

# 不同基因型春蚕豆对磷胁迫的适应性反应

张恩和<sup>1</sup>, 张新慧<sup>1</sup>, 王惠珍<sup>2</sup>

(1. 甘肃农业大学农学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃中医学院药学院, 甘肃 兰州 730030)

**摘要:** 利用不同作物或品种吸收利用土壤磷能力的差异提高磷素营养效率, 是解决磷资源短缺的重要生物学途径。选择西北地区重要经济作物春蚕豆作为研究对象, 选用 3 个不同春蚕豆品种(系), 采用严重缺磷的碱性灌淤土, 利用盆栽法研究了在不同供磷水平下不同基因型蚕豆的根系形态特征、酸性磷酸酶活性(APase)及产量的表现, 探讨不同基因型蚕豆对低磷胁迫的适应性反应。结果表明: 在整个生长过程中根长、根半径、根比表面积和根冠比变动最明显的是临蚕 5 号, 分别为 36.40%, 65.10%、65.27% 和 13.46%; 缺磷条件下, 蚕豆主要通过减小根半径, 增加根长、根表面积, 提高根冠比及体内酸性磷酸酶活性来实现对低磷胁迫的适应; 不同基因型对低磷胁迫的适应能力不同; 缺磷胁迫明显诱导各基因型蚕豆体内酸性磷酸酶活性的上升, 临蚕 5 号增加最快为 24.9%, 8409 为 7.79%, 8354 为 7.29%; 同一基因型的不同器官中酸性磷酸酶活性大小表现为根系 > 茎部 > 叶片。根系酸性磷酸酶和根系形态参数可分别作为蚕豆耐低磷品种筛选的选择指标; 缺磷导致作物减产, 并且不同的基因型作物减产的幅度不同, 临蚕 5 号缺磷比施磷减产 30.98%, 而 8354 的产量在两个磷水平下变化不明显, 说明临蚕 5 号对磷素的反应最强烈, 为磷低效基因型, 而 8354 反应比较迟钝, 为磷高效基因型。

**关键词:** 春蚕豆; 基因型; 低磷胁迫; 根系; 酸性磷酸酶活性; 适应性

## Adaptable effects of phosphorus stress on different genotypes of faba-bean

ZHANG En-He<sup>1</sup>, ZHANG Xin-Hui<sup>1</sup>, WANG Hui-Zhen<sup>2</sup> (1. The Faculty of Agronomy, Gansu Agricultural University, Gansu Lanzhou 730070, China; 2. The Faculty of Pharmacology, Gansu College of Chinese Traditional Medicine, Gansu Lanzhou 730030, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8): 1589~1593.

**Abstract:** Different crops or varieties have different ability in uptake and utilisation of soil phosphorus (P). Using crop varieties with high phosphorus use efficiency (PUE) is one of important biological ways to alleviate shortage of P resources. Three spring faba-bean varieties (lines), LC5, 8354 and 8409, were sown in a high P deficiency alkaline soil to study the effect of P deficiency on grain yield. A pot experiment was conducted to study adaptable effects of P deficiency on root ecological and physiological characteristics, root acid phosphates (Apase), soil Apase and the yield of faba-bean. Results showed that root length (RL), root radius (RR), root surface area (RSA), and the root/canopy ratio (R/C) of LC5 changed significantly during growing period (36.5%, 6.51% and 13.4%, respectively). Under condition of P deficiency, different genotypes of faba-bean showed different adaptable ability to P deficiency. LC5 increased its R/C and activity of Apase by decreasing RR, increasing RL and RSA due to P deficiency. Induced by P deficiency, Apase activity of LC5 increased by 24.9%, followed by 8354 (7.79%) and 8409 (7.29%). In the same genotype, the order of Apase activity was root > stem > leaves. Thus, root Apase and root morphological parameter such as RL, RR, RSA, R/C could be used as selection parameters for the tolerance of P deficiency. The results from the experiment showed that P deficiency decreased the yield by 30.96% for LC5 faba-bean, whereas no significantly yield reduction was recorded with 8354 and 8409 faba-bean. Therefore, LC5 was more sensitive to P deficiency than 8354 and 8409, indicating LC5 was a variety with low PUE, but 8354 was torpidly to P deficiency than LC5, indicating was a variety with high PUE.

**基金项目:** 国家重点基础研究发展规划(G2000018602)和甘肃省自然科学基金(ZS991-A21-030-N)资助项目

**收稿日期:** 2003-09-23; **修订日期:** 2004-05-20

**作者简介:** 张恩和(1966~), 男, 甘肃永登人, 博士, 教授, 从事作物栽培与植物营养研究, E-mail: zhangenhe@eyou.com

**Foundation item:** the National Key Basic Research Special Foundation of China (No. G2000018602) and Gansu Natural Science Foundation (ZS991-A21-030-N)

**Received date:** 2003-09-23; **Accepted date:** 2004-05-20

**Biography:** ZHANG EN-HE, Ph. D., Professor, mainly engaged in crop cultivation and plant nutrient. E-mail: zhangenhe@eyou.com

**Key words:** Spring faba-bean; genotype; phosphorus deficiency; root; acid phosphates (Apase); adaptability

文章编号:1000-0933(2004)08-1589-05 中图分类号:S512.1 文献标识码:A

作物磷营养基因型差异早就引起了人们的注意,Smith 在 1934 年已报道了玉米在吸收利用磷素方面的差异<sup>[1]</sup>。近年来,这方面研究尤为引人注目<sup>[2, 3]</sup>,这种基因型差异不仅存在于不同植物种类之间<sup>[2, 4, 5]</sup>,而且存在于同一植物的不同品种之间,这在许多作物上都有报道<sup>[6, 7]</sup>。不同作物吸收利用土壤磷的能力差异很大,根系形态特征及生理生化特性的差异对磷素营养有决定性作用<sup>[2, 5, 8]</sup>。在缺磷逆境条件下,根释放的有机物和无机物通过各自不同的机理增加对土壤难溶态磷的活化吸收以及有效利用,其作用程度依土壤类型和植物种类而异<sup>[3~5, 7, 8]</sup>。酸性磷酸酶分泌量的提高是忍耐缺磷胁迫的适应性反应,也是作为耐低磷品种筛选的一个生化指标<sup>[10, 11]</sup>。总的来看,作物耐低磷的研究主要集中在白羽扇豆、大豆、肥田萝卜、油菜等作物上,且前人所做的研究大都集中在某一方面<sup>[7, 9, 10]</sup>,如肥田萝卜与白羽扇豆、油菜等植物活化利用难溶性磷酸盐的能力主要与其根系分泌有机酸的特性有关,而小麦、玉米、大豆等作物对磷的吸收利用主要取决于作物根系的生物学特性如根长、根比表面积和根构型等<sup>[7, 10, 11]</sup>。蚕豆是西北高寒地区的重要经济作物,但目前对蚕豆对缺磷胁迫的反应及其与磷营养效率关系的报道甚少。本试验通过根系形态特征、根系分泌的酸性磷酸酶活性等特征的研究,探明春蚕豆磷素营养效率差异的根系形态和生理生化机制,为快速筛选磷高效基因型作物提供筛选指标和理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试作物与土壤

供试土壤为碱性灌淤土,有机质 0.94g/kg,有效磷 2.77mg/kg(表现为严重缺磷),速效钾 39.5mg/kg,全氮 8.37g/kg,pH 8.37(水土比为 5:1),土壤理化性状采用常规方法测定。试验所用材料由临夏州农科所提供,均为春性品种,其中:临蚕 5 号(简写 LC5),生育期 150d,株高 110~165cm,高产稳产,抗逆力强;8409,株高 65~130cm,生育期 110d,抗旱、抗倒;8354,生育期 160d 左右,株高 100~140cm,中熟。

### 1.2 试验地点与方法

盆栽试验在甘肃农业大学农业生态工程研究所网室中进行。该区年均温 9.3℃,3 月、5 月、7 月平均气温分别为 5.5℃、17℃ 和 22.6℃。试验用盆为高与直径都为 30cm 的瓦氏盆,每盆装过 5mm 筛的风干土 7.5kg。试验设施磷( $P_1$ )和不施磷( $P_0$ )两个处理,4 次重复。施磷处理为每公斤土壤中 200mg  $P_2O_5$ ,以  $KH_2PO_4$  作为磷源。 $P_0$  和  $P_1$  处理均施同一水平的氮肥和钾肥,分别以每公斤土壤施纯 N 300mg( $NH_4NO_3$ )和 K<sub>2</sub>O 200mg( $KNO_3$ ),微量元素 Fe、Mn、Zn 与 Cu 以硫酸盐形式,均为每公斤土施 5mg 微量元素。

播前种子用 1% 的  $H_2O_2$  浸泡 30min,然后冲洗干净放在塑料泡膜上催芽,播前一天向盆中浇透水(按田间最大持水量的 60%~70%),点穴播种,每盆 4 穴,每穴 2 粒,待出苗 5d 后,定苗至每穴留苗 1 株。3 月 16 日播种,7 月 11 日收获。采用称重法控制土壤水分。

### 1.3 测定项目与方法

在现蕾期取样测定植物体内酸性磷酸酶活性(Apase),根系 Apase 测定采用 McLachlan 介绍的方法<sup>[4, 8]</sup>;叶片 Apase 测定采用徐庆章介绍的方法<sup>[12]</sup>;土壤 Apase 采用 Hoffmann 的方法<sup>[4, 8]</sup>,重复 3 次。在现蕾期、盛花期和成熟期取样观测根长密度、根干重、根半径、根表面积,根长采用交叉截获法<sup>[13]</sup>,按下面公式计算根半径和根表面积:根半径( $r$ )= $1/2[(Fw/L) \times n]$ ;根表面积( $s$ )= $2nr \times L$ ;根系比表面积=根系表面积/根鲜重。其中, $Fw$ =根鲜重(g), $L$ =总根长(cm)。

## 2 结果与分析

### 2.1 低磷胁迫对不同基因型蚕豆酸性磷酸酶活性(Apase)的影响

酸性磷酸酶(Apase)能水解植物体内的磷脂化合物,加快磷的代谢,以弥补磷供应不足,促进光合作用,积累更多的干物质。测定不同部位酸性磷酸酶活性发现有如下共同趋势(表 1):低磷胁迫条件下,3 个基因型蚕豆各部位酸性磷酸酶活性比高磷下均有提高,但增加程度有一定差异。从植株根、茎、叶平均酸性磷酸酶活性来看,增加最多的是临蚕 5 号为 24.90%,8409 和 8354 增加较少,分别为 7.79% 和 7.29%;不论在低磷还是在高磷时,8354 的酸性磷酸酶活性都高于其它两个品种,说明 8354 对土壤中含磷量的多少反应不敏感,可能有较强的耐低磷能力。同一基因型的不同器官中酸性磷酸酶活性也有明显差异,具体表现为根部>茎部>叶片。这种分泌物在不同器官中的分配可能是作物对低磷胁迫的一种主动生理反应,便于根系向根际土壤释放酸性磷酸酶,以分解难溶态磷来满足根系生长需要。低磷生境下,作物各部位酸性磷酸酶活性提高,可能是作物对低磷胁迫的一种普遍适应性机理。

### 3.2 缺磷胁迫对不同基因型蚕豆植株根干重的差异

从表 2 可以看出,低磷胁迫影响了不同基因型蚕豆根干重,具体表现出如下规律,现蕾期,各基因型蚕豆根干重在低磷处理

下明显高于高磷处理,且临蚕5号增加最多为34.97%,8354最少为9.03%;盛花期,在低磷处理下的根干重稍小于高磷处理,基因型间的差异不明显;成熟期,高磷处理下的根干重明显大于低磷处理,且基因型间的差异较大。低磷比高磷减小最多的是临蚕5号为28.17%。从各生长阶段来看,临蚕5号早期吸磷能力强且早期以大规模的再利用来维持其基本生长,从而使后期生长潜力小,说明其属于磷敏感基因型。在低磷和高磷两种条件下,各基因型在成熟期的根量都大于前两个生长阶段,这可能是由于这几个蚕豆品种(品系)为无限生长习性,在成熟时地下部还未停止生长的缘故。

表1 低磷胁迫对现蕾期不同基因型蚕豆中酸性磷酸酶活性的影响(光密度/g鲜重)

Table 1 Effect of phosphorus deficiency on Apase in bud stage of various genotype of faba-bean(A/g·FW)

参数 Parameter	LC5			8409			8354		
	P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>	±%	P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>	±%	P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>	±%
叶 Leaf	0.99a	0.90a	10.00	0.78a	0.67b	16.42	1.23a	1.04b	18.27
茎 Stem	2.34a	1.74b	34.48	2.34a	2.17a	7.83	2.24a	2.18a	2.75
根 Root	27.98a	21.42b	30.63	23.96a	22.84a	4.90	27.76a	27.50a	0.95

表2 缺磷胁迫对不同基因型蚕豆根干重的影响(g/株)

Table 2 Effect of phosphorus deficiency on the root dry weight of genotype faba-bean(g/plant)

生育时期 Growth stages	LC5			8409			8354			±%
	P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>	±%	P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>	±%	P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>	±%	
现蕾期 Bud Stage	2.20	1.63	-34.97	2.32	2.03	-14.28	1.69	1.55	-9.03	
盛花期 Flowering stage	3.51	3.74	6.15	3.18	3.53	9.92	2.88	3.27	11.93	
成熟期 Maturity stage	4.87	6.78	28.17	5.51	6.15	10.41	3.41	3.88	12.11	

### 3.3 低磷胁迫对不同基因型蚕豆根长、根半径、根表面积的影响

由表3可以看出,低磷胁迫下,3种基因型蚕豆的根长增长,根半径减小,根表面积增加。说明低磷对蚕豆根系有刺激作用,使根变细变长,根表面积增大,有利于根系对营养元素的吸收。不论低磷还是高磷下,不同基因型的根长、根表面积都有显著差异,反映了各基因型间的遗传差异,其中8409保持较大的根系,有利于养分的吸收,可能在高磷下获得高产。相对施高磷而言,在低磷生境下,8354表现出了良好的适应性,反映其有较强的耐低磷能力。

表3 低磷胁迫对不同基因型蚕豆根系生长状况的影响(成熟期)

Table 3 Effect of phosphorus deficiency on the root growth of genotype faba-bean(Maturity stage)

根系参数 Root parameter	LC5		平均 Average	8409		平均 Average	8354		平均 Average
	P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>		P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>		P <sub>0</sub>	P <sub>1</sub>	
根长 RL (m)	68.99	57.68	63.3a	66.37	65.43	65.9a	36.62	29.64	33.13b
根半径 RR (mm)	0.380	0.450	0.415a	0.380	0.452	0.416a	0.380	0.386	0.383b
根表面积 RSA (dm <sup>2</sup> )	19.50	13.77	16.63a	18.86	15.61	17.24a	8.87	7.04	7.95b

### 3.4 低磷胁迫下不同基因型蚕豆根冠比(R/C)的差异

3种不同基因型蚕豆的R/C虽在不同磷水平下各不相同,但总的变化趋势是一致的,都是在低磷下R/C较高(表4),这实际上是光合产物在分配方向和强度上随供磷水平的改变而改变。在低磷条件下,光合产物分配到地下部的比例较高,以保证根系优先生长,促使其根系发达,扩大与外界环境的接触面积,从而使其获得的磷素增加。低磷时,不同基因型R/C增加的程度有着遗传性的差异,从3个时期各基因型的平均增加量可以看出,现蕾期,各基因型的根冠比的增加都比后两个时期多,说明蚕豆的磷营养敏感期在生长前期,而前期作物的生长中心在根系,所以前期缺磷对根系的影响更大。在成熟期,8354在低磷时的R/C明显下降,说明8354在低磷下除有效利用土壤磷外,还可能有较强的自我调节能力,在苗期使更多的光合产物分配到根部,使根系发达,有利于对磷的吸收,进而在生长后期使地上部生长受抑制程度较小,获得较高的生物产量和经济产量。R/C是影响作物养分吸收效率的重要因子,也是作物磷高效基因型根系特征的主要筛选指标。低磷生境下作物R/C增加,这是作物对低磷胁迫的一种主动适应性反应。

### 3.5 低磷胁迫对不同基因型蚕豆地上部干重影响

低磷胁迫对不同基因型蚕豆地上部干重影响很大(表5),总趋势为:低磷胁迫导致蚕豆地上部干重下降,且基因型间差异明显。

低磷时8409在3个生长阶段的地上部干重均最高。施磷后的总趋势也大致为8409>磷蚕5号>8354,这说明8409属磷

高产基因型。从低磷比施磷的减小量来看,临蚕5号减小最多为19.87%,是8409减小的3.61倍,说明临蚕5号为磷敏感基因型。8409在3个生长阶段的减少量分别为1.92%、7.24%、20.24%,表明其在低磷胁迫下能吸收更多的磷或高效利用植株体内的磷以满足光合作用和光合产物运转等方面的需要,使早期获得较高的生物量,但后期生长潜力小。相反,8354在早期减小多而成熟期几乎无减小,反映它是将再利用磷的重点放在了生长中心,进而使后期生长潜力大,有利于高产。

表4 低磷胁迫对不同基因型蚕豆根冠比的影响

Table 4 Effect of phosphorus deficiency on the root/canopy ratio (*R/C*) of various genotype faba-bean

生育时期 Growth stages	临蚕5号 LC5			8409			8354		
	<i>P<sub>0</sub></i>	<i>P<sub>1</sub></i>	±%	<i>P<sub>0</sub></i>	<i>P<sub>1</sub></i>	±%	<i>P<sub>0</sub></i>	<i>P<sub>1</sub></i>	±%
现蕾期 Bud Stage	0.298	0.238	25.21	0.262	0.233	12.45	0.270	0.220	22.73
盛花期 Flowering stage	0.275	0.253	8.69	0.234	0.241	-2.19	0.271	0.238	15.97
成熟期 Maturity stage	0.148	0.139	6.47	0.135	0.119	13.45	0.093	0.102	-9.68

### 3.6 低磷胁迫对不同基因型蚕豆产量的影响

从表5看出,低磷和施磷条件下基因型间籽粒产量和生物学产量都有较大差异。低磷处理时各基因型蚕豆的籽粒产量和生物学产量仅为施磷时的69.05%~97.24%和76.43%~96.13%。基因型间籽粒产量相差26.6%,生物学产量相差17.14%,这表明蚕豆基因型间的耐低磷能力有着较大的遗传差异。从基因型的绝对产量来看,低磷时具有较高产量的基因型,施磷后其产量并不一定仍比别的基因型高,甚至可能比别的基因型低,这说明不同基因型磷营养特性的差异。在低磷处理时,8354有较高的籽粒产量和生物学产量,且其相对施磷处理的减产率小,这可能与酸性磷酸酶的分泌量有关,用这两个指标共同来衡量,它属耐低磷品种,即是说磷素营养效率较高,在环境缺磷的条件下,可以活化土壤中的难溶态磷并高效利用,进而表现出对磷反应比较迟钝,比其它两个基因型的耐低磷能力强。

### 4 小结与讨论

**4.1 低磷胁迫诱导各基因型蚕豆产生大量酸性磷酸酶,使其活性增加。**APase是一种诱导酶,其活性受植物供磷状况的影响<sup>[4,7,8,10]</sup>。缺磷条件下,根系分泌的APase活性显著升高,在缺磷胁迫的早期APase活性升高的主要部位是植物根系,尤以根尖端更加突出,随着缺磷程度的加重,植株茎叶APase活性也显著增强<sup>[10,12]</sup>。整体上,提高APase活性是植物对缺磷胁迫的适应性反应之一。但研究也认为,APase活性的高低与不同作物忍耐低磷胁迫的能力关系不大,它只是植物对低磷胁迫的广泛适应性机理之一,而非特殊的调节机理<sup>[7,9,10]</sup>。本试验得出,缺磷条件下3种不同基因型蚕豆各部位酸性磷酸酶活性均有提高,这可能是作物对低磷环境的一种普遍适应性机理。基因型间的差异主要表现在随供磷量的减少酶活性的变化程度上:临蚕5号酶活性增长较快为24.90%,苗期即通过大规模的利用来维持其基本生长,故难以保证后期的需要,从而使后期生长潜力小。8354根吸收能力较持久,酶活性增长较慢,因而后期生长潜力大,属耐低磷品种。各基因型不同器官中酸性磷酸酶活性的大小依次为:根系,茎部,叶片。

**4.2 低磷胁迫导致根干重、根半径减小,根长、根表面积和根冠比增加。**磷是影响同化物在地上与根系间分配的重要营养元素之一。缺磷后表现为更多的碳水化合物运向根系,对植物根系生长的抑制作用显著高于地上部<sup>[10]</sup>。植物在缺磷条件下,不仅地上部同化物向根系的运输量增加,而且根系对同化物的利用效率也有所提高,继而使缺磷植株的*R/C*大于正常生长的植株,*R/C*增大是植物适应耐低磷胁迫的机制之一<sup>[7,9]</sup>,本研究得出了与之一致的结果。在整个生长期蚕豆基因型*R/C*均显著大于正常生长的植株。但在缺磷前期是抑制地上部的生长,相对促进根系的生长,而在灌浆至成熟,*R/C*在不断的减小,说明缺磷胁迫影响同化物在植株地上及根系之间的分配。比较以上研究结果可以看出,植株*R/C*增大是植物在缺磷胁迫下比较敏感的生理指标之一。在缺磷胁迫下植物还通过减小根半径来增加根系与土壤的接触面积,即根系比表面积增加,也就是说在根量一定的情况下,根半径越小根系与土壤的接触面积越大,从而提高根系对磷这种难移动元素的吸收机会<sup>[9]</sup>,这可能是作物对逆境的形态适应机理之一。

由此可以看出,根系形态和根系酸性磷酸酶分泌特性能够反映蚕豆不同基因型之间磷效率的差异,据此追溯分子遗传背景是一项很有意义的工作。

表5 低磷胁迫对不同基因型蚕豆产量的影响

Table 5 Effect of phosphorus deficiency on yields of various genotype faba-bean (g/pot)

基因型 Genotype	籽粒产量 Seed Yield			生物学产量 Biomass		
	<i>P<sub>0</sub></i>	<i>P<sub>1</sub></i>	±%	<i>P<sub>0</sub></i>	<i>P<sub>1</sub></i>	±%
LC5	16.99b	24.61a	44.80	34.95b	45.73a	30.84
8409	18.40b	25.85a	40.49	40.94b	51.29a	25.28
8354	21.51a	22.12a	2.89	36.72a	38.20a	4.03

785~804.

- [2] Foches D, Claesen N and Jungk A. Phosphorus efficiency of plant. I; External and internal P uptake efficiency of different plant species. *Plant soil*, 1998, **110**:101~109.
- [3] Marschner H. Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition. *Field Crops Research*, 1998, **56**:203~207.
- [4] Ae N, Arihara J, Okada, K. Phosphorus uptake mechanisms of pigeon pea grown in alfisols and vertisols. In: Johansen, C., Lee, K. K. and Sahrawat, K. L. Eds. *Phosphorus nutrient of grain legume the semi-arid tropic*. ICRISAT. Patancheru, India, 1991. 91~98.
- [5] Itoh S. Characteristics of phosphorus uptake of chickpea in comparison with pigeonpea. Soybean and maize. *Soil Sci. Plant Nutr*, 1987, **33**:417~422.
- [6] Liu C Y. Plant phosphorus nutrients and soil biological availability. *Soil*, 1992, **24**(2):91~101.
- [7] Zhang F S. *Ecophysiology and genetics of plant nutrition*. Beijing: Chinese science and technical press, 1993, **18**:53~63.
- [8] Zhang E H. Effects of P application on root acid phosphates of crops in intercropping. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2001, **21**(1):53~58.
- [9] Liu H, Liu J F, Liu W D. Studies on difference of root morphological and physiological character of different oilseed variety of phosphorus nutrients efficiency. *Plant Nutrient and Fertilizer Science*, 1999, **5**(1):40~45.
- [10] Wang Q R, Li J Y, Li Z S. Studies on plant nutrition of efficiency utility for soil phosphorus. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(3):417~421.
- [11] Ding H, Li S X, Guo Y Q, et al eds. Study on correlation between acid phosphates of soybean with tolerance to low phosphorus. *Plant Nutrient and Fertilizer Science*, 1997, **3**(2):123~127.
- [12] Xu Q Z. Wheat leaf acid phosphates and Effects of loss phosphorus. *Plant physiological communication*, 1989, (6):20~23.
- [13] Bohm W. Methods of studing root systems. Berlin: Springer-Verlag. 30~59.

#### 参考文献:

- [6] 刘芷宇. 植物的磷素营养和土壤的生物有效性. *土壤*, 1992, **24**(2):91~101.
- [7] 张福锁, 等. 植物磷营养基因型差异的机理. *土壤与植物营养研究新动态(第一卷)*, 北京农业大学出版社, 1992. 23~30.
- [8] 张恩和. 供磷水平对间套作根系酸性磷酸酶活性的影响. *西北植物学报*, 2001, **21**(1):53~58.
- [9] 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. *植物营养与肥料学报*, 1999, **5**(1):40~45.
- [10] 王庆仁, 李继云, 李振声. 高效利用土壤磷素的植物营养学研究. *生态学报*, 1999, **19**(3):417~421.
- [11] 丁洪, 李生秀, 郭元庆, 等. 酸性磷酸酶活性与大豆耐低磷能力的相关研究. *植物营养与肥料学报*, 1997, **3**(2):123~127.
- [12] 徐庆章. 小麦叶片酸性磷酸酶活性及缺磷对它的影响. *植物生理学通讯*, 1989, (6):20~23.