

桉树幼苗对难溶性磷的吸收及其根系对低磷胁迫的响应

翁彩凤¹, 唐 健², 吴柳杰¹, 黎晓峰^{1*}

(1 广西大学 农学院, 南宁 530005; 2 广西林业科学院, 南宁 530002)

摘 要:以‘广林9号’桉树幼苗为试验材料, 采用水培和土培试验方法研究了桉树幼苗对难溶性磷酸盐的吸收及其在低磷胁迫下的根构型和根系的生理反应, 以揭示桉树高效吸收磷素的机制。结果显示: (1) 桉树幼苗在含磷酸铝的缺磷培养液中吸收的磷达 4.24 mg/株, 与供应水溶性磷和磷酸钙处理的相当。 (2) 土壤缺磷或仅在上土层(0~20 cm)施磷肥处理均有利于桉树幼苗浅层根的分布, 使根表面积及根数在上土层与下层(20~40 cm)比值明显增高。 (3) 桉树幼苗根尖的 H⁺-ATPase 活性在缺磷处理 15 d 后显著提高, 其根尖周围的溴甲酚紫指示剂变黄, 根基环境明显酸化; 根尖分泌的酸性磷酸酶活性在低磷胁迫也显著提升, 且随着处理时间(10、15、20 d)的延长而进一步提高; 铝和低磷胁迫能明显诱导桉树根系分泌草酸, 其分泌量显著高于对照和缺磷处理。研究结果表明, 桉树幼苗具有较强的难溶性磷吸收能力, 而在缺磷及磷铝胁迫下根系的浅层化、根尖酸化及根分泌的酸性磷酸酶及草酸量增加可能是桉树幼苗适应酸性土壤铝毒和缺磷环境的重要机制。

关键词: 桉树; 难溶性磷; 低磷胁迫; 反应机制

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Sparingly Soluble Phosphorus Absorption and Root Response to Phosphorus Deficiency Stress in *Eucalyptus* Seedlings

WENG Caifeng¹, TANG Jian², WU Liujie¹, LI Xiaofeng^{1*}

(1 College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530005, China; 2 Guangxi Forestry Research Institute, Nanning 530002, China)

Abstract: In order to uncover the mechanism of phosphorus(P) efficiency in utilization in *Eucalyptus*, we investigated the sparingly-soluble phosphates uptake and physiological response of root system and architecture to P deficiency condition at seedling stage using ‘Guanglin 9’ by hydroponics and pot-culture experiments. It was suggested that: (1) P uptake by *Eucalyptus* seedlings root was up to 4.24 mg/plant under low P condition of AlPO₄, which was similar to those under low P condition of water-soluble P and Ca₃(PO₄)₂. (2) Formation of shallow root was induced by P deficiency and applying P fertilizer at the topsoil (0~20 cm), which resulted in the obvious increasing ratio of root surface and root tip number between topsoil and subsoil (20~40 cm) compared with normal P treatment. (3) 15 days after low P stress, H⁺-ATPase activity improved significantly in *Eucalyptus* seedlings and the bromocresol purple indicator turned yellow at root tip. Secreting activity of acid phosphatase from root significantly improved under P

收稿日期: 2014-02-03; 修改稿收到日期: 2014-03-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260497); 广西优良用材林资源培育重点实验室开放课(12A0202); 广西研究生创新计划项目(YCSZ2012024)

作者简介: 翁彩凤(1988—), 女, 在读硕士生, 主要从事植物营养生理及调控研究。E-mail: 404470189@qq.com

* 通信作者: 黎晓峰, 博士生导师, 主要从事植物生理逆境胁迫研究。E-mail: lxf@gxu.edu.cn

deficiency related to normal P treatment, and further improved with the extension of low P stress (10, 15, 20 days). Moreover, Al toxicity and P deficiency stress can significantly induced the secretion of oxalic acid from root, and the secreting amount of oxalic acid under both Al and P deficiency conditions was significantly larger than that under the control and P deficiency conditions. These results indicated that strong uptake ability of sparingly-soluble phosphates, shallow root system induced by P deficiency and both Al toxicity and P deficiency conditions, acidification of root tip and secreting acid phosphatase and oxalic acid from root possibly contributed to the mechanism of resistance to Al toxicity and P deficiency in acid soil in *Eucalyptus* seedling.

Key words: *Eucalyptus*; sparingly soluble phosphorus; phosphorus deficiency stress; response mechanism

酸性土壤约占世界可耕地面积的 40%, 是主要的问题土壤。中国酸性土壤遍及南方 15 个省(区), 总面积约为 2 030 万 hm^2 , 约占全国土地面积的 21%^[1]。酸性土壤中的磷与铝等结合形成难溶性磷而难以被作物利用^[2], 而铝在酸性土壤环境下溶解成为毒性较强的铝离子。因此, 缺磷和铝毒是酸性土壤中限制植物生长的主要因素。

桉树人工林是中国主要人工林品种, 面积在 195 万 hm^2 以上。广西是中国主要的桉树种植区, 桉树种植面积已超过 160 万 hm^2 ^[3]。广西桉树人工林区土壤主要为酸性的红壤, 缺磷现象非常普遍。代表性林区土壤有效磷含量在 0.5~3.0 mg/kg 之间, 平均土壤有效磷含量在 1 mg/kg 以下^[4]。另一方面, 桉树是耐贫瘠的植物, 但其耐贫瘠机制的研究很少。因此, 揭示桉树对低磷环境的适应性反应及机制, 对于培育耐低磷植物新品种、桉树磷素养分资源管理及中国桉树人工林可持续发展都有重要意义。

近年来, 关于桉树对林地土壤磷素的利用研究有不少报道^[5-7], 但多是研究桉树的田间施肥条件下地上部生理反应及土壤的磷素状况。本试验在借鉴前人研究的基础上, 通过室内盆栽模拟试验对桉树在缺磷条件下根系的不同生理应答反应, 以及不同磷的空间分布下桉树根系形态特征的改变来探究桉树对磷素的高效利用机制。

1 材料和方法

1.1 供试材料

供试苗木为速生桉(*Eucalyptus*)品种‘广林 9 号’60 日龄幼苗, 由广西林业科学研究院提供。

1.2 试验处理

1.2.1 水培试验 购回的 60 日龄的桉树幼苗于 1/5 霍格兰营养液(pH 6.0)培养 1 周后, 做为以下试验的供试材料。

为了解桉树幼苗对难溶性磷的吸收能力, 选择长势一致的幼苗分别培养于 1/5 霍格兰营养液

(+P, CK, 0.2 mmol/L $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$)、缺磷的营养液(-P)、添加有 40 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸铝缺磷培养液(-P+AlP)和添加 40 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸钙的缺磷培养液(-P+CaP)中。磷酸铝和磷酸钙均为分析纯试剂。缺磷的处理不加水溶性磷, 培养液中的 $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 以相同摩尔浓度的 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 代替(下同), 以保证不同培养液中的氮浓度相同。培养 30 d 后, 收获植株, 测株高, 称重, 分析含磷量并计算植株吸磷量。

为研究桉树幼根在缺磷和铝胁迫下根系分泌的有机酸, 特将上述幼苗分别培养于完全培养液(+P, CK)和缺磷(-P)培养液中。培养 15 d 后, 将幼根浸入 0.5 mmol/L CaCl_2 溶液中过夜洗根。次日, 将部分 -P 处理植株(3 盆)的 CaCl_2 溶液以 50 $\mu\text{mol/L}$ AlCl_3 溶液(含 0.5 mmol/L CaCl_2 , pH 4.5)代替, 其余 -P 处理植株和 +P 处理的植株分别浸入到 0.5 mmol/L CaCl_2 溶液中。24 h 后, 收集含根系分泌物的培养液, 经浓缩, 溶解后冰箱保存, 并以下述方法分离、测定其中的有机酸。同时, 收获根系, 称重。

为探讨桉树幼根对缺磷环境的生理应答反应, 将上述幼苗分别培养于 +P 或 -P 培养液中。分别于 10、15、20 d 后收获植株, 在冰浴中切取 1.0 cm 长的根尖(15 条/样品), 测定根尖分泌酸性磷酸酶活性。处理 15 d 后, 采用琼脂-指示剂法观测根尖的酸化作用, 同时取根尖样品测定 H^+ -ATPase 活性。

1.2.2 土壤盆栽试验 为了研究不同土层中磷分布对桉树幼苗根构型的影响, 特将 60 日龄的幼苗种植于缺磷的土壤中。设置土壤不施磷肥(上下层低磷, -P/-P)、上层施磷肥(+P/-P)和上下层施磷肥(+P/+P)处理。土层厚 40 cm, 0~20 cm 为上层, 20~40 cm 为下层。施用的磷肥为分析纯的 NaH_2PO_4 (0.4 g/kg P_2O_5)。磷肥及尿素(N 0.25 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)和氯化钾(K_2O 0.25 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)均做基肥施

用。每桶(口径 70 cm,高 55 cm)装入 150 kg 的供试土壤风干土,围着桶内四周每隔 40 cm 外斜 15°左右埋 1 根透明塑料根管(长 1 m,直径 6.5 cm),共埋 3 根。在管与管之间种植幼苗,桶中心种 1 株,共 4 株苗。处理 40 d 后,采用 Epson CI-600 根系生长动态监测系统观测不同土层分布状况(根表面积及根尖数)。供试土壤为第四纪红土母质发育的赤红土,pH 4.85,有效磷 4.27 mg/kg,全磷 0.14 g/kg。

以上试验均于亚热带生物资源保护与利用国家重点实验室温室中进行。所有处理均设 3 个重复。数据差异性采用 Duncan 多重比较法检验。

1.3 指标分析

1.3.1 植物全磷含量 采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮钼蓝比色法^[8]测定。

1.3.2 有机酸含量 根据 Li 等^[9]的方法进行收集样品并纯化,采用离子色谱仪(ICS-5000,DIONEX,USA)测定。色谱柱为 Dionex IonpacTM AS11-HC (4×250 mm),流动相 A 泵为超纯水,B 泵为 250 mmol/L NaOH,流速为 1.2 mL·min⁻¹。采用流动相进行梯度洗脱:0~5 min,B 泵 6%~10%;5~12 min,B 泵 10%~25%;12~12.1 min,B 泵 25%~6%;20 min,B 泵 6%。

1.3.3 相关酶活性 ATP 酶($\text{H}^+\text{-ATPase}$)活性、根尖原位 pH 值、蛋白质含量、分泌的酸性磷酸酶活性分别参照唐新莲等^[10]、Bradford^[11]法、苏宝玲等^[12]、秦丽凤等^[13]方法测定。

2 结果与分析

2.1 难溶性磷对桉树幼苗的营养作用

桉树幼苗在缺磷培养液中培养 30 d 后,植株体

内磷含量(-P,0.51 mg/plant)仅为对照(+P,CK)处理(4.82 mg/plant)的 10.6%;但在缺磷培养液中添加难溶性磷酸铝(-P+AlP)的植株的磷吸收量达 4.24 mg/plant,与对照及添加磷酸钙处理(-P+CaP)(5.66 mg/plant)处理的相当(图 1,A)。这些结果说明,桉树幼苗具有较强的利用难溶性磷酸盐的能力。

同时,经缺磷处理 30 d 后,桉树幼苗生长明显受阻,其株高和生物产量均比对照显著降低;然而,添加难溶性磷酸盐后幼苗的株高和生物产量均显著增加,-P+AlP 和 -P+CaP 处理的株高和生物产量与对照处理的相当(图 1,B)。可见,难溶性磷对桉树幼苗生长有明显的促进作用,也再次证明桉树幼苗对难溶性磷具有较强的利用能力。

2.2 低磷胁迫下桉树幼根的生长及根系构型特征

表 1 显示,低磷且不施磷(-P/-P)及仅在上层施用磷肥(+P/-P)处理的桉树幼苗,其每平方厘米根管观察窗观察到根系的表面积分别为 0.08 和 0.13 cm²(表 1),分别是上下层施磷对照(+P/+P)处理(0.26 cm²)的 30.8%和 50.0%。然而,低磷处理的上/下层根系表面积的比值明显增加,如 +P/-P、-P/-P 处理上/下层根系表面积的比值分别为 0.91 和 1.53,分别是 +P/+P 处理(0.62)的 1.47、2.46 倍。这些结果说明,不同土层中磷素的分布状态影响根系的分布,充足的磷素供给有利于桉树根系深扎,而低磷胁迫有利于浅层根系的分布。

同时,磷肥的施用也有利于增加桉树幼苗须根的生长,增加须根数量。+P/-P、+P/+P 处理的根尖数分别为 1.3 和 0.7 条/cm²,均显著高于 -P/-P 处理(表 1)。然而,+P/-P、-P/-P 处理的

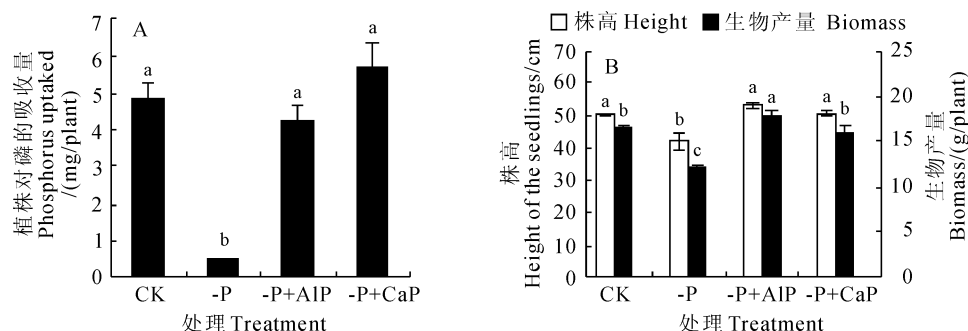


图 1 桉树幼苗对难溶性磷的吸收及植株对磷的生长反应

同一柱子上的不同小写字母表示处理间达到 0.05 显著差异水平;采用 Duncan 多重比较法;下同

Fig. 1 Phosphorus absorption and plant growth response to sparingly soluble phosphorus in *Eucalyptus* seedlings

The different normal letters on the same column indicate significant difference among treatments

at 0.05 level, using one-way ANOVA with Duncan test; The same as below

表 1 低磷处理对桉树幼苗根系表面积和须根分布的影响

Table 1 Effect of low-P stress on root specific surface area and distribution in varied soil layers

指标 Index	处理 Treatment	土层 Layer			比值(上/下) Ratio(up/down)
		0~40 cm	0~20 cm(上 up)	20~40 cm(下 down)	
表面积 Surface area /cm ²	-P/-P	0.08±0.00b	0.05±0.01b	0.03±0.00b	1.53±0.16a
	+P/-P	0.13±0.02b	0.06±0.01ab	0.07±0.01b	0.91±0.10ab
	+P/+P	0.26±0.01a	0.12±0.03a	0.14±0.03a	0.62±0.09b
根尖数 Number of root tip /(Root tips • cm ⁻²)	-P/-P	0.4±0.04b	0.3±0.03b	0.2±0.03b	1.69±0.34a
	+P/-P	0.7±0.06b	0.4±0.02ab	0.3±0.04b	1.20±0.08ab
	+P/+P	1.3±0.23a	0.5±0.06a	0.7±0.17a	0.77±0.11b

上下层根尖的比值分别为 1.20 和 1.69,分别是 +P/+P 处理(0.77)的 1.56、2.19 倍。这些结果进一步说明,低磷胁迫有利于桉树幼苗浅层根系的分布。

2.3 桉树幼苗对低磷胁迫的生理应答反应

2.3.1 草酸分泌量 在本次试验桉树幼苗根系分泌的阴离子组分中检测到草酸和柠檬酸,但以草酸为主,所以此处主要分析草酸含量的变化。其中,幼苗在缺磷(-P)培养液中培养 10 d 后,培养液中的草酸含量(8.99±0.45 μg/g)是对照处理(5.95±0.52 μg/g)的 1.51 倍;然而,低磷培养的幼苗经 50 μmol/L AlCl₃ 处理(-P+Al)后,幼苗根系草酸的分泌量进一步增加,-P+Al 处理幼苗的草酸分泌量(38.83±4.44 μg/g)是单独低磷(-P)处理的 6.53 倍(图 2)。这些结果说明,铝和磷胁迫可诱导桉树幼根分泌大量的草酸。

2.3.2 根尖酸化及 H⁺-ATPase 活性 根尖酸化是一些植物种类或品种对低磷胁迫环境的一种生理应答反应。在缺磷(-P)处理 15 d 后,桉树幼苗根尖周围的溴甲酚紫酸碱呈明显的黄色;虽然,对照处理(+P)的根尖周围的琼脂也呈微弱的黄色,但 -P 处理的黄色区域及深度明显高于 +P 处理(图 3)。同时,图 4 显示,缺磷(-P)处理的桉树幼苗根尖的 H⁺-ATPase 活性(0.25 μmol • mg⁻¹ • min⁻¹)比对照处理(+P,0.15 μmol • mg⁻¹ • min⁻¹)显著高出 70.8%(*P*<0.05)。以上结果说明,低磷胁迫条件下桉树幼苗根尖区域明显酸化。

2.3.3 酸性磷酸酶活性 由图 5 可知,缺磷(-P)胁迫下桉树幼苗根系分泌的酸性磷酸酶活性显著增加,并且随着处理时间的延长酶活性有显著提高趋势。其中,缺磷处理 10 d 后,根系分泌的酸性磷酸酶活性是对照(+P)处理的 1.93 倍;在低磷处理 15 d 后,酸性磷酸酶活性增加至对照处理的 2.41 倍。处理 20 d 后,-P 处理的活性达到对照处理的 5.24 倍。这些结果说明,缺磷诱导桉树幼根分泌酸性磷酸酶。

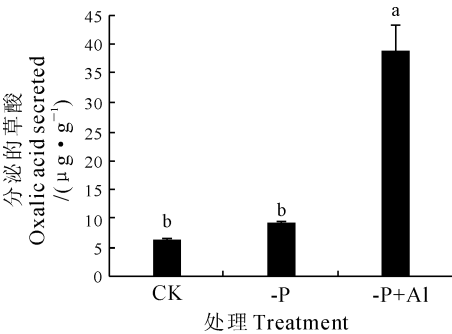


图 2 低磷及铝胁迫下根系草酸分泌量的变化
Fig. 2 Oxalic acid secreted from roots under low phosphorus and aluminum stress

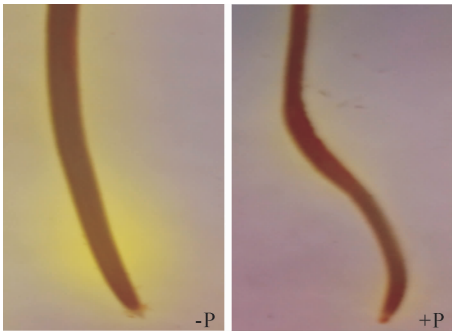


图 3 缺磷诱导桉树幼根的酸化
Fig. 3 Phosphorus-deficiency induced-root acidification

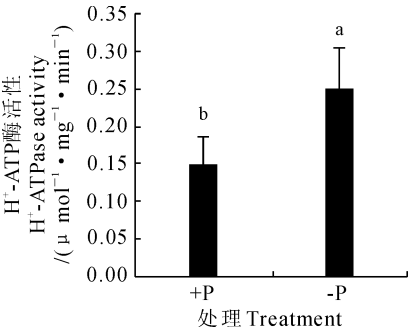


图 4 缺磷对根尖 H⁺-ATPase 活性的影响
Fig. 4 Effect of phosphorus-deficiency on H⁺-ATPase activity of root tips

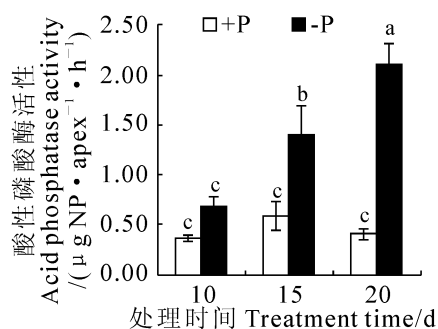


图5 缺磷对根尖分泌酸性磷酸酶的影响

Fig. 5 Effect of phosphorus-deficiency on the secretion of acid phosphatase from roots

3 讨论

3.1 桉树幼苗对土壤难溶性磷的吸收能力

铝磷是酸性土壤中磷的一种主要形态。植物对磷酸铝利用能力的高低在某种程度上反映其对酸性土壤缺磷环境的适应性。磷酸铝溶解是植物吸收其中磷的前提,而溶度积大小可反映难溶性磷的溶解性。磷酸铝的溶度积为 3.2×10^{-31} ,远低于磷酸钙的溶度积(1×10^{-25})。但本实验表明,以磷酸铝和磷酸钙为磷源的桉树幼苗对磷的吸收量相当,说明桉树幼苗具有较强的利用铝磷等难溶性磷的能力。

3.2 桉树幼苗对低磷环境的应答反应及可能机制

植物协调调控根系的空间分布及根系对酸性土壤环境的应答反应是某些植物适应酸性土壤缺磷和铝毒环境的重要机制^[14-15]。植物根系的形态特征(如根系长度、根毛数量)与其养分、水分的吸收能力有关^[16-17]。磷素在土壤中的移动性很差,一般分布在土壤的浅层,并随着土层的加深而不断减少^[15]。因此,“浅根吸磷的伞状”的根系构型为磷高效吸收的基因型^[18],如低磷条件下根系在表层土壤中的分布有利于菜豆适应缺磷的土壤环境^[18-19]。本研究发现,低磷条件下桉树幼根在土壤上层分布的表面积和根数明显增加,而磷肥的施用则增加根系的表面积及根数量,尤其是深土层的数量。桉树的这种特性既有利于其在低磷土壤环境下吸收更多的浅层

磷,也有利于幼根在磷素充足或施肥后对深层土壤磷的吸收利用。可见,调节根系在不同土层中的合理分布可能是桉树适应酸性土壤环境的重要机制。

同时,过多的铝离子及缺磷是酸性土壤中限制植物生长的主要因子,但一些抗性的植物种类或品种在缺磷或铝毒胁迫环境下,根系可通过分泌一些小分子有机酸与铁铝磷酸盐中的铝铁等螯合,将磷溶解出来,并形成毒性较低的有机酸铝,一方面有利于根系对磷的吸收,另一方面也降低铝的毒性,即根系分泌有机酸是植物抵御铝毒和适应缺磷环境的重要机制^[20-22]。本研究发现,铝毒及低磷胁迫能诱导桉树幼根分泌草酸,暗示桉树幼苗对磷酸铝的吸收可能与草酸的分泌有关。

另外,难溶性磷酸盐的溶解是植物从土壤中吸收磷的关键,而土壤酸化有利于土壤中磷的溶解。因此,根际酸化也是植物适应磷胁迫环境的重要机制^[23-24]。前人已先后报道了云南松^[24]、小麦^[25]、大豆^[26]等植物在缺磷环境下根际的酸化作用。在本研究中,我们也观察到桉树幼苗在低磷胁迫下根尖明显的酸化作用,并且在低磷环境下根尖的 H^+ -ATPase 活性也显著高于对照。

在酸性林业土壤中,表层土壤的有机质常常较丰富,而土壤中的有机磷可在磷酸酶的作用下分解为植物可吸收的形态。因此,提高土壤中的酸性磷酸酶活性有利于植物吸收磷。大豆、玉米、木豆等作物根系酸性磷酸酶活性在低磷胁迫下显著提高^[13, 27-29]。本研究表明,桉树根系分泌的酸性磷酸酶活性在低磷条件下也显著增强,并且随着缺磷处理时间的延长有进一步提高的趋势。这些结果说明,根系分泌的酸性磷酸酶也是桉树对缺磷胁迫的一种应答反应,有利于其吸收利用土壤中的有机磷。

综上所述,桉树幼苗对土壤难溶性磷酸盐具有较强的利用能力,而增加浅层根系的比重、酸化根际环境、分泌酸性磷酸酶及草酸可能是桉树幼苗对低磷胁迫或磷铝胁迫的适应性反应机制。

参考文献:

- [1] QIU Y (邱燕), ZHANG D H (张鼎华). Research progress on phosphorus transformation in southern acid soils[J]. *Fujian Science and Technology of Rice and Wheat* (福建稻麦科技), 2003, **21**(3): 14-17 (in Chinese).
- [2] KOCHIAN L V. Cellular mechanisms on aluminum toxicity and resistance in plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1995, **46**(5): 237-260.
- [3] HE R G (何日广). Problems and countermeasures of sustainable development for *Eucalyptus* plantations in Guangxi[J]. *Jilin Agriculture* (吉林农业), 2011, (7): 199-202 (in Chinese).

- [4] YANG M SH(杨民胜), CAO J ZH(曹继钊), WANG H L(王会利), *et al.* Soil fertility evaluation and fertilization tactics of *Eucalyptus* raw material forest bases[J]. *Eucalypt Science & Technology* (桉树科技), 2009, **26**(1): 30—35(in Chinese).
- [5] ZHAO G(赵 贵), DING X D(丁效东), WANG R P(王荣萍), *et al.* Phosphorus absorption of two different *Eucalyptus* cultivars at different tree ages in the Leizhou Peninsula[J]. *Journal of Zhejiang A&F University* (浙江农林大学学报), 2012, **29**(3): 407—411(in Chinese).
- [6] FENG L ZH(冯丽珍), HUANG Y(黄 勇), MA Q X(马庆祥). Effect of phosphorus stress on activities of acid phosphatase in different *Eucalyptus* varieties[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops* (热带作物学报), 2008, **29**(2): 132—135(in Chinese).
- [7] THOMAS D S, MONTAGU K D, CONROY J P. Leaf inorganic phosphorus as a potential indicator of phosphorus status, photosynthesis and growth of *Eucalyptus grandis* seedlings[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, **7** 223: 267—274.
- [8] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.
- [9] LI X F, MA J F, MATSUMOTO H. Pattern of Al induced secretion of organic acids differs between rye and wheat[J]. *Plant Physiology*, 2000, **123**(4): 1 537—1 543.
- [10] TANG X L(唐新莲), WEI J J(韦进进), LI Y Y(李耀燕), *et al.* Studies on Al-detoxification mechanism of both citrate and malate secreted from roots of rye under Al stress[J]. *Journal of Guangxi Agricultural and Biological* (广西农业生物科学), 2006, **25**(4): 326—340(in Chinese).
- [11] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation if microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, **72**: 248—254.
- [12] SU B L(苏宝玲), HAN SH J(韩士杰). Study on the pH and oxidation-reduction condition in rhizospheres of woods[J]. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2000, **28**(3): 81—82(in Chinese).
- [13] QIN Y L(秦丽凤), ZUO F H(左方华), *et al.* Effect of P deficiency and Al stress on root tip of pigeon pea and the activities of acid phosphatase(APA) excreted from root tip[J]. *Guangxi Agricultural Sciences* (广西农业科学), 2006, **37**(5): 533—536(in Chinese).
- [14] LIAO H, RUBIO G, YAN X, *et al.* Gravitropic response of bean root systems to phosphorus deficiency[A]//LYNCH J P, DEIKMAN J. Phosphorus in Plant Biology: Regulatory roles in molecular, cellular, organismic and ecosystem processes. Maryland: American Society of Plant Physiologists, 1999: 329—331.
- [15] LIANG C Y, PIÑEROS M A, TIAN J, *et al.* Low pH, aluminum, and phosphorus coordinately regulate malate exudation through GmALMT1 to improve soybean adaptation to acid soils[J]. *Plant Physiology*, 2013, **3**(161): 1 347—1 361.
- [16] 严小龙. 根系生物学原理与应用[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [17] BIRGIT I L, WILLAMSON L C, FITTER A H. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2002, **29**(6): 751—760.
- [18] CAO A Q(曹爱琴), YAN X L(严小龙), LIAO H(廖 红). Root architectural responses to low p availability from common bean in the soil in relation to P efficiency[J]. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2002, **39**(2): 277—282(in Chinese).
- [19] YAN X L(严小龙), LIAO H(廖 红), GE ZH Y(戈振扬), *et al.* Root architectural characteristics and phosphorus acquisition efficiency in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2000, **17**(6): 511—519(in Chinese).
- [20] LI L Q(李立芹). Current researches on adaptation mechanisms of plants to phosphorus deficiency stress[J]. *Bulletin of Biology* (生物学通报), 2011, **46**(2): 13—18(in Chinese).
- [21] MA J F. Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2000, **41**(4): 383—390.
- [22] LI Y Y(李耀燕), ZENG ZH J(曾志军), LI X F(黎晓峰), *et al.* Mobilization of sparingly soluble phosphate by *Secale cereale* L. and its corresponded mechanisms[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2008, **28**(4): 724—729(in Chinese).
- [23] ZHANG H CH(张焕朝), WANG G P(王改萍), XU X Z(徐锡增). Effects of rhizosphere acidification on phosphorus efficiency in clones of poplar[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(10): 1 607—1 611(in Chinese).
- [24] DAI K J(戴开结), SHEN Y X(沈有信), ZHOU W J(周文君), *et al.* Rhizosphere pH of *Pinus yunnanensis* Franch. and rhizosphere pH of *P. yunnanensis* seedlings at different phosphorous rates[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2005, **25**(12): 2 490—2 494(in Chinese).
- [25] WANG Q R(王庆仁), LI J Y(李继云), LI ZH SH(李振声). Adapted responses in the rhizosphere of P- efficiency wheat genotype to stress of phosphorus deficiency[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2000, **20**(1): 1—7(in Chinese).
- [26] ZHANG Z H(张振海), CHEN Y(陈 琰), HAN SH F(韩胜芳), *et al.* Effect of P deficiency stress on soybean root system and its secretion of H^+ and organic acid[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences* (中国国油料作物学报), 2011, **33**(2): 135—140(in Chinese).
- [27] LIU Y(刘 渊), LI X H(李喜焕), *et al.* Variation of acid phosphatase activity and analysis of genotypic difference in P efficiency of soybean under phosphorus stress[J]. *Journal of Plant Genetic Resources* (植物遗传资源学报), 2012, **13**(4): 521—528(in Chinese).
- [28] YAO Q H, YANG K C, PAN G T, *et al.* The effects of low phosphorus stress on morphological and physiological characteristics of maize (*Zea mays* L.) landraces[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2007, **6**(5): 559—566.
- [29] SONG J Y, SHAWN M K. Induction of maize acid phosphatase activities under phosphorus starvation[J]. *Plant and Soil*, 2001, **237**: 109—115.