

# 非生物胁迫下作物磷素利用研究进展

田志杰<sup>1,2</sup> 李景鹏<sup>1</sup> 杨 福<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049)

**摘 要** 磷对作物生长发育和抗逆性有重要作用。非生物胁迫常严重影响作物对磷的吸收、利用和转运, 使作物生长代谢减缓, 产量降低。在作物磷肥过量施用和抗逆品种选择的综合背景下, 本文对干旱、盐碱和低温这三种非生物胁迫下作物磷素养分特征及生理响应机制进行了分析, 并对磷素养分效率进行了总结评价。非生物胁迫不仅直接损伤作物根系, 还降低了土壤中无机磷素的可移动性和有效性, 导致作物生理性缺磷。施磷可有效减轻非生物胁迫对作物的伤害, 促进作物对水分和养分的吸收, 并在一定程度上提高作物抗逆性。此外, 不同作物种类或同一作物不同基因型对胁迫条件及磷素养分的响应存在显著差异, 只有抗逆和磷高效相结合才是提高非生物胁迫下作物磷素利用的最优途径。本文对未来非生物胁迫下作物磷素利用的研究方向提出了以下展望和建议: 土壤根际磷素有效性的影响因素及改善途径、最适磷肥施用量的确定、抗逆及磷高效利用作物基因资源的发掘与鉴定。

**关键词** 干旱; 盐碱; 低温; 磷营养

**Progress in crop phosphorus utilization under abiotic stresses.** TIAN Zhi-jie<sup>1,2</sup>, LI Jing-peng<sup>1</sup>, YANG Fu<sup>1\*</sup> (<sup>1</sup>Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

**Abstract:** Phosphorus (P) is important to crop development and stress resistance. Abiotic stresses can seriously affect P absorption, utilization and translocation in crops, and then plant metabolism and grain yield. Considering excessive P application and stress resistant breeding of crops, we summarized the P characteristics and physiological mechanisms in crops under three kinds of abiotic stresses: drought, salinity and low temperature. The P efficiencies of crops were also discussed. Abiotic stresses not only damage the root development and function directly, but also seriously reduce the mobilization and availability of inorganic phosphate in soil, leading to physiological P deficiency of crops. Phosphorus application can effectively relieve the damage from the abiotic stresses, promote water and nutrient uptake, and then partly enhance the tolerance of crops to the stresses. Moreover, there are significant differences between crop species or genotypes in responding to P applications and abiotic stresses. It would be better to combine the stress tolerance with high P efficiency in improving P utilization under abiotic stress conditions. Further research on crop P responses under abiotic stress should pay attention to P availability in rhizosphere in soil, optimal P application and screening of crop gene resources of high stress resistance and P efficiency.

**Key words:** drought; salinity; low temperature; phosphorus nutrition.

作为作物生长必需的大量元素之一, 磷既是作物体内多种化合物的重要组成成分, 又以多种方式

参与代谢, 对作物的产量形成也起关键作用。作物对磷的吸收取决于其所处的环境条件和土壤中的有效磷含量, 而土壤中有效磷的丰缺容易受环境条件的影响。干旱、低温、盐碱是农业生产中最常见的非生物胁迫因子, 不仅抑制作物生长发育, 也显著降低了土壤中的有效磷含量, 严重限制根系对磷素的吸

国家重点研发计划“苏打盐碱地生态治理关键技术研发与集成示范”(2016YFC0501208)和国家重点研发计划“主要农作物诱变育种”(2016YFD0102103)资助。

收稿日期: 2016-12-09 接受日期: 2017-05-02

\* 通讯作者 E-mail: yangfu@iga.ac.cn

收利用,造成作物生理性缺磷。不同作物、同一作物不同基因型在非生物胁迫下的磷吸收和转运特征差异较大,如磷高效基因型具有较强的磷再利用能力,通过改变磷在作物不同部位的分布来适应胁迫条件造成的磷素缺乏,使更多的磷优先分配到籽粒中以提高磷利用效率。本文就非生物胁迫下(干旱、盐碱、低温)作物磷素吸收利用特征、响应机制及磷与作物抗逆性等方面的国内外文献进行综述,并结合生产实践提出要加强非生物胁迫下作物磷素利用规律和抗逆磷高效作物品种培育等方面的研究,以期作为作物磷素高效利用和农业可持续发展提供参考。

## 1 非生物胁迫对土壤磷素有效性的影响

作物主要吸收土壤中的无机磷素,且以  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  和  $\text{HPO}_4^{2-}$  为主,但超过 80% 的无机磷在土壤溶液中移动性较差,不利于作物根系吸收利用 (Holford, 1997),尤其是在非生物胁迫下,土壤中无机磷的有效性更低。干旱条件降低了土壤含水量,矿化并固定了土壤中可溶性无机磷,严重阻碍了磷在土壤中的运移 (Sanaullah *et al.*, 2012; He *et al.*, 2014)。低温也可减缓土壤溶液中磷的扩散,降低土壤中微生物的分解代谢和磷酸酶活性 (Atkinson *et al.*, 1973; 殷华等, 1998; 钟鹏等, 2005), 抑制作物对磷的吸收, 导致植株生理性缺磷 (Treadwell *et al.*, 1957; Dijkstra *et al.*, 2016)。不同土壤 pH 对磷素的存在形式也有较大影响。酸性条件利于  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  的形成,但可溶性磷酸盐易与土壤中的交换性铁、铝化合物产生强烈的吸附作用,不利于植物吸收利用 (Koyama *et al.*, 2000)。中性土壤中  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  与  $\text{HPO}_4^{2-}$  数量相当,此时磷素有效性最高。当 pH 升高至 9.0 左右时,土壤中  $\text{HPO}_4^{2-}$  与  $\text{PO}_4^{3-}$  的数量较多,磷素的溶解度明显降低 (宋志伟, 2009)。而苏打盐碱土中大量存在  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  和  $\text{NaHCO}_3$ , 土壤 pH 较高,一方面  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{CO}_3^{2-}$  等与有效磷竞争,交换性钙也与之结合成难溶性磷酸钙盐,导致作物根际有效磷含量急剧减少 (Wang *et al.*, 1994; Hu *et al.*, 2005; 赵兰坡等, 2013)。另一方面,碱土及碱化土壤在  $\text{Na}^+$  影响下胶体高度分散,恶化了土壤物理性质,湿润时泥污不透水,干旱时地表容易形成坚硬的土结壳,严重影响作物出苗、根系生长和养分吸收。非生物胁迫在降低土壤磷素有效性的同时也造成了作物根系的生理性缺磷,作物的生长发育和产量受到严重影响 (Qadir *et al.*, 2005; Mittler *et al.*, 2010)。为缓解胁迫条件下

土壤有效磷的缺乏,农业生产上常通过增施磷肥在作物生育前期形成易被根系吸收的有效态磷和潜在磷源 (柴立涛等, 2015)。但施入的磷肥仍会在胁迫条件下被大量固定,磷肥的长期过量施用还加速了磷矿资源的消耗,造成了严重的资源浪费和环境污染 (胡慧蓉等, 2007; Lynch, 2011)。因此,研究作物胁迫条件下的磷素养分特征,提高作物的抗逆性和磷素吸收利用效率对作物产量提高和农业可持续发展有重要意义。

## 2 非生物胁迫下作物磷素利用特征

### 2.1 非生物胁迫下作物磷素利用的基因型差异

不同作物对非生物胁迫的耐受程度不同,同一作物不同基因型对胁迫的响应不同,一种基因型也可能同时适应多种胁迫。在小麦的室内及田间抗旱性试验中,磷高效品种表现出气孔开度小、蒸腾系数低、保水能力强、水分利用率高、叶片蜡质层含量高等特点。说明磷素的高效利用可以促进根系生长,增强根系吸水能力,并在一定程度上减少干旱的发生 (张士功等, 2001)。菜豆品种的耐旱性选择试验中也有相似发现,部分品种在干旱与低磷条件下均能获得较好的产量,说明其可能具有耐干旱和磷高效的综合特性 (Garg *et al.*, 2004)。但也有研究结果表明,耐旱性较强的旱稻品种磷素利用效率大多偏低,只有极少数品种同时表现出较强的耐旱性及较高的磷素利用效率 (Ahadiyat *et al.*, 2014)。水稻耐盐品种和相对耐盐品种的茎中  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  含量较低, P 和 Zn 含量则明显增加,且根中 P/Zn 明显低于盐敏感品种 (Aslam *et al.*, 1996)。这是因为当盐胁迫加重时耐盐水稻品种能够有效减缓根部对  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  的吸收,甚至重新分配有毒离子在体内的分布以减轻伤害,利于根系生长和养分吸收 (Flowers *et al.*, 2005)。虽然胁迫下作物吸收磷减少,但磷高效品种能够在体内磷浓度较低的情况下获得较高的生物量和产量,尤其是在收获部位 (Richardson *et al.*, 2011)。不同磷敏感水稻基因型的磷吸收效率较易受到盐碱胁迫的影响,但在外施磷肥条件下变化较小 (Yang *et al.*, 2009)。非生物胁迫下不同作物生长时期的磷素利用也不相同。研究发现,低磷条件下耐低磷品种在分蘖期的磷吸收效率较高,成熟期相对磷吸收量最高;而在碱性土壤上,磷吸收量和利用效率的绝对值在分蘖期均最低,相对值却最高,孕穗期和成熟期也表现出不同的磷营养特性 (杨建峰

等,2009)。此外,耐盐碱水稻品种在生长初期并未表现出较大的生物量,甚至比敏感品种的生物量要小,但在发育后期尤其是生殖生长阶段耐盐碱品种的相对生物量及产量显著大于敏感品种,植株耐性显著增强,磷素吸收量增加(Tian *et al.*, 2016)。以上结果均表明,在胁迫条件下耐性品种往往能以较低的磷吸收量获得较高的产量,且同一作物品种可能同时具有抗逆性强和磷高效的特点。

## 2.2 非生物胁迫下磷对作物生长发育的影响

### 2.2.1 非生物胁迫下磷对作物农艺性状的影响

磷对非生物胁迫下作物生长发育有重要作用。研究表明,干旱胁迫下,玉米各器官中磷含量明显减少,且磷素由下部叶向上部叶运移(刘霞等,2014;阴卫军,2014)。但张蕊等(2007)发现,磷可促进干旱胁迫下的小麦根系生长,提高根冠比,增加根表面积,促进根部对土壤水分的吸收。磷肥对作物的影响也与干旱胁迫的程度密切相关。土壤含水量较低时,施磷可大幅提升地表下深层根系分布比例,根系增长明显(梁银丽等,1996);土壤含水量相对较高时,施磷对地下根的分布影响则较小;作物长期处于干旱条件时磷素对作物的影响减小,说明在长期干旱条件下,水分成为主要影响因素,磷对作物的作用相对减轻(张岁岐等,1997)。

马巍等(2011)发现,低温条件下,随着施磷量的增加水稻品种抽穗速度、穗长和株高均有所增加,且在施磷量为  $120 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$  时表现最好,结实率和产量增加,当施磷量达到  $160 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$  时,各性状的表现又降低。这说明磷肥的施加只能在一定范围内减缓低温对水稻产生的影响,继续增加磷肥可能超出了水稻的接受能力甚至产生毒害作用。玉米在经历一段时间的苗期低温处理后,其叶面喷施  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  能明显促进玉米的抽穗和灌浆速度,利于产量的提高(王树禹等,1991)。可能是由于磷能调节作物体内的新陈代谢,使体内的可溶性糖类和磷脂类化合物在低温下仍保持一定的合成能力,同时促进了根系对磷的吸收,提高了作物对低温的耐受性,促进早熟、提高产量(陈钢,2008)。

盐分的增加明显降低了水稻幼苗的干鲜重,因为叶片中  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  含量较高,导致叶和根中  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$  和 P 含量显著降低,阻碍了细胞正常的新陈代谢和物质运输(Naheed *et al.*, 2007)。NaCl 处理后所有水稻品种的生长均不同程度地受外施磷的影响。当施磷浓度达  $100 \mu\text{M} \cdot \text{L}^{-1}$  时水稻茎、根、分蘖

能力等所有生长参数增加,高于这个浓度时盐分对水稻产生抑制效果(Aslam *et al.*, 1996)。Elgharably (2011)发现,NaCl 胁迫时施磷增加了小麦茎和根生物量,也增加了茎的磷含量;当施磷量达  $60 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$  时小麦根系对  $\text{Cl}^-$  的吸收明显减少,耐盐性增强。还有研究表明,盐碱胁迫下磷肥( $\text{P}_2\text{O}_5$ )施用量为  $120 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$  时直播水稻的产量最高(Mahmood *et al.*, 2015)。Usman(2013)则发现,施磷量 P150 时水稻的产量构成因素:单位面积穗数,结实率和产量均最高。可能是由于水稻穗部二次枝梗及弱勢粒的灌浆增强所致(左静红等,2013),但更高的磷素供应则会导致结实率和产量下降(Alam *et al.*, 2009)。这说明所有的产量构成因子均会在最适磷浓度下最高效,干物质向籽粒的转移也最高(Dewit, 1992),同时作物施磷阈值与土壤条件和作物种类均有关。

2.2.2 非生物胁迫下磷对作物抗逆性的影响 一方面非生物胁迫影响作物的磷素吸收利用,另一方面磷素的施加会对作物的抗逆性产生作用。已有研究证明,外施磷素可以有效缓解非生物胁迫对作物生长发育的影响,甚至在一定程度上增加作物产量(Elgharably, 2011; Mahmood *et al.*, 2015)。但作物生长和磷素吸收受多重因素影响(Khan *et al.*, 2003; Kang *et al.*, 2005; Colla *et al.*, 2008; He *et al.*, 2014)。水稻在移栽前 2~3 d 于苗床施用  $150 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  磷酸二铵,插秧后秧苗耐冷性增强,磷肥利用效率能达到 48.2%(陈书强等,2012)。水分可影响作物对磷素的吸收及体内的转运和利用,限制部分作物器官中磷的运输(Ge *et al.*, 2012)。干旱胁迫下适当增施磷肥可以促进马铃薯的根系活力,从而提高其抗旱能力(龚学臣等,2013)。说明磷可以改变作物对水分的利用,适宜的养分浓度可提高作物的水分利用率,提高作物对干旱条件的适应性。

磷能减轻非生物胁迫对作物的伤害,但对作物抗逆性的提高作用相对有限。研究发现,低盐条件下磷可提高作物抗性,但中度盐胁迫时磷素并未对作物产生明显影响,甚至在重度盐胁迫时,施磷还会减弱作物抗逆性(Champagnol, 1979)。Nieman 等(1976)认为,即使施磷增强了作物耐盐性,盐分胁迫下最适的磷浓度可能不利于正常条件下玉米生长,甚至有毒害作用。此外,磷对作物抗逆性的作用也取决于环境中的养分状况(Grattan *et al.*, 1999)。不同形式的磷对盐胁迫下的小麦作用不同,当无机磷与有机磷搭配施入时,根系对磷素的吸收、根和茎



干重的增加效果最好,有机磷单施效果次之,无机磷单施效果最弱(Zahoor *et al.*, 2007)。对作物自身而言,体内无机态磷的含量虽少,但它们有着重要的缓冲作用, $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ 与 $\text{HPO}_4^{2-}$ 之间的不断转化能使细胞原生质的酸碱度保持在相对稳定的状态,提高作物抗盐碱能力(Qadir *et al.*, 2002)。王永娟等(2015)发现,盐胁迫下大豆子叶中的 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ 含量与其种子萌发率呈正相关,说明磷在作物种子萌发过程中也有重要作用。

### 2.2.3 非生物胁迫下作物磷素养分效率及评价

作物磷素养分效率常分为磷吸收效率、利用效率和转运效率,但目前国内外对于这3种磷效率的评价仍不一致。磷吸收效率通常用来反映作物从土壤中吸收磷的能力,多数研究通过植物体单位根干物质所吸收的磷含量来衡量(Zribi *et al.*, 2014; Santos *et al.*, 2015),但也有研究者将其定义为植株地上部磷积累量(吴照辉等, 2008),或单位外施磷产生的植物含磷量(Koocheki *et al.*, 2015)。磷利用效率的研究较多,其评价方式主要分为2种,即单位磷吸收量产生的植物干物质(Zribi *et al.*, 2014; Pandey *et al.*, 2015),和外施单位磷肥产生的作物产量(Usman, 2013; Singh *et al.*, 2015),后者多作为农业生产中的磷肥利用效率来评价施肥与产量的投入产出平衡。磷转运效率指收获后生殖部位磷积累量占其地上部磷积累量的百分数,即作物的磷收获指数(吴照辉等, 2008; 李莉等, 2014; Fageria *et al.*, 2014)。也有将转运效率定义为作物地上部磷占总磷百分数(Santos *et al.*, 2015),即磷素在根部和地上部之间的转移,但其不能反映作物营养部位对产量构成的转移和贡献。目前比较认可的磷转运效率评价方式为作物抽穗开花期向成熟期籽粒转移磷含量的百分比(Masoni *et al.*, 2007; Tian *et al.*, 2016)。由于非生物胁迫条件下作物的生长发育和养分利用均会发生变化,应在综合以上3项评价指标的同时考虑磷素营养对胁迫条件下作物各耐性指标的影响,如相对分蘖数、根生物量、相对生长速率和产量构成等指标(郭玉春等, 2002; Li *et al.*, 2010)。最终实现非生物胁迫下作物磷素养分效率的真实评价。

## 3 磷对非生物胁迫下作物生理过程的影响

### 3.1 磷对非生物胁迫下作物光合作用的影响

干旱使作物细胞代谢减弱,细胞质中蔗糖利用减慢、磷酸转运器活性降低,蔗糖外运受阻,加之作

物吸收磷素困难,胞质中游离的无机磷酸水平下降,叶绿体基质内ATP水平下降,卡尔文循环受到抑制,碳水化合物的合成能力减弱(王海龙等, 1988; 李绍长等, 2004)。水稻在盐碱胁迫下也出现了叶片叶绿素酶活性降低,叶片光合能力下降等现象(邵玺文等, 2005; 杨福等, 2007)。磷可有效减缓胁迫条件下水稻叶绿素含量的降低,提高叶绿素a与叶绿素b的比值,增加胞间 $\text{CO}_2$ 浓度,促进细胞分裂,增大叶片面积,增强光合作用(侯立刚等, 2012)。Zheng等(2015)发现,磷可促进豆科作物营养生长,增加固氮效率和净光合速率,增加粒数,增大粒型,提高产量。在对营养液培养的水稻幼苗进行低温处理时,发现磷明显减缓了幼苗体内叶绿素含量、光合速率、 $F_v/F_m$ 等光合参数的下降幅度,一定程度上保证了水稻幼苗的正常光合代谢和物质合成(王国莉等, 2007)。Jin等(2015)还发现,施磷可有效促进豌豆对氮素的吸收,磷和氮共同提高植物的光合作用和抗逆性。

### 3.2 磷对非生物胁迫下作物代谢的调节

研究表明,磷对维持作物细胞膜的稳定性有重要作用。磷酸作为结构物质形成的磷脂、三磷酸腺苷会部分与糖类和蛋白作用抵抗冰冻引起的脱水,有效提高细胞结构的水化度和束缚水的能力,增加原生质的弹性和粘性,增加其抗脱水能力,更好地维持生物膜的稳定性(Yoshida *et al.*, 1974)。低温处理时,磷能有效增加西瓜体内N、K、Ca、Mg的吸收量及抗氧化酶活性,使作物体内过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)活性均明显升高,丙二醛(MDA)积累减少,电解质外渗率下降(谭斯坦, 2007; 李跃娜, 2011)。干旱胁迫使植物细胞中蛋白酶减少,蛋白质水解增多,抑制了细胞RNA和氨基酸的合成和代谢,而施磷可促进植物细胞中RNA和叶片可溶性蛋白的合成(Levitt, 1980)。Sato等(2010)发现,干旱胁迫下施磷可提高甘蔗的水分利用率和体内可溶性糖类含量。Sima等(2012)的研究结果也表明,施磷可有效提高盐胁迫下大麦体内可溶性糖和脯氨酸的含量,减轻盐分对大麦的胁迫。Zribi等(2014)发现,无论只是缺磷条件还是结合盐胁迫,耐性大麦品种均能维持较高的磷吸收效率,原因是其有着较大的根系,较强的根部和茎部酸性磷酸酶活性,较高水平的黄酮类物质和抗氧化物质。目前为止,有关磷和非生物胁迫交互影响作物的研究多集中于作物形态变

化和产量构成方面,还应加强二者对作物生理代谢和生化调节机制方面的探索。

## 4 展望和建议

### 4.1 深入开展非生物胁迫下作物根际磷素有效性的研究

目前,大部分非生物胁迫对作物影响的研究仅限于作物的地上部分,而忽略了作物根系所处的土壤环境。作物生长发育所需的磷素养分几乎全部由根系从土壤中吸收,非生物胁迫不仅影响了作物的根系活力和代谢平衡,也严重影响了根际磷素的存在状态和有效性,使作物对磷素的吸收更为困难。即使增加磷肥施用量,也很难保持长期的营养效果,且会造成严重的资源浪费和环境污染。因此,非生物胁迫下作物根际土壤磷素有效性的动态变化规律及提高土壤磷素有效性的方法值得深入研究。

### 4.2 加强非生物胁迫下作物最佳磷肥施用量的研究

磷对非生物胁迫下作物的生长发育及产量起到重要作用,但过量施磷并不一定有效增产,反而使农业与环境之间的可持续发展矛盾日益突出。就吉林省西部苏打盐碱地水田而言,普遍认为增施磷肥可有效保证水稻产量,但一直缺乏有力的数据支撑,此种做法存在很大的盲目性,过量施磷时有发生。磷肥的合理施加需依据特定的土壤和气候条件。今后应重点加强苏打盐碱地水田最佳磷肥施用量的研究,开展多年多点试验,精确确定外施磷肥对水稻生长发育的影响,磷素施加对作物内部生理及基因水平的研究,探求苏打盐碱胁迫下磷素营养在水稻体内的储存、运移和利用方式,为苏打盐碱地水稻定量施肥提供可靠的理论依据。

### 4.3 加强作物抗逆及磷素高效利用基因资源的鉴定筛选

中国中低产田面积大,养分利用率低,如水稻田当季磷肥的利用率仅为11.6%,干旱、盐碱、冷害等自然灾害频繁发生,严重影响作物的稳产高产。为满足农业可持续发展的需要,今后培育作物品种除具有高产、优质、抗病性状之外,还应具备营养高效、抗逆性强等特性。而突破性作物品种的培育始终是在建立在有利基因资源的重大发现和突破的基础之上。目前我国作物抗逆基因资源不足,能利用的养分高效型基因资源更是贫乏。利用作物对抗逆性及对磷素吸收利用存在的基因型差异特性,深入挖掘、

筛选和鉴定作物养分高效利用及抗逆基因资源是培育“少投入、多产出、环境友好”作物新品种的前提和保证。

总之,非生物胁迫对作物磷素营养的影响需要考虑的因素较多,工作较复杂。作物抗逆和磷素高效利用的实现需要更全面、深入地了解非生物胁迫对作物生长发育各阶段的影响及作物自身的磷素响应机制,以便挖掘合理的基因资源,通过育种手段增加品种的生产潜力,再辅之相应的生产栽培技术,提高作物对逆境胁迫及低磷环境的抵抗能力,提高作物的磷素利用率,有效增产,保持农业生态的可持续发展。

## 参考文献

- 柴立涛,耿玉辉,宋引弟,等. 2015. 施磷对吉林省西部盐碱土水田土壤无机磷组分的影响. 水土保持学报, **29**(6): 197-201.
- 陈 钢. 2008. 磷水平对西瓜产量、品质、养分吸收及幼苗耐冷性影响的研究(硕士学位论文). 武汉: 华中农业大学.
- 陈书强,杨丽敏,赵海新,等. 2012. 寒地水稻低温冷害防御技术研究进展. 沈阳农业大学学报, **43**(6): 693-698.
- 龚学臣,抗艳红,赵海超,等. 2013. 干旱胁迫下磷营养对马铃薯抗旱性的影响. 东北农业大学学报, **44**(4): 48-52.
- 郭玉春,林文雄,石秋梅,等. 2002. 水稻苗期磷高效基因型筛选研究. 应用生态学报, **13**(12): 1587-1591.
- 侯立刚,陈温福,马 巍,等. 2012. 低温胁迫下不同磷营养对水稻叶片质膜透性及抗氧化酶活性的影响. 华北农学报, **27**(1): 118-123.
- 胡慧蓉,郭 安,王海龙. 2007. 我国磷资源利用现状与可持续利用的建议. 磷肥与复肥, **22**(2): 1-5.
- 李 莉,张锡洲,李廷轩,等. 2014. 高产磷高效水稻磷素吸收利用特征. 应用生态学报, **25**(7): 1963-1970.
- 李绍长,胡昌浩,龚 江,等. 2004. 低磷胁迫对磷不同利用效率玉米叶绿素荧光参数的影响. 作物学报, **30**(4): 365-370.
- 李跃娜. 2011. 低温胁迫下不同磷素营养水平对水稻生理特性及产量的影响(硕士学位论文). 长春: 吉林大学.
- 梁银丽,陈培元. 1996. 土壤水分和氮磷营养对冬小麦根苗生长的效应. 作物学报, **22**(4): 476-482.
- 刘 霞,张秀清,张 慧,等. 2014. 水分胁迫条件下玉米鲁单818植株体内磷素循环及磷钙关系研究. 山东农业科学, **46**(1): 61-65.
- 马 巍,侯立刚,赵国臣,等. 2011. 孕穗期低温胁迫下不同磷营养对水稻生长发育影响的研究. 北方水稻, (5): 6-10.
- 邵玺文,张瑞珍,童淑媛,等. 2005. 松嫩平原盐碱土对水稻叶绿素含量的影响. 中国水稻科学, **19**(6): 570-572.
- 宋志伟. 2009. 土壤肥料. 北京: 高等教育出版社.
- 谭斯坦. 2007. 硼磷对不同温度下西瓜幼苗生长与养分吸收及抗寒性指标的影响(硕士学位论文). 武汉: 华中农业大学.

- 王国莉,郭振飞. 2007. 磷营养对水稻不同耐冷品种光合特性的影响. 作物学报, **33**(8): 1385–1389.
- 王海龙,孙 羲. 1988. 磷对水稻生长发育的影响及其生理效应. 浙江大学学报, **14**(1): 11–17.
- 王树禹,李文阁,刘大森,等. 1991. 低温条件下玉米对磷素吸收的研究. 核农学报, **3**(1): 7–12.
- 王永娟,周 妍,徐 明,等. 2015. 盐胁迫对大豆种子萌发及矿质元素变化的影响. 生态学杂志, **34**(6): 1565–1571.
- 吴照辉,贺立源,左雪冬,等. 2008. 低磷胁迫下不同基因型水稻阶段性磷营养特征. 中国水稻科学, **22**(1): 71–76.
- 杨 福,梁正伟,王志春,等. 2007. 苏打盐碱胁迫下水稻净光合速率日变化及其与影响因子的关系. 中国水稻科学, **21**(4): 386–390.
- 杨建峰,贺立源,左雪冬,等. 2009. 不同 pH 低磷土壤上水稻磷营养特性研究. 植物营养与肥科学报, **15**(1): 62–68.
- 阴卫军. 2014. 干旱胁迫对玉米胚乳淀粉粒发育与植株磷转移特征的影响(硕士学位论文). 泰安: 山东农业大学.
- 殷 华,肖 玮,孙国荣,等. 1998. 盐碱条件下磷素营养对星星草幼苗呼吸代谢的影响. 哈尔滨师范大学自然科学学报, **14**(5): 94–97.
- 张 蕊,张富平,郝艳丽. 2007. 水分胁迫条件下磷素营养对小麦抗旱性影响的研究进展. 安徽农业科学, **35**(11): 3313–3314, 3316.
- 张士功,刘国栋,刘更另. 2001. 植物营养与作物抗旱性. 植物学通报, **18**(1): 64–69, 63.
- 张岁岐,山 仑. 1997. 土壤干旱条件下磷素营养对春小麦水分状况和光合作用的影响. 西北植物学报, **17**(1): 20–27.
- 赵兰坡,王 宇,冯 君,等. 2013. 松嫩平原盐碱地改良利用——理论与技术. 北京: 科学出版社.
- 钟 鹏,朱占林,李志刚,等. 2005. 干旱和低磷胁迫对大豆叶保护酶活性的影响. 中国农学通报, **21**(2): 153–154, 204.
- 左静红,李景鹏,杨 福. 2013. 不同土壤类型对北方粳稻穗部性状及产量构成的影响. 生态学杂志, **32**(1): 59–63.
- Ahadiyat YR, Hidayat P, Susanto U. 2014. Drought tolerance, phosphorus efficiency and yield characters of upland rice lines. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, **26**: 25.
- Alam M, Ali M, Amin A, et al. 2009. Yield attributes, yield and harvest index of three irrigated rice varieties under different levels of phosphorus. *Advances in Biological Research*, **3**: 132–139.
- Aslam M, Flowers TJ, Qureshi RH, et al. 1996. Interaction of phosphate and salinity on the growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, **176**: 249–258.
- Atkinson D, Davison AW. 1973. Effects of phosphorus deficiency on water-content and response to drought. *New Phytologist*, **72**: 307–313.
- Champagnol F. 1979. Relationships between phosphate nutrition of plants and salt toxicity. *Phosphorus in Agriculture*, **76**, 35–43.
- Colla G, Roupheal Y, Cardarelli M, et al. 2008. Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhizal in zucchini plants grown at low and high phosphorus concentration. *Biology and Fertility of Soils*, **44**: 501–509.
- Dewit CT. 1992. Resource use efficiency in agriculture. *Agricultural Systems*, **40**: 125–151.
- Dijkstra FA, Carrillo Y, Aspinwall MJ, et al. 2016. Water, nitrogen and phosphorus use efficiencies of four tree species in response to variable water and nutrient supply. *Plant and Soil*, **406**: 187–199.
- Elgharably A. 2011. Wheat response to combined application of nitrogen and phosphorus in a saline sandy loam soil. *Soil Science and Plant Nutrition*, **57**: 396–402.
- Fageria NK, Baligar VC. 2014. Macronutrient-use efficiency and changes in chemical properties of an oxisol as Influenced by phosphorus fertilization and tropical cover crops. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **45**: 1227–1246.
- Flowers TJ, Flowers SA. 2005. Why does salinity pose such a difficult problem for plant breeders? *Agricultural Water Management*, **78**: 15–24.
- Garg BK, Burman U, Kathju S. 2004. The influence of phosphorus nutrition on the physiological response of moth bean genotypes to drought. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **167**: 503–508.
- Ge TD, Sun NB, Bai LP, et al. 2012. Effects of drought stress on phosphorus and potassium uptake dynamics in summer maize (*Zea mays*) throughout the growth cycle. *Acta Physiologiae Plantarum*, **34**: 2179–2186.
- Grattan SR, Grieve CM. 1999. Salinity mineral nutrient relations in horticultural crops. *Scientia Horticulturae*, **78**: 127–157.
- He MZ, Dijkstra FA. 2014. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: A meta analysis. *New Phytologist*, **204**: 924–931.
- Holford ICR. 1997. Soil phosphorus: Its measurement, and its uptake by plants. *Australian Journal of Soil Research*, **35**: 227–239.
- Hu Y, Schmidhalter U. 2005. Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **168**: 541–549.
- Jin J, Lauricella D, Armstrong R, et al. 2015. Phosphorus application and elevated CO<sub>2</sub> enhance drought tolerance in field pea grown in a phosphorus-deficient vertisol. *Annals of Botany*, **116**: 975–985.
- Kang DJ, Seo YJ, Lee JD, et al. 2005. Jasmonic acid differentially affects growth, ion uptake and abscisic acid concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science*, **191**: 273–282.
- Khan MA, Abdullah Z. 2003. Salinity-sodicity induced changes in reproductive physiology of rice (*Oryza sativa* L.) under dense soil conditions. *Environmental and Experimental Botany*, **49**: 145–157.
- Koocheki A, Seyyedi SM. 2015. Relationship between nitrogen and phosphorus use efficiency in saffron (*Crocus sativus* L.) as affected by mother corm size and fertilization. *Industrial Crops and Products*, **71**: 128–137.
- Koyama H, Kawamura A, Kihara T, et al. 2000. Overexpression of mitochondrial citrate synthase in *Arabidopsis thaliana* improved growth on a phosphorus-limited soil. *Plant and Cell Physiology*, **41**: 1030–1037.
- Levitt J. 1980. Responses of plants to environmental stresses.



- Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses. London: Academic Press.
- Li R, Shi F, Fukuda K. 2010. Interactive effects of various salt and alkali stresses on growth, organic solutes, and cation accumulation in a halophyte *Spartina alterniflora* (Poaceae). *Environmental and Experimental Botany*, **68**: 66–74.
- Lynch JP. 2011. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: Tools for future crops. *Plant Physiology*, **156**: 1041–1049.
- Mahmood IA, Ali A. 2015. Response of direct seeded rice and wheat crops to phosphorus application with crop residue incorporation in saline-sodic soil. *International Journal of Agriculture and Biology*, **17**: 1219–1224.
- Masoni A, Ercoli L, Mariotti M, *et al.* 2007. Post-anthesis accumulation and remobilization of dry matter, nitrogen and phosphorus in durum wheat as affected by soil type. *European Journal of Agronomy*, **26**: 179–186.
- Mittler R, Blumwald E. 2010. Genetic engineering for modern agriculture: Challenges and perspectives. *Annual Review of Plant Biology*, **61**: 443–462.
- Naheed G, Shahbaz M, Latif A, *et al.* 2007. Alleviation of the adverse effects of salt stress on rice (*Oryza sativa* L.) by phosphorus applied through rooting medium: Growth and gas exchange characteristics. *Pakistan Journal of Botany*, **39**: 729–737.
- Nieman RH, Clark RA. 1976. Interactive effects of salinity and phosphorus nutrition on concentrations of phosphate and phosphate esters in mature photosynthesizing corn leaves. *Plant Physiology*, **57**: 157–161.
- Pandey R, Dubey KK, Ahmad A, *et al.* 2015. Elevated CO<sub>2</sub> improves growth and phosphorus utilization efficiency in cereal species under sub-optimal phosphorus supply. *Journal of Plant Nutrition*, **38**: 1196–1217.
- Qadir M, Noble AD, Oster JD, *et al.* 2005. Driving forces for sodium removal during phytoremediation of calcareous sodic and saline-sodic soils: A review. *Soil Use and Management*, **21**: 173–180.
- Qadir M, Schubert S. 2002. Degradation processes and nutrient constraints in sodic soils. *Land Degradation & Development*, **13**: 275–294.
- Richardson AE, Simpson RJ. 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability. *Plant Physiology*, **156**: 989–996.
- Sanaullah M, Rumpel C, Charrier X, *et al.* 2012. How does drought stress influence the decomposition of plant litter with contrasting quality in a grassland ecosystem. *Plant and Soil*, **352**: 277–288.
- Santos E, Marcante N, Muraoka T, *et al.* 2015. Phosphorus use efficiency in pima cotton (*Gossypium barbadense* L.) genotypes. *Chilean Journal of Agricultural Research*, **75**: 210–215.
- Sato AM, Catuchi TA, Ribeiro RV, *et al.* 2010. The use of network analysis to uncover homeostatic responses of a drought-tolerant sugarcane cultivar under severe water deficit and phosphorus supply. *Acta Physiologiae Plantarum*, **32**: 1145–1151.
- Sima NAKK, Ahmad ST, Alitabar RA, *et al.* 2012. Interactive effects of salinity and phosphorus nutrition on physiological responses of two barley species. *Journal of Plant Nutrition*, **35**: 1411–1428.
- Singh AL, Chaudhari V, Ajay BC. 2015. Screening of groundnut genotypes for phosphorus efficiency under field conditions. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, **75**: 363–371.
- Tian ZJ, Li JP, Jia XY, *et al.* 2016. Assimilation and translocation of dry matter and phosphorus in rice genotypes affected by salt-alkaline stress. *Sustainability*, **8**: 568.
- Treadwell CR, Flick DF, Vahouny GV. 1957. Nutrition studies in the cold. 1. Influence of diet and low environmental temperature on growth and on the lipid content of livers in the rat. *Journal of Nutrition*, **63**: 611–622.
- Usman K. 2013. Effect of phosphorus and irrigation levels on yield, water productivity, phosphorus use efficiency and income of lowland rice in northwest pakistan. *Rice Science*, **20**: 61–72.
- Wang JL, Shuman LM. 1994. Transformation of phosphate in rice (*Oryza sativa* L.) rhizosphere and its influence on phosphorus-nutrition of rice. *Journal of Plant Nutrition*, **17**: 1803–1815.
- Yang CW, Xu HH, Wang LL, *et al.* 2009. Comparative effects of salt-stress and alkali-stress on the growth, photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of barley plants. *Photosynthetica*, **47**: 79–86.
- Yoshida S, Sakai A. 1974. Phospholipid degradation in frozen plant-cells associated with freezing injury. *Plant Physiology*, **53**: 509–511.
- Zahoor A, Honna T, Yamamoto S, *et al.* 2007. Wheat (*Triticum aestivum* L.) response to combined organic and inorganic phosphorus fertilizers application under saline conditions. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science*, **57**: 222–230.
- Zheng HF, Chen LD, Yu XY, *et al.* 2015. Phosphorus control as an effective strategy to adapt soybean to drought at the reproductive stage: Evidence from field experiments across northeast China. *Soil Use and Management*, **31**: 19–28.
- Zribi OT, Houmani H, Kouas S, *et al.* 2014. Comparative study of the interactive effects of salinity and phosphorus availability in wild (*Hordeum maritimum*) and cultivated barley (*H. vulgare*). *Journal of Plant Growth Regulation*, **33**: 860–870.

作者简介 田志杰,男,1990年生,博士研究生,主要从事水稻育种和逆境生理方面的研究。E-mail: tianzhijie12@mails.ucas.ac.cn

责任编辑 李凤芹