性的影响

土壤中的磷除以矿物态的形式被吸附固定外,还存在着有机态磷,使有机磷矿化的重要参与者为土壤中的磷酸酶。许多植物在缺磷时,根系就分泌出磷酸酶,使根际的磷酸酶高于非根际^[56, 61]。

植物在磷胁迫条件下通常可分泌磷酸酶而增加

对土壤有机磷的水解,而且在缺磷条件下,根细胞外磷酸酶的活性加强^[48]。研究表明^[61],80年生的云杉(*Picea asperata*)根际磷酸酶的活性是土体中的2~2.5倍。根据Tadano^[78]的研究,9种作物根系分泌磷酸酶的能力均受到供磷水平的制约,而且不同作物间的差别较大。Abbott^[40]的研究表明,缺磷时植物根际的磷酸酶活性会成倍增长,同时,无论是新磷酸酶的合成,还是土壤中已有的磷酸酶活性表现均受无机磷酸盐的抑制。

研究表明,根系分泌物具有多种复杂的组成成分,其中根系分泌酸性磷酸酶是植物对缺磷胁迫的最早和最剧烈的反应之一。酸性磷酸酶的分泌量与根外无机磷的浓度密切相关,同时酸性磷酸酶的活性也随着供磷状况的变化而变化,植物在感受磷饥饿时能刺激磷酸酶的产生,缺磷可诱导植物体内外酸性磷酸酶活性的显著提高。

磷酸酶主要来源于植物根系和土壤微生物的分泌物,对土壤中有机磷的水解有重要贡献,其活性的高低甚至可以作为诊断植株磷素丰缺的指标^[6, 76],也可以作为耐低磷品种筛选的一个生化指标^[1]。酸性磷酸酶,一方面可促进植物体内有机磷的重复利用;另一方面根系分泌物中的酸性磷酸酶可促进土壤中有机磷的矿化和分解。

2.5 控制基因

通常,将在土壤有效磷状况低于一般基因型所需要的最适浓度时仍然能取得较高产量的基因型称为植物磷营养的高效基因型^[66]。磷营养效率的基因型差异现象不仅存在于不同植物种类之间,而且存在于同种植物的不同品种之间^[32],例如,在水稻中,不同品种对低磷响应包括磷的吸收和利用效率方面表现出明显差异^[6]。因此,选择培育和利用磷高效基因型植物,是改善缺磷状况的一条节能、低耗、高产和高效的新途径^[72]。Dalal^[48]的研究证明,磷效率的遗传控制是相当复杂的,一般都表现为连续变异,具有数量遗传的性质。而中国春小麦3D染色体促进了植物对磷、钾、锌、锰的吸收,而阻止了对钙的吸收,因此,具有该基因的植物在碳酸盐土壤上具有使用价值。刘建中等^[8, 10]报道,小麦B组染色体所缺失的臂在缺磷条件下对籽粒产量贡献较大。缺磷胁迫下,象草(*Pennisetum purpureum*)、猪尿豆(*Crotalaria pallida*)、肥田萝卜(*Raphanus sativus*)3种作物的适应性反应不同^[27],这体现了不同作物根系特性以及作物对不同磷源反应的差别,

这一差异已被证明受其遗传基因控制^[7]。

2.6 高亲和磷转运体

植物具有低亲和与高亲和 2 种磷转运系统^[64, 74, 75]。低亲和磷转运系统是高等植物在正常生长状态下吸收磷的主要转运系统, 而高亲和磷转运系统在正常供磷情况下被抑制, 只有在缺磷状态下才表达, 是低磷胁迫下植物细胞吸收低浓度有效磷的主要转运系统^[3]。人们已经从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)等植物中相继克隆和验证了植物中存在高亲和磷转运体^[49, 67], 而且大多数的高亲和磷转运体主要是在根中诱导表达, 主要存在于表皮和根毛细胞中^[2, 49]。研究还表明, 同一种植物中往往存在着多个高亲和磷转运体, 例如, 拟南芥有 9 个, 它们在磷吸收和利用中发挥着重要作用^[77]; 而水稻中已经有 13 个高亲和磷转运体被报道。表明植物高亲和磷转运体在发挥磷吸收功能上具有多样性。

2.7 不同植物对磷源的不同利用

由于不同树种其根际的生物化学过程不同, 人们发现其对土壤磷的活化机制也各不相同。Gillespie^[59]研究了刺槐(*Robinia pseudoacacia*)根际酸化对磷的运输和吸收的影响后发现, 当 pH 变化 1 个单位时, 磷的扩散速率增加 5 倍, 随着根际酸化, 土壤供应有效磷的量在增加。Fox^[56]研究了湿地松根际磷酸酶活性对有机磷的转化问题后认为, 提高磷酸酶的活性可以促进有机磷的矿化。蒋秋怡等^[35]在研究杉木连栽林地土壤的特性后指出, 杉木根际土壤有效磷明显高于非根际土。Tadano 等^[78]采用渗析袋法比较了缺磷对 9 种植物根系分泌酸性磷酸酶活性的影响, 结果表明, 正常供磷条件下, 番茄根系分泌的酸性磷酸酶活性最高; 缺磷条件下, 白羽扇豆分泌的酸性磷酸酶活性可达对照的 20 倍; 相比之下赤豆只有对照的 1.5 倍。而在辽河平原, 豆茬土壤的供磷状况要优于玉米茬^[12]。同理, 土壤磷素水平的提高使马尾松干物质积累量显著增加(39.5% ~ 193.9%), 不同种源马尾松的苗高均随磷营养的改善而较大幅度地增长^[37]。

2.8 其它研究

植物会产生一系列生理和生化反应来适应缺磷环境, 这种适应性的产生是依赖于细胞质中磷浓度的变化, 而不是细胞外和液泡中的磷含量^[73]。缺磷时, 植物能调整囊体脂类的构成(降低磷脂含量), 从

而减少植物对磷的需求量。Essigmann 等^[53]也认为, 在维持膜的完整性并使光合作用得以继续的前提下, 用一定量的磷脂代替磷脂, 可以减少磷的消耗。

研究表明, 低磷加大根毛密度和促进顶端生长, 这一过程是受生长素和乙烯控制的^[68], 对植物进行乙烯处理可以引起同磷胁迫类似的表型, 如通气组织形成、根生长角度改变以及根毛发育等^[45, 62]。在菜豆实验中, 乙烯抑制正常供磷根系的生长, 但对缺磷根系的反应影响不大^[45]。在玉米不定根通气组织形成过程中, 暂时的磷胁迫会导致乙烯合成的下降, 根部对乙烯的敏感度增强^[51, 62]。

Forder^[55]认为, 地上部分与根系之间的磷素环流是植物磷胁迫反应的信号。而 Helal 等^[63]认为, 植物营养在器官间的分配是由一个复杂系统控制的。庄恒扬等^[13]基于养分平衡原理, 建立了土壤溶液磷浓度与作物吸磷关系模型。研究还表明, 樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)存在着一定的磷素利用机制, 能从全磷和有效磷含量极低的土壤中获取足够的磷以维持自身的生命活动和整个生态系统的健康发展^[34]。

3 已有研究的不足

人类已经尝试过利用多种措施提高磷素的有效性。例如, 将磷肥与草酸、甲酸等小分子有机酸盐类一起施用以提高磷肥的利用率^[65]; 磷肥配合 VA 菌肥, 显著提高磷的利用率^[26]; 利用树脂物质包被磷酸二铵延缓磷的释放以减少土壤对磷的固定^[2]; 有机肥与化学磷肥配合施用提高土壤累积态磷的有效性^[11]等等。但这些研究和尝试主要是围绕减少磷的固定来提高磷肥利用率, 而对由于植物自身对磷活化、吸收而提高磷肥利用率的研究相对较少。在有关植物适应低磷环境的研究中, 以农作物方面的研究较多, 树木方面的研究较少。

目前, 国内外有关植物适应低磷环境机制的研究较多, 但不够系统和深入, 现象研究多、机理探讨少, 理论研究多、生产应用少, 作物研究多、树木研究少, 完整、系统的理论体系还有待形成, 各个内容侧面的研究都还需深入。

4 形势与展望

全球每年元素磷的消耗量为 1.66×10^8 t, 致使磷资源的有限性和磷消耗日趋增大的矛盾日益尖锐, 全世界约有 43% 的耕地缺磷^[9]。磷是不可再生

资源,世界磷矿储量有限,按目前的开采速度,不到百年则将用完^[29],磷肥资源紧缺已经成为全球性的问题。在我国,有2/3的土壤缺磷^[23],黄土高原农作区低产土壤有效磷含量只有 $6\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,达到高度缺磷状态^[25]。由于磷矿资源和化肥生产能力有限,磷肥对农业需求的满足率有限,我国每年需要进口大量的磷肥。

另一方面,为了解决粮食问题,增加化肥投入以提高作物产量一直是世界各国的重要选择,粮食的大幅度增产总是伴随着磷肥的大量投入,磷在农业生产中的地位日益突出。然而,大量施用磷肥却带来了诸多问题,其中最严重的是生态问题。尽管土壤施用磷肥对农业生产做出了很大贡献,但这种“高投入、低产出”的途径不仅会引起资源枯竭、生产成本增加、经济效益下降,而且环境污染加重。磷是影响水体富营养化的关键营养元素^[38],土壤中过多的磷肥施用是淡水富营养化的主要原因之一,是环境污染的主要因素。

人类对植物适应低磷机制的研究还将继续。研究并揭示植物适应低磷环境的机制,探明植物对磷营养胁迫的抗性机理,揭示植物对低磷环境的响应对策,发掘植物本身有效利用磷素资源的潜力,对人类高效利用土壤磷素资源,在经济和环境保护方面具有非常现实的意义。

参考文献

- [1] 丁洪, 李生秀, 郭庆元, 等. 1997. 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, 3(2): 123~128.
- [2] 尹金来, 曹辉玉, 史瑞和. 1989. 磷肥在石灰性土壤中的形态转化及其有效性[J]. 土壤通报, (1): 14~16.
- [3] 王庆仁, 李继云, 李振声. 1998. 植物高效利用土壤难溶态磷研究动态及展望[J]. 植物营养与肥料学报, 4(2): 107~116.
- [4] 王晓萍. 1994. 茶根分泌物有机酸的分析研究初报[J]. 茶叶科学, 14(1): 17~22.
- [5] 王敬国. 1995. 植物营养的土壤化学[M]. 北京: 北京农业大学出版社.
- [6] 刘芷宇. 1992. 植物的磷素营养和土壤磷的生物有效性[J]. 土壤, 24(2): 97~101.
- [7] 刘国栋, 李振声, 李继云. 1998. 小麦不同磷效率基因型的子母盆栽试验[J]. 作物学报, 24(1): 78~83.
- [8] 刘建中, 李玉京, 李滨, 等. 1999. 不同生产时期小麦品种有效利用土壤潜在磷特性的鉴定[J]. 作物学报, 25(5): 560~564.
- [9] 刘建中, 李振声, 李继云. 1994. 利用植物自身潜力提高土壤中磷的生物有效性[J]. 生态农业研究, 2(1): 16~23.
- [10] 刘建中, 李滨, 李玉京, 等. 1999. 普通小麦各染色体组有效利用土壤磷基因的遗传分析[J]. 西北植物学报, 19(1): 1~6.
- [11] 刘建玲, 李仁岗, 张福锁. 1999. 小麦玉米轮作土壤中磷肥化学行为及积累态磷生物有效性的研究[J]. 植物营养与肥料学报, 5(1): 14~20.
- [12] 宇万太, 张璐, 马强, 等. 2004. 施肥对土壤潜在养分(磷和钾)和作物产量的影响[J]. 生态学杂志, 23(5): 71~76.
- [13] 庄恒扬, 曹卫生, 刘传松. 2005. 作物磷素养分的动态模拟[J]. 生态学杂志, 24(3): 335~338.
- [14] 许曼丽, 范晓晖. 1997. 营养胁迫下不同植物根系的反应和根际效应[J]. 土壤, 29(3): 137~141.
- [15] 闫桂琴, 杨红梅, 李剑华. 2002. 濒危植物翅果油树根际土壤磷的有效性研究[J]. 山西师范大学学报(自然科学版), 16(3): 47~51.
- [16] 何振立, 袁可能, 朱祖祥. 1990. 有机阴离子对磷酸根吸附的影响[J]. 土壤学报, 27(4): 377~384.
- [17] 张彦东, 白尚斌, 王政权, 等. 2001. 落叶松根际土壤磷的有效性研究[J]. 应用生态学报, 12(1): 31~34.
- [18] 张福锁, 曹一平. 1992. 根际动态过程与植物营养[J]. 土壤学报, 29(3): 239~250.
- [19] 张福锁. 1998. 环境胁迫与植物根际营养[M]. 北京: 中国农业出版社, 42~50.
- [20] 李锋, 潘晓华, 刘水英, 等. 2004. 低磷胁迫对不同水稻品种根系形态和养分吸收的影响[J]. 作物学报, 30(5): 438~442.
- [21] 李庆远. 1986. 现代磷肥的研究进展[J]. 土壤学进展, 2: 1~7.
- [22] 李海波, 夏铭, 吴平. 2001. 低磷胁迫对水稻苗期侧根生长及养分吸收的影响[J]. 植物学报, 43(11): 1154~1160.
- [23] 李继云, 刘秀娣, 周伟, 等. 1995. 有效利用土壤营养元素的作物育种新技术研究[J]. 中国科学(B辑), 25(1): 41~48.
- [24] 李春俭. 2001. 土壤与植物营养研究新动态(第四卷)[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 13~23.
- [25] 杨文治, 余存祖. 1992. 黄土高原区域治理与评价[M]. 北京: 科学出版社, 125~126.
- [26] 杨茂秋, 冯国, 白灯莎, 等. 1992. VA菌根对玉米吸收利用磷肥的影响[J]. 土壤肥料, (4): 36~41.
- [27] 沈宏, 施卫明, 王校常, 等. 2001. 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, 7(2): 172~177.
- [28] 沈阿林, 李学恒, 吴受容. 1997. 土壤中低分子量有机酸在物质循环中的作用[J]. 植物营养与肥料学报, 3(4): 363~371.
- [29] 沈善敏. 1985. 论我国磷肥的生产与应用[J]. 土壤通报, 3(1): 97~103.
- [30] 陆文龙, 曹一平, 张福锁. 1999. 根分泌的有机酸对土壤磷和微量元素活化作用[J]. 应用生态学报, 10(3): 379~382.
- [31] 陈金林, 潘根兴. 2002. 杉木土壤中磷的固定作用及其抑制因素[J]. 生态学杂志, 21(5): 22~25.
- [32] 林翠兰. 1992. 土壤与植物营养研究新动态(第1卷)[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 121~124.
- [33] 欧阳延生, 余继红, 张芸兰, 等. 1995. 禾本科牧草对低磷反应的研究[J]. 草业科学, 12(3): 53~59.
- [34] 赵琼, 曾德慧, 陈伏生, 等. 2004. 沙地樟子松人工林土壤磷库及其有效性初步研究[J]. 生态学杂志, 23(5): 224~227.
- [35] 蒋秋怡, 叶仲节, 钱新标, 等. 1990. 杉木根际土壤特性的研究[J]. 浙江林学院学报, 7(2): 122~126.
- [36] 谢林花, 吕家珑, 张一平. 2004. 长期不同施肥对石灰性土壤微生物磷及磷酸酶的影响[J]. 生态学杂志, 23(4): 65~68.
- [37] 谢钰容, 周志春, 金国庆, 等. 2004. 低磷胁迫对马尾松不同种源根系形态和干物质分配的影响[J]. 林业科学研究, 17(3): 272~278.
- [38] 韩沙沙, 温瑛瑛. 2004. 富营养化水体沉积物中磷的释放及其影响因素[J]. 生态学杂志, 23(2): 98~101.
- [39] 廖红, 严小龙. 2000. 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异[J]. 植物学报, 42(2): 158~163.
- [40] Abbott LK, Robson AD. 1982. The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation[J]. Aust. J. Agric. Res., 33: 389~408.
- [41] Barber SA, Mackay AD. 1986. Root growth and potassium uptake by two corn genotypes in the field[J]. Fertil Res., 10: 217~231.
- [42] Barber SA, Walker JM, Vasey EH. 1963. Mechanisms for the

- movement of plant nutrients from the soil and fertilizer to the plant root[J]. *J. Agric. Food. Chem.*, **11**: 204~ 207.
- [43] Bates TR, Lynch JP. 2000. Plant growth and phosphorus accumulation of wild type and two root hair mutants of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) [J]. *Am. J. Bot.*, **87**: 958~ 963.
- [44] Bonser A, Lynch JP, Snapp S. 1996. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris* [J]. *New Phytol.*, **132**: 281~ 288.
- [45] Borch K, Bouma TJ, Lynch JP, *et al.* 1999. Ethylene: A regulator of root architectural response to soil phosphorus availability [J]. *Plant Cell Environ.*, **22**: 425~ 431.
- [46] Brewster J, Bhat K, Nye P. 1976. The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics IV. The growth and uptake of rape in solution of different phosphorus concentrations [J]. *Plant Soil*, **44**: 279~ 293.
- [47] Chen YL, Guo YQ, Han SJ, *et al.* 2002. Effect of root derived organic acids on the activation of nutrients in the rhizosphere soil [J]. *J. For. Res.*, **13**(2): 115~ 118.
- [48] Dahl RC. 1977. Soil organic phosphorus [J]. *Adv. Agron.*, **29**: 83~ 119.
- [49] Daram P, Brunner S, Persson BL, *et al.* 1998. Functional analysis and cell specific expression of a phosphate transporter from tomato [J]. *Planta*, **206**: 225~ 233.
- [50] Dinkelaker B, Romheld V, Marschner H. 1989. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. *Plant Cell Environ.*, **12**: 285~ 292.
- [51] Drew MC, He CJ, Morgan PW. 1989. Decreased ethylene biosynthesis, and induction of aerenchyma, by nitrogen or phosphate starvation in adventitious roots of *Zea mays* L. [J]. *Plant Physiol.*, **91**: 266~ 271.
- [52] Epstein E. 1983. Better crops for food [J]. *Ciba Foundation Symp.*, **97**(2): 61~ 68.
- [53] Essigmann B, Gler S, narang RA, *et al.* 1998. Phosphate availability affects the thylakoid lipid composition and the expression of SQD1, a gene required for sulfolipid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, **95**: 1950~ 1955.
- [54] Foehse D. 1991. Phosphorus efficiency of plants II: Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species [J]. *Plant Soil*, **12**: 261~ 272.
- [55] Forde BG. 2002. The role of long-distance signaling in plant responses to nitrate and other nutrients [J]. *J. Exp. Bot.*, **53**: 39~ 43.
- [56] Fox TR. 1992. Effect of mycorrhizae of pine seedlings on the utilization of hatase hydrolyzable organic phosphorus in two forested spodosols [J]. *Soil Biol. Biochem.*, **24**(6): 579~ 583.
- [57] Frank W. Smith. 2001. Sulphur and phosphorus transport systems in plants [J]. *Plant Soil*, **232**(1): 109~ 118.
- [58] Gardner WK, Boyber DA, Parbery DG, *et al.* 1983. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus*. III. The probable mechanism by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced [J]. *Plant Soil*, **70**: 107~ 124.
- [59] Gillespie AR. 1991. Rhizosphere acidification increase phosphorus recovery of blank locust: II [J]. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **54**: 537~ 54.
- [60] Gyaneshwar P, Kumar GN, Parekh LJ, *et al.* 2002. Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants [J]. *Plant Soil*, **245**(1): 83~ 93.
- [61] Haussling M, Marschner H. 1989. Organic and inorganic soil phosphorus and acid phosphatase activity in the rhizosphere of 80 year old Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) trees [J]. *Biol. Fertil. Soils*, **8**(2): 128~ 133.
- [62] He CJ, Morgan PW, Drew MC. 1992. Enhanced sensitivity to ethylene in nitrogen- or phosphate starved roots of *Zea mays* L. during aerenchyma formation [J]. *Plant Physiol.*, **98**: 137~ 142.
- [63] Helal HM, Sauerbeck DK. 1994. Influence of plant roots on C and P metabolism in soil [J]. *Plant Soil*, **76**: 175~ 182.
- [64] Islam A, Mandal R, Osman KT. 1979. Direct absorption of organic phosphate by rice and jute plants [J]. *Plant Soil*, **53**: 49~ 54.
- [65] Knight WG. 1995. Oxalate Effect on solution phosphorus in Calcareous soil [J]. *Arid Soil Res. Rehabil.*, **5**(1): 14~ 20.
- [66] Kpomblekou AK, Tabarabai MA. 1994. Effect of organic acids on release of phosphorus rocks [J]. *Soil Sci.*, **158**(6): 442~ 453.
- [67] Leggewie G, Willmitzer L, Riesmeier JW. 1997. Two cDNAs from potato are able to complement a phosphate uptake-deficient yeast mutant: Identification of phosphate transporters from higher plants [J]. *Plant Cell*, **9**: 381~ 392.
- [68] Lopez-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sanchez-Calderon L, *et al.* 2002. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system [J]. *Plant Physiol.*, **129**: 244~ 256.
- [69] Lynch J. 1995. Root architecture and plant productivity [J]. *Plant Physiol.*, **109**: 7~ 13.
- [70] Lynch JP, Ran BJ. 1993. Growth and architecture of seedling roots of common bean genotype [J]. *Crop Soil*, **133**: 1253~ 1257.
- [71] Robinson D. 1994. The response of plant to nonuniform supplies of nutrient [J]. *New Phytol.*, **127**: 635~ 647.
- [72] Saric MR. 1983. Theoretical and practical approaches to the genetic specificity of mineral nutrition of plants [J]. *Plant Soil*, **72**: 137~ 150.
- [73] Schachtman DP, Reid RJ, Ayling SM. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell [J]. *Plant Physiol.*, **116**: 447~ 451.
- [74] Smith FW, Ealing PM, Dong B, *et al.* 1997. The cloning of two *Arabidopsis* genes belonging to a phosphate transporter family [J]. *Plant J.*, **11**: 83~ 92.
- [75] Smith FA, Jakobsen I, Smith SE. 2000. Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula* [J]. *New Phytol.*, **147**: 357~ 366.
- [76] Stadon WJ, Duchesne LC, Trevors JT. 1998. Acid phosphatase, alkaline phosphatase and arylsulfatase activities in soils from a jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) ecosystem after clear-cutting, prescribed burning, and scarification [J]. *Biol. Fertil. Soils*, **27**: 1~ 4.
- [77] Mudge SR, Rae AL, Diakoff E, *et al.* 2002. Expression analysis suggest novel roles for members of the Pht1 family of phosphate transporters in *Arabidopsis* [J]. *Plant J.*, **31**(3): 341~ 353.
- [78] Tadano T, Sakai H. 1991. Secretion of acid phosphatase by the roots of several crop species under phosphorus-deficient conditions [J]. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **37**(1): 129~ 140.

作者简介 戴开结,男,1966 生,博士生,副研究员。主要从事植物生态学和引种繁殖等方面的研究,发表论文 10 余篇。
E-mail: dkj@xtbg.ac.cn

责任编辑 王伟