

低分子量有机酸对大豆根系形态和磷素吸收积累的影响

王树起^{1,2}, 韩晓增¹, 乔云发¹, 王守宇¹, 严 君¹, 李晓慧¹

(¹ 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 黑龙江 哈尔滨 150081; ² 中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁 沈阳 110016)

摘 要:采用砂培试验研究了几种低分子量有机酸(柠檬酸、草酸、苹果酸和三种酸的混合)对根系形态和磷素吸收积累的影响。结果表明:不同有机酸处理均显著降低了大豆根系生物量和根冠比,同时使根长、根表面积和根体积均显著降低,而且随着有机酸浓度的增加抑制作用加强,几种有机酸混合后,抑制作用也相对增强,表明不同有机酸处理均抑制了大豆根系的生长,同时使大豆根系的竞争能力降低。几种有机酸处理均降低了大豆对磷素的吸收积累,从而降低了大豆对磷素的吸收效率,但磷利用效率增加。

关键词:有机酸;根系形态;磷积累;磷效率;大豆

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2009)02-0210-07

Effect of Low Molecular Weight Organic Acids on Root Morphology and Phosphorus Accumulation in Soybean

WANG Shu-qi^{1,2}, HAN Xiao-zeng¹, QIAO Yun-fa¹, WANG Shou-yu¹, YAN Jun¹, LI Xiao-hui¹

(¹ Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150081, Heilongjiang, China; ² Institute of Applied ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, Liaoning, China)

Abstract: Most of the farmlands in the world are lack of phosphorus, organic acids exudates from plant root increase under phosphorus deficiency, the plants form several adaptability mechanisms to adapt the phosphorus deficiency environment. In this study, three low molecular weight organic acids (citric acid, oxalic acid, malic acid and their mixture) were selected to study the effect on root morphology and phosphorus accumulation in soybean by sand culture experiment, the results showed that soybean root biomass, root to shoot ratio, root length, root surface area and root volume all significantly decreased under different low molecular organic acids treatments compared with control, and the inhibition enhanced with the concentration increasing, suggested that the low molecular weight organic acids restrained the growth of soybean, and made the competition of soybean root decreased. Meanwhile the efficiency of phosphorus absorption decreased significantly while the efficiency of phosphorus utilization increased under the low molecular weight organic acids treatment compared with control.

Key words: Low molecular weight organic acids; Root morphology; Phosphorus accumulation; Phosphorus efficiency; Soybean

根系是植物的基础,健壮的根系为植株生长提供充足的养分和水分,根系在作物生物产量形成和生物产量转化为经济产量的过程中起到不可或缺的作用,许多高产或超高产作物栽培均把培育发达、健壮的根系作为实现其产量潜力的重要手段。根系在植物感受环境变化及其与环境的相互作用中起着非常重要的作用,根系不但能够感受变化了的环境信息,并传递给地上部,使地上部作出适应性反应,更

重要的是通过自身形态特性、空间构型、解剖结构和代谢活性的可塑性变化以优化植物对贫乏资源(如水肥)的利用,使植物度过不良逆境的伤害,对于栽培作物还能维持尽可能大的经济和生物产量^[1-6]。

大量研究表明,植物可通过调节自身的生命活动过程来适应环境胁迫,植物在其生长过程中不断地分泌无机离子及有机化合物,这是植物长期适应外界环境而形成的一种适应机制。在不同的环境胁

收稿日期:2008-10-27

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KSCX2-YW-N-002, KZCX2-YW-407);国家科技支撑计划(2006BAD21B01)资助项目。

作者简介:王树起(1968-),男,副研究员,博士后,主要从事植物营养和土壤生态方面的研究。E-mail:wsq-200131@sohu.com。

通讯作者:韩晓增,研究员,博士生导师。E-mail:hanxz@cern.ac.cn。

胁迫条件下,植物的根系分泌物也有所不同,如缺磷胁迫会使油菜根系苹果酸和柠檬酸的分泌量显著增加^[7-8],苜蓿在磷胁迫下,根系分泌的柠檬酸是正常供磷时的 2 倍^[9]。白羽扇豆为适应低磷胁迫,根系释放大量的有机酸,在根际积累,使根际强烈酸化^[10]。尤其是豆科作物根系分泌有机酸,使根际酸化,促进难溶磷溶解^[11-14],同时改变了根际环境,就植物营养而言,根系分泌物是保持根际微生态系统活力的关键因素,也是根际微生态系统中物质迁移和调节的重要组成部分^[15-16]。但根系分泌的有机酸与根系形态特征之间的关系如何,前人较少从这个角度进行研究,而植物最先感受逆境胁迫的器官是根系,根系形态上的变化是最为直观的,但由于受各种条件特别是研究方法的限制,因而根系也是较少研究的一个方面。选择大豆根系分泌较多的几种低分子量有机酸,研究其对大豆根系形态和磷素吸收积累的影响,为探讨大豆对环境胁迫的适应性机制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

采用砂培试验,供试大豆品种为黑农 35,有机酸种类为柠檬酸、苹果酸、草酸及三种酸的混合,设 2 个浓度梯度,分别为 $10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (A) 和 $10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (B),对照为蒸馏水,共 9 个处理,分别为:CK,柠檬酸 A,柠檬酸 B,草酸 A,草酸 B,苹果酸 A,苹果酸 B,混合酸 A 和混合酸 B,12 次重复,随机排列。播种时各处理接种根瘤菌合丰 25,4 d 后再接一次根瘤菌悬液,以后换为无根瘤菌营养液。

1.2 大豆培养

砂培所用的塑料桶采用 PVC 材料,高 × 直径为:15 cm × 6 cm,砂子用 10% 硫酸浸泡 2 d,然后用大量自来水和蒸馏水冲洗数次,每盆装砂 3 kg,大豆种子用 70 % 乙醇灭菌,以无菌水冲洗 7 ~ 8 次,每盆播种两粒,待长至高为 4 ~ 5 cm 时,保留大小、长势均匀一致的幼苗 1 株,定时浇灌营养液和不同有机酸配制的系列溶液,营养液组成 ($\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 为: K_2SO_4 , 600; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 200; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 600; H_3BO_3 , 5; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.75; $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, 1; $\text{CoSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.2; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0.2; $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, 0.03; Fe-NaEDTA, 10。每次浇灌之前用 $0.01 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ HCl 或 $0.01 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaOH 调营养液 pH 为 5.5 ~ 6.0。

1.3 分析测定

在大豆的不同生育时期(苗期、花期、鼓粒期和成熟期)取样,取样时,根系用流水缓缓冲洗干净,冲洗时在根系下面放置一个 100 目的筛子以防止脱落的根系被水冲走,将整株大豆用 $0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 HCl 蘸洗一次,再用蒸馏水充分冲洗干净。然后,将植株分为地上、根和根瘤三部分,测定鲜重、干重。根系形态特性用根系分析系统(加拿大 Regent 公司生产)进行测定,将根系样品放置在 $30 \times 40 \text{ cm}$ 树脂玻璃槽内,并注水至 3 ~ 4 mm 深使根系充分散开,双面光源扫描根系,经专用数字化软件(WinRHIZO-2004a)分析后获得根长、根表面积、根体积、平均直径、根尖数等形态指标。再将所有的部分于 105°C 杀青 30 min,然后将温度降至 80°C 烘干至恒重,用于氮磷分析。全氮用凯氏定氮仪测定,磷用钼锑抗比色法测定^[10]。

1.4 数据分析

用 Excel 2003 和 SPSS 14.0 进行数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 低分子量有机酸对大豆根系生物量的影响

根系是作物生长最重要的营养器官,作物最先感受逆境胁迫的器官是根系。由图 1 可知,不同生育时期大豆根系对不同有机酸表现出相似的反应,即不同有机酸与对照相比,均不同程度的抑制了大豆根系的生长,表现在有机酸处理的大豆根系干重均低于正常生长(对照)的大豆根系,而且随着有机酸浓度的增加抑制作用加强,同时,各种有机酸混合

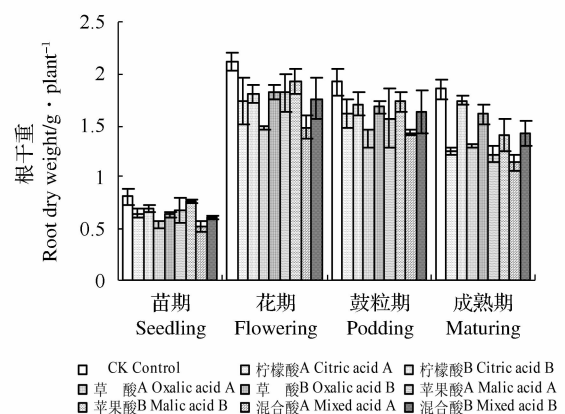


图 1 低分子量有机酸对大豆根系生物量的影响

Fig. 1 Effect of low molecular weight organic acids on root biomass of soybean

后,对大豆根系生长的抑制作用也增加。

研究表明,地下部分与地上部分生物量的大小,反映植物对土壤养分、水分的需求和竞争能力。对于作物,地下部分与地上部分生物量之比越大,说明对养分、水分的需求和竞争能力越强。由图2可见,

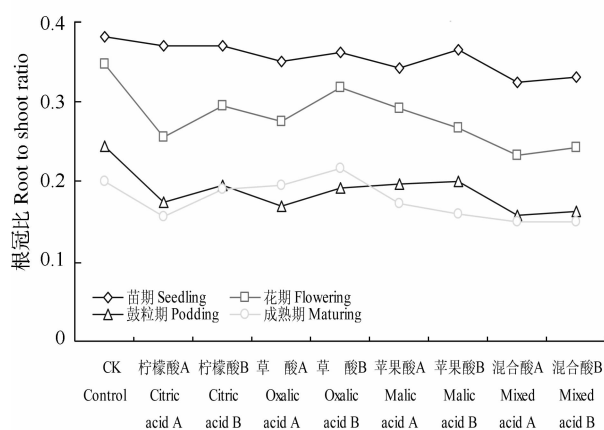


图2 低分子量有机酸对大豆根冠比的影响

Fig. 2 Effect of low molecular weight organic acids on soybean root to shoot ratio

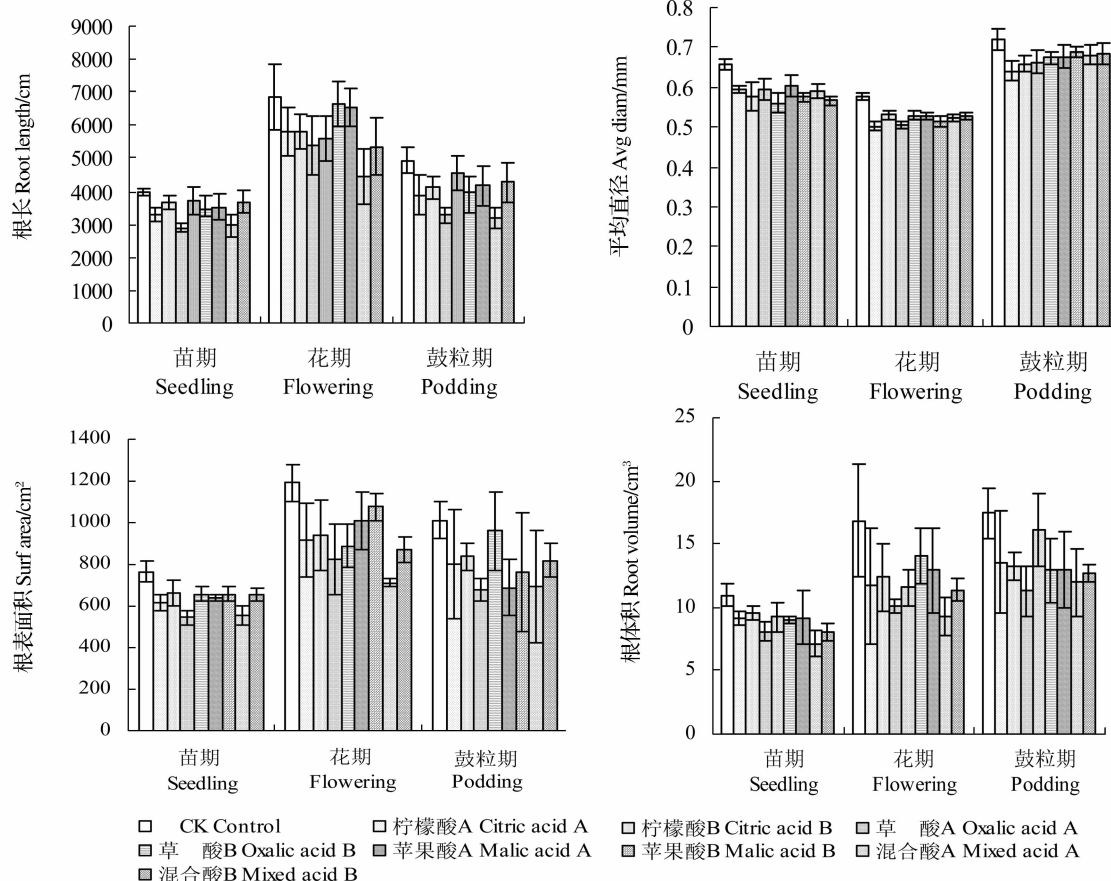


图3 低分子量有机酸对大豆不同时期根系形态特征指标的影响

Fig. 3 Effect of different low molecular weight organic acids on roots morphology of soybean

不同有机酸处理均不同程度地降低了大豆的根冠比,有机酸浓度越高,根冠比降低的比例越大,表明有机酸处理抑制了大豆根系的生长,使大豆根系对养分、水分的需求和竞争能力降低。

2.2 低分子量有机酸对大豆根系形态特征的影响

植物根系的形态学特征对植物吸收土壤中有效性差、扩散速度慢的营养元素非常重要。植物根系越发达、伸展越充分,与土壤的接触范围就越大。根长是描述根系形态学特征的一个主要参数,也是描述根系吸收水分和养分能力的重要参数之一^[17],根系表面积是根系与环境介质直接接触的重要指标,是作物吸收营养能力和吸收量的重要决定因子。根系的表面积越大与环境介质中的营养元素接触的机会就越多,吸收养分的能力就越强^[18]。

低分子量有机酸对大豆根系形态特征有显著影响(图3),从根长、根吸收表面积、根平均直径和根体积来看,有机酸处理均不同程度地降低了大豆根长、根表面积和根体积,不加有机酸的对照为最高,而同一种有机酸高浓度处理则低于低浓度处理,表

明有机酸浓度越高对大豆根系生长的抑制作用越强,其中有机酸对根长、根表面积和根体积的影响更为明显,添加有机酸后均显著地降低了大豆根长、根表面积和根体积,使大豆根系的接触面积降低,从而使大豆吸收养分和水分的能力显著降低。根系的形态特征随生育时期不同而发生变化,苗期各种形态指标(除根系平均直径)均表现为最低,花期和鼓粒期不同有机酸处理根系各项指标表现出不同的变化,总体表现为花期高于鼓粒期(除根系平均直径)。根长、根表面积、根体积表现为:对照 > 有机酸处理 > 混合酸处理。方差分析结果表明,对照与各有机酸处理间存在显著差异($P < 5\%$),而各有机酸处理(相同浓度处理)间则在不同生育时期表现不一致,在苗期,三种有机酸处理的效果差异不大,在花期,苹果酸的抑制作用较小,柠檬酸和草酸对根系的抑制作用较强,而在鼓粒期则表现为草酸的作用效果要相对小于其它两种有机酸。同种有机酸不

同浓度处理间对根长、根表面积和根体积的影响上均存在显著差异,即随有机酸浓度的增加抑制作用增强。

2.3 低分子量有机酸对大豆磷素积累的影响

低分子量有机酸对大豆磷素积累有显著的影响(表1)。营养液中添加有机酸后均不同程度地降低了大豆植株磷积累量,且随着有机酸浓度的增加,磷积累量有所降低,表明有机酸对大豆植株磷素积累有抑制作用。地上部磷的积累量鼓粒期最高,根中磷的积累量花期最高,籽粒中磷的含量显著高于地上部、根和根瘤。随着生育时期的推进,地上部磷的积累量先增加而后降低,而根中的磷含量则是先增加后降低到成熟后又增加的现象,表明到生育后期,根中的磷向地上部转移的速率降低,从而在根中积累较多。三种有机酸比较而言,草酸对大豆氮磷积累的抑制作用要相对大于柠檬酸和苹果酸,而三种有机酸混合后,对氮磷积累的抑制作用加强。

表1 低分子量有机酸处理对大豆磷素积累量的影响

Table 1 Phosphorus accumulation of soybean under different low molecular weight organic acids/mg · plant⁻¹

处理 Treatments	地上部 Shoot				根 Root				根瘤 Nodule	籽粒 Grain
	苗期	花期	鼓粒期	成熟期	苗期	花期	鼓粒期	成熟期	鼓粒期	成熟期
	Seedling	Flowering	Podding	Maturing	Seedling	Flowering	Podding	Maturing	Podding	Maturing
对 照 Control	9.86	50.6	52.3	26.3	2.00	10.5	9.09	11.6	6.84	57.8
柠檬酸 A Citric acid A	6.04	23.7	33.1	9.41	1.37	6.64	4.40	5.25	2.46	37.7
柠檬酸 B Citric acid B	7.11	33.8	41.6	16.2	1.74	7.43	6.86	9.14	3.86	45.2
草 酸 A Oxalic acid A	6.00	25.0	21.1	8.62	1.43	6.29	4.08	6.51	2.87	31.1
草 酸 B Oxalic acid B	6.59	30.2	33.2	13.6	1.55	8.85	5.98	7.97	3.33	43.7
苹果酸 A Malic acid A	6.23	29.6	15.9	11.0	1.61	6.47	4.47	5.34	3.22	28.6
苹果酸 B Malic acid B	7.66	34.0	30.1	16.1	1.97	7.73	6.86	7.69	3.64	40.3
混合酸 A Mixed acid A	4.34	22.1	23.9	9.05	1.09	5.47	3.45	5.27	2.06	26.3
混合酸 B Mixed acid B	4.99	26.1	25.8	10.6	1.37	7.37	4.29	7.38	2.88	29.5

2.4 低分子量有机酸对大豆磷效率特性的影响

2.4.1 磷吸收效率 各有机酸处理对大豆的磷吸收效率有显著的影响(图4),由图可见,在大豆不同生育时期,各有机酸处理均有降低大豆磷吸收效率的趋势,而且随着有机酸浓度的增大,大豆的磷吸收效率降低的越多,各有机酸混合后,磷吸收效率降低

的最大,表明大豆根系分泌的有机酸显著降低了大豆对磷的吸收效率。方差分析结果表明,各有机酸处理与对照间均存在显著差异,同一有机酸不同浓度间均有显著差异,而同一浓度不同有机酸间则部分表现出显著差异。混合酸不同浓度处理与各有机酸在同一浓度处理间存在显著差异。

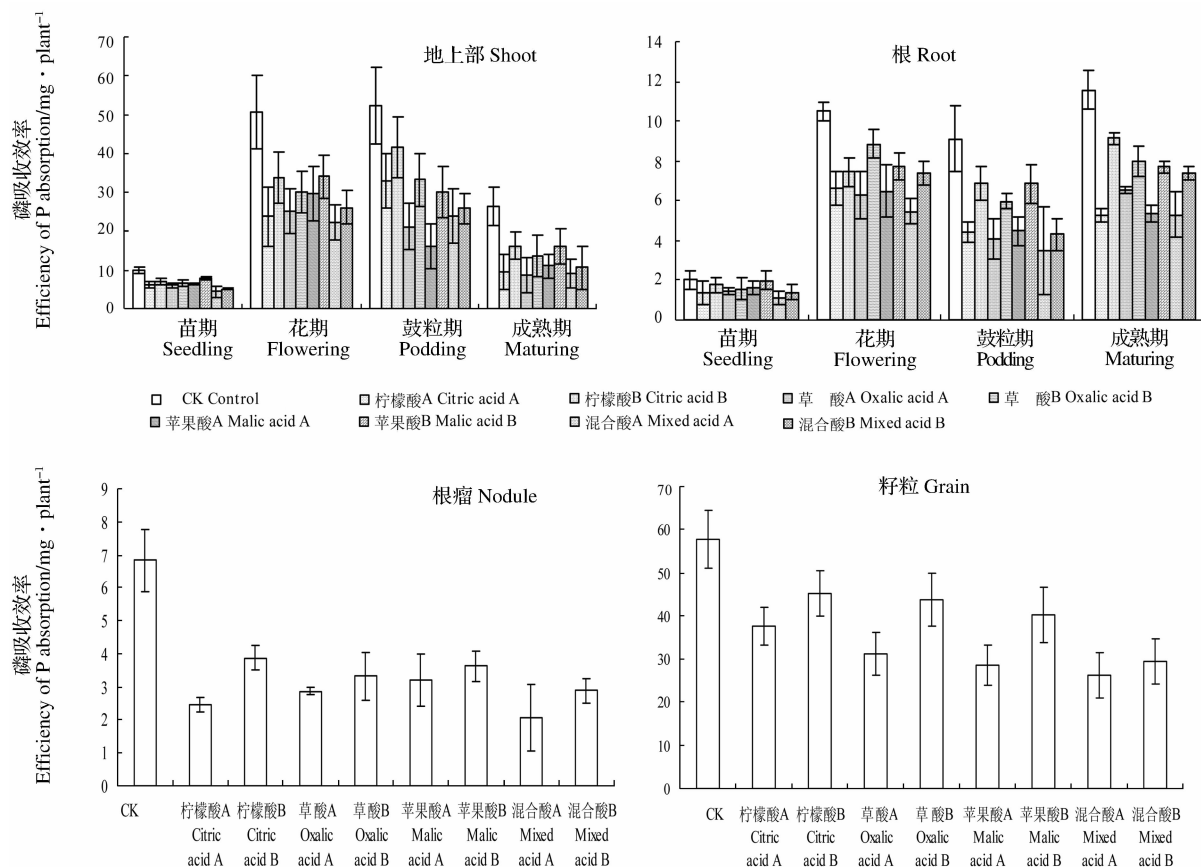


图4 有机酸对大豆磷吸收效率的影响

Fig. 4 Efficiency of phosphorus uptake under different organic acids levels

2.4.2 磷利用效率 大豆的磷利用效率对各有机酸也有明显的反应(表2),从不同时期大豆磷利用效率来看,总体上,添加各有机酸处理后大豆的磷利用效率提高,即添加有机酸后,单位磷形成的干物质增加,表明在有机酸胁迫条件下,大豆对磷的利用效率增加。大豆不同时期植株磷素利用效率变化趋势为:由苗期到成熟期,地上部磷素利用效率呈先降低后逐渐增加的趋势,花期地上部磷的利用效率最低,成熟期达到高峰,而根的磷素利用效率则先降低后增加又降低的趋势,呈双峰曲线变化,高峰出现在苗期,成熟期根对磷的利用效率最低。

3 讨论

选定的几种低分子量有机酸对大豆根系生长、根冠比、根系形态特征、磷积累和磷效率有显著的抑制作用,有机酸的作用效果表现为随浓度的增加抑制作用加强,在三种有机酸中,草酸的抑制作用最大,苹果酸次之,柠檬酸最小,三种有机酸混合后的抑制作用最强。王树起等研究了丙二酸和邻苯二甲酸对大豆种子萌发和生长发育的影响。结果表明,与对照相比,丙二酸和邻苯二甲酸显著地抑制了大

豆种子的萌发,而且随着浓度的增加,抑制作用加强;降低了大豆的根系活力,使根系活跃吸收面积下降^[19]。王树起等研究了经 GC-MS 检测出的大豆根系分泌物和根茬腐解液中的几种有机酸(3-硝基邻苯二甲酸、邻甲氧基苯甲酸、3,4-二氯苯甲酸、肉桂酸)对大豆种子萌发及幼苗生长发育的化感效应。结果表明,四种有机酸均抑制了大豆种子的萌发,表现在萌发率、胚根长和胚根干重与对照相比均有所降低,差异达显著或极显著水平,而且有机酸浓度不同,抑制程度也有所差别^[20]。因此通过试验表明,大豆根系分泌的这些低分子量有机酸单从对大豆生长发育的影响上是有抑制作用的,这也是大豆在逆境胁迫或连作下产生障碍的原因之一,最终导致大豆产量下降。大豆生长在逆境胁迫条件下对磷吸收利用都会产生影响,黄运湘等研究了在两种土壤(红壤和河潮土)中添加不同质量比的 Cd 对大豆籽粒中 N、P、K 和 Zn 含量的影响,并对籽粒中 Cd 的累积量进行了分析。结果表明,两种土壤中添加低质量比 Cd($0.25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)均可促进大豆的生长,高质量比 Cd 则表现为抑制作用。低质量比($0.25 \sim 0.50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)Cd 胁迫下,大豆籽粒

中 Cd-P 表现为协同作用,高质量比 Cd 时则表现为拮抗作用^[21]。

表 2 不同有机酸对大豆磷利用效率的影响

Table 2 Efficiency of P utilization under different low molecular weight organic acids/mg·mg⁻¹

处理 Treatment	磷利用效率 Efficiency of phosphorus utilization									
	地上部 Shoot				根 Root				根瘤 Nodule	籽粒 Grain
	苗期 Seedling	花期 Flowering	鼓粒期 Podding	成熟期 Maturing	苗期 Seedling	花期 Flowering	鼓粒期 Podding	成熟期 Maturing	鼓粒期 Podding	成熟期 Maturing
对照 Control	257	169	199	350	404	202	211	160	196	90.1
柠檬酸 A Citric acid A	291	247	279	853	474	260	366	238	248	117
柠檬酸 B Citric acid B	263	211	211	563	396	244	249	190	243	107
草酸 A Oxalic acid A	277	216	361	785	405	237	358	203	261	113
草酸 B Oxalic acid B	269	191	301	548	412	207	281	202	249	92.6
苹果酸 A Malic acid A	319	212	499	639	422	281	351	228	230	119
苹果酸 B Malic acid B	273	211	287	549	386	248	252	183	228	115
混合酸 A Mixed acid A	359	246	302	689	478	271	415	224	247	111
混合酸 B Mixed acid B	358	231	283	639	444	239	380	192	229	103

金婷婷等通过添加三种不同浓度的有机酸(柠檬酸、草酸和苹果酸),测定铝毒胁迫下大豆的根系活力及主要根系性状,研究了三种外源有机酸对大豆铝毒害的缓解效应。结果显示,三种有机酸在适当低浓度条件下,对大豆铝毒害都有一定的缓解效果,其中以柠檬酸的缓解效果最好,草酸和苹果酸的缓解效果相当;但当有机酸浓度较高时,反而会使大豆根系活力降低,根伸长受到抑制^[22]。作物品种磷效率特性差异除了受作物本身遗传特性,如根系形态结构^[23]、根系分泌物(有机酸等)^[24]等影响外,非遗传因素也起着重要的作用。对大豆磷效率特性研究表明,在低磷土壤上,不同大豆品种磷效率特性存在差异,同一大豆品种在酸性红壤和石灰性土壤上对低磷胁迫反应不同,不同形态无机磷对大豆均有一定效果,但又存在差异^[25],不同品种大豆在利用各形态磷源时,其体内含磷量和磷素利用效率都有较大的差异^[26]。这些结果表明,在植物中,磷效率特性品种之间差异普遍存在,可表现为磷素吸收量的差异和磷素代谢特性的差异^[27]。

4 结论

低分子量有机酸对大豆根系生长发育有显著的抑制作用,表现为大豆根干重生长均较对照显著降

低,同时低分子量有机酸降低了大豆的根冠比。有机酸的作用效果表现为随浓度的增加对大豆根系生长的抑制作用加强,在三种有机酸中,草酸的抑制作用最大,苹果酸次之,柠檬酸最小,三种有机酸混合后的抑制作用最强。

低分子量有机酸不同程度地降低了大豆植株的磷积累量,且随着有机酸浓度的增加,磷积累量有所降低,表明有机酸对大豆植株磷的吸收和积累有抑制作用。三种有机酸比较而言,草酸对大豆氮磷积累的抑制作用要相对大于柠檬酸和苹果酸,而三种有机酸混合后,对磷的吸收和积累的抑制作用加强。

低分子量有机酸对大豆根系生长有显著的抑制作用,不同有机酸处理均不同程度地降低了大豆根长、根表面积和根体积,对同一种有机酸来说,高浓度处理则低于低浓度处理,表明有机酸浓度越高对大豆根系生长的抑制作用越强,使大豆根系的接触面积降低,从而使大豆吸收养分和水分的能力显著降低。有机酸对大豆根系生长(根长、根表面积、根体积)的影响表现为:对照>有机酸处理>混合酸处理。

在大豆不同生育时期,各有机酸处理均有降低大豆磷吸收效率而增加磷利用效率的趋势,而且随着有机酸浓度的增大,大豆的磷吸收效率降低的越多,而磷利用效率增加的越多。

参考文献

- [1] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S, et al. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant[J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30: 239-264.
- [2] Liang B M, Sharp R E, Baskin T I. Regulation of growth anisotropy in well-watered and water-stressed maize roots I. Spatial distribution of longitudinal, radial, and tangential expansion rates [J]. *Plant Physiology*, 1997, 115: 101-111.
- [3] Davies W J, Wilkinson S, Loveys B. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture [J]. *New Phytologist*, 2002, 153: 449-460.
- [4] Bruce W B, Edmeades G O, Barker T C. Molecular and physiological approaches to maize improvement for draught tolerance [J]. *Journal Experiment Botany*, 2002, 53: 13-25.
- [5] Lynch J. Root architecture and plant productivity [J]. *Plant Physiology*, 1995, 109: 7-13.
- [6] Wilkinson S, Davies W J. ABA-based chemical signaling: the co-ordination of responses to stress in plants [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 195-210.
- [7] Zhang F S, Ma J, Cao Y P. Phosphorus deficiency enhances root exudation of low-molecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphates by radish (*Raphanus sativus* L.) and rape (*Brassica napus* L.) plants [J]. *Plant Soil*, 1997, 196: 261-264.
- [8] Hoffland E. Mobilization of rock phosphate by rape (*Brassica napus* L.). Wageningen: Wageningen Agricultural University, 1991: 1-93.
- [9] Lipton D S, Blanchar R W, Blevins D G. Citrate, malate and succinate concentration in exudates from P-sufficient and P-stressed *Medicago sativa* L. seedlings [J]. *Plant Physiology*, 1987, 85: 315-317.
- [10] Dinkelaker, Romheld B V, Marchner H. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1989, 12: 285-295.
- [11] Aguilar S A, Van Diest A. Root-phosphate metabolism induced by the alkaline uptake pattern of legume utilizing symbiotically fixed nitrogen [J]. *Plant Soil*, 1981, 61: 27-42.
- [12] Bekes T, Cibo B J, Ehler PAI, et al. An evaluation of plant-borne factors promoting the solubilization of alkaline rock phosphate [J]. *Plant Soil*, 1983, 75: 361-378.
- [13] Hinsinger P, Elsass F, Jaillard B, et al. Root-induced irreversible transformation of a triohedral mica in the rhizosphere of rape [J]. *Journal of Soil Science*. 1993, 44: 535-545.
- [14] Hinsinger P, Gilkes R J. Root-induced dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of lupins grown in alkaline soil [J]. *Australian Journal of Soil Research*. 1995, 33: 477-489.
- [15] 郜红建, 常江, 张自立, 等. 研究根系分泌物的方法 [J]. *植物生理学通讯*, 2003, 39(1): 56-60. (Gao H J, Chang J, Zhang Z L, et al. Methods for investigating root exudates of plants [J]. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39(1): 56-60.)
- [16] 张福锁, 曹一平. 根际动态过程与植物营养 [J]. *土壤学报*, 1992, 29: 237-250. (Zhang F S, Cao Y P. Rhizosphere dynamics and plant nutrition [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 1992, 29: 237-250.)
- [17] 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. (Wang Y X, Liao H, Yan X L. Preliminary studies on the mechanisms of soybean in adaptation to low P stress [J]. *Soybean Science*, 2003, 22(3): 208-212.)
- [18] 刘慧, 刘景福, 刘武定. 不同磷营养油菜品种根系形态及生理特性差异研究 [J]. *植物营养与肥料学报*, 1999, 5(1): 40-45. (Liu H, Liu J F, Liu W D. Differences of root morphology and physiological characteristics between two rape genotypes with different P efficiency [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1999, 5(1): 40-45.)
- [19] 王树起, 韩丽梅, 杨振明. 不同有机酸对大豆生长的化感效应 [J]. *大豆科学*, 2002, 21(4): 267-273. (Wang S Q, Han L M, Yang Z M. Allelopathy of different organic acids on soybean growth [J]. *Soybean Science*, 2002, 21(4): 267-273.)
- [20] 王树起, 韩丽梅, 杨振明. 丙二酸和邻苯二甲酸对大豆生长发育的化感效应 [J]. *吉林农业科学*, 2001, 26(5): 15-19. (Wang S Q, Han L M, Yang Z M. Allelopathy of 1,2-benzenedicarboxylic acid and malonic acid on soybean growth [J]. *Jilin Agricultural Sciences*, 2001, 26(5): 15-19.)
- [21] 黄运湘, 廖柏寒, 王志坤. 镉胁迫对大豆生长及籽粒中营养元素含量的影响 [J]. *安全与环境学报*, 2008, 2: 11-15. (Huang Y X, Liao B H, Wang Z K. Effect of cadmium stress on growth of soybeans and the contents of nutrition elements in soybean grains [J]. *Journal of Safety and Environment*, 2008, 2: 11-15.)
- [22] 金婷婷, 刘鹏, 徐根娣, 等. 外源有机酸对铝毒胁迫下大豆根系形态的影响 [J]. *中国油料作物学报*, 2003, 28(3): 302-308. (Jin T T, Liu P, Xu G D, et al. Effect of exogenous organic acids on morphological characteristics of soybean roots under aluminum stress [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2003, 28(3): 302-308.)
- [23] 严小龙, 张福锁. 植物营养遗传学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1997, 106: 39-41. (Yan X L, Zhang F S. *Plant nutrition genetics* [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1997, 106: 39-41.)
- [24] 严小龙, 黄志斌, 卢仁俊, 等. 关于作物磷效率的遗传学研究 [J]. *土壤*, 1992, 24: 102-105. (Yan X L, Huang Z B, Lu R J, et al. Genetics study about crop phosphorus efficiency [J]. *Soils*, 1992, 24: 102-105.)
- [25] 丁洪, 李生秀. 磷素营养与大豆生长和共生固氮的关系 [J]. *西北农业大学学报*, 1998, 26(5): 67-70. (Ding H, Li S X. The Relation of phosphorous nutrition to growth and symbiotic nitrogen fixation of soybean cultivars [J]. *The Journal of Northwest Agricultural University*, 1998, 26(5): 67-70.)
- [26] 苗淑杰, 乔云发, 韩晓增, 等. 大豆根系特征与磷素吸收利用的关系 [J]. *大豆科学*, 2007, 26(1): 16-20. (Miao S J, Qiao Y F, Han X Z, et al. Relationship between root characters and phosphorus absorption in soybean [J]. *Soybean Science*, 2007, 26(1): 16-20.)
- [27] 童学军, 李惠珍, 章文贤, 等. 低磷胁迫下溶液培养大豆生长和磷素营养特性及其土壤下磷效率特性的关系 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2001, 7(3): 298-304. (Tong X J, Li H Z, Zeng H T, et al. Effects of low P stress on growth and P nutrition of soybean in solution culture and its correlation with P efficiency of soybean in pot test [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2001, 7(3): 298-304.)