

许仙菊,张永春. 植物耐低磷胁迫的根系适应性机制研究进展[J]. 江苏农业学报, 2018, 34( 6 ): 1425-1429.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.06.031

## 植物耐低磷胁迫的根系适应性机制研究进展

许仙菊, 张永春

(江苏省农业科学院农业资源与环境研究所/农业部江苏耕地保育科学观测实验站, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 低磷胁迫是限制植物生长的主要因子之一。虽然农田每年施入大量磷肥,土壤也累积了较高的磷,但是一些植物仍会表现出缺磷,施磷仍能增产。植物磷肥当季利用率很低,一般只有 20%~30%,这造成了磷资源的浪费,增加了磷的潜在环境风险。磷肥利用率低的主要原因是土壤累积的磷不能被植物全部吸收利用,根系是植物吸收磷的最主要器官,植物根系对磷的吸收是植物耐低磷能力和磷肥利用率的关键。本文综述了低磷胁迫下植物根系形态和构型的变化,根系分泌物对低磷胁迫的响应特征和根际土壤难溶性磷的活化机制,着重阐述了这些根系形态、生理和化学变化与植物耐低磷之间的关系。在此基础上,对将来的研究进行了展望,特别强调了需要在现有机制上能有所突破和推进,并加强低磷胁迫下植物根系的改良和遗传育种方面的理论研究和实际应用。

**关键词:** 植物; 低磷胁迫; 根系分泌物; 根际环境; 磷养分有效性

**中图分类号:** Q945.78      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-4440(2018)06-1425-05

## Research progress on the root adaptation mechanism of plants under low phosphorus stress

XU Xian-ju, ZHANG Yong-chun

(*Institute of Agricultural Resource and Environment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/ Scientific Observing and Experimental Station of Arable Land Conservation ( Jiangsu ), Ministry of Agriculture, Nanjing 210014, China*)

**Abstract:** Low phosphorus (P) stress is one of the primary factors limiting plant growth. Although large amounts of P fertilizers were applied in the field and accumulated in soils, P fertilizer was still effective in some plants due to the deficiency of P. The utilization rate of P was very low, accounting for only 20%–30% of applied P fertilizer, which caused the waste of resource and increased the potential environmental risk. The main reason for the low utilization rate of P fertilizer was that the P accumulated in soil couldn't be fully absorbed by plants. Root is the main organ for the absorption of P by plants, so the key of improving P use efficiency and enhancing plant tolerance to low P was to increase the ability of nutrient uptake of plant roots. This paper summarized the effects of low P stress on the root architecture, root exudates, and mobilization of non-soluble P in soils. The relationship between these effects and the mechanisms of plants' adaptation to low P was emphasized. Following this, we give some recommendations on the future research in this field, especially on the theoretical breakthrough and practical application of root modification and genetic breeding under low P stress.

**Key words:** plant; low phosphorus stress; root exudate; rhizosphere; phosphorus availability

收稿日期: 2018-01-19

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-10-B9); 江苏省农业科技自主创新基金项目[ CX(15)1004 ]

作者简介: 许仙菊(1976-), 女, 山西绛县人, 博士, 副研究员, 主要从事土壤质量管理方面的研究。(Tel) 025-84391171; (E-mail) xuxianju76@163.com

通讯作者: 张永春, (Tel) 025-84390242; (E-mail) yczhang66@sina.com

磷是植物生长发育所必需的大量营养元素之一。它既是植物体内许多重要有机化合物的组分, 同时又以多种方式参与植物体内各种代谢过程, 是生物圈的重要生命元素<sup>[1]</sup>。植物所利用的磷素, 主

要来源于土壤。中国土壤全磷含量在0.44~0.85 g/kg<sup>[2]</sup>。土壤中磷多以无机难溶态或有机态的形式存在,导致其难以被植物直接吸收。中国约6.72×10<sup>5</sup> hm<sup>2</sup>耕地土壤缺磷,占耕地面积的1/3~1/2<sup>[3]</sup>。在大多数农田中,土壤自然供给的有效磷远远不能满足高产作物对磷的需求,必需通过施磷肥进行补充<sup>[4-5]</sup>。然而,由于施入土壤中的磷易被土壤吸附和固定<sup>[6-7]</sup>,导致磷肥的当季利用率只有10%~25%<sup>[8]</sup>。施用适宜量的磷肥会提高作物产量,高于土壤有效磷临界值再施用磷肥,产量将不再提高<sup>[9]</sup>,而且持续过量地施用超过作物需求水平的磷肥,会导致土壤中有效磷快速累积<sup>[10-11]</sup>,从而增加了磷进入周围水体的风险,导致水体富营养化,造成严重的环境污染。磷是一种不可再生资源,随着人们对磷矿资源的过度开采利用,磷矿资源终将被耗竭用完。因此,研究植物对低磷的适应性机理是很有必要的,这既能解决土壤供磷和磷流失的矛盾,还能从根本上解决低磷胁迫对植物生长的影响。

植物耐低磷胁迫的机制多种多样,不同植物种类或同一植物种类不同品种会采用不同的机制来抵抗土壤低磷胁迫。植物耐低磷胁迫的机制主要有,对土壤磷的活化能力强、适宜的根系形态构型、高效的根系磷吸收系统、高效的磷素转运和再分配能力等。根系作为植物吸收养分的最主要器官,具有高度的形态可塑性,能够通过修饰自身的发育和构型以更好地适应多变的外部环境。由于磷在土壤中易于固定和不易移动,优良的根系对于植物高效吸收养分尤为重要。本文将从植物适应低磷胁迫的根系形态学机制、根系生理生化机制和根际土壤磷活化机制3个方面,对植物耐低磷胁迫的根系适应性机制进行综述,并对将来的研究进行了展望。

## 1 低磷胁迫下植物根系形态结构变化

### 1.1 低磷胁迫对植物根系形态的影响

根系形态特征与植物利用土壤养分的效率密切相关<sup>[12]</sup>。由于磷素移动性差,根系的形态对磷素的吸收尤为重要。一些研究表明<sup>[7,13-15]</sup>,低磷胁迫不仅增加根系的生物量,而且会引起植物根系形态发生显著变化,包括根冠比、总根长、侧根长度和数目、根系吸收面积、根质量、根分支数等的增加,根系平均直径缩减等,从而提高根系与土壤的接触面积,扩大根系涉猎的土壤体积,进而从土壤中获得更

多的磷。低磷促进水稻苗期不定根上的侧根长度和数量的增加,从而增加了根系的养分吸收表面积,其中侧根长度增加对低磷响应贡献显著<sup>[16]</sup>。缺磷条件下豇豆幼苗的最大根长度(MRL)、最大侧根长度(LRL)以及每株侧根数(LRN)都有显著的变化,且缺磷条件下最大根长度和侧根数目与供磷条件下相比,都达到了极显著差异<sup>[15]</sup>。

根毛是植物吸收土壤营养成分的主要部位,其密度和长度显著影响植物磷吸收<sup>[17]</sup>。磷匮乏不仅引起根的干质量、数量、根长、根表面积、根分枝数等的增加,根毛的数量和长度等也会发生变化<sup>[7]</sup>。磷缺乏可增加拟南芥的根毛密度和长度,低磷处理16 d后根毛长度比在高磷下增加3倍,根毛密度是高磷下的5倍<sup>[18]</sup>。低磷胁迫下,植物将更多的碳水化合物分配到根系,促进了根系的生长,引起根冠比增大<sup>[19-22]</sup>。对大豆、小麦、玉米的磷高效基因型筛选的研究结果表明,在低磷条件下,植物的根冠比会增加<sup>[21]</sup>,根冠比是磷高效基因的筛选指标之一。低磷胁迫下植物根系形态的变化还与植物种类和品种有关。陈磊等<sup>[23]</sup>研究了不同施磷量对2个小麦品种根系形态和根际特征的影响。结果表明,供磷不足时,小麦根系形态和根际特征均发生适应性变化,而高磷条件下,小麦植株根系形态的改变因品种而异。

### 1.2 低磷胁迫对植物根构型的影响

低磷胁迫不仅影响根系的形态,而且会改变根系在空间上的分布,即根构型。根构型是指不同根级和根龄的根在空间的分布状态,能够在一定程度上反映根系功能特性。低磷条件下菜豆根构型发生了显著变化,这种变化显著影响菜豆的磷素利用<sup>[24]</sup>。低磷胁迫下大豆侧根密度增加,主根长度减小,形成了浅根系,这种反应被认为可以促进植物对表层土壤磷的吸收<sup>[25]</sup>,因为大多数土壤中磷聚集在表层。表明,低磷胁迫下,许多植物根系形态和构型会朝着有利于植物获得更多的磷的方向变化,主要体现在根系可以接触更多的土壤磷。

## 2 低磷胁迫下植物根系分泌物的变化

低磷胁迫下,有些植物具有主动适应的机制,植物根系会分泌出多种类型分泌物,其中普遍认为质子、有机酸、土壤酸性和碱性磷酸酶以直接或间接的方式影响土壤磷的有效性<sup>[26-29]</sup>。

## 2.1 低磷胁迫下植物根系分泌有机酸的变化

低磷胁迫下植物根系分泌的有机酸增多。苜蓿在缺磷时,其根系分泌的柠檬酸显著增加,可达到正常供磷的 1.82 倍,而分泌的其他有机酸量较少,仅占光合产物的 0.3%<sup>[30]</sup>。白羽扇豆在缺磷时,其根系大量分泌柠檬酸,占光合产物的 11%~23%<sup>[31]</sup>。在缺磷时,不同豆科植物根系分泌的有机酸种类也不相同。大豆根系分泌的有机酸为苹果酸、柠檬酸、反丁烯二酸<sup>[27-28]</sup>,菜豆根系分泌物为柠檬酸<sup>[29]</sup>,苜蓿根系分泌物为柠檬酸、苹果酸和琥珀酸<sup>[30]</sup>,白羽扇豆根系分泌物为柠檬酸<sup>[31-32]</sup>,木豆根系分泌物为石榴酸、苹果酸和草酸<sup>[27,33]</sup>。在缺磷时,白羽扇豆根系会形成簇生的排根,并向根际分泌大量的有机酸<sup>[34]</sup>。一般具有排根的根系分泌有机酸的数量可以达到根尖分泌的 10 倍<sup>[35]</sup>。在低磷胁迫下,一些植物根系会向介质分泌质子,使土壤酸化,从而促进磷的释放。张振海等<sup>[36]</sup>通过溶液培养法发现,低磷胁迫下,不同基因型大豆根系向外界环境主动分泌  $H^+$ ,分泌的有机酸主要为柠檬酸、草酸、酒石酸和苹果酸。

## 2.2 低磷胁迫下植物根系分泌酸性磷酸酶的变化

在低磷胁迫下,植物还会向土壤中分泌酸性磷酸酶。酸性磷酸酶(Apase)是一种适应性诱导酶,当植物获得磷饥饿诱导的信号后,酸性磷酸酶活性便显著增强,它能使复杂的有机磷化合物水解为植物易吸收利用的磷酸盐,可使植株体内仅有的磷得到多次重复利用。酸性磷酸酶活性高低与土壤中的磷素丰缺状况有着密切的联系。对低磷条件下油菜根系磷酸酶活性的研究表明,缺磷越严重,酶活性越高,体内磷元素被利用的程度也就越高<sup>[37]</sup>。庞欣等<sup>[38]</sup>在缺磷条件下对黄瓜、小麦根系分泌的酸性磷酸酶活性进行研究,发现其酸性磷酸酶活性随根系含磷量的增加呈直线下降趋势。低磷胁迫下植物分泌的酸性磷酸酶活性在不同植物之间差异很大。不同磷效率小麦基因型根际土壤磷酸酶含量明显不同<sup>[39]</sup>。低磷胁迫条件下,黑垆土和潮土上不同磷效率基因型小麦根际土壤水溶性磷浓度和磷酸酶含量存在显著差异<sup>[39]</sup>。缺磷条件下白羽扇豆根系分泌的酸性磷酸酶活性是供磷处理的 20 倍,而赤豆的仅为供磷处理的 1.5 倍<sup>[40]</sup>。邱双等<sup>[41]</sup>通过土培发现低磷胁迫能诱导不同谷子品种酸性磷酸酶活性。低磷胁迫下根系分泌的酸性磷酸酶的活性在不同部位

也不一样,一般生理代谢最旺盛的根尖部位酸性磷酸酶的活性也最高<sup>[42-43]</sup>。

## 3 低磷胁迫下植物根际土壤磷的活化机制

植物在低磷胁迫下向土壤中排放分泌物,主要作用是活化土壤中的磷。有机酸对土壤磷的吸附和解吸具有重要的影响。有机酸能与  $Fe^{3+}$ 、 $Al^{3+}$ 、 $Ca^{2+}$  等离子较强地螯合,使难溶性磷从 Fe-P、Al-P 和 Ca-P 及其他磷库中释放或者置换出来,从而提高植物对磷的吸收<sup>[7]</sup>。缺磷条件下根系有机酸分泌量的增加是磷高效植物活化难溶性磷的主要机制之一<sup>[44]</sup>。低磷胁迫下,磷高效小麦品种活化吸收 Al-P、Ca-P 和活性有机磷能力强于磷低效品种<sup>[45]</sup>。磷胁迫下菜豆根系分泌物对难溶性 Fe-P 和 Al-P 的活化能力比正常供磷时要高<sup>[46]</sup>。在半干旱酸性缺磷红壤中,木豆根系能分泌番石榴酸类物质,释放土壤 Fe-P 中的磷<sup>[47]</sup>。Jones 等<sup>[48]</sup>的研究结果表明,柠檬酸能从含 Ca-P 量很高的土壤中释放磷元素,主要是因为柠檬酸根的螯合作用。低磷胁迫条件下油菜、白羽扇豆和肥田萝卜等一些作物的根系会分泌柠檬酸、苹果酸、酒石酸等有机酸,来活化土壤难溶性磷<sup>[49-50]</sup>。在以钙磷为主的石灰性土壤中,在缺磷条件下,植物根系分泌的有机酸不仅可以活化土壤中的  $Ca_2$ -P 和  $Ca_8$ -P,而且也可以活化有效性很低的 Fe-P、Al-P 和  $Ca_{10}$ -P<sup>[7]</sup>。

低分子量的有机酸在土壤磷的吸附和解吸过程中起很重要的作用。不同种类的有机酸在解吸土壤吸附的可溶性无机磷的过程中起的作用不同。在低分子有机酸中,柠檬酸起的作用最强,草酸较次,苹果酸和酒石酸介于两者之间,解吸效果最弱的是乙酸、琥珀酸和乳酸<sup>[51]</sup>。在酸性土壤中,增加质子的浓度,有利于土壤胶体上  $H_2PO_4^-$  的解离,从而增加植物吸收土壤胶体上的吸附磷的能力。有机酸能够解吸土壤中的吸附磷,首先取决于有机酸的种类和数量,即羧基和酚羟基的数量、位置及其与铁、铝形成络合物的稳定性。

## 4 展望

如上所述,几十年来,在植物耐低磷胁迫的根系适应性机制方面已取得不少进展,并充分认识到改良植物根系是提高植物耐低磷胁迫能力和磷肥利用

率的关键。然而,目前许多研究仍停留在对这些机制的研究上,而进一步向前推进的研究特别是应用型案例不足。例如,已明确较大的根系和较优良的根构型对植物耐低磷非常重要,遗憾的是,这方面的理论研究和实践策略仍没有向前推进。对于如何通过改良使得植物形成这样的根构型并没有做过较多尝试,而这可以通过农艺措施和遗传改良等许多方法得以实现。又例如,对于植物在低磷胁迫下根系分泌物的报道也非常多,在分子机制研究上也取得不少突破性进展,但是这些机制研究如何应用到农业生产上,成功案例也很少。理论研究成果的成功应用案例之所以较少,一个主要原因可能是因为大田土壤是一个复杂的体系,涉及的因素比较多,这导致温室和实验室的土培和水培研究结果在田间条件下的应用受到限制。水培条件下,溶液中磷几乎全是植物可以吸收利用的有效磷,不存在活化的问题,只要供应充足,就能保证植物生长。因此,建议将来的植物耐低磷机制的研究应更多地在田间土壤条件下开展,特别是一些耐低磷和磷高效的作物品种更应在田间土培条件下开展。另外,植物耐低磷机制的研究需要和遗传育种相结合,只有这样,才能最终实现提高植物耐低磷能力和磷肥利用率。

#### 参考文献:

- [1] 陆景陵,张福锁,曹一平. 植物营养学(上)[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2001.
- [2] 中国土壤学会农业专业委员会. 土壤农业化学常规分析方法[M]. 北京: 科学出版社, 1989.
- [3] 李庆逵,朱兆良,于天仁. 中国农业持续发展中的肥料问题[M]. 南昌: 江西科学技术出版社, 1988.
- [4] JOHNSTON A E. Fertilizers and agriculture: fifty years of developments and challenges[M]. York: The Fertilizer Society, 1994.
- [5] 董秋平,赵恢,张小芳,等.低磷胁迫下不同野生大豆的形态和生理响应差异[J].江苏农业科学,2017,45(9):79-83.
- [6] 田孝忠,曹季江.磷肥残效研究[J].土壤,1997(5):251-253.
- [7] 赵华,徐芳森,石磊,等.植物根系形态对低磷胁迫应答的研究进展[J].植物学通报,2006,23(4):409-417.
- [8] 朱兆良.我国氮肥的使用现状、问题和对策[M].南京:江苏科学技术出版社,1998.
- [9] JOHNSTON A E, POULTON P R. Defining critical levels of available soil phosphorus for agricultural crops [C]//TUNNEY H. Phosphorus loss from soil to water. New York: CAB International, 1997:441-445.
- [10] SELLES F, CAMPBELL C A, ZENTNER P R. Effect of cropping and fertilization on plant and soil-phosphorus[J]. Soil Sci Soc Am J, 1995, 59:140-144.
- [11] AULAKH M S, GARG A K, KABBA B S. Phosphorus accumulation, leaching and residual effects on crop yields from long-term applications in the subtropics[J]. Soil Use Manage, 2007, 23: 417-427.
- [12] BONSER A, LYNCH J P, SNAPP S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in Phaseolus vulgaris[J]. New Phytol, 1996, 132:281-288.
- [13] 张森,赵书岗,耿丽平,等. 缺磷对不同作物根系形态及体内养分浓度的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(3): 577-585.
- [14] LIU Y, MI G, CHEN F, et al. Rhizosphere effect and root growth of two maize (*Zea mays* L.) genotypes with contrasting P efficiency at low P availability[J]. Plant Sci, 2004, 167: 217-223.
- [15] 曹翠玲,毛圆辉,曹朋涛,等. 低磷胁迫对豇豆幼苗叶片光合特性及根系生理特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(6): 1373-1378.
- [16] 李海波,夏铭,吴平. 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, 2001, 43(11): 1154-1160.
- [17] LIU C, MUCHHAL U S, MUKATIRA U, et al. Tomato phosphate transporter genes are differentially regulated in plant tissues by Phosphorus[J]. Plant Physiol, 1998, 116: 91-99.
- [18] BATES T R, LYNCH J P. The efficiency of Arabidopsis thaliana (Brassicaceae) root hairs in Phosphorus acquisition[J]. Am J Bot, 2000, 87:964-970.
- [19] 乔振江,蔡昆争,骆世明. 低磷和干旱胁迫对大豆植株干物质积累及磷效率的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(19): 5578-5587.
- [20] 马建华,王玉国,孙毅,等. 低磷胁迫对不同品种高粱苗期形态及生理指标的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(5): 1083-1091.
- [21] 刘鸿雁,黄建国,魏成熙,等. 磷高效基因型玉米的筛选研究[J]. 土壤肥料, 2004(5): 26-29.
- [22] 袁硕,彭正萍,沙晓晴,等. 玉米杂交种对缺磷反应的生理机制及基因型差异[J]. 中国农业科学, 2010, 43(1): 51-58.
- [23] 陈磊,王盛锋,刘荣乐,等. 不同磷供应水平下小麦根系形态及根际过程的变化特征[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(2): 324-331.
- [24] 曹爱琴,廖红,严小龙. 低磷土壤条件下菜豆根构型的适应性变化与磷效率[J]. 土壤学报, 2002, 39(2): 276-281.
- [25] LYNCH J P, BROWN K M. Topsoil foraging: an architectural adaptation of plants to low phosphorus[J]. Plant Soil, 2001, 237: 225-237.
- [26] JONES D L, HODGE A, KUZYAKOV Y. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition[J]. New Phytol, 2004, 163: 459-480.
- [27] 申建波,张福锁,毛达如. 磷胁迫下大豆根分泌有机酸的动态变化[J]. 中国农业大学学报, 1998, 3(增刊): 44-48.
- [28] 张振海. 有机酸和质膜 H<sup>+</sup>-ATPase 参与不同基因型大豆都对低磷胁迫应答的研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2009.
- [29] 沈宏,严小龙. 低磷和铝毒胁迫条件下菜豆有机酸的分泌与

- 累积[J]. 生态学报, 2002, 22(3): 387-394
- [30] LIPTON D S, BLANCHAR R W, BLEVINS D G. Citrate, malate and succinate concentration in exudates for P-sufficient and P-stressed *Medicago sativa* L. seedlings[J]. Plant Physiology, 1987, 85: 315-317.
- [31] MIMURA T, DIETZ K J, KAISER W, et al. Phosphate transport across biomembranes and cytosolic phosphate homeostasis in barley leaves[J]. Planta, 1990, 180: 139-146.
- [32] 田中民, 李春俭, 王晨, 等. 缺磷白羽扇豆排根与非排根区根尖分泌有机酸的比较[J]. 植物生理学报, 2000, 26(4): 317-322.
- [33] 李春俭. 植物对缺磷的适应性反应及其意义[J]. 世界农业, 1999(7): 35.
- [34] KEERTHISINGHE G, HOCKING PJ, RYAN PR, et al. Effect of Phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin[J]. Plant Cell Environ, 1998, 21: 467-478.
- [35] KAMH M, HORST W J, AMER F, et al. Mobilization of soil and fertilizer phosphate by cover crops[J]. Plant and Soil, 1999, 211: 19-27.
- [36] 张振海, 陈琰, 韩胜芳, 等. 低磷胁迫对大豆根系生长特性及分泌 H<sup>+</sup> 和有机酸的影响[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(2): 35-40.
- [37] 张海伟, 黄宇, 叶祥盛, 等. 低磷胁迫下甘蓝型油菜酸性磷酸酶对磷效率的贡献分析[J]. 中国科学, 2010, 40(5): 418-427.
- [38] 庞欣, 张福锁, 李春俭. 部分根系供磷对黄瓜根系和幼苗生长及根系酸性磷酸酶活性影响[J]. 植物生理学报, 2000, 26(2): 153-158.
- [39] 刘璇, 闫海丽, 张淑香. 石灰性土壤上两种磷效率小麦根际特征差异[J]. 中国土壤与肥料, 2009(4): 37-39.
- [40] TANDANO T, SAKAI T. Secretion of acid phosphatase by the roots of several crop species under phosphorus deficient conditions[J]. Soil Sci Plant Nutr, 1991, 37(1): 129-140.
- [41] 邱双, 闫双堆, 刘利军. 不同谷子品种耐低磷能力研究[J]. 作物杂志, 2017(2): 139-144.
- [42] 徐静, 张锡州, 李廷轩, 等. 野生大麦对土壤磷吸收及其酸性磷酸酶活性的基因型差异[J]. 草业学报, 2015, 24(1): 88-98.
- [43] 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.
- [44] GEIERSON P F. Organic acids in the rhizosphere of *Banksia integrifolia* LF[J]. Plant and Soil, 1992, 144: 259-265.
- [45] 张锡洲, 阳显斌, 李廷轩, 等. 不同磷效率小麦对磷的吸收及根际土壤磷组分特征差异[J]. 中国农业科学, 2012, 45(15): 3083-3092.
- [46] 赵明, 沈宏, 严小龙. 不同菜豆基因型根系对难溶性磷的活化吸收[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(4): 435-440.
- [47] AE N, ARIHARA J, OKADA K, et al., Uptake mechanism of iron-associated phosphorus in pigeon pea growing on Indian Alfisol and its significance to phosphorus availability in cropping systems[J]. Proc. 4<sup>th</sup>. International. Conference Soil Science Society, 1990, 11(2): 164-169.
- [48] JONES D L, DARRAH P R. Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere[J]. Plant and Soil, 1994, 166: 247-257.
- [49] 陈凯, 马敬, 曹一平. 磷亏缺下不同植物根系有机酸的分泌[J]. 中国农业大学学报, 1999, 4(3): 58-62.
- [50] 马敬. 磷胁迫下植物根系有机酸的分泌及其对土壤难溶性磷的活化[M]. 北京: 北京农业大学, 2004.
- [51] NAGARAJAH S, POSNER A M, QUIRK J P. Competitive adsorption of phosphate with polygalacturonate and other organic anions on kaolinite and oxide surfaces[J]. Nature, 1970, 228: 83-84.

(责任编辑: 陈海霞)