

缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗根系生长和根系分泌物的影响

曹丽霞^{1,2}, 陈贵林¹, 敦惠霞², 张 轲¹

(1. 内蒙古大学 生命科学学院, 内蒙古 呼和浩特 010021; 2. 内蒙古农牧业科学院, 内蒙古 呼和浩特 010031)

摘要: 采用营养液培养方法, 以 1/2 单位日本园试配方为基本营养液, 在温室内培养黑籽南瓜 (*Cucurbita ficifolia* B.) 幼苗, 测定正常供磷处理和缺磷胁迫下黑籽南瓜幼苗在根系生长、根系形态和根系分泌物等方面的差异, 以期为南瓜磷高效种质创新和耐低磷机制研究提供理论依据。结果表明, 缺磷胁迫后 21 d, 黑籽南瓜幼苗地上部生物量显著降低, 根系生物量与正常供磷处理相比没有明显差异, 根冠比增大; 总根长和根表面积显著增加, 根数、根横径和根体积与正常供磷处理相比没有明显的差异; 根系吸磷量和磷转运率下降, 根系吸磷量占总吸磷量的百分数增加, 根系磷利用效率显著增高。总根长和根表面积增加可能与其磷吸收效率密切相关, 是黑籽南瓜幼苗对缺磷胁迫的适应性变化。与正常供磷处理相比, 缺磷胁迫后 21 d, 黑籽南瓜幼苗根系分泌的化合物种类组成类似, 主要由酚类、芳香烃类、酯类、胺类、烯烃类和烷烃类化合物组成。但缺磷胁迫后根系分泌物中的化学成分多于正常供磷处理, 邻苯二甲酸二(1-丁基-2-异丁基)酯等 8 种化合物是缺磷胁迫下黑籽南瓜根系分泌物的特有成分。缺磷胁迫后黑籽南瓜的自毒作用增强。

关键词: 缺磷; 黑籽南瓜; 根系生长; 根系分泌物

中图分类号: S642.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2009)05-0164-06

Effect of Phosphorus Deficiency on Root Growth and Root Exudates of *Cucurbita ficifolia* B.

CAO Lixia^{1,2}, CHEN Guolin¹, DUN Huixia², ZHANG Ke¹

(1. College of Life Science, Inner Mongolia University, Huhhot 010021, China; 2. Inner Mongolia Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Huhhot 010031, China)

Abstract: To probe into the morphological and physiological responses of *Cucurbita ficifolia* B. in response to phosphorus deficiency, the biomass, root morphological characters, P absorption characters and root exudates were determined by using nutrient solution approach in greenhouse. Based on the studies, we expected to lay some theoretical foundations for the improvements of P efficiency and provide materials for such studies. The results showed that on the 21st days after phosphorus deficiency, the shoot biomass of *C. ficifolia* was significant decreased, root/shoot ratio, root lengths and root surface areas increased, no significant differences were found in root biomass, root tips, root average diameter and root volume between phosphorus deficiency and normal phosphorus status. P uptake rate and P reallocation rate decreased, root P uptake/plant P uptake ratio and P utilization rate increased. The results demonstrated that root lengths and root surface areas increased might be responsible for the efficient P acquisition in *C. ficifolia* in the phosphorus deficiency environment. On the 21st days after phosphorus deficiency, root exudates of *C. ficifolia* contained similar chemical compounds as those of normal phosphorus status, which were mainly phenol, aromatic, ester, amine, olefin and alkanes. The components of root exudates of *C. ficifolia* under phosphorus deficiency were more than that in normal phosphorus status. The autotoxicosis of *C. ficifolia* was enhanced in phosphorus deficiency.

Key words: Phosphorus deficiency; *Cucurbita ficifolia*; Root growth; Root exudates

收稿日期: 2009-03-21

基金项目: 内蒙古自然科学基金重点项目(200508010502)

作者简介: 曹丽霞(1978-), 女, 内蒙古扎兰屯人, 助理研究员, 博士, 主要从事植物逆境生理研究。

通讯作者: 陈贵林(1961-), 男, 内蒙古呼和浩特人, 教授, 博士生导师, 主要从事植物生理与药用植物化学研究。

作物主要通过根系吸收土壤中的可溶性磷酸盐来满足对磷营养的需求,但由于土壤中磷主要以难溶性无机磷和有机磷的形式存在,土壤有效磷含量较低,严重限制了作物的生长,因此缺磷已经成为一些地区作物高产的限制因子^[1]。已有的研究表明,不同作物以及同一作物的不同品种对土壤低磷胁迫的适应能力和磷肥的利用率存在显著差异^[2,3],在低磷胁迫下,植物会启动有利于植物高效吸收、利用土壤中磷的适应性机制,包括根形态特征的改变、根构型变化以及特异根系分泌物的分泌等^[4-6],其中根形态和根系分泌物特性是影响植物自身吸磷能力的两个重要因素。由于磷在土壤中的移动性较差,根系只有增大与土壤的接触面积,才能更有效地吸收土壤中的磷。缺磷时植物可能会通过根长、根表面积的相对增加等来提高吸收土壤中有效磷的能力^[7]。根系分泌物是植物根系对土壤环境适应的产物,它在植物与植物、植物与环境的相互作用中充当着重要的角色,是植物产生化感作用的重要途径。植物根系的分泌作用是其适应环境胁迫的一种重要方式^[8]。

黑籽南瓜(*Cucurbita ficifolia* Bouch)根系发达,对黄瓜枯萎病等土传病害的抗病力强,嫁接亲和性好,主要作为黄瓜嫁接的砧木,是一种砧木用兼籽用的南瓜品种。目前尚未见有关黑籽南瓜对缺磷胁迫的适应性反应的报道。由于根系不仅是植物吸收水分和养分的器官,而且是最先感受缺磷信号的器官,因此本研究以黑籽南瓜为试验材料,采用水培方法,研究缺磷胁迫对黑籽南瓜根系生长、根系形态和根系分泌物成分等方面的影响,以期对南瓜磷高效种质创新和耐低磷机制研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验于2008年3月至5月在内蒙古大学温室进行。供试南瓜为云南黑籽南瓜(*Cucurbita ficifolia* B.)。

1.2 幼苗培养

南瓜种子经5% NaClO消毒5 min后,26℃浸种催芽,将出芽整齐的种子播于装有蛭石的塑料钵内,于温室育苗。温室管理昼温23~28℃、夜温10~15℃,自然光照,其他管理与一般温室相同。待幼苗子叶完全展开后转入营养液培养,设正常供磷(1.33 mmol/L,以+P表示)和缺磷(0 mmol/L,以-P表示)两个处理。营养液采用1/2单位日本园试营养液配方,用去离子水配制,pH为5.5~6.0。缺磷处理用

(NH₄)₂SO₄代替NH₄H₂PO₄。试验采用外部涂黑的塑料培养箱(25 cm @30 cm @12 cm),每个培养箱栽苗24株,电动气泵连续通气。每2 d更换1次营养液。试验设3次重复。

1.3 生理参数测定

于幼苗处理后7, 14, 21 d,各取正常供磷、缺磷处理植株10株,植株分根系和地上部两部分,将样品105℃杀青后置于60~70℃烘箱中烘干至恒质量,称量统计单株干质量,计算根冠比。根系活力用TTC法测定^[9],3次重复。

1.4 根系形态指标测定

用台式扫描仪(EPSON Expression 10000XL 1.0)扫描新鲜的幼苗根系,然后用图像分析软件Win2 RHIZO(加拿大Regent Instruments公司)分析根长、根表面积、根体积、根横径和根数。每项指标测定重复10次,取平均值。所有数据均用Microsoft Excel和DPS统计软件进行分析。

1.5 全磷含量和磷效率

将烘干的根系和地上部样本研磨成粉末,用H₂SO₄2HClO₄法消煮^[10],依照钒钼黄比色法^[11],测定植株的全磷含量,3次重复。

磷效率表达方法:植物对磷的吸收效率可以用植株的磷吸收量表示,表明南瓜从介质中获取磷的能力。植株地上部吸磷量占总吸磷量的百分数可用来表示磷的转运率,单位吸收的磷量所产生的干物质重可定义为植株体内磷的利用效率^[12]。

1.6 根系分泌物的测定

幼苗处理21 d后,各取正常供磷、缺磷处理长势均匀一致的植株10株,用蒸馏水轻轻清洗根系2次后,将幼苗转移到2 L 0.5 mmol/L CaCl₂溶液中,根部遮光通气,在玻璃温室自然光下培养4 h(8:00 - 12:00)后,用500 mL二氯甲烷提取根洗液2次,分馏二氯甲烷混合液并过0.45 μm滤膜,减压浓缩到干,加入过0.45 μm滤膜的二氯甲烷2 mL,置于-20℃冰箱保存备用。0.5 mL作GC2MS分析。GC型号为TraceGC2000,毛细管柱DB25 MSITD,30 m @ 0.25 mm。进样口温度280℃,柱温80℃,10℃/min程序升温至160℃,然后5℃/min程序升温至235℃,最后50℃/min程序升温至280℃保持5 min。载气为He,流量1 mL/min,进样量1 μL。GC2MS型号菲尼根Trace 2000,电子轰击源70 eV,扫描范围50~650 AMU,扫描速度0.4 s扫全程,离子源温度为200℃,应用NIST 98质谱数据库,通过计算机检索,进行未知物以及相对含量的测定^[13]。

1.7 缺磷胁迫后黑籽南瓜幼苗根系分泌物的化感效应

培养皿内幼苗检测: 在直径为 9 cm 的培养皿中铺 3 张定性滤纸(试验所用滤纸、培养皿等器具使用前均用高压蒸汽灭菌(0. 14 MPa, 121 e 20 min) , 加入 5 mL 根系分泌物提取液(将保存备用的根系分泌物提取液稀释, 使每个培养皿中含 1 株植株 4 h 的根系分泌物) , 各处理待溶剂挥发干后, 加入蒸馏水 5 mL, 每皿放置 25 粒预培养的黑籽南瓜种子(浸种处理 8 h, 表面消毒后于 25 e 黑暗催芽 24 h) , 以蒸馏水培养作对照(CK) , 每个处理重复 3 次。整个试验置于 25 e 培养箱中黑暗培养 5 d 后, 分别测定黑籽南瓜的胚根和胚轴的长度。

根据 Williamson 提出的化感作用评价方法, 将测得的胚根长和胚芽长的数据转换成化感效应指数 (RI) , 以衡量化感作用的强弱。RI= T/C- 1, 其中 C

是对照值,T 是处理值。当 RI> 0 时, 表示有促进作用; 当 RI< 0 时, 表示抑制作用。RI 的绝对值代表化感作用强度的大小^[14]。

2 结果与分析

2.1 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗生物量和根冠比的影响

从表 1 可以看出, 缺磷胁迫后 7~ 21 d, 黑籽南瓜幼苗根系干物质质量与正常供磷处理相比没有明显差异, 但地上部干物质质量显著低于正常供磷处理。缺磷胁迫后 7 d, 黑籽南瓜幼苗的根冠比与正常供磷处理相比没有明显差异, 随着胁迫时间的延长, 到胁迫后 14 d, 根冠比显著增加, 表明缺磷胁迫改变了干物质在地上部和根系之间的分配比例, 即缺磷胁迫对地上部的抑制大于对根系的抑制, 从而使根冠比显著增大。

表 1 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗干物质质量的影响

Tab. 1 Effect of phosphorus deficiency on biomass of C. ficifolia				
处理后天数/d Days after treatment	处理 Treatments	根系/(mg/ 株) Root	地上部/(mg/ 株) Shoot	根冠比 Root/ Shoot ratio
7	+ P	58. 9? 14. 2a	284. 3? 48. 2a	0. 21a
	- P	57. 9? 9. 6a	213. 8? 38. 9b	0. 27a
14	+ P	138. 9? 32. 4a	881. 0? 122. 8a	0. 16b
	- P	153. 9? 42. 2a	458. 0? 119. 0b	0. 34a
21	+ P	304. 7? 107. 5a	2 477. 7? 663. 6a	0. 12b
	- P	298. 7? 53. 1a	824. 8? 128. 9b	0. 36a

注: 同一处理栏中不同小写字母表示差异达到 5% 显著水平, 下同。
Note: Different letters in same column means significant at 5% level. The same bellows.

2.2 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗根系形态特征的影响

由表 2 可见, 缺磷胁迫后 7 d, 黑籽南瓜幼苗的总根长和根数均显著低于正常供磷处理, 随着胁迫时间的延长, 到胁迫后 21 d, 根数与正常供磷处理相

比没有明显差异, 但总根长较正常供磷处理高 1917%, 根表面积较正常供磷处理高 30. 2%。在缺磷胁迫下, 黑籽南瓜幼苗的根横径和根体积与正常供磷处理相比没有明显差异。

表 2 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗根系形态的影响

Tab. 2 Effect of phosphorus deficiency on root morphological characters of C. ficifolia							
处理后天数/d Days after treatment	处理 Treatments	总根长/mm Length	根数 Tips	表面积/mm ² Surf area	根横径/mm Avg diam	根体积/mm ³ Root volume	
7	+ P	170. 87? 38. 81a	691. 40? 210. 67a	15. 19? 2. 20a	0. 29? 0. 04a	0. 11? 0. 02a	
	- P	135. 84? 25. 13b	430. 44? 158. 42b	13. 20? 2. 03a	0. 31? 0. 05a	0. 10? 0. 02a	
14	+ P	429. 31? 123. 50a	907. 48? 204. 81a	60. 14? 16. 72a	0. 50? 0. 08a	1. 33? 0. 57a	
	- P	467. 14? 110. 73a	836. 12? 189. 90a	73. 03? 27. 29a	0. 61? 0. 11a	1. 52? 0. 46a	
21	+ P	605. 48? 99. 94b	1 852. 50? 421. 40a	122. 52? 19. 94b	0. 61? 0. 12a	1. 94? 0. 71a	
	- P	724. 74? 119. 15a	1 807. 30? 336. 22a	159. 57? 26. 61a	0. 70? 0. 09a	2. 84? 0. 87a	

2.3 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗磷吸收效率和磷转运率的影响

由表 3 可见, 缺磷胁迫后 21 d, 黑籽南瓜幼苗根系和地上部的吸磷量均显著低于正常供磷处理, 磷转运率较正常供磷处理低 30. 2%, 根系吸磷量占总吸磷量的百分数显著高于正常供磷处理, 根系磷利

用效率是正常供磷处理的 5 倍左右, 根系活力显著高于正常供磷处理。根系活力与根系的吸收能力密切相关, 表明在缺磷胁迫下, 黑籽南瓜幼苗可以通过增加根系活力来增加根系对磷的吸收, 使较多的磷被分配在根系, 促进根系生长, 这可能是缺磷胁迫下黑籽南瓜幼苗总根长和根表面积增大的原因之一。

表 3 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗磷吸收效率和磷转运率的影响
Tab. 3 Effect of phosphorus deficiency on P₂uptake and P₂reallocation rate of *C. ficifolia*

处理后天数/d Days after Treatment	处理 Treatments	吸磷量/(mg/株) P ₂ uptake		磷转运率/% P ₂ reallocation rate	根系吸磷量 百分数/% Root P uptake/ plant P uptake	根系磷利用 效率/(mg/mg) Root P utilization	根系活力 /(Lg/(g#h)) Root activity
		根系 Root	地上部 Shoot				
21	+ P	16.31? 1.56a	84.29? 31.03a	83.79a	16.21b	18.8b	26.80b
	- P	3.00? 0.02b	4.23? 1.88b	58.51b	41.49a	99.0a	41.19a

2.4 缺磷胁迫对黑籽南瓜根系分泌物的影响

从表 4 可以看出,在正常供磷处理的黑籽南瓜根系分泌物中,共检测到 10 个化合物,其中有 1 个酚类化合物,1 个芳香烃类化合物,2 个酯类化合物,3 个胺类化合物,1 个烯烃类化合物和 2 个烷烃类化

合物。缺磷处理的黑籽南瓜根系分泌物组分中,共检测到 18 个化合物,包括 1 个酚类化合物,1 个芳香烃类化合物,3 个酯类化合物,3 个胺类化合物,1 个烯烃类化合物和 9 个烷烃类化合物。

表 4 缺磷胁迫 21 d 后黑籽南瓜幼苗根系分泌物成分

Tab. 4 Principal components of root exudates of *C. ficifolia* in 21 days after phosphorus deficiency

物质类别 Compounds	保留时间/min Retention time	化合物 Compounds	+ P	- P
酚类 Phenol	10.329	2,4,2-叔丁基苯酚 phenol, 2,4-bis(1,2-dimethylethyl)2	1.7	0.8
芳香烃 Aromatic	10.396	二丁基羟基甲苯 Butylated hydroxytoluene	1.7	0.7
酯类 Ester	16.032	邻苯二甲酸二(1-丁基-2-异丁基)酯 1,2-Benzenedicarboxylic acid, butyl 2-methylpropyl ester		1.3
	17.660	邻苯二甲酸二丁酯 Dibutyl phthalate	5.8	2.8
	25.720	1,2-邻苯二甲酸二异辛酯 1,2-Benzenedicarboxylic acid, diisooctyl ester	2.8	2.2
胺类 Amine	21.340	十六酸酰胺 Hexadecanamide	6.6	3.8
	22.292	N-苯基-N-萘胺 N-Naphthalenamine, N-phenyl	26.2	11.7
	24.307	(Z)-2-十八烯酸酰胺 Z-Octadecenamide, (Z)-	37.3	15.9
	19.681	Z-2-十六碳烯 Z-Hexadecene	2.2	1.0
烯烃类 Olefin	19.681	Z-2-十六碳烯 Z-Hexadecene		2.7
烷烃类 Alkanes	21.667	二十二烷 Docosane		5.8
	23.330	二十三烷 Tricosane		6.9
	24.639	二十四烷 Tetracosane	2.4	8.6
	25.334	十六烷 Hexadecane	1.2	8.3
	26.043	二十六烷 Hexacosane		5.9
	26.790	二十七烷 Heptacosane		5.3
	27.630	2-氯-2-十七烷 Heptacosane, 2-chloro		5.1
	28.600	二十九烷 Nonacosane		2.8
	29.740	二十八烷 Octacosane		

正常供磷处理和缺磷胁迫的黑籽南瓜幼苗根系分泌物中的化合物类型基本相同,但在化合物化学成分和相对含量上存在差异(表 4)。缺磷胁迫的黑籽南瓜根系分泌物中有 8 个化合物(相对含量占总量的 40.6%)。在正常供磷处理的黑籽南瓜根系分泌物中未检出,分别是邻苯二甲酸二(1-丁基-2-异丁基)酯、二十二烷、二十三烷、二十六烷、二十七烷、12-氯-2-十七烷、二十九烷和二十八烷。两者之间有 10 个相同的化合物,它们分别是 2,4,2-叔丁基苯酚,相对含量占正常供磷处理黑籽南瓜根系分泌物总量和缺磷胁迫根系分泌物的 1.93% 和 0.87%(下同);二丁基羟基甲苯,占 1.93% 和 0.76%;2 个酯类化合物,占 9.78% 和 5.46%;3 个胺类化合物,占 79.7% 和 34.3%;1 个烯烃类化合物,占 2.50% 和 1.09%;2 个烷烃类化合物,占 4.10% 和 16.9%。表明在缺磷胁迫下,黑籽南瓜幼苗根系分泌物中化合物的相对

含量发生变化,烷烃类物质的含量有所增加,其余物质含量均降低。

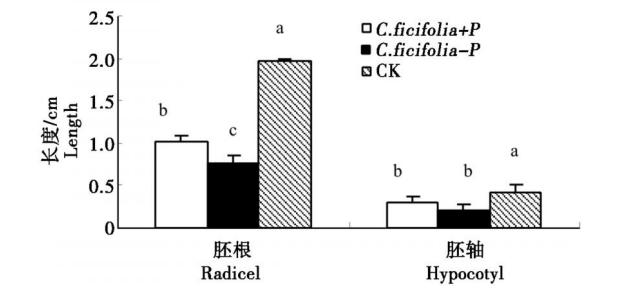


图 1 黑籽南瓜根系分泌物对黑籽南瓜胚根和胚轴的影响
Fig. 1 Effect of root exudates of *C. ficifolia* on radicle length and hypocotyl length

2.5 黑籽南瓜幼苗根系分泌物的化感效应

由图 1 可见,与对照相比,正常供磷处理的黑籽南瓜根系分泌物对黑籽南瓜的胚根和胚轴生长均有抑制作用,化感效应指数 RI 分别为 - 0.487 和 - 0.1309,表明黑籽南瓜具有自毒作用。用缺磷胁迫

下的黑籽南瓜根系分泌物处理黑籽南瓜种子, 黑籽南瓜胚根和胚轴的长度均较正常供磷条件下黑籽南瓜根系分泌物处理的低, 其化感效应指数 RI 分别为 - 0.1609 和 - 0.500, 抑制作用均明显增加, 化感抑制强度增加, 表明缺磷胁迫增加了黑籽南瓜的自毒作用, 这与 Stavrian 的营养胁迫提高了化感抑制的作用强度的结论一致^[15]。

3 讨论

3.1 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗根系特征的影响

由于磷在土壤中移动性很弱, 而植物根系形态上的一些特征, 如根毛、排根、根分枝及根系空间构型等决定了其对土壤磷的摄取范围, 即磷的空间有效性, 因而根系形态性状对植物磷营养效率具有很大的影响^[16,17]。在缺磷条件下, 大约 90% 的磷能够被根毛吸收^[18], 作物的磷效率与总根长和根表面积关系密切, 王应祥等^[19]研究发现, 水培条件下磷吸收效率高的基因型, 具有较长的根长与较大的根表面积, 大豆通过增加总根长来提高对磷及其他营养元素的吸收^[7]。本试验中, 缺磷胁迫后 21 d, 黑籽南瓜幼苗的总根长和根表面积显著增加, 使根系与营养介质的接触面积增大, 有利于根系对磷的吸收, 使根系吸磷量相对增加, 根系吸磷量的相对增加又可以促进根系生长, 增大根冠比。因此, 总根长和根表面积的增加可能是黑籽南瓜幼苗对缺磷胁迫的适应性变化。

3.2 缺磷胁迫对黑籽南瓜根系分泌物的影响

根系分泌物是植物根系在生命活动过程中向外界环境分泌的各种有机化合物总称, 其组成变化反映了植物个体的新陈代谢和生长发育状况。任何影响植物生长和生理的过程均会影响根系分泌物的数量和种类。通常, 当植物遭受营养胁迫时, 根系分泌物会改变植物根际物理化学特性, 从而间接地改善根际养分的有效性^[20]。本试验中, 缺磷胁迫后 21 d, 黑籽南瓜幼苗根系分泌物中化合物的化学成分多于正常供磷处理, 邻苯二甲酸二(1 丁基 2 异丁基)酯、二十二烷、二十三烷、二十六烷、二十七烷、1- 氯 - 二十七烷、二十九烷和二十八烷都是缺磷胁迫后根系分泌物中特有的成分。这与缺磷胁迫下油菜根系分泌的有机物种类明显多于正常有磷处理的结论一致^[21]。推测黑籽南瓜幼苗在感受到缺磷信号后, 会及时调整干物质在根系的分配比例, 促进根系相对生长, 增加总根长、根表面积和根系活力, 使根系代谢增强, 进而促进根系分泌作用, 向环境释放出更多的化合物。

本试验中, 缺磷胁迫的黑籽南瓜根系分泌物对黑籽南瓜胚根长和胚轴长的化感抑制作用明显增强, 表明缺磷胁迫与南瓜根系分泌物的化感作用间有一定的互作关系^[22]。缺磷胁迫的黑籽南瓜幼苗根系向环境释放的化感物质与正常供磷处理略有不同, 其根系分泌物中含有 5 种具有化感作用的酚类和酯类物质, 如 2, 4-二叔丁基苯酚、邻苯二甲酸二丁酯、邻苯二甲酸二(1 丁基 2 异丁基)酯、1, 2-邻苯二甲酸二异辛酯和 N-苯基-2-萘胺, 而正常供磷处理的根系分泌物中未发现邻苯二甲酸二(1 丁基 2 异丁基)酯的存在。李明等^[23]通过对大量元素胁迫下南瓜化感作用的研究发现南瓜根系分泌物所产生的化感作用是多种化感物质协同作用的结果。因此, 对黑籽南瓜的化感作用来说, 具体是哪一种物质抑制能力最强或是哪几种物质以什么比例组合才能达到最佳的化感效应尚不明确, 缺磷胁迫增强黑籽南瓜幼苗化感作用的机制还需进一步研究。

参考文献:

- [1] 王庆仁, 李继云, 李振声. 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, 1998, 4 (2): 107- 116.
- [2] Akhtar M S, Oki Y, Adachi T. Intraspecific variations of phosphorus absorption and remobilization, P forms, and their internal buffering in brassica cultivars exposed to a P-stressed environment[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2008, 50 (6): 703- 716.
- [3] 石磊, 梁宏玲, 徐芳森, 等. 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.
- [4] Ma Z, Bielenberg D G, Brown K M, et al. Regulation of root hair density by phosphorus availability in Arabidopsis thaliana[J]. Plant Cell and Environment, 2001, 24: 459- 467.
- [5] Al-Ghazi Y, Müller B, Pinloche S, et al. Temporal responses of Arabidopsis root architecture to phosphate starvation: evidence for the involvement of auxin signalling[J]. Plant Cell and Environment, 2003, 26: 1053- 1066.
- [6] Playsted C W S, Johnston M E, Ramage C M, et al. Functional significance of sauciform roots: exudation of carboxylates and acid phosphatase under phosphorus deficiency in Caustis blakei (Cyperaceae)[J]. New Phytologist, 2006, 170: 491- 500.
- [7] 刘灵, 廖红, 王秀荣, 等. 不同根构型大豆对低磷的适应性变化及其与磷效率的关系[J]. 中国农业科学, 2008, 41(4): 1089- 1099.
- [8] 李勇, 黄小芳, 丁万隆. 营养元素亏缺对人参根分泌物主成分的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(8): 1688 - 1693.

- [9] 赵世杰. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998: 51- 54.
- [10] 贺立源, 梁华东. 高氯酸- 硫酸消化植物样品防止氮素损失的研究[J]. 分析化学, 1992, 20(11): 1277- 1280.
- [11] 南京农业大学. 土壤农化分析(2)[M]. 北京: 农业出版社, 1996: 216- 219.
- [12] 张丽梅, 贺立源, 李建生, 等. 不同耐低磷基因型玉米磷营养特性研究[J]. 中国农业科学, 2005, 38(1): 110- 115.
- [13] Seal A, Pratley J E, Haig T, et al. Identification and quantification of compounds in a series of allelopathic and nonallelopathic rice root exudates[J]. Journal of chemical ecology, 2004, 30(8): 1647- 1662.
- [14] Willamson G B, Richardson D. Bioassays for allelopathy: measuring treatment responses with independent control[J]. Journal of Chemical Ecology, 1988, 14: 181- 187.
- [15] Stavrian akou S, Liakopoulos G, Karabourniotis G. Boron deficiency effects on growth, photosynthesis and relative concentrations of phenolics of *Dittrichia viscosa* (Asteraceae) [J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56(3): 293- 300.
- [16] Hill J Q, Simpson R J, Moore A D, et al. Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition[J]. Plant Soil, 2006, 286: 7- 19.
- [17] 林文雄, 石秋梅, 郭玉春, 等. 水稻磷效率差异的生理生化特性[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(6): 578- 583.
- [18] Wang B L, Shen J B, Tang C X, et al. Root morphology, proton release, and carboxylate exudation in lupin in response to phosphorus deficiency[J]. Journal of Plant Nutrition, 2008, 31(3): 557- 570.
- [19] 王应祥, 廖红, 严小龙. 大豆适应低磷胁迫的机理初探[J]. 大豆科学, 2003, 22(3): 208- 212.
- [20] 孔垂华, 徐涛, 胡飞, 等. 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制[J]. 生态学报, 2000, 20(5): 849- 854.
- [21] 杨瑞吉, 牛俊义. 磷胁迫对油菜根系分泌物的影响[J]. 西南农业大学学报: 自然科学版, 2006, 28(6): 895- 899.
- [22] 袁翠萍, 税军峰, 金付平, 等. 营养元素调控下南瓜组培根化感作用的初步研究[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(2): 38- 43.
- [23] 李明, 马永清. 大量元素胁迫下南瓜化感作用研究[J]. 西北植物学报, 2005, 25(4): 745- 751.