



高效解离难溶磷素根系分泌物研究进展

刘秀林^{1,2}, 张必弦², 王广金², 苗丽丽^{1,3}, 吴俊江^{2,4}

(1. 黑龙江省农业科学院 博士后科研工作站, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院 大豆研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 3. 黑龙江省农业科学院 作物育种研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 4. 农业部大豆栽培重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:磷是植物所必需的矿质元素之一,在植物生命活动中起重要的作用,但由于其易被土壤中的金属离子吸附、固定,使得施入土壤中的磷肥 80% 被转化成难溶磷素,不能被植株所吸收利用。植物根系除支撑植物生长外,也是水分、矿质元素吸收的重要器官。在土壤有效磷匮乏条件下,植物根系通过大量分泌有机酸类物质来改善根系土壤磷素微环境,促进对难溶磷素的解离,维持了植物体正常的生命活动。为避免磷矿资源浪费和环境污染,从难溶磷素在土壤中的形态及组成、对根系农艺及根系构型、根系分泌物活化难溶磷素、根系分泌物分子生物学研究等方面进行了综述,以期对根解析植物高效解离利用难溶磷素提供借鉴和参考。

关键词:根系分泌物;难溶磷素;高效解离

磷是植物生长所必需的矿质元素之一,除参与各种代谢反应外,也是生物遗传物质的重要组成部分,在细胞分裂及组织分化中起重要作用,对促进农作物生长、根系发育、品质改善、产量提高等方面起着重要作用。由于磷素易被土壤中的 Ca^{2+} 和 Fe^{3+} 以及土壤黏粒吸附固定、沉淀,施入土壤中的有效磷素 80% 被转化成难溶磷素,难以被植物吸收利用,造成当季磷肥利用率仅为 15%~25%^[1]。全球范围内耕地缺磷较为严重,据估计,全球 13.9 亿 hm^2 耕地中约有 43% 缺磷,我国 1.07 亿 hm^2 耕地约有 67% 严重缺磷^[2],土壤缺磷已成为制约农作物生产的主要限制因素之一^[3]。我国从 20 世纪 50 年代施用磷肥以来土壤中积累了约 6 100 万 t P_2O_5 ^[4],是目前磷素施用量 10 年的总和,不仅造成严重的磷矿资源浪费,也造成严重的环境污染问题。因此,开展高效利用土壤难溶磷素研究将对缓解磷矿资源匮乏、减少资源浪费、降低农业生产成本以及减轻环境污染具有重要经济和社会意义。

根系除支撑植物生长外,也是矿质元素吸收的重要器官,在有效磷素匮乏条件下,根系通过大量分泌有机酸来解离根系土壤中的难溶磷素,改

善土壤磷素水平,维持植株体内磷素平衡。鉴于根系分泌物在解离难溶磷素中起重要的作用,本文就目前根系分泌物的研究进展进行总结,以期为进一步开展高效解离难溶磷素资源筛选及解析分子机理提供借鉴和参考。

1 难溶磷素在土壤中形态及组成

不同土壤环境中难溶磷素存在形态不同,南方酸性土壤中难溶磷素主要以铁磷(Fe-P)、铝磷(Al-P)、闭蓄态磷(O-P)形态存在。北方石灰性土壤中难溶磷素则主要以 Ca-P 形态存在^[5]。当土壤有效磷缺乏时,植物启动利用难溶磷素机制,通过植株形态、根系构型重塑以及分泌有机酸等物质来解离、活化以及利用土壤中的难溶磷素来维持和稳定体内磷素平衡,满足植物生长发育需要。研究证实在土壤中有有效磷素缺乏环境中 40%~90% 的光合产物用于根系形态建成以及根系分泌物的合成及转运^[6]。由此可见根系形态重塑及根系分泌活动在解离、活化以及利用难溶磷素中起至关重要的作用。

2 根系形态对难溶磷素的响应机制

不同根系构型对低磷胁迫的响应不同,理想的磷高效利用主根型根系构型为浅层基根吸磷、主根深扎吸水的“伞状”构型;而须根系根构型为不定根及次生侧根适当分散、均匀分布,形成多数根留在表层吸磷、少数根扎到深处吸水的“须壮”构型^[7]。研究表明,在磷素胁迫条件下,植物光合产物优先向根尖分配,加快根系生长,根冠比增

收稿日期:2018-08-10

基金项目:黑龙江省农业科学院院级课题资助项目(2007JS09);哈尔滨市科技局资助项目(2017RAQY019);“十三五”国家重点研发计划课题资助项目(2017YFD0101306)。

第一作者简介:刘秀林(1980-),男,博士,助理研究员,从事大豆种质资源创新与利用研究。E-mail: liuxiulin1002@126.com。

加^[8]。大豆具有较强的适应低磷胁迫的遗传潜力,缺磷条件下,大豆根长、根表面积和根体积均较正常供磷条件下增加^[9]。玉米根系能够显著增强玉米/蚕豆间作体系中蚕豆对磷资源的竞争能力^[10]。根构型决定了作物根系在土壤中的空间分布和所接触的土壤体积大小,根系接触到的土壤体积越大,则越有利根系对土壤中磷的吸收。因此,根系是研究磷高效利用研究最直接的表型性状。

3 根系分泌物活化难溶磷素研究进展

根系分泌物是影响植物吸磷能力的重要因素之一。通过活化根际土壤中难溶磷素来提高有效磷浓度^[11]。根系通过分泌有机螯合物、还原性有机酸、质子以及其它无机离子,改变土壤 pH,促进根际难溶性养分的溶解度和活性,缓解土壤有效磷素缺乏^[12]。乔云发^[13]研究表明根系分泌中有机酸可显著增加植物对土壤中难溶磷素的吸收利用。申建波等^[14]研究表明大豆缺磷时,根分泌物中有机酸数量显著增加。Song 等^[15]研究表明缺磷状态会促使白羽扁豆的根系释放大量柠檬酸以活化环境中的固定态磷。杨利宁等^[11]研究表明苜蓿在低磷胁迫下柠檬酸的分泌量是正常供磷时的两倍。王明霞等^[16]研究表明禾本科、十字花科和蓼科植物在低磷胁迫下有机酸分泌量较正常水平增加 4~65 倍。油菜在磷素胁迫下苹果酸的分泌量较正常水平增加 60 倍^[17]。构树和诸葛菜在低磷胁迫下根系分泌大量草酸、柠檬酸和苹果酸^[18]。棉花在低磷胁迫下速效磷、钾含量较对照分别增加 19.2%和 34.0%^[19]。申建波等^[14]研究表明在缺磷条件下大豆根系大量分泌苹果酸、柠檬酸和顺丁烯二酸。田中民等^[20]研究表明,正常供磷时,白羽扇豆根尖组织分泌苹果酸、丙二酸、柠檬酸和乙酸,但缺磷后,根尖组织分泌苹果酸、丙二酸和柠檬酸的含量增加,而乙酸含量明显减少,可见根系分泌物苹果酸、丙二酸和柠檬酸在难溶磷素解离中的重要作用。沈宏等^[21]对不同基因型的大豆和菜豆在低磷条件下根系分泌的有机酸进行测定,结果表明耐低磷基因型的有机酸分泌量明显高于低磷敏感基因型品种。因此,通过测定对照及难溶磷素条件下根系分泌物组成及含量变化,明确高效解离难溶磷素根系分泌物组分,并以此为指标筛选高效解离难溶磷素大豆种质资源,为今后培育高效解离难溶磷素大豆品种奠定

基础。

4 根系分泌物分子生物学研究进展

前人研究结果表明,拟南芥根系分泌的有机酸是在叶片中合成,转运到根系并分泌到体外参与难溶磷素的解离^[22]。田中民等^[20]对白羽扇豆木质部及韧皮部伤流液组分进行了分析,发现木质部中苹果酸和柠檬酸含量显著高于韧皮部。则认为根系分泌的有机酸主要是在根系中合成的。尽管对根系分泌的有机酸在体内的合成部分认识尚不统一,但有机酸是三羧酸循环途径中的重要产物已得到广泛认可。前人对三羧酸循环途径中的调控有机酸合成的关键基因已开展了大量的研究。Nadine 等^[23]对拟南芥根系分泌物的代谢进行了研究。Sasaki 等^[24]通过差减 cDNA 文库首次分离得到编码铝诱导苹果酸分泌的转运蛋白基因 *ALMT1*。铝胁迫使黑麦以及菜豆^[25]根尖柠檬酸合酶活性增加 30%。将有机酸合成相关酶导入植物体内提高了有机酸的分泌量^[26]。

随着组学技术的发展,近年来,利用组学技术来开展植物对难溶磷素的解离研究得到广泛的应用,Jamie 等^[27]对低磷胁迫下白羽扇豆根系转录组数据进行了分析,发现多个参与有机酸合成的关键基因,初步阐明了白羽扇豆根系利用磷素的分子作用机制。Secco 等^[28]利用该技术对难溶磷素胁迫下白羽扇豆调控簇根形成的调控网络开展了研究,挖掘出多个调控根系生长的关键基因。Laura 等^[29]利用该技术挖掘到玉米根系分泌的麦根酸合成相关基因。Su 等^[30]利用该技术对玉米根系应答低磷胁迫机制开展了研究并挖掘出多个磷素吸收相关基因。

5 结语

在自然条件下,磷主要以难溶态固定在土壤中,有效磷素的缺乏诱导内源基因的表达,导致植株体发生一系列的理化响应、导致植株、根系形态发生适应性改变,这些形态重塑及理化性改变促进了植物对土壤中难溶磷素的吸收利用。作为植物与微生态环境相互作用的直接载体,根系分泌解离难溶磷素的物质是植物主动适应和抵御各种不良环境的重要机制。当面临缺水、缺肥、高温等环境胁迫时,通过释放某些特殊物质的方式抑制周围其它植物的生长,从而增加其抵御环境、生物胁迫的能力。根系分泌物在调节根际微生态系统

的动态平衡和提高植物对环境的适应性等方面具有重要的生态效应。因此对根系分泌物的研究方法以及开展解离难溶磷素根系分泌物的生物合成机制的深入研究将有助于解决磷矿资源浪费,以及环境污染问题。

参考文献:

- [1] 章爱群,贺立源,赵会娥,等.根分泌物对活化土壤中难溶性磷的作用[J].水土保持学报,2008,22(5):102-105.
- [2] 沈善敏.中国土壤肥力[M].北京:中国农业出版社,1998.
- [3] Aguilar S A, Van D A. Root-phosphate metabolism induced by the alkaline up take pattern of legume utilizing symbiotically fixed nitrogen[J]. Plant Soil, 1981, 61: 27-42.
- [4] 朱兆良.我国氮肥的使用现状、问题和对策[C]//李庆远、朱兆良、于天仁,等.中国农业持续发展中的肥料问题.南京:江苏科学技术出版社,1998.
- [5] 陆迎春,韩晓增,邹文秀,等.作物高效利用土壤磷素的研究进展[J].土壤与作物,2013,2(24):164-172.
- [6] 高家合,邓碧儿,曾秀成,等.烟草磷效率的基因型差异及其与根系形态构型的关系[J].西北植物学报,2010,30(8):1606-1613.
- [7] 韩配配,秦璐,李银水,等.不同营养元素缺乏对甘蓝型油菜苗期生长和根系形态的影响[J].中国油料作物学报,2016,38(1):88-97.
- [8] Raghothama K G. Phosphate acquisition[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 665-693.
- [9] 王树起,韩晓增,李晓慧,等.缺磷胁迫下的大豆根系形态特征研究[J].农业系统科学与综合研究,2010,26(2):192-196.
- [10] 张义凯,陈范骏,李隆,等.不同类型的玉米根系对间作体系磷高效吸收以及生产力的影响[J].中国科学(生命科学),2012,42(10):841-849.
- [11] 杨利宁,敖特根,白银,等.苜蓿根系分泌物对土壤中难溶性磷的影响[J].草业科学,2015,32(8):1216-1221.
- [12] Pomilio A B, Leicach S R, Grass M Y, et al. Constituents of the root exudates of *Avena fatua* grown under far-infrared-enriched light [J]. Phytochemical Analysis, 2000, 11(5):304-308.
- [13] Qiao Y F, Han X Z, Miao S J. Genotypic variation in P utilization of soybean(*Glycine max* L.) grown in various insoluble P sources [J]. Soybean Science, 2007, 26(4):571-577.
- [14] 申建波,张福锁,毛达如,等.磷胁迫下大豆根分泌有机物的动态变化[J].中国农业大学学报,1998(3):44-48
- [15] Song C, Han X Z, Wang E L. Phosphorus budget and organic phosphorus fractions in response to long-term applications of chemical fertilizers and pig manure in a Mollisol[J]. Soil Research, 2011, 49: 253-260.
- [16] 王明霞,周志峰.植物根系分泌物在植物中的作用[J].安徽农业科学,2012,40(11):63-59.
- [17] 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 phosphorus by radish(*Raghanus sativus* L.) and rape(*Brassica napus* L.) plants [J]. Plant and Soil, 1997, 196: 261-264.
- [18] Zhao K, Wu Y Y. Rhizosphere calcareous soil P-extraction at the expense of organic carbon from root-exuded organic acids induced by phosphorus deficiency in several plant species [J]. Soil Science Plant Nutrition, 2014, 60(5):640-650.
- [19] 孙磊,陈兵林,周治国.麦棉套作 *Bt* 棉花根系分泌物对土壤速效养分及微生物的影响[J].棉花学报,2007,19(1):18-22.
- [20] 田中民,李春俭,王晨,等.缺磷白羽扇豆排根与非排根区根尖分泌有机酸的比较[J].植物生理学报,2000,26(4):317-322.
- [21] 沈宏,菊井森士,严小龙.大豆根分泌物活化难溶性铝磷的研究[J].水土保持学报,2005,19(2):68-70,83.
- [22] 郭再华,贺立源,徐才国,等.不同耐低磷水稻基因型秧苗对难溶性磷的吸收利用[J].作物学报,2005,31(10):1322-1327.
- [23] Nadine S, Christoph B, Stephan S, et al. Profiling of secondary metabolites in root exudates of *Arabidopsis thaliana* [J]. Phytochemistry, 2014, 108: 35-46.
- [24] Sasaki T, Yamamoto Y, Ezaki B, et al. A wheat gene encoding aluminum activated malate transporter [J]. Plant Journal, 2004, 37: 645-653.
- [25] Mugai E N, Agong S G. Malate secretion with citrate secretion[J]. Soil Science Plant Nutrition, 2000, 46: 939-950.
- [26] Zhang F S, Ma J, Cao Y P, et al. Phosphorus deficiency enhances root exudation of low-molecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphorus by radish(*Raghanus sativus* L.) and rape(*Brassica napus* L.) plants [J]. Plant and Soil, 1997, 196: 261-264.
- [27] Jamie A, O'Rourke S, Samuel Y, et al. An RNA-Seq transcriptome analysis of orthophosphate-deficient white lupin reveals novel insights into phosphorus acclimation in plants[J]. Plant Physiology, 2013, 161: 705-724.
- [28] Secco D, Shou H X, Whelan J, et al. RNA-seq analysis identifies an intricate regulatory network controlling cluster root development in white lupin[J]. BMC Genomics, 2014, 15: 230.
- [29] Laura Z, Silvia V, Anita Z, et al. Transcriptional and physiological analyses of Fe deficiency response in maize reveal the presence of strategy I components and Fe/P interactions[J]. BMC Genomics, 2017, 18: 154.
- [30] Su S Z, Wu L, Liu D, et al. Genome-wide expression profile of maize root response to phosphorus deficiency revealed by deep sequencing[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13(6): 1216-1229.