

DOI: 10.7524/j.issn.0254-6108.2018041202

张建聪, 赵洋毅, 段旭, 等. 磷胁迫对高原湿地浮水植物大藻根系分泌物的影响[J]. 环境化学, 2019, 38(2): 385-394.

ZHANG Jiancong, ZHAO Yangyi, DUAN Xu, et al. Effects of phosphorus stress on root exudates of floating plant *Pistia stratiotes* in plateau wetlands[J]. Environmental Chemistry, 2019, 38(2): 385-394.

磷胁迫对高原湿地浮水植物大藻根系分泌物的影响*

张建聪 赵洋毅** 段旭 梁小喧

(西南林业大学 生态与水土保持学院, 昆明, 650224)

摘要 目前湿地水体富营养化越来越严重, 其自净能力逐渐下降. 通过研究湿地典型浮水植物大藻根系分泌物在磷胁迫下的适应机制, 以期对高原湿地污染修复的根际调控措施提供科学依据. 实验采用营养液水培方式, 研究不同磷浓度胁迫对大藻根系分泌物的影响. 结果表明, 大藻根系分泌物主要有烷烃、酯、醇、胺、苯和酸类化合物, 无磷处理分泌物中烷烃类、酸类和胺类的相对含量较大, 分别占总检出面积的 41.02%、24.74% 和 12.11%, 其中三类化合物中分泌量最多的物质分别为环戊硅氧烷 8.47%、邻苯二甲酸 20%、萘胺 6.39%; 在磷胁迫下, 大藻根系分泌物的种类和对应的相对含量差异较大且分泌物的种类逐渐减少, 其中邻苯二甲酸的含量在每一种胁迫条件下相对含量均较高; 磷胁迫下的大藻根系分泌物有机酸总的相对含量均高于无磷胁迫状态, 且随着磷浓度的增加, 有机酸的种类和相对含量减少; 邻苯二甲酸、苯二羧酸和环己硅氧烷在 6 种磷胁迫下的根系分泌物中相对含量显著差异且随着磷浓度的增加均出现先增加后减少的变化趋势; 磷胁迫浓度与邻苯二甲酸间有极显著的负相关关系, 与苯二羧酸存在显著的负相关关系, 其中邻苯二甲酸与苯二羧酸间存在极显著的正相关关系. 本研究表明磷胁迫下大藻根系增加邻苯二甲酸的分泌是响应环境胁迫的一种重要机制.

关键词 磷胁迫, 大藻, 根系分泌物, 有机酸.

Effects of phosphorus stress on root exudates of floating plant *Pistia stratiotes* in plateau wetlands

ZHANG Jiancong ZHAO Yangyi** DUAN Xu LIANG Xiaoxuan

(College of Ecology & Soil and Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming, 650224, China)

Abstract: Wetland eutrophication continues to worsen and reduce the self-purification capability of wetlands. Studies on the root-exudates adaptation mechanism of the floating plant *Pistia stratiotes* under phosphorus stress may provide a scientific basis for the development of rhizosphere control measures necessary to remediate plateau wetlands. Hydroponic experiments were performed in nutrient solution, and the root exudates of *P. stratiotes* under different levels of phosphorus stress were characterized. Results showed that the root exudates of *P. stratiotes* mainly comprised alkanes, esters, alcohols, amines, benzene and acidic compounds. The relative content of alkane, acid and amine in the non-phosphorus treatment secretions were high and accounted for 41.02%, 24.74% and 12.11% of the total detection area, respectively. Among them, the most secreted substances in the three types of compounds are cyclopentasiloxane 8.47%, phthalic acid 20%, naphthylamine 6.39%. Under phosphorus stress, the chemical species and corresponding relative contents of

2018 年 4 月 12 日收稿 (Received: April 12, 2018).

* 国家自然科学基金 (31760149, 31560233) 资助.

Supported by the National Natural Science Foundation of China (31760149, 31560233).

** 通讯联系人, E-mail: yyz301@foxmail.com

Corresponding author, E-mail: yyz301@foxmail.com

P. stratiotes root exudates varied greatly. The contents of specific compounds in *P. stratiotes* root exudates gradually decreased. Nevertheless, phthalate content remained high under each stress condition. The relative contents of organic acids in *P. stratiotes* root exudates were all higher in the presence of phosphorus stress than those in the absence of phosphorus stress. As phosphorus concentration increased, the types and relative contents of organic acids in *P. stratiotes* root exudates decreased. The relative contents of phthalic acid, benzene dicarboxylic acid and cyclohexasiloxane in root exudates under six level of phosphorus stresses varied and initially increased and then decreased. Phosphorus stress level was negatively correlated with phthalic acid and benzene dicarboxylic acid contents, whereas phthalic acid and benzene dicarboxylic acid were positively correlated. This study indicated that the increased exudation of phthalic acid by *P. stratiotes* roots under phosphorus stress is an important mechanism that underlies the response of this plant to environmental stress.

Keywords: phosphorus deficiency, *Pistia stratiotes*, root exudates, organic acids.

磷是湿地富营养化的制约性因子^[1-2],目前由于磷造成的水体富营养化备受关注^[3-6].高原湿地因支流水系流程短及换水周期长等特点^[7],导致污染治理的难度加大.湿地植物能有效的净化污水,而根系是湿地植物与周围环境实现物质循环与能量流动的关键纽带^[8-9],故根系分泌物的作用不容小觑.已有研究证明根系分泌物能活化植物组织内部所缺乏的营养元素,促进植物生长^[10],特别根系分泌物中有机酸的变化是植物根系对养分、重金属和水分等环境胁迫响应的重要机制,有机酸从植物根系向根际释放过程中还能改变根微生物结构及理化性质^[11-13].目前,有关于根系分泌物的研究多集中在对经济作物^[14-16]、林木^[17-19]的各种生理生态及低磷胁迫下的根系分泌物变化特征.如李德华等^[20]研究了环境养分低磷胁迫下对水稻根系分泌物中有机酸的影响,并进一步探讨了不同品种水稻之间分泌物的差异,此外,也有研究结果表明,甘薯和甜菜在缺磷环境中会通过改变根系形态和分泌物成分来促进土壤中磷素的释放^[21-22].但针对湿地植物根系分泌物的种类和成分研究相对较少,部分研究主要集中在对湿地植物根系分泌能力、分泌总量和根际效应^[23]的比较分析,如陆松柳等^[24]研究了美人蕉、茭草和水柳的根系分泌能力及分泌物成分,得出根系分泌物主要以小分子有机酸和芳香族蛋白质为主;黄永芳等^[25]对风车草和美人蕉根系分泌总量进行了探讨.前人的研究虽然对植物根系分泌物及磷胁迫下植物根系的影响方面有了一定的认识,但关于磷胁迫下湿地植物的根系分泌物的变化研究鲜有报道,特别是未见对湿地浮水植物大藻根系分泌物的研究,因此开展本实验是非常有意义的.

大藻(*Pistia stratiotes* L.),多年生的浮水草本植物,易成活且具有较强的净化污水能力,能有效改善富营养化的水体^[26-27].本试验以大藻为试验材料,在室内进行水培养殖,分析湿地植物大藻根系分泌物的种类、相对含量特征及对比在不同浓度磷胁迫下对根系分泌物的影响,从而为湿地浮水植物根系分泌物的类别、影响因素及各分泌物之间的相互关系的深入研究提供理论基础,揭示湿地植物通过根系分泌物对于外界胁迫时做出的防御措施,以便找到高原湿地污染修复的根际调控措施.

1 材料与方法 (Materials and methods)

1.1 水培方式及溶液配比

本实验3月初开始在西南林业大学实验室内采用 Hoagland 营养液在 20—30 ℃ 条件下培养大藻幼苗,4月初进行磷胁迫处理,5月初开始测定根系分泌物.具体操作为:取 21 个塑料桶作为水培装置,加入配制好的 Hoagland 营养液.选择同苗龄差异不大的大藻植物健康幼苗 42 株,每个塑料桶中培养 2 株幼苗.水培装置塑料桶中均配备直径 300 mm 橡胶盘式微孔曝气器装置,通过适量的曝气以防止植物根系腐烂.为避免桶中藻类的大量繁殖,采用铝箔进行遮光处理^[28].培养液每周更换 1 次,培养 1 个月后,选取植株长势良好、株高近似的大藻移植到试验装置中,按照磷浓度梯度 0、0.2、1、5、10、20 mg·L⁻¹ 设置 6 个塑料箱子,进行 3 个重复,每个箱子里培养 2 株.

基于 Hoagland 营养液进行培养,配比: K₂SO₄: 0.75 × 10⁻³ mol·L⁻¹, MgSO₄: 0.75 × 10⁻³ mol·L⁻¹,

KCl: $1 \times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$: $2.0 \times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, H_3BO_3 : $1 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, CuSO_4 : $1 \times 10^{-7} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, MnSO_4 : $1 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, ZnSO_4 : $1 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$: $5 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, Fe-EDTA: $1 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, 作为营养液母液, 稀释 4 倍, 作为水培溶液^[29]。

1.2 根系分泌物的收集与分离提取

将在磷胁迫下培养了 1 个月后的藻植株的整个根系用去离子水冲洗干净, 再用根系分泌物收集液(收集液配比: H_3BO_3 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, CaCl_2 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, KCl $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 MgCl_2 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, 并将 pH 值调至 5.6) 反复冲洗 3 次后, 用黑塑料袋将整个根系盖住, 将根系转移到装有 50 mL 根系分泌物收集液的烧杯中在自然光照条件下收集 4 h (9:00—13:00), 得到根系分泌物收集液, 再移栽至装有 1 L $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaCl_2 溶液中, 培养 4 h (13:00—17:00), 得到根洗液。接着用 CH_2Cl_2 萃取收集液和根洗液 3 次(每次 40 mL) 得到萃取液。最后在 38°C 条件下取 200 mL 萃取液, 利用无水 Na_2SO_4 干燥, 再用抽真空旋转蒸发器旋转蒸发浓缩至干备用^[30]。

1.3 根系分泌物的测定

在经过 1.2 节操作的旋转蒸发瓶中加入 0.5 mL 经过 $0.45 \mu\text{m}$ 针头过滤膜的 CH_2Cl_2 , 经充分摇晃后, 用注射器抽出液体, 同样经过 $0.45 \mu\text{m}$ 针头过滤膜后放入小棕瓶中作进一步的 GC-MS 分析。本研究中的根系分泌物的测定采用气相色谱/质谱联用法(安捷伦 7890B 型仪)。色谱条件^[31-32]为: 毛细管柱为 HP-5ms 柱 ($30 \text{ m} \times 250 \mu\text{m} \times 0.25 \mu\text{m}$); 进样口温度 260°C , 载气为 He(纯度不小于 99.999%), 流量 $1 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$, 进样量: $1 \mu\text{L}$, 不分流进样, 1 min 后打开分流阀; 柱程序升温, 起始温度 50°C , 保持 2 min; 以每分钟 20°C , 程序升温至 150°C , 以每分钟 5°C , 程序升温至 220°C , 以每分钟 6°C , 程序升温至 250°C , 保持 15 min。

质谱条件^[31]: 电子轰击源(EI), 电离能 70 eV , 离子源温度 200°C , 接口温度 280°C , 四极杆温度 150°C , 溶液延迟时间为 3.75 min, 扫描方式为全扫描模式(SCAN), 扫描范围 M/Z 33-453, 调谐文件为标准调谐。

1.4 数据分析

大藻根系分泌物的鉴定采用人工分析总离子流图并与 NIST08 质谱数据库的标准图谱核对, 通过计算机检索进行根系分泌物的确定, 根据色谱图中各检出成分的峰面积(%) 计算出物质相对含量。

1.5 数据处理与统计方法

本研究采用 Excel WPS2016 和 SPSS21 软件进行数据处理和统计分析, 采用 origin8.5 绘制扫描图谱。

2 结果与讨论 (Results and discussion)

2.1 大藻根系分泌物 GC-MS 扫描图谱

本文列出了在无磷、0.2、1.5、10、20 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度磷胁迫状态下的大藻根系分泌物全扫描的 GC-MS 图谱, 图 1 特征峰较明显且密集分布, 基线漂移不大, 所测结果可信。扫描图谱结果中显示, 不同磷浓度胁迫下的扫描图谱差异较明显, 特征峰数量及高低面积也不一致, 在无磷胁迫状态下大藻根系分泌物的特征峰明显多于有磷胁迫的根系分泌物。每一个特征峰代表着一种化合物, 通过扫描图谱可以明显看出, 大藻根系分泌物在磷胁迫下的化合物与无磷胁迫下的差异较大, 且不同浓度磷胁迫下的根系分泌物差异也较明显。

2.2 大藻根系分泌物 GC-MS 鉴定结果

通过人工分析 6 种磷胁迫状态下得出的 GC-MS 扫描图谱并与 NIST08 质谱数据库的标准图谱核对, 确定出在不同磷浓度梯度胁迫下大藻根系分泌物的分泌物质及相对含量, 基于前人的研究经验并结合本研究的特点, 选取了匹配度在 85% 以上且相对含量大于 0.5% 的物质检出并做进一步分析, 见表 1。

2.2.1 无磷处理的大藻根系分泌物结果分析

从表 1 中的分析结果看出, 无磷处理水培条件的大藻根系分泌物的相对含量及匹配度符合条件的物质有 30 种, 主要有烷烃类(17 种)、酯类(1 种)、醇类(2 种)、胺类(3 种)、苯类(1 种)、酸类(6 种), 其中烷烃类、酸类和胺类的相对含量较大, 分别占总检出面积的 41.02%、24.74% 和 12.11%。在烷烃类化合物中, 多为简单的直链或支链烷烃, 其中环戊硅氧烷的相对含量较高, 为 8.47%; 酸类化合物中相对含量

最大的为邻苯二甲酸,高达 20%;胺类化合物中相对含量最高的为萘胺,占 6.39%.根系分泌物中的烷烃类、酸类和酯类本身及其次生代谢产物具有一定的化感作用,包括抑制或刺激周围其他种子的萌发以及对微生物产生影响^[33].表明大藻在无磷胁迫下的根系分泌物中含有的物质也具有一定的化感作用且可以通过根系分泌物来控制自身生理变化和适应周围环境.有学者得到油菜(*Brassica campestris* L.)幼苗的根系分泌物主要包括烃类、醇类、酯类、酸类等且烃类化合物二十一烷的相对含量最高^[34],与本研究得出的主要根系分泌物类别相同,但具体的化合物种类特征不一致;也有研究木榄(*Bruguiera gymnorhiza* (L.) Poir)幼苗的根系分泌物得出其根系分泌物主要包括酚类(1 种)、烷烃类(1 种)、醇(1 种)、酯(1 种)、胺类(1 种)和酮类(1 种)^[35];还有学者分别用石油醚、氯仿和甲醇提取百合(*Lilium brownii* var. *viridulum* Baker)的根系分泌物,得到甲醇提取的根系分泌物主要为苯甲酸酯类衍生物,石油醚提取的检测出 6 种苯甲酸酯类衍生物,氯仿组分中检出的有酯类、醛、酚、烯烃、烷烃等 19 种,表明通过氯仿所提取的根系分泌物种类较齐全^[36],本研究采用二氯甲烷进行提取,从侧面反映出所得出的实验结果涵盖根系分泌物较全.本实验得出的结果与前人出现差异的原因是因为物种的不一样,大藻属于水生植物,生长的环境和陆生植物木榄、油菜、百合间存在较大的差异,其次是培养、提取、鉴定方法的不一致.大藻根系分泌物与木榄、油菜与花生^[37](*Arachis hypogaea* Linn.)根系分泌物所测结果中的化感物质也有很多相似的地方,所以本研究中所检测出来的物质,无论相对含量高低,其化感作用和是否具有其他作用都有待进一步深入研究.

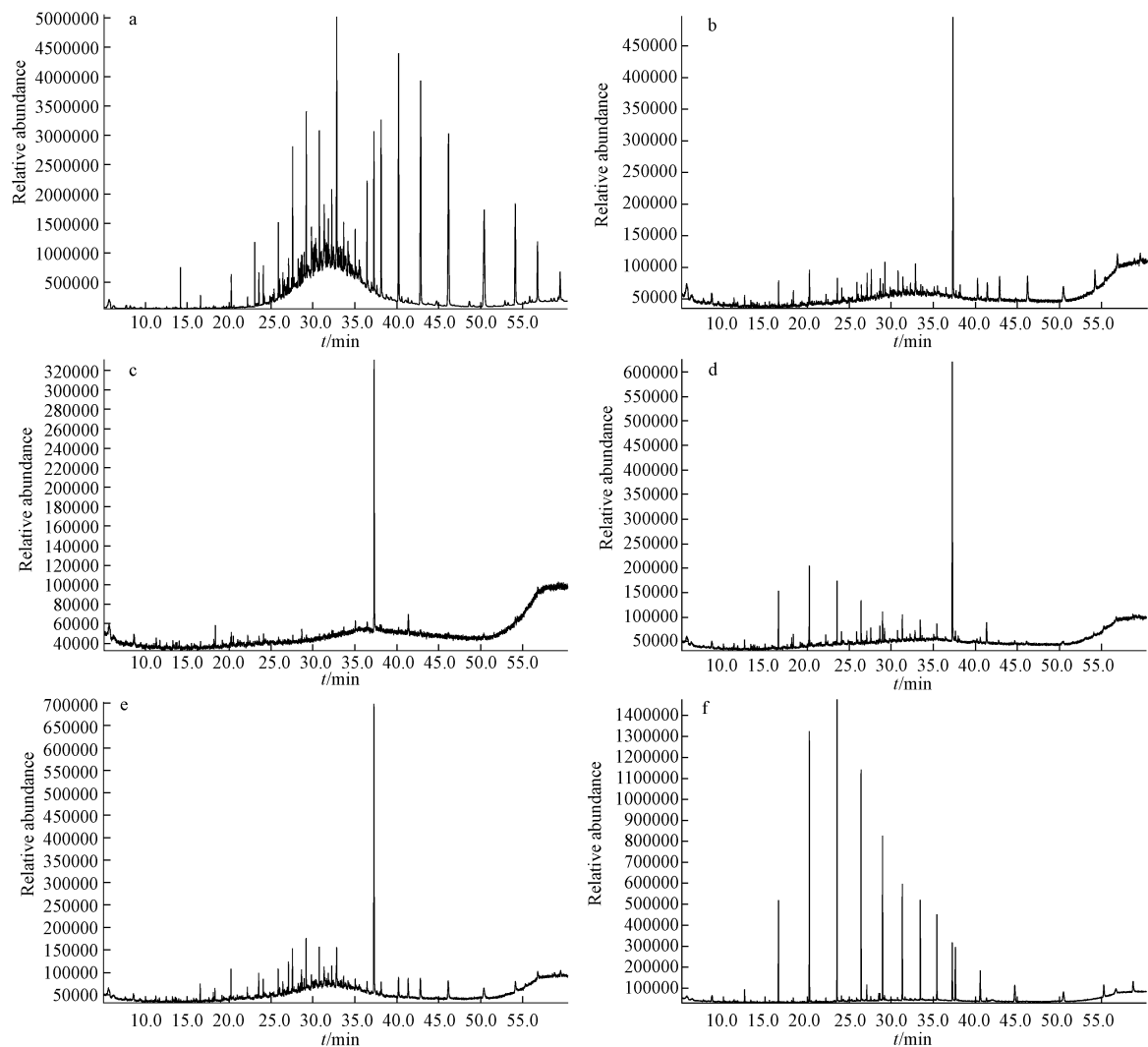


图 1 磷胁迫状态下大藻根系分泌物 GC-MS 扫描图

(a. 无磷;b. 0.2 mg·L⁻¹;c. 1 mg·L⁻¹;d. 5 mg·L⁻¹;e. 10 mg·L⁻¹;f. 20 mg·L⁻¹)

Fig.1 GC-MS analysis of the root exudates of *P.stratiotes* under phosphorus stress
(a. No phosphorus;b. 0.2 mg·L⁻¹;c. 1 mg·L⁻¹;d. 5 mg·L⁻¹;e. 10 mg·L⁻¹;f. 20 mg·L⁻¹)

表 1 大藻在不同浓度梯度磷胁迫下的主要根系分泌物

Table 1 Major chemical species in the root exudates of *P.stratiotes* under different levels of phosphorus stress

磷浓度 Phosphorus concentration/ (mg·L ⁻¹)	化学名称 Chemical name	相对含量 Relative content/%	化学名称 Chemical name	相对含量 Relative content/%	化学名称 Chemical name	相对含量 Relative content/%
0	环四聚二甲基硅氧烷	3.68±0.36	9-辛基十七烷	0.58±0.04	萘胺	6.39±0.19
	十四基环己硅氧烷	1.18±0.58	二十六烷	5.65±0.25	萘乙酰胺	1.27±0.18
	环己硅氧烷	2.17±0.23	二十七烷	4.26±0.32	芥酸酰胺	4.45±0.39
	十七烷	0.72±0.12	二十四烷	1.96±0.08	丁羟甲苯	2.45±0.11
	十八烷	1.44±0.09	环戊硅氧烷	8.47±0.25	苯二羧酸	1.35±0.28
	2,6,10,14-1-四甲基十六烷	0.73±0.06	二十二烷	1.37±0.04	棕榈酸	2.57±0.23
	四十三烷	0.63±0.01	二十八烷	1.41±0.05	邻苯二甲酸	20±0.63
	二十碳烷	3.27±0.29	邻苯二甲酸二丁酯	4.12±0.48	亚硫酸	0.82±0.32
	二十烷	0.76±0.29	二十二烷醇	1.66±0.07	苯甲酸	1.65±0.06
	二十一烷	2.74±0.12	二十八烷醇	1.07±0.03	草酸	0.42±0.02
0.2	环己硅氧烷	2.67±0.26	硅烷	1.43±0.19	邻苯二甲酸	49.83±0.56
	十八烷	0.52±0.01	二十碳烷	4.63±0.03	对苯二甲酸	7.94±0.18
	二十六烷	1.75±0.12	二十七烷	1.74±0.05	苯甲酸	4.98±0.01
	二十一烷	1.26±0.04	邻苯二甲酸二丁酯	1.97±0.08	甲氧基乙酸	1.31±0.02
	2,6,10,15-1-四甲基十七烷	1.03±0.01	乙酰胺	2.62±0.01	硅酸	2.62±0.05
	十二甲基环己硅烷	1.89±0.18	萘胺	4.27±0.07	苯二羧酸	4.11±0.17
	十九烷	1.56±0.12				
1	十二甲基环戊硅氧烷	0.73±0.07	邻苯二甲酸二异辛酯	1.51±0.13	邻苯二甲酸	56.86±0.25
	十二甲基环己硅氧烷	1.39±0.11	草酸	2.26±0.09	苯二羧酸	5.36±0.11
	环庚硅氧烷	1.90±0.01	苯甲酸	7.05±0.03	戊二酸	1.89±0.09
	二十六烷	1.27±0.21	乙酸	1.70±0.06	水杨酸	6.23±0.01
	四十四烷	1.04±0.03	石碳酸	2.27±0.01	亚砷酸	4.12±0.02
	环己硅氧烷	3.39±0.35				
5	十四基聚硅氧化烷	6.35±0.01	硅烷	1.76±0.00	邻苯二甲酸	40.65±1.02
	十九烷	2.08±0.03	环己硅氧烷	5.02±0.15	苯亚磺酸	1.38±0.00
	二十碳烷	1.56±0.01	二十烷	1.83±0.03	亚硫酸	2.47±0.01
	十四基环己硅氧烷	4.11±0.09	邻苯二甲酸二异辛酯	4.25±0.15	苯二羧酸	3.15±0.27
	环庚硅氧烷	9.45±0.03	甲氧基乙酸	2.49±0.04		
10	环己硅氧烷	2.45±0.53	二十烷	1.85±0.11	萘胺	2.1±0.06
	十九烷	2.90±0.12	硅烷	9.92±0.23	邻苯二甲酸	34.65±0.72
	三十六烷	3.17±0.03	二十七烷	3.67±0.01	亚硫酸	3.21±0.15
	十二甲基环己硅氧烷	1.72±0.04	二十九烷	4.46±0.05	硅酸	1.57±0.01
	环庚硅氧烷	3.03±0.01	二十一烷	3.31±0.04	棕榈酸	0.59±0.00
	十七烷	1.50±0.03	邻苯二甲酸二异辛酯	2.09±0.05	甲酸	1.59±0.04
	十八烷	2.43±0.05	苯乙胺	3.27±0.00	苯二羧酸	3.79±0.38
	二十碳烷	4.20±0.11				
20	十二甲基环五聚二甲基硅氧烷	0.90±0.13	环己硅氧烷	6.09±0.30	棕榈酸	0.84±0.01
	十二甲基环己硅氧烷	6.95±0.01	环四硅氧烷	0.80±0.01	邻苯二甲酸	3.43±0.40
	八甲基环四聚二甲基硅氧烷	0.95±0.02	邻苯二甲酸二异辛酯	0.81±0.00	苯二羧酸	0.71±0.35
	环庚硅氧烷	16.11±0.14	苯甲酸	15.82±0.22		

注:表中数字均为 3 组重复的平均值±标准误差。
Note: The figures in the table are the mean±standard error of three replicates.

2.2.2 磷胁迫下的大藻根系分泌物结果分析

从表 1 得出,大藻根系分泌物在磷浓度为 $0.2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 胁迫条件下的根系分泌物满足条件的数量为 19 种,含烷烃类(10 种)、酯类(1 种)、胺类(2 种)、酸类(6 种)化合物,其中烷烃类、酸类和胺类相对含量较大,分别占总检出面积的 18.48%、70.79%和 6.89%,酸类化合物中相对含量最高的是邻苯二甲酸,占 49.83%;磷浓度为 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时根系分泌物数量为 16 种,含烷烃类(6 种)、酯类(1 种)和酸类(9 种)化合物,浓度为 $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时根系分泌物数量为 14 种,含有烷烃类(8 种)、酯类(1 种)、酸类(5 种)化合物,其中相对含量最高的都是邻苯二甲酸,分别占 56.86%和 40.65%;当磷胁迫浓度为 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的根系分泌物数量为 22 种,主要含有烷烃类(13 种)、酯类(1 种)、胺类(2 种)、酸类(6 种)化合物,其中邻苯二甲酸的相对含量最多,占 34.65%;当磷胁迫的浓度为 $20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,分泌的根系分泌物有 11 种,含烷烃类(6 种)、酯类(1 种)和酸类(4 种)化合物,其中相对含量做多的是环庚硅氧烷,占 16.11%,其次为酸类化合物苯甲酸,相对含量为 15.52%,而其他化合物的含量相对较低.实验数据表明对于 6 种磷胁迫处理下的根系分泌物种类差别较大,对于某一种相同的化合物来说,相对含量差异也较大,且在磷的胁迫下,大藻根系分泌物相对含量较多的根系分泌物种类在减少,说明湿地植物大藻在受到磷胁迫时,会主动通过根系自我调控分泌物的成分和数量来适应环境.有学者研究香蒲(*Typha orientalis* Presl.)和香根草(*Vetiveria zizanioides* L.)的根分泌物时,利用不同氮、磷浓度浓度培养,得出低养分处理的根系分泌物中溶解有机碳含量高于高养分处理的^[38].也有以油菜为供试材料,得出磷处理的根系分泌物含烷烃、苯、酸、醇、酯、酮、胺、醚、醛、醌、酚、菲、噻唑、萜和萜类化合物的结果^[39],比本文实验的根系分泌物得出的化合物种类多,可能的原因是本文研究了 6 种胁迫状态下的根系分泌物,所分泌出来的化合物太多,只选取匹配度在 85%以上且相对含量大于 0.5%的物质做进一步分析,相对含量较少的部分化合物在文章中并未列出.

2.3 磷胁迫对大藻根系分泌物有机酸的影响

从表 1 可知,在不同浓度磷胁迫下相对含量及匹配度都满足条件的大藻根系分泌物中酸类化合物的相对含量占总检出物质的比例较大.在无磷胁迫下大藻会分泌 6 种有机酸,分别为苯二羧酸、棕榈酸、邻苯二甲酸、亚硫酸、苯甲酸、草酸,有机酸总的相对含量为 24.74%;当磷浓度为 $0.2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,分泌出邻苯二甲酸、对苯二甲酸、苯甲酸、甲氧基乙酸、硅酸、苯二羧酸等 6 种化合物,总的有机酸相对含量为 70.79%;当磷浓度为 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,分泌出苯二羧酸、邻苯二甲酸、戊二酸、水杨酸、亚砷酸、草酸、苯甲酸、乙酸、石碳酸等 9 种有机酸化合物,总的有机酸相对含量为 87.74%;在磷浓度为 $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 状态下,大藻根系分泌 5 种有机酸,分别为甲氧基酸、邻苯二甲酸、苯亚磺酸、亚硫酸及苯二羧酸,其总相对含量为 50.14%;在 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷胁迫状态下的有机酸有 6 种,分别有邻苯二甲酸亚硫酸、硅酸、棕榈酸、甲酸及苯二羧酸,总的相对含量为 46.24%;而当磷浓度为 $20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,分泌出苯甲酸、棕榈酸、邻苯二甲酸、苯二羧酸 4 种有机酸化合物,总的相对含量为 20.80%.表明在磷胁迫下,大藻会增加酸性化合物的分泌,但随着磷胁迫浓度的增加,有机酸含量会逐渐减小,特别是当磷胁迫浓度为 $20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,有机酸总的相对含量仅为 20.80%,小于无磷条件下的 24.74%,相对含量最高的有机酸变成了苯甲酸.有机酸分泌是植物在环境养分胁迫下植物根系的一种适应机制,植物根系通过分泌低分子量有机酸,来改变植物根际 pH 值,活化根系周围环境中的难溶性磷,从而提高植物对营养成分的利用效率^[40-41].当磷浓度为 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,大藻的根系分泌物有机酸的相对含量和有机酸的种类最多,其中邻苯二甲酸,其相对含量高达 56.86%,表明外界的磷胁迫供应也能够影响到大藻的体内代谢及有机酸释放量.大藻也是增加有机酸的分泌来活化更多生长基质附近的难溶磷,从而提高对水培液中营养成分利用率.也有学者认为苯甲酸及其衍生物、水溶性有机酸、酚类及烷烃类等化合物都属于化感物质,对植物具有化感作用,且相对含量高的物质一般可能起主要的化感作用^[42-43],故大藻根系分泌物中分泌的有机酸都可能具有化感作用,并且当大藻在受到磷胁迫时,分泌物中邻苯二甲酸和苯甲酸对大藻自身根际调控作用最大.有学者通过对磷胁迫下的构树(*Broussonetia papyrifera* (L.) L Her. ex Vent.)、诸葛菜(*Orychophragmus violaceus*)和油菜等植物的根系分泌物研究,得到了在磷胁迫下根系分泌物中有机酸的分泌总量在几种植物中都有增加,其中构树和诸葛菜根系分泌物中的有机酸主要是草酸、柠檬酸和苹果酸^[44].对大豆(*Glycine max* (Linn.) Merr.)在低磷胁迫环境中的根系分泌物进行了研究,得到大豆根系分泌物中的有机酸含量增高,其中苹

果酸的相对含量最高^[45].而本实验得出在磷胁迫下的根系分泌含量较高的有机酸主要是邻苯二甲酸和苯甲酸,出现差异的原因是植物根系分泌物主要受植物类别及基因型决定,不同的植物根系所分泌的具体物质都有独特性.

2.4 相对含量突出的根系分泌物分析

2.4.1 磷胁迫的变化对三种分泌物的影响

通过对表 1 中物质的相对含量的分析比较,得出在不同磷浓度胁迫下的都含有且相对含量较高的 3 种化合物邻苯二甲酸、苯二羧酸和环己硅氧烷的变化规律(图 2).通过单因素方差分析大藻体内根系分泌物邻苯二甲酸、苯二羧酸和环己硅氧烷等 3 种物质的相对含量,得到 $P_{-value}=0.0004<0.05$,且 $F=14.1576>F_{crit}=6.3589$,表明在 $\alpha=0.005$ 的情况下,3 种化合物的相对含量呈显著差异.在图 2 中 3 种化合物的相对含量都是随着磷浓度的变化出现先增加后减少的变化趋势.在磷的胁迫下,邻苯二甲酸、苯二羧酸和环己硅氧烷的相对含量都是在磷浓度为 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时最高,邻苯二甲酸和苯二羧酸相对含量最低也都出现在磷浓度为 $20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的胁迫状态下.而无磷胁迫时大藻根系分泌物中的环己硅氧烷的相对含量最低.随着受到胁迫的磷浓度的变化,大藻根系分泌物邻苯二甲酸在磷浓度为 $0\text{—}1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时其相对含量显著上升($P<0.05$),在 $1\text{—}20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时其相对含量显著下降($P<0.05$);而磷浓度 $0.2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 与 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 与 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时苯二甲酸的相对含量不存在显著差异;当磷浓度 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 与 $20\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, $0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 与 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 间的环己硅氧烷的相对含量间也不存在显著差异,在 1 、 0.2 、 5 、 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时的环己硅氧烷的相对含量出现显著上升($P<0.05$)的规律.

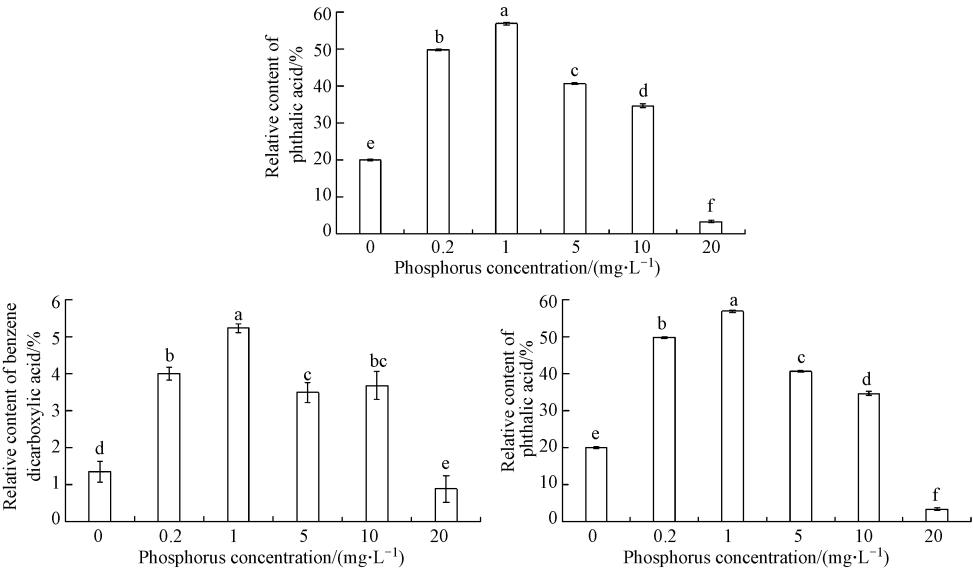


图 2 不同浓度梯度磷胁迫下对大藻根系分泌物邻苯二甲酸(a)、苯二羧酸(b)、环己硅氧烷(c)的影响
(注:图中字母相同表示差异不显著($P>0.05$),字母不同表示差异显著($P<0.05$))

Fig.2 Effects of different phosphorus stress levels on different chemical species in *P.stratiotes* root exudates.
(a) Phthalic acid, (b) Benzene dicarboxylic acid and (c) Cyclohexasiloxane
(Note: The same letter in the figure indicates that the difference in not significant ($P>0.05$), and different letters indicate a significant difference($P<0.05$))

2.4.2 磷胁迫浓度与三种分泌物相关性分析

通过相关性分析,得到了磷浓度与邻苯二甲酸间有极显著的负相关关系(图 3),相关系数 $r=-0.716$, $P=0.001<0.01$,表明随着磷胁迫浓度的增加,大藻根系分泌物邻苯二甲酸的相对含量会明显减少;磷浓度与化合物苯二羧酸两者间存在显著的负相关关系(图 3),相关系数 $r=-0.537$, $P=0.022<0.05$,即随着磷胁迫浓度的增加,苯二羧酸的相对含量减少;而化合物邻苯二甲酸与苯二羧酸间成极显著的正相关关系(图 3),其中相关系数为 0.946 , $P=0.000<0.01$,说明大藻根系分泌物中随着邻苯二甲酸分泌量的减少,苯二羧酸的量也会减少;环己硅氧烷与磷浓度及其它化合物间的相关性均不显著($P>0.05$).

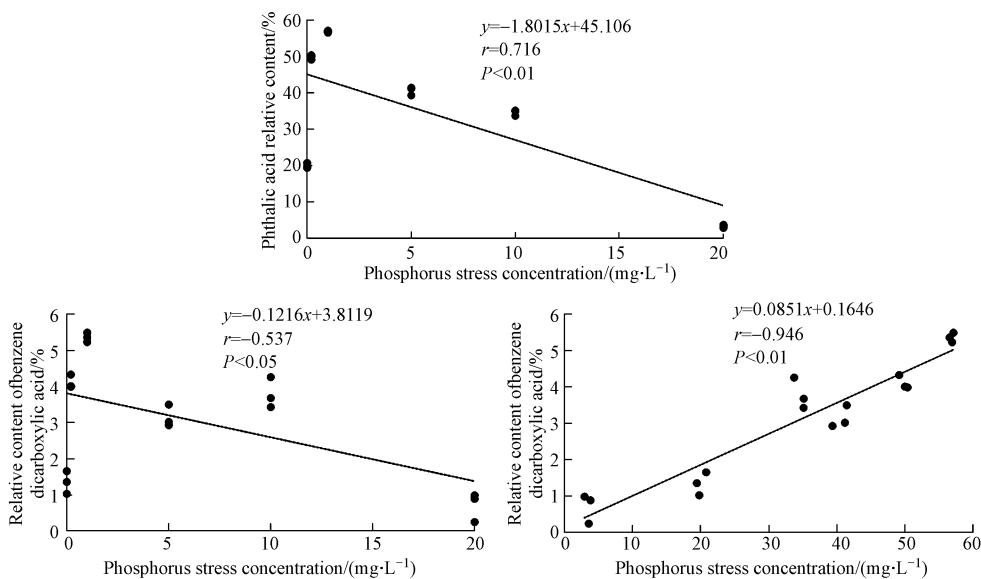


图3 磷胁迫浓度与分泌物间的相关性分析
Fig.3 Correlation between phosphorus stress level and root exudate content

3 结论 (Conclusion)

- (1)大藻根系分泌物主要有烷烃、酯、醇、胺、苯和酸类化合物,其中烷烃类、酸类和胺类的相对含量较大,且这些分泌物中多数具有化感作用.
- (2)磷胁迫下的大藻根系分泌物的种类和对应的相对含量差异较大且分泌物的种类逐渐减少.
- (3)大藻体内根系分泌物邻苯二甲酸、苯二羧酸和环己硅氧烷等 3 种物质的相对含量间达到 5% 的显著差异.
- (4)磷胁迫浓度与邻苯二甲酸间有极显著的负相关关系,与苯二羧酸存在显著的负相关关系,其中邻苯二甲酸与苯二羧酸间存在极显著的正相关关系.
- (5)磷胁迫使大藻根系分泌物增加邻苯二甲酸等有机酸的分泌,且随着磷胁迫浓度的增加,有机酸相对含量会减小,这是大藻对磷胁迫的一种适应机制.

参考文献 (References)

[1] BEUSEKOM J E E V. Eutrophication[J]. Microbiological Aspects of Pollution Control, 2018, 214(1):169-184.

[2] 秦伯强, 高光, 朱广伟, 等. 湖泊富营养化及其生态系统响应[J]. 科学通报, 2013, 58(10):855-864.

QING B Q, GAO G, ZHU G W, et al. Lake eutrophication and its ecosystem response[J]. Science Bulletin, 2013, 58(10):855-864(in Chinese).

[3] 李辉, 潘学军, 史丽琼, 等. 湖泊内源氮磷污染分析方法及特征研究进展[J]. 环境化学, 2011, 30(1):281-292.

LI H, PAN X J, SHI L Q, et al. Progress in analysis methods and characteristics of source nitrogen and phosphorus pollution in lakes[J]. Environmental Chemistry, 2011, 30(1):281-292(in Chinese).

[4] 周坤朋, 刘阳春, 王崇臣. 北京什刹海区域水体富营养化时空演变特征分析[J]. 环境化学, 2016, 35(4):703-712.

ZHOU K P, LIU Y C, WANG C C. Characteristics of temporal and spatial evolution of water eutrophication in shichahai region of Beijing [J]. Environmental Chemistry, 2016, 35(4):703-712(in Chinese).

[5] 唐朝春, 吴庆庆, 段先月, 等. 利用吸附法处理废水中磷酸盐的研究进展[J]. 长江科学院院报, 2018, 35(4):18-23.

TANG C C, WU Q Q, DUAN X Y, et al. Research progress of treating phosphate in wastewater by adsorption[J]. Journal of Yangtze River Scientific Research Institute, 2018, 35(4):18-23(in Chinese).

[6] TANG X, GAO G, CHAO J, et al. Dynamics of organic aggregate associated bacterial communities and related environmental factors in Lake Taihu, a large eutrophic shallow lake in China[J]. Limnology & Oceanography, 2010, 55(2):469-480.

[7] 于洋, 张民, 钱善勤, 等. 云贵高原湖泊水质现状及演变[J]. 湖泊科学, 2010, 22(6):820-828.

YU Y, ZHANG M, QIAN S Q, et al. Water quality status and evolution of lakes in Yunnan-Guizhou Plateau[J]. Journal of Lake Science,

- 2010, 22(6):820-828(in Chinese).
- [8] 程璞, 张慧, 陈健. 进水碳负荷浓度对垂直潜流式人工湿地中植物根系微生物动态的影响[J]. 环境工程学报, 2014, 8(5): 2006-2012.
- CHENG P, ZHANG H, CHEN J. Effect of influent carbon loading concentration on microbial dynamics of plant roots in vertical subsurface constructed wetlands[J]. Chinese Journal of Environmental Engineering, 2014, 8(5):2006-2012(in Chinese).
- [9] YOU H L, XU L G, JIANG J H, et al. Research progress of growth dynamics and environmental adaptability of roots of wetland plants[J]. Resources & Environment in the Yangtze Basin, 2013(Z1):52-58.
- [10] 伍婵翠, 何彦琴, 何彩娇, 等. 湿地植物李氏禾根分泌物对难溶性铬的活化作用[J]. 泉州师范学院学报, 2016, 34(6):1-4.
- WU C C, HE Y Q, HE C J, et al. The activation of insoluble chromium in the root exudates of wetland plant[J]. Journal of Quanzhou Normal University, 2016, 34(6):1-4(in Chinese).
- [11] ZHAO K, ZHOU B, MA W Z, et al. The influence of different environmental stresses on root-exuded organic acids: A review[J]. Soils, 2016, 48(2):235-240.
- [12] 潘声旺, 袁馨, 刘灿, 等. 苯并[α]芘对不同修复潜力羊茅属植物的根系分泌物中几种低分子量有机物的影响[J]. 植物生态学报, 2016, 40(6):604-614.
- PAN S W, YUAN X, LIU C, et al. Effects of benzo[α]pyrene on several low-molecular-weight organic compounds in the root exudates of different repair potential Festuca plants[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(6):604-614(in Chinese).
- [13] 旷远文, 温达志, 钟传文, 等. 根系分泌物及其在植物修复中的作用[J]. 植物生态学报, 2003, 27(5):709-717.
- KUANG Y W, WEN D Z, ZHONG C W, et al. Root exudates and their role in phytoremediation [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2003, 27(5):709-717(in Chinese).
- [14] GARDNER W K. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. III. The probable mechanisms by which phosphorus movement in the soil/roots interface in enhanced[J]. Plant & Soil, 1983, 70(3):391-402.
- [15] 肖晓明, 刘军生, 周程, 等. 不同磷水平下澳洲坚果幼苗根系分泌物的差异[J]. 热带作物学报, 2014, 35(2):261-265.
- XIANG X M, LIU J S, ZHOU C, et al. Differences in root exudates of macadamia seedlings with different phosphorus levels[J]. Journal of Tropical Crops, 2014, 35(2):261-265(in Chinese).
- [16] 梁永书, 周军杰, 南文斌, 等. 水稻根系研究进展[J]. 植物学报, 2016, 51(1):98-106.
- LIANG Y S, ZHOU J J, NAN W B, et al. The research progress of rice root system[J]. Acta Botanica Sinica, 2016, 51(1):98-106(in Chinese).
- [17] 王小平, 肖肖, 唐天文, 等. 连香树人工林根系分泌物输入季节性变化及其驱动的根本微生物特性研究[J]. 植物研究, 2018, 38(1):47-55.
- WANG X P, XIAO X, TANG T W, et al. Seasonal changes in root exudates and their rhizosphere microorganism properties driven by caragana macrophylla plantation[J]. Plant Research, 2018, 38(1):47-55(in Chinese).
- [18] 邵东华, 任琴, 宁心哲, 等. 油松和虎榛子不同林型根系分泌物组分及化感效应[J]. 浙江农林大学学报, 2011, 28(2):333-338.
- SHAO D H, REN Q, NING X Z, et al. Root canal composition and allelopathic effects of different forest types of *Pinus tabulaeformis* and *Radix harrularis*[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2011, 28(2):333-338(in Chinese).
- [19] 于姣姐, 殷丹阳, 吴佳美, 等. 林木低磷胁迫适应机制研究进展[J]. 世界林业研究, 2017, 30(1):18-23.
- YU J D, YING D Y, WU J M, et al. Research progress on adaptation mechanism of low phosphorus stress in forest trees[J]. World Forestry Research, 2017, 30(1):18-23(in Chinese).
- [20] 李德华, 向春雷, 姜益泉, 等. 低磷胁迫下水稻不同品种根系有机酸分泌的差异[J]. 中国农学通报, 2005, 21(11):186-188.
- LI D H, XIANG C L, JIANG Y Q, et al. Differences of organic acid secretion in roots of different Rice varieties under low phosphorus stress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2005, 21(11):186-188(in Chinese).
- [21] ZHOU J, WANG X, DENG Y, et al. Effects of phosphorus stress on the root morphology and root exudates in different sugar beet genotypes [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011(2):157-161.
- [22] 马若囡, 刘庆, 李欢, 等. 缺磷胁迫对甘薯前期根系发育及养分吸收的影响[J]. 华北农学报, 2017, 32(5):171-176.
- MA R Y, LIU Q, LI H, et al. Effect of phosphorus deficiency stress on early root system development and nutrient absorption of Sweet Potato[J]. North China Agricultural Journal, 2017, 32(5):171-176(in Chinese).
- [23] 唐利, 杨奇, 邱江平, 等. 芦苇、香蒲根际分泌物及其根际效应比较分析[J]. 哈尔滨商业大学学报(自然科学版), 2010, 26(4): 425-429.
- TANG L, YANG Q, QIU J P, et al. Comparative analysis of rhizosphere effects of Reed and Cattail[J]. Journal of Harbin University of Commerce (Natural Science Edition), 2010, 26(4):425-429(in Chinese).
- [24] 陆松柳, 胡洪营, 孙迎雪, 等. 3 种湿地植物在水培条件下的生长状况及根系分泌物研究[J]. 环境科学, 2009, 30(7):1901-1905.
- LU L S, HU H Y, SUN Y X, et al. Study on growth and root exudates of three kinds of wetland plants in hydroponic culture[J]. Environmental Science, 2009, 30(7):1901-1905(in Chinese).
- [25] 黄永芳, 杨秋艳, 张太平, 等. 水培条件下两种植物根系分泌特征及其与污染物去除的关系[J]. 生态学杂志, 2014, 33(2): 373-379.

- HUANG Y F, YANG Q Y, ZHANG T P, et al. Root exudation characteristics of two plants and their relationship with pollutant removal under hydroponics conditions[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(2): 373-379(in Chinese).
- [26] 李猛, 马旭洲, 王武. 大藻对水体氮磷去除效果的初步研究[J]. 长江流域资源与环境, 2012, 21(9): 1137-1142.
- LI M, MA X Z, WANG W. A preliminary study on the removal of nitrogen and phosphorus from water by *Pistia stratiotes* [J]. Yangtze River Basin Resources and Environment, 2012, 21(9): 1137-1142(in Chinese).
- [27] VICTOR K K, SEKA Y, NORBERT K K, et al. Phytoremediation of wastewaters toxicity using water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) and water lettuce (*Pistia stratiotes*) [J]. International Journal of Phytoremediation, 2016, 18(10): 949-955.
- [28] HORCHANI F, GALLUSCI P, BALDET P, et al. Prolonged root hypoxia induces ammonium accumulation and decreases the nutritional quality of tomato fruits[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(13): 1352-1359.
- [29] 陈佰岩. 磷胁迫条件下小麦蚕豆根系分泌物对红壤磷的活化[D]. 昆明: 云南农业大学, 2009, 24(6): 869-875.
- CHENG B Y. Activation of phosphorus in red soil by root exudates of Wheat and Broad bean under phosphorus stress [D]. Kunming: Yunnan Agricultural University, 2009, 24(6): 869-875. (in Chinese).
- [30] 韦雪晶, 刘梅, 郑蕾, 等. 盐胁迫对芦苇根系分泌物的影响[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2016, 52(1): 44-48.
- WEI X J, LIU M, ZHENG L, et al. Effects of salt stress on root exudates of reeds[J]. Journal of Beijing Normal University (Natural Science Edition), 2016, 52(1): 44-48(in Chinese).
- [31] 刘婷婷, 秦宇婷, 吴玉莹, 等. 溶剂法提取分蘖葱头有机硫化物及其 GC-MS 分析[J]. 食品科学, 2017, 38(12): 151-156.
- LIU T T, QING Y T, WU Y Y, et al. Extraction of organic sulfur compounds from onion seed by solvent extraction and its GC-MS analysis [J]. Food Science, 2017, 38(12): 151-156(in Chinese).
- [32] HUIYONG Y U, SHEN G, GAO X. Determination of tobacco root exudates by GC-MS[J]. Acta Tabacaria Sinica, 2013, 19(4): 64-72.
- [33] 熊君, 林辉锋, 李振方, 等. 旱直播条件下弱强化感潜力水稻根际微生物的群落结构[J]. 生态学报, 2012, 32(19): 6100-6109.
- XIONG J, LIN H F, LI Z F, et al. Microbial community structure in the rhizosphere of Rice with strong or weak allelopathic potential under live logging conditions[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 32(19): 6100-6109(in Chinese).
- [34] 张红, 高亚军, 安蓉. 油菜根系分泌物的 GC-MS 检测方法研究[J]. 农业资源与环境学报, 2014, 31(3): 290-295.
- ZHANG H, GAO Y J, AN R. Study on the detection of root exudates in Rape by GC-MS [J]. Journal of Agricultural Resources and Environment, 2014, 31(3): 290-295(in Chinese).
- [35] 刘欣宇, 陈歆, 吴琳, 等. 木榄幼苗根系分泌物的 GC-MS 分析[J]. 热带作物学报, 2016, 37(4): 835-843.
- LIU X Y, CHNE X, WU L, et al. Analysis of root exudates of *Broussonetia officinalis* seedlings by GC-MS [J]. Journal of Tropical Crops, 2016, 37(4): 835-843(in Chinese).
- [36] 程智慧, 徐鹏. 百合根系分泌物的 GC-MS 鉴定[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2012, 40(9): 202-208.
- CHENG Z H, XU P. Identification of lily root exudates by GC-MS [J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2012, 40(9): 202-208(in Chinese).
- [37] 刘苹, 赵海军, 万书波, 等. 连作对花生根系分泌物化感作用的影响[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(3): 639-644.
- LIU P, ZHAO H J, WAN S B, et al. Effects of continuous cropping on allelopathy of peanut root exudates [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2011, 19(3): 639-644(in Chinese).
- [38] WU F Y, CHUANG A K, TAM N F, et al. Root exudates of wetland plants influenced by nutrient status and types of plant cultivation [J]. International Journal of Phytoremediation, 2012, 14(6): 543-553.
- [39] 杨瑞吉, 牛俊义. 磷胁迫对油菜根系分泌物的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2006, 28(6): 895-899.
- YANG R J, NIU J Y. Effects of phosphorus stress on root exudates in Rape [J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2006, 28(6): 895-899(in Chinese).
- [40] 陈锋, 孟永杰, 帅海威, 等. 植物化感物质对种子萌发的影响及其生态学意义[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(1): 36-46.
- CHENG F, MENG Y J, SHUAI H W, et al. Effects of plant allelochemicals on seed germination and their ecological significance [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(1): 36-46(in Chinese).
- [41] QIN L, JIANG H, TIAN J, et al. Rhizobia enhance acquisition of phosphorus from different sources by soybean plants [J]. Plant & Soil, 2011, 349(1-2): 25-36.
- [42] BUER C S, LMIN N, DJORDJEVIC M A, et al. Flavonoids: New roles for old molecules [J]. Plant Journal (English Version), 2010, 52(1): 98-111.
- [43] WANG X X, LIU Y, SHAO C L, et al. Allelopathic sensitivity of extracts of juvenile eucalyptus urophylla from five economic plants [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2011, 47(11): 188-193.
- [44] ZHAO K, WU 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.
- [45] 张振海, 陈琰, 韩胜芳, 等. 低磷胁迫对大豆根系生长特性及分泌 H^+ 和有机酸的影响 [J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(2): 135-140.
- ZHANG Z H, CHEN Y, HAN S F, et al. Effects of low-p stress on root growth characteristics and secretion of H^+ and organic acids in soybean [J]. Chinese Journal of Oil Crops, 2011, 33(2): 135-140(in Chinese).