



上册

高产高效

养分管理技术创新与应用

Innovation and Application of Nutrient Management
Technology for Double High Agriculture

张福锁 张朝春 等著

农民习惯

高产高效
(增产16%, 节氮20%)



中国农业大学出版社
CHINA AGRICULTURAL UNIVERSITY PRESS



国家出版基金项目
NATIONAL PUBLICATION FOUNDATION

高产高效养分管理 技术创新与应用

上册

张福锁 张朝春 等著

中国农业大学出版社
· 北京 ·

内 容 简 介

本书系统总结了养分管理技术研究与应用 20 年来各方面的工作,既是单一技术的总结,同时也是以养分管理技术为核心的高产高效集成技术的全面总结与展示。全书分为三篇:养分管理技术理论研究进展;区域养分管理技术创新与应用;顶天立地——从技术到政策,从国内到国际。

图书在版编目(CIP)数据

高产高效养分管理技术创新与应用/张福锁,张朝春等著. —北京:中国农业大学出版社,2016.2
ISBN 978-7-5655-1488-3

I. ①高… II. ①张… ②张… III. ①土壤有效养分-综合管理 IV. ①S158.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 017073 号

书 名 高产高效养分管理技术创新与应用

作 者 张福锁 张朝春 等著

策划编辑 孙 勇

封面设计 郑 川

出版发行 中国农业大学出版社

社 址 北京市海淀区圆明园西路 2 号

电 话 发行部 010-62818525,8625

编辑部 010-62732617,2618

网 址 <http://www.cau.edu.cn/caup>

经 销 新华书店

印 刷 涿州市星河印刷有限公司

版 次 2017 年 2 月第 1 版 2017 年 2 月第 1 次印刷

规 格 889×1 194 16 开本 94.5 印张 2 860 千字 插页 10

定 价 360.00 元(上、下册)

责任编辑 冯雪梅 韩元凤

责任校对 王晓凤

邮政编码 100193

读者服务部 010-62732336

出 版 部 010-62733440

E-mail cbsszs@cau.edu.cn

图书如有质量问题本社发行部负责调换

编写人员名单

中国农业大学 张福锁 张朝春 陈新平 江荣凤 李晓林 崔振岭 米国华 苗宇新
张卫峰 申建波 范明生 张宏彦 刘学军 陈清 冯固 李隆 左元梅
邹春琴 李海港 王冲 程凌云 于福同 张颖 侯鹏 孟庆峰 熊宏春
郭笑彤 邱巍 代晶 李洪波 宋玲 吴良泉 李升东 曹国鑫 郭明亮
易俊杰 黄高强 高利伟 武良 李国华 魏文良 乔磊 申建宁 王红叶
高杰云 张江周 严程明 李宝深 张涛 余赞 郭孟楚

东北农业大学 刘元英 彭显龙 孙磊

吉林省农业科学院 任军 蔡红光

吉林农业大学 高强 王寅 冯国忠 焉莉 李翠兰

新疆农业科学院 白灯沙

中国科学院新疆生态与地理研究所 田长彦 王平

石河子大学 危常州 李俊华 王娟

甘肃省农业科学院 孙建好

西北农林科技大学 同延安 薛吉全 王朝辉 张树兰 湛琛 杨莉莉 张仁和
路海东 郝引川 张兴华

内蒙古农业大学 樊明寿 陈杨

中国科学院石家庄农业现代化研究所 马林

河北农业大学 马文奇 孙志梅 张丽娟 吉艳芝 魏静 米慧玲 高肖贤 籍姿杰
佟丙辛 孟庆健 杨晓卡 尹兴 汪新颖 马振超 乔继杰 王雪 张阔

河北省农林科学院 贾良良 刘孟朝 韩宝文 孙世友 杨云马 孙彦铭

河南农业大学 叶优良 黄玉芳

河南省农业科学院 寇长林 马政华

山西省农业科学院 张强 杨治平 关春林 周怀平 解文艳 杨振兴

山东省农业科学院 刘兆辉 谭德水 江丽华 吴正锋 徐钰 魏建林 石璟
郑福丽

山东农业大学 贺明荣 姜远茂 彭福田 张吉旺 王衍安 魏绍冲 葛顺峰

青岛农业大学 李俊良 房增国 梁斌

南京农业大学 郭九信 郭世伟 董彩霞

扬州大学 杨建昌

安徽省农业科学院 孙义祥 袁嫚嫚 邬刚

安徽科技学院 汪建飞 陈世勇

湖南农业大学 刘强 邹应斌 荣湘民 唐启源 彭建伟 宋海星 田昌

华中农业大学 鲁剑巍 李小坤 任涛 丛日环 王伟妮 邹娟 王寅 苏伟

广东省农业科学院 钟旭华 黄农荣 田卡 潘俊峰 黄振瑞

华南农业大学 廖红 张承林 许锐能 李中华

广西大学 薛进军

中国热带农业科学院 石伟琦

西南大学 石孝均 周鑫斌 樊晓翠 王 洋 李红梅 罗孝华 熊晓丽

四川省农业科学院 吕世华 董瑜皎

四川省简阳市农业服务中心 袁 勇

四川农业大学 陈远学

云南农业大学 汤 利 郑 毅 肖靖秀

前言 PREFACE



养分管理在国际上是个常用词,是农业和环境管理领域最常见的调控手段,也是政策制定和立法的重要依据。但在中国,养分管理是最近这些年才被大家接受的概念。记得在 20 世纪 90 年代初,有人开始在中文文章中用到养分资源这一概念时,还引起过一些热议。但今天,养分管理不仅成为农业生产管理的重要手段,而且也是环境管理的主要抓手。养分管理的目标是多样化的,包括提高农业产量、改善农产品质量、提高养分利用效率、改善环境质量、减少污染排放、影响全球变暖等。因此,与时俱进地创新养分管理理论与技术对现代农业的发展显得极其重要。

21 世纪初,农业部启动了“我国养分资源综合管理技术体系研究”重大国际引进项目,随后又以“土壤养分管理技术引进与建立”以及“最佳养分管理技术研究与应用”等“948”和行业重大专项连续支持了这一工作十多年,使我们有可能先后组织了近 60 个科研和教学单位建立了全国养分资源管理协作网,对土壤-作物系统养分循环和利用规律、高产作物养分需求与根层养分供应数量、时间和空间上的匹配原理以及高产高效现代农业理论基础等开展了大量研究,取得了重要突破。同时对主要粮食、蔬菜、果树和其他经济作物养分管理技术做了大批单项和集成创新,形成了技术体系,并针对我国小农户经营、技术推广难、研究与应用结合不紧密等突出问题,探索以研究生和青年教师驻扎农村一线、与农民一起开展高产高效技术集成与示范、在生产中做国际水平研究与应用“科技小院”新模式,探索出“科技小院”结合“测土配方施肥”等国家重大行动大面积示范应用新技术的做法,取得了显著的经济、社会和生态效益。

本书系统总结了这十多年来协作网在养分管理理论与技术创新以及应用新模式探索方面的进展。上篇系统介绍了以根层养分调控为核心的养分管理理论与技术创新内容,中篇重点介绍了全国各地多种作物生产体系养分管理技术集成创新及应用情况,下篇介绍了国家和化肥产业政策以及国际行动方面的部分内容和进展,内容丰富,范例很多。由于组织难度和水平所限,本书难免存在不足之处,希望读者批评指正。

张福锁

2017 年 2 月



上 册

上篇 养分管理技术理论研究进展

第 1 章	养分胁迫诱导的根系分泌过程	3
第 2 章	玉米/花生间作根际互作改善作物铁营养和提高资源利用的机理	16
第 3 章	间套作地下部种间相互作用及增产和资源高效利用研究进展	23
第 4 章	根层养分与根系发育	33
第 5 章	根层养分调控原理与途径	41
第 6 章	多样化根层养分定量技术及其环境效应	51
第 7 章	氮肥实时监控技术	65
第 8 章	磷素恒量监控技术	72
第 9 章	氮肥总量控制施肥技术	78
第 10 章	“大配方、小调整”区域配肥技术	85
第 11 章	中国三大粮食作物肥料利用率研究报告	98
第 12 章	中国养分管理技术大面积应用模式创新	109
第 13 章	化肥的增产效应与资源环境代价	124
第 14 章	土壤生产力对我国高产高效农业的重要性与调控途径	139

中篇 区域养分管理技术创新与应用

第一部分 东北区域养分管理技术创新与应用

第 15 章	寒地水稻养分管理技术创新与应用	152
第 16 章	黑龙江省春玉米高产高效的养分、水分管理	164
第 17 章	黑龙江省大豆养分综合管理技术创新与应用	182
第 18 章	建三江科技小院技术创新与应用	189
第 19 章	黑龙江省高产高效玉米生产气候因素分析及其适应性研究	212

第 20 章	吉林省春玉米区域养分管理技术创新与应用	227
第 21 章	东北春玉米区域养分管理技术创新与应用	266
第 22 章	梨树县春玉米高产高效技术与应用	286

第二部分 西北区域养分管理技术创新与应用

第 23 章	新疆盐碱土棉花养分管理技术创新与应用	292
第 24 章	新疆蓖麻养分管理技术研究	308
第 25 章	新疆棉花、加工番茄高产高效养分资源管理	324
第 26 章	间套作高产高效应用与研究	415
第 27 章	甘肃省间套作养分管理技术创新与应用	437
第 28 章	陕西省关中小麦/玉米轮作体系养分管理技术创新与应用	458
第 29 章	西北旱作土壤-作物系统综合管理技术	502
第 30 章	西北旱作雨养区玉米高产高效栽培技术	507
第 31 章	黄土高原苹果高产高效养分管理技术	518
第 32 章	猕猴桃高产高效养分管理技术	533
第 33 章	马铃薯高产高效养分管理技术创新与应用	547

第三部分 华北区域养分管理技术创新与应用

第 34 章	河北省山前平原区小麦-玉米区域养分管理技术创新与应用	556
第 35 章	河北省中低产田养分管理技术创新与应用	574
第 36 章	曲周县冬小麦-夏玉米高产高效技术与应用	593
第 37 章	河南省小麦-玉米养分管理技术创新与应用	598
第 38 章	河南省砂姜黑土与潮土小麦-玉米最佳养分管理技术研究与应用	611
第 39 章	山西省春玉米高产高效养分管理技术创新与应用	634
第 40 章	山西省主要杂粮作物水分养分管理技术研究及应用	652
第 41 章	山东省小麦-玉米高产高效技术构建与应用	666
第 42 章	山东省小麦-玉米养分管理技术创新与应用	698
第 43 章	苹果优质高产高效技术	729

下 册

第 44 章	苹果锌营养诊断与调控	763
第 45 章	华北地区桃园养分管理新模式	770
第 46 章	葡萄养分管理技术创新与应用	775
第 47 章	果类蔬菜养分管理技术创新与应用	796
第 48 章	设施番茄高产高效养分管理技术创新与应用	814
第 49 章	山东省大葱、生姜、大蒜高产高效施肥技术研究	838
第 50 章	山东省甘薯养分管理技术创新与应用	860
第 51 章	花生养分资源管理技术创新与应用	867
第 52 章	萝卜养分管理技术创新与应用	887

第四部分 华东区域养分管理技术创新与应用

第 53 章	长江中下游水稻养分管理技术创新与应用	904
第 54 章	长江下游水稻-小麦养分管理技术创新与应用	921
第 55 章	安徽省水旱轮作高产高效技术模式与大面积应用	942

第 56 章	安徽省沿江地区水稻高产高效栽培养分管理技术	952
第 57 章	梨高产高效养分管理技术初探	972

第五部分 华中区域养分管理技术创新与应用

第 58 章	湖南省平原区双季稻养分管理技术创新与应用	1006
第 59 章	湖南省水稻高产高效技术创新与应用	1022
第 60 章	湖北省水稻养分管理技术创新与应用	1056
第 61 章	冬油菜养分管理技术创新与应用	1074
第 62 章	湖南省稻田油菜养分管理技术创新与应用	1116

第六部分 华南区域养分管理技术创新与应用

第 63 章	广东省水稻养分管理技术创新与应用	1124
第 64 章	大豆高产高效养分管理技术	1144
第 65 章	华南地区水肥一体化的主要技术模式	1151
第 66 章	甘蔗区域养分管理技术创新与应用	1163
第 67 章	果树输液研究	1168
第 68 章	菠萝养分管理技术创新与应用	1204
第 69 章	香蕉养分管理技术创新	1212
第 70 章	徐闻科技小院工作总结	1219
第 71 章	金穗科技小院工作总结	1227

第七部分 西南区域养分管理技术创新与应用

第 72 章	西南地区水稻养分管理技术创新与应用	1236
第 73 章	四川盆地水旱轮作高产高效养分管理技术创新与应用	1254
第 74 章	柑橘养分管理技术创新与应用	1305
第 75 章	四川省间套作养分管理技术研究与应用	1341
第 76 章	云南省间套作高产高效养分管理技术创新与应用	1373
第 77 章	现代农业推广的探索	1393

下篇 顶天立地——从技术到政策,从国内到国际

第 78 章	中国农业大学在肥料战略研究方面的部分进展	1403
第 79 章	联合国农业与食物系统可持续发展规划	1413
第 80 章	联合国环境署 2020 养分管理计划介绍	1428
第 81 章	中德国际合作项目——耕地保育与农田氮肥管理技术	1445
第 82 章	中德国际科研-教育项目	1469
第 83 章	中德合作项目——中国农业废弃物的循环和利用研究	1479
第 84 章	改善农业养分管理,发展低碳经济	1491
第 85 章	锌营养国际合作项目简介	1493

上篇

养分管理技术理论研究进展

高等植物 20%~60% 的光合产物会被输送到地下部分。除去维持根系生长和呼吸所消耗的碳外,还有一部分光合碳进入到土壤,其中包括脱落的根冠和边缘细胞、死亡分解的根细胞、与根系共生微生物的消耗、气态物质、活细胞的可溶物(根分泌物)及分泌的不可溶多聚物(黏液)。有很多因素会影响到这些过程,如生长介质紧实度、有害元素、养分胁迫等。根分泌物是植物适应养分胁迫的重要机制之一。已有很多研究关注根分泌物对土壤中铁、锌、磷等元素有效性的影响。根分泌物活化土壤养分的化学反应主要有解吸、溶解、络合等过程。禾本科植物根际所分泌的植物铁载体能够特异性地结合 Fe^{3+} 、 Zn^{2+} , 形成复合体后,通过质膜上的转运蛋白运输到植物体内,提高难溶性元素的生物有效性。根分泌物中的低分子质量有机物质具有很强的络合能力,能够置换吸附在土壤矿物表面的养分,或络合高价金属离子活化养分元素。根系分泌的酸性磷酸酶能够分解有机磷成为无机磷酸根离子增强植物对土壤有机磷的活化吸收。土壤 pH 参与了一系列土壤的化学过程,比如土壤磷的吸附/解吸、溶解/沉淀过程;铁的氧化/还原过程。本文重点阐述养分胁迫诱导的根系分泌过程及对养分有效性机制。

1.1 低铁锌胁迫诱导的专一性分泌物(植物铁载体)的分泌作用

1.1.1 低铁胁迫与植物铁载体的分泌

铁(Fe)是在地壳中仅次于铝的含量第二多的金属元素,约占 5.1%。土壤中铁的平均含量为 3.8%。虽然铁在地壳和土壤中含丰富,但是在有氧的环境中铁的溶解度很低,尤其是在 pH 较高的中性或偏碱性钙质土壤中,可以被植物直接吸收和利用的铁远远不能满足于植物生长、发育的需要,因而作物因缺铁导致减产的现象普遍存在。铁在土壤中主要以三价离子的形式存在,这是因为铁极易被氧化。因为三价态的铁是强路易斯酸,和在土壤中普遍存在的强路易斯碱氢氧根离子有非常强的亲和力,从而易形成铁氧化物沉淀,所以在通常的非厌氧淹水条件下,离子态 Fe^{3+} 和 Fe^{2+} 在土壤溶液中浓度低于 10^{-15} mol/L,而植物能够正常生长发育所需求的浓度为 $10^{-8} \sim 10^{-7}$ mol/L。如果土壤中铁离子的浓度低于植物的生长需求,就可能导致植物的缺铁黄化。在亿万年的进化过程中,随着生命的不断演化特别是具备光合作用功能的生物在地球上出现后,氧气逐渐成为大气中的主要成分,土壤中的有效铁含量急剧降低,植物只有进化出一些机理来主动获取土壤中的铁,即增加土壤中铁的生物有效性才能得以生存,保证生命的不断延续。植物在长期的进化过程中形成了两种截然不同的缺铁适应性机理。不同的机理在土壤铁活化方面存在差别(图 1-1):生长在相同的石灰性土壤上,石茅高粱对土壤

铁的吸收利用效率明显高于花生。这是因为两种植物适应低铁胁迫的机理有着明显的不同,分别属于机理Ⅰ与机理Ⅱ。

双子叶及非禾本科的单子叶植物属于机理Ⅰ植物。这类植物只能主要依靠吸收利用 Fe^{2+} 来完成生命周期。其活化吸收土壤铁机理包括受缺铁诱导的细胞原生质膜上的三价铁还原酶活性的提高、二价铁转运蛋白的诱导表达以及增强 ATP 酶介导的质子分泌能力的提高等,有些植物还能够增加还原剂/螯合剂(主要是酚类物质)等向胞外的分泌。在营养液培养条件下由于供应的铁源多数为螯合态的可溶性铁,加上营养液自身对植物所分泌的还原剂/螯合剂等稀释作用,还原剂/螯合剂的分泌对于铁的活化显得不是很重要。但是在土壤中,尤其是钙质土壤,质膜还原酶的底物(Fe^{3+})供应是植物根系铁活化及铁吸收的限速步骤,某些双子叶植物会增强还原剂/螯合剂分泌。质膜还原酶对 Fe^{3+} 的还原作用受低 pH 刺激而增强。田间和盆栽试验中发现,在通气不好的钙质土壤中,高浓度碳酸氢根极易导致机理Ⅰ植物的缺铁黄化。其原因是碳酸氢根相当于溶液中的 pH 缓冲剂,不仅可以中和根系分泌的 H^+ ,降低质子对土壤铁的溶解,而且还抑制了质膜还原酶的活性,从而不能有效地将三价铁还原成二价铁(表 1-1)。根系分泌的 H^+ 是通过 H^+ -ATPase 泵系统实现的。对拟南芥 H^+ -ATPase(AHA)家族的研究表明,AHA7 基因的表达受缺铁强烈诱导,而且该基因受缺铁诱导的转录因子的调控。



图 1-1 生长在钙质土壤上的花生(缺铁黄化)与石茅高粱(无缺铁症状)

表 1-1

花生在 pH 缓冲体系(pH=8.5)中的 Fe^{3+} 还原及 ^{59}Fe 吸收速率

nmol/(g 干重 · h)

处理	Fe^{3+} 还原	^{59}Fe 吸收
对照	4 208	658
+10 mmol/L HCO_3^-	1 592	95

禾本科植物属于机理Ⅱ植物,这类植物可以直接利用土壤中的 Fe^{3+} 。其活化吸收铁机理包括两个过程:植物铁载体(phytosiderophores, PS)的分泌和质膜上高亲和力转运体系对 Fe^{3+} -铁载体螯合物的吸收。缺铁显著增加了植物铁载体的分泌,并呈现昼夜变化规律。外部 pH 不会影响到植物铁载体的分泌。缺铁还会增加 Fe^{3+} -铁载体螯合物的转运速率,主要是由于转运系统增加或转运效率的提高。Zhang 等(1991)发现根系中的质外体铁在缺铁的情况下可以作为机理Ⅱ植物可利用的铁库,利用量与植物铁载体的分泌速率紧密相关。如果土壤中存在相对高浓度的其他微量元素,如锌、锰、铜等,会明显干扰植物铁载体对土壤铁的活化作用。其干扰的程度,取决于这些重金属阳离子对植物铁载体的亲和力大小。微生物对铁载体存在分解作用,灭菌处理可明显增加铁载体的活化能力。植物铁载体在禾本科植物吸收铁的过程中起着关键的作用,因此参与植物铁载体合成的基因也调控了植物对铁的吸收,缺铁大麦根系基因芯片的结果表明,麦根酸植物铁载体合成途径中的关键基因在缺铁条件下都上调表达。

1.1.2 低锌胁迫与植物铁载体分泌

生长在高度风化的酸性土壤和石灰性土壤上的植物容易缺锌。土壤黏粒或碳酸钙对锌的吸附是造成石灰性土壤中锌生物有效性低的主要原因。此外,高浓度的 HCO_3^- 也会影响根系对锌的吸收及向地上部的转运。

Zhang 等(1989)发现小麦缺锌也能引起铁载体的分泌,恢复供锌会抑制铁载体的分泌。缺锌小麦的分泌过程呈现昼夜周期性变化的规律,如图 1-2 所示。开始光照 2 h,分泌速率急剧增加,10 h 后,有一个明显降低的过程。但是,供锌小麦几乎检测不到铁载体的分泌。缺锌诱导的铁载体明显受到作物品种和环境盐浓度的影响。由于缺铁和缺锌所诱导分泌物同为铁载体,所以缺锌小麦会明显增加铁的吸收(表 1-2)。相应的,缺铁小麦也会增加锌的吸收,其吸收的时间规律与铁载体的分泌规律相契合。

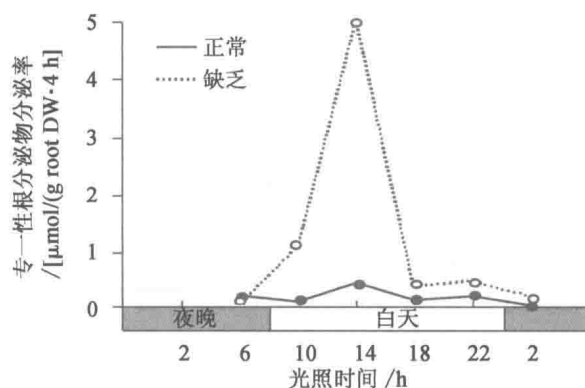


图 1-2 缺锌小麦植物铁载体分泌的昼夜变化规律

表 1-2

小麦缺锌对铁吸收的影响

处理	锌浓度		铁浓度	
	根系	地上部	根系	地上部
供锌	25	26	613	172
不供锌	10	9	974	275

1.1.3 植物铁载体分泌的遗传机制

植物铁载体的分泌能力和植物耐低铁胁迫的能力密切相关,因而挖掘植物自身通过提高植物铁载体分泌能力进而提升植物耐低铁胁迫的遗传潜力十分重要。Yu 等(1999,2001)和 Zhang (2003)分别利用一套小麦的染色体代换系、三套小麦的山羊草同核异质系以及小麦杂种研究了植物铁载体染色体效应、异源细胞质效应和杂种优势效应,发现植物铁载体的分泌受到 1A,3A,4A,6A,3B,4B,2D,3D 和 7D 染色体上的基因控制;而且异源细胞质可以促进(如中国春和柱穗山羊草)或者抑制(如高大山羊草、方穗山羊草、牡山羊草和拟斯卑尔脱)植物铁载体的分泌;杂种小麦可以显著提高植物铁载体的分泌,其中 3338/F390 还表现出明显的超亲优势。

1.1.4 土壤中铁载体的浓度与微量元素的活化

大多数关于铁载体的研究是在水培条件下进行的,这些研究结果在一定程度上揭示了铁载体合成和分泌的机理。由于土壤条件远比水培复杂,存在着植物/微生物分泌和微生物分解/土壤吸附等动态过程,因此,水培的研究结果不能简单地推广到土壤中。根际中铁载体的浓度很低,一直是原位测定的主要限制因素。Shi 等(1988)运用根袋法测定了根际中铁载体的浓度在 10^{-6} mol/L 的范围内。Römhelt (1991)采用琼脂膜提取的方法发现生长在钙质土壤上的大麦铁载体的分泌量是非钙质土壤上的 5 倍。

受研究方法所限,上述研究并没有做到真正的原位测定。在最近的研究中,Oburger 等(2014)运用无损的原位根际溶液提取技术定量分析了小麦在钙质土壤上的根系铁载体的分泌规律。结果表明,

土壤溶液的铁载体浓度明显受土壤类型和生育期的影响,浓度范围在 $0.1 \sim 1.44 \mu\text{mol/L}$ 之间,因此铁载体对土壤元素活化效应的评价应在 $\mu\text{mol/L}$ 范围内,而非 mmol/L 。铁载体的分泌呈现昼夜变化,但根际中铁载体的浓度在夜间达到最高。根际中铁载体明显增加根际溶液中铜离子的浓度,镍、锌和钴离子的浓度也有所增加,但铁离子的浓度并没有在所有的根际溶液呈现增加的趋势,这可能是由于小麦对 Fe-PS 的吸收造成的。

综上所述,缺铁、缺锌会诱导禾本科植物分泌植物铁载体,与土壤中铁、锌形成络合物,同时对土壤中铜、镉也有一定的络合能力,但不能络合锰。这些络合物中的金属元素最终会以分子或离子的形式进入细胞,为植物所吸收。具体过程如图 1-3(彩图 1-3)所示。

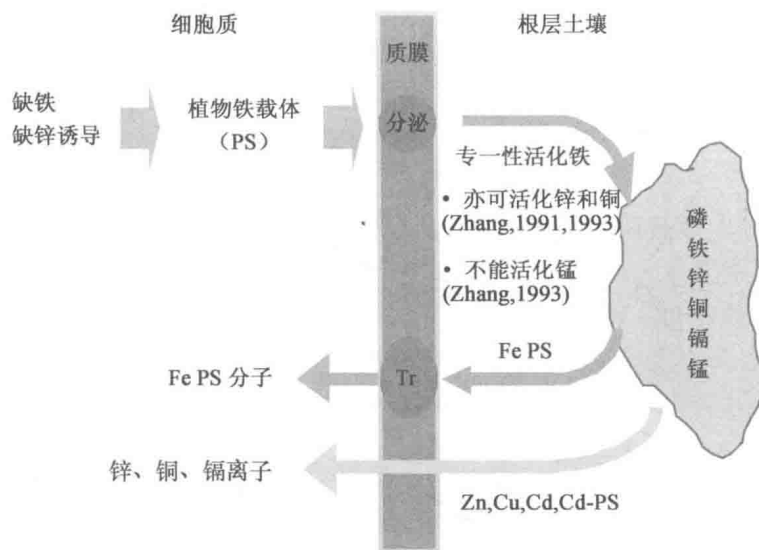


图 1-3 铁载体分泌的机理示意图

1.2 低磷胁迫诱导的根系分泌作用

磷(P)是植物正常生长发育必需的营养元素之一,参与植物体内的一系列生物学和生物化学过程:能量代谢、核酸生物合成、膜生物合成、光合作用、呼吸作用和酶功能的调节。然而,在大多数土壤里,土壤溶液的磷浓度仅有 $0.1 \sim 10 \mu\text{mol/L}$,远低于植物达到最佳生长所需的磷浓度。在中性和碱性土壤中,游离的磷酸盐离子易与土壤溶液中的钙离子形成难溶性的磷酸钙盐,在酸性土壤中,则易形成磷酸铁和磷酸铝沉淀,从而降低了磷的生物有效性。小分子有机酸阴离子和酸性磷酸酶的分泌是植物适应低磷胁迫的主要机理。

1.2.1 有机酸阴离子活化养分机理

有机酸阴离子(如苹果酸阴离子、柠檬酸阴离子、草酸阴离子)可以明显增加土壤磷的活化。基于土壤类型、有机酸阴离子的种类和数量,土壤溶液中的磷可提高 $10 \sim 1000$ 倍不等。不同的有机酸阴离子对土壤磷的活化效率存在差异,一般情况下,活化铝磷效率的次序为:柠檬酸阴离子 > 草酸阴离子 > 苹果酸阴离子 > 乙酸阴离子。有效的土壤磷活化效应需要高浓度有机酸阴离子,如 $>100 \mu\text{mol/L}$ 柠檬酸阴离子 > 1 mol/L 草酸阴离子、苹果酸阴离子。土壤 pH 和矿物组成也会影响到有机酸阴离子的活化效率。其活化机理包括:有机酸阴离子与吸附在土壤矿物表面的磷酸根离子直接发生置换作用、与磷酸根离子结合的阳离子发生螯合作用(图 1-4),及对磷酸钙晶体生长的阻遏效应。Qin 等(2013)运用原子力显微镜直接观察到 $10 \sim 100 \mu\text{mol/L}$ 柠檬酸阴离子对磷酸钙晶体生长的阻遏作用。

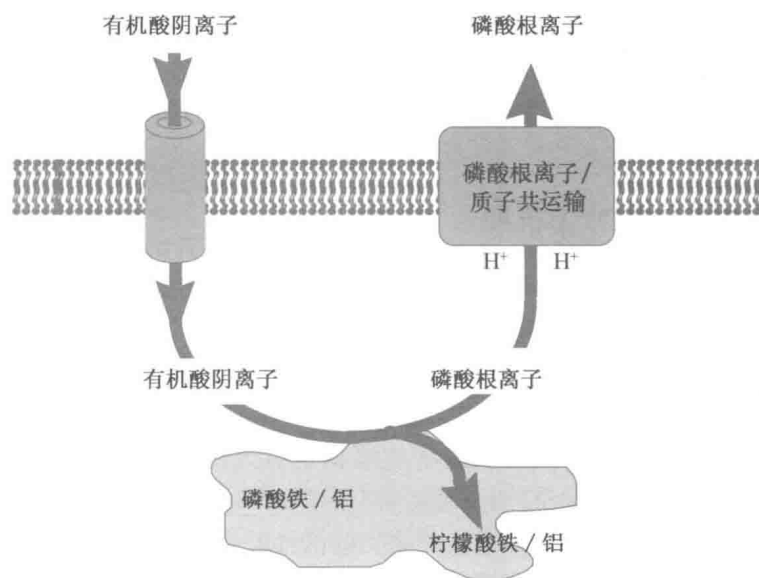


图 1-4 有机酸阴离子活化土壤铁磷、铝磷的机理示意图

1.2.2 不同物种有机酸阴离子分泌种类与数量

缺磷会增强植物根系对小分子有机酸阴离子的分泌。不同植物种类分泌有机酸阴离子的种类差异很大。玉米分泌的有机酸阴离子种类有苹果酸、酒石酸、反乌头酸、柠檬酸等；菜豆分泌的有机酸阴离子以柠檬酸、酒石酸、草酸为主；油菜根系能够分泌苹果酸和柠檬酸阴离子；蚕豆主要分泌柠檬酸阴离子；白羽扇豆主要分泌苹果酸和柠檬酸阴离子，其新生排根分泌近等量的苹果酸和柠檬酸阴离子，成熟排根主要分泌柠檬酸阴离子。不同植物种类在有机酸分泌能力上有着明显的差异(表 1-3)。羽扇豆(包括白羽扇豆和黄羽扇豆)排根的分泌能力较其他植物种类强很多。

表 1-3

不同植物种类分泌有机酸阴离子种类与数量

pmol/[g 根(鲜重)·s]

植物种类	部位	有机酸阴离子种类		参考文献
		苹果酸阴离子	柠檬酸阴离子	
油菜	根尖	10~58	4~18	Hoffland, 1992
油菜	根基部	2~14	0.5~9	Hoffland, 1992
白羽扇豆	排根	8~141	6~158	Johnson et al., 1996
黄羽扇豆	排根	11	274	Hocking and Jeffery, 2004
黄羽扇豆	根尖	25	22	Hocking and Jeffery, 2004
白羽扇豆	整根	—	2.8~74.4	Li et al., 2008
苜蓿	整根	0.8~1.7	0.2~0.8	Lipton et al., 1987
白羽扇豆	整根根际	102~304	205~461	Li et al., 2010
蚕豆	整根根际	—	110~380	Li et al., 2010
玉米	整根根际	—	4~26	Li et al., 2010
白羽扇豆	排根根际	—	2 000~12 000	Li et al., 2010

根系的分泌作用只是根际中有机酸阴离子的来源之一，根际微生物的分泌物也被认为是重要的来源之一。根际磷的活化是总有机酸阴离子的效应总和，因此，有机酸阴离子在活化土壤磷效应时，根际

中有机酸阴离子的浓度更符合真实的土壤环境。土壤中有有机酸阴离子会时刻发生着分解和吸附作用,鉴于土壤有机酸阴离子提取方法的限制,表 1-3 中的根际有机酸阴离子的数值仅能作为一个评价指标,不能等同于真实的有机酸阴离子的数量。白羽扇豆根际中柠檬酸阴离子的浓度可达 12 000 nmol/g 土,甚至更高。

1.2.3 有机酸分泌生理分子机理

由于磷参与了植物体内的一系列生理过程,缺磷明显影响与碳代谢相关的某些酶的活性,其中包括参与有机酸合成和分泌的酶。在缺磷白羽扇豆形成的排根中,PEPC、苹果酸脱氢酶、柠檬酸合成酶的活性明显增加,这些酶直接参与苹果酸和有机酸阴离子的代谢。PEPC 活性增强能够使更多的碳绕过丙酮酸激酶的途径,合成有机酸阴离子。Neumann 和 Römhelt 发现顺乌头酸酶的活性降低 25%,利于体内柠檬酸阴离子的积累。体内有机酸阴离子的累积是有大量分泌的必要基础,但不是决定因素。如缺磷小麦和番茄的根系中积累了大量的有机酸阴离子,PEPC 活性也显著增加,但是根系并没有分泌有机酸阴离子。白羽扇豆体内与有机酸代谢相关酶类的活性并不与分泌作用保持一致。因此,控制有机酸阴离子分泌应该是细胞膜上的转运过程。Zhang 等运用膜片钳技术证实了在小麦质膜上有机酸阴离子通道的存在,Pineros 和 Kochian 在玉米质膜上也有类似的发现。阴离子通道的存在,确保缺磷植物的根系能够向根际迅速分泌大量的有机酸阴离子,进而起到活化土壤磷的作用。Sasaki 等从小麦中克隆到一个分泌苹果酸的转运蛋白基因,将其命名为 ALMT1(aluminum-activated malate transporter),发现其具有分泌苹果酸的功能,对植物抵抗铝的毒害有重要作用。Magalhaes 等利用图位克隆的方法从高粱中分离到一个编码柠檬酸转运蛋白的基因(*SbMATE*)。随后,Furukawa 等也从大麦中克隆到一个类似的基因 *HvAACT1*,*SbMATE* 和 *HvAACT1* 都属于 MATE(multidrug and toxic compound exudation)基因家族,将 *SbMATE* 转到拟南芥以后能够促进柠檬酸的分泌。随后,在诸如拟南芥、水稻、黑麦物种中也都发现了相似的具有分泌柠檬酸功能的转运蛋白基因。以上这些已报道的苹果酸和柠檬酸转运蛋白基因都与植物抗铝毒胁迫有关。然而,负责缺磷胁迫下苹果酸和柠檬酸分泌的转运蛋白基因目前尚缺乏报道。

1.3 酸性磷酸酶分泌

1.3.1 酸性磷酸酶分泌与有机磷的水解

有机磷在土壤磷库中占相当大的比例,有机磷在土壤中的比重占 15%~80%。土壤有机磷主要以肌醇磷酸盐、磷脂、核酸等形式存在,还含有少量的核苷酸和磷酸糖类等。肌醇磷酸盐占有较大的比例,磷脂、核酸、核苷酸和磷酸糖类占 2%左右。肌醇磷酸盐中又以肌醇六磷酸盐(植酸)为主,它在总磷中所占的比重为 1%~100%。有机磷只有发生矿化作用产生磷酸根离子,才能被植物根系吸收利用。而矿化作用只有依靠磷酸酶才能完成,因为磷酸酶通过水解作用能够打断有机磷的 C-P 键,使磷酸根离子脱离下来。

缺磷能够增加植物根系酸性磷酸酶的分泌。Tarafdar 和 Claassen 发现有机磷的水解作用与酸性磷酸酶的活性呈直线相关关系,且水解的磷酸根离子数量是植物需求的 20 倍,这说明根系分泌的酸性磷酸酶活性能够满足植物对有机磷活化的需求。在以前研究中也证明了酸性磷酸酶在活化有机磷过程中的效率,如:根际中有机磷的耗竭曲线与酸性磷酸酶的活性相吻合,转入植酸酶基因的三叶草在琼脂上生长时,也呈现出相似的趋势。然而,当相同的转基因三叶草生长在土壤上时,与野生型相比,并不是所有植株在有机磷活化吸收上都有明显的优势。有机磷在土壤中也发生与磷酸根离子相似的吸附/解吸、沉淀/溶解的反应,这些过程会减低土壤溶液中可溶性有机磷分子的浓度,进而造成酸性磷酸酶的底物不足,最终影响其活化效率。因此,缺磷植物根系分泌的小分子有机酸阴离子可以减少土壤