



施磷影响番茄磷吸收的根系及微生物动态过程

何 怡^{1, 2, 3}, 高 伟³, 阮云泽³, 蔡树美^{1, 2}, 徐四新^{1, 2}, 诸海焄^{1, 2}, 张德闪^{1, 2*}

(1. 上海市农业科学院生态环境保护研究所, 上海 201403; 2. 农业农村部上海农业环境与耕地保育科学观测实验站 / 上海市设施园艺技术重点实验室, 上海 201403; 3. 海南大学热带作物学院, 海南 海口 570228)

摘 要: 探究不同供磷条件下蔬菜作物根系形态、根际生理属性和解磷微生物丰度的变化, 有助于揭示蔬菜作物高效利用磷的机制, 为高投入蔬菜种植体系实现减磷增效提供理论基础。以番茄为供试作物进行田间试验, 设置 T_0 (不施化学磷肥)、 $T_{0.5P}$ (施磷量 100 kg/hm^2 ; 减施化学磷肥 50%)、 $T_{0.8P}$ (施磷量 160 kg/hm^2 ; 减施化学磷肥 20%)、 T_P (施磷量 200 kg/hm^2 ; 常规施磷) 4 个处理, 测定移栽后第 15、30 及 45 d 番茄地上部生物量和磷吸收以及根系形态 (根长密度、比根长)、根际生理属性 (有机酸含量) 和土壤解磷微生物 (*phoD*、*phoC* 和 *pqqC*) 基因丰度, 阐明降低磷肥施用量影响作物根系、微生物以及驱动番茄磷吸收的动态过程。与常规施肥相比, 减施磷肥 50% (施磷 100 kg/hm^2) 促进了移栽后 45 d 番茄根系比根长的增加, 提高了移栽后 45 d 番茄根际有机酸的分泌, 同时刺激了移栽后 30 和 45 d 土壤编码 *phoC* 和 *pqqC* 基因解磷微生物的增生。解磷微生物 *phoC* 和 *pqqC* 基因丰度与番茄根系比根长和根际有机酸的分泌呈显著正相关。减施磷肥 20% (施磷 160 kg/hm^2) 与常规施肥相比, 对番茄根系根长密度、比根长以及根际有机酸的分泌无显著影响, 但显著促进了成熟期番茄地上部磷吸收。集约化蔬菜种植体系具有较大的减施磷肥的空间, 最大化发挥植物根系形态、生理可塑性以及协同解磷微生物活化磷的能力是实现减磷增效的关键。

关键词: 减磷增效; 根系形态 / 生理特征; 解磷微生物; 蔬菜种植体系; 作物磷营养

磷是植物生长必需的大量营养元素, 在细胞生理和生物化学过程中扮演着重要的角色^[1]。然而, 磷在碱性土壤中容易与钙结合形成不可溶的磷酸盐, 酸性土壤中磷的阴离子会被紧紧吸附在黏土矿物和金属氧化物表面, 造成磷在土壤中移动性差、有效性低。因此, 土壤中有效磷含量往往成为植物生长的主要限制因素^[2]。

为维持低磷条件下正常的生长和繁殖, 植物会通过改变根系的形态结构和生理过程等一系列适应性机制加强对外界磷的获取^[1, 3]。例如, 土壤中磷素有效性含量较低时, 作物通过提高根系生长, 降低根系直径, 增加比根长^[4-5], 以探索寻觅更大的

土体获得有效养分。另外, 植物通过增加磷酸酶和有机酸的分泌, 活化土壤难溶性有机磷和无机磷, 从而提高根系对土壤磷的吸收效率^[6-8]。土壤中编码 *phoD*、*phoC* 和 *pqqC* 基因的解磷微生物通过分泌磷酸酶, 促进难溶性磷的活化, 提高土壤磷有效性, 从而缓解植物受磷素的胁迫^[9]。磷肥施用量对解磷微生物丰度具有一定的调控作用, 例如, Cao 等^[10]发现适量供磷条件下, 解磷微生物数量显著提高了解磷微生物编码 *phoC* 和 *phoD* 基因的丰度, 提升了土壤有效磷含量。综上所述, 在合理的施磷水平下, 植物通过改变根系形态特征与生理过程以及改变土壤解磷微生物的丰度, 进而促进作物磷吸收, 提高磷的利用效率。

我国是设施农业大国, 设施农业能极大地提高农业产量, 然而与粮食生产相比, 设施蔬菜种植体系磷肥的过度施用现象普遍^[11], 过量的磷肥投入不仅加剧了环境风险, 而且对作物根系形态与生理特征以及解磷微生物的生长有严重的影响, 导致作物磷肥利用率下降。合理的降低磷肥施用量可能是保障设施蔬菜生长, 促进高投入蔬菜种植体系化肥

收稿日期: 2022-09-01; 录用日期: 2022-10-24

基金项目: 上海市科技兴农项目 (2022-02-08-00-12-F01101); 上海市农业科学院生态环境保护研究所揭榜挂帅项目 (生科-JC 2023-1); 上海市农业科学院卓越团队建设计划 (沪农科卓 [2022] 008)。

作者简介: 何怡 (1997-), 硕士研究生, 从事蔬菜根际过程与磷高效吸收方面的研究。E-mail: 438949181@qq.com。

通讯作者: 张德闪, E-mail: 438949181@qq.com。



减施的根本调控措施。本研究以番茄为研究对象,利用田间试验,研究磷肥施用量对番茄根系形态/根际生理特征、土壤解磷微生物的影响,解析番茄高效利用磷资源的根系与微生物机制,探索设施蔬菜生产体系下减施磷肥对保障作物生长、提高磷肥利用效率的影响,为实现集约化蔬菜种植体系磷肥的科学合理施用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验地点位于上海市奉贤区庄行镇上海市农业科学院庄行试验站(30° 53' N, 121° 23' E),土壤类型为潜育土,原始土壤基础理化性质如下:容重 1.41 g/cm³、pH 值 6.8(水:土比为 5:1)、有机碳 16.7 g/kg、全氮 1.2 g/kg、全磷 0.7 g/kg、无机氮(NH₄⁺-N+NO₃⁻-N) 37 mg/kg、有效磷 9 mg/kg、速效钾 94 mg/kg。

供试作物为番茄,品种为申粉 16,由上海市农业科学院园艺研究所提供。试验开始前首先对番茄种子育苗,20 d 后待番茄幼苗两叶一心时进行移栽。试验进行期间每天浇水,以保持作物的正常生长。

试验设置 4 个施磷水平,其施用量分别为 0、100、160 和 200 kg/hm²,记为 T₀、T_{0.5P}、T_{0.8P}、T_P。T_P 为常规施肥,与 T_P 相比,T₀ 为减磷 100%、T_{0.5P} 为减磷 50%、T_{0.8P} 为减磷 20%。田间试验开始于 2021 年 3 月,每个处理 4 个重复,采用随机区组分布方式,每个小区面积为 6 m × 3.25 m,植株行株距分别为 75、40 cm。幼苗移栽前试验小区施用氮肥、磷肥、钾肥和有机肥。氮肥为尿素,施用量为 905 kg/hm²;磷肥为过磷酸钙;钾肥为硫酸钾,施用量为 400 kg/hm²。有机肥原材料以收获茭白后的叶为底物制作而成,含有机碳 400 g/kg,总氮 22 g/kg,总磷 12 g/kg,总钾 35 g/kg(养分含量以干基计量)。有机肥的施用量为 6 mg/hm²,因此,有机肥带入的有机碳为 2400 kg/hm²,总氮为 132 kg/hm²,总磷为 72 kg/hm²,总钾为 210 kg/hm²。有机肥、氮肥、磷肥、钾肥均匀混施后,使用旋耕机旋耕,使肥料均匀分布于土壤中,随后起垄、覆膜并浇水。

1.2 样品采集与项目测定

番茄移栽后第 15、30 和 45 d 分 3 次采集植株、根系、土壤样品,分析不同磷肥施用量下番茄地上部生长、根系形态特征(根长密度、比根长)、

根系生理特征(有机酸)以及土壤解磷微生物属性(编码 *phoD*、*phoC* 和 *pqqC* 基因的丰度)的动态变化。

收获时,选取 1 株植株,以植物茎基部为中心,取长 × 宽 × 高为 25 cm × 25 cm × 40 cm 的土块,过 2 mm 筛,收集所有的植物根系,将根系从土壤中取出,轻轻抖动去掉松散的土壤,将黏附有根际土的根系置于装有 50 mL 0.2 mmol/L CaCl₂ 溶液的广口瓶中摇动 1 min 得到根际土悬浊液^[12],吸取 8 mL 悬浊液至 10 mL 离心管,加入 2 滴微生物抑制剂(Sicheres Trinkwasser, Munich, Germany),避免微生物代谢对根际碳源物质的耗竭,于 -20℃ 下保存,用高效液相色谱法测定有机酸^[13]。

另外,选取 1 株植株,距离植株茎基部 10 cm 处用根钻(直径 10 cm,高 10 cm)取土块,将根系从土壤中取出,用清水冲洗干净,用根系扫描仪(Epson Expression 1600 pro, Model EU-35, Tokyo, Japan)扫描全部根系,用 WinRhizo(Regent Instruments Inc., Sainte-Foy, Quebec, QC, Canada)软件处理扫描图像,计算总根长,根据根钻所取土块体积,计算根长密度。扫描完成后将根系于 65℃ 下烘干至恒重,测根系干重,计算比根长。

用土钻在小区 10 个点采集表层土壤(0~10 cm)样品,过 2 mm 筛充分混匀,分装 2 份,1 份自然风干,据 Olsen-P 法测定土壤有效磷含量^[14],1 份于 -20℃ 下保存,用于测定解磷微生物功能菌基因丰度。

使用 DNA 试剂盒(Fast DNA SPIN Kit for soil)提取土壤总 DNA,并使用超微量分光光度计(Nano Drop one, Thermo Fisher, USA)测定所提取土壤 DNA 的质量和浓度,分别采用解磷微生物基因扩增:*phoD* 引物序列^[15]: *ALPS-F730* (CACTGGGACGACCACGAGGT) / *ALPS-R1101* (GAGGCCGATCGGCATGTCC); *phoC* 引物序列^[16]: *phoC-A-F1* (CGGCTCCTATCCGTCCGG) / *phoC-A-R1* (CAACATCGCTTTGCCAGTG); *pqqC* 基因的引物序列^[17]: *pqqCf1* (CATGGCATCGAGCATGCTCC) / *pqqCr1* (CAGGGCTGGGTCGCCAACC)。基因丰度采用 Light Cycler 480 实时 PCR 系统(Roche Diagnostics, Mannheim, Germany)测定。实时荧光定量 PCR(qPCR)反应体系为 10 μL,包含 1 μL DNA 溶液、0.4 μL 正向引物、0.4 μL 反向引物、5 μL SYBR Premix Ex Taq (Takara Bio, Inc.) 和 3.2 μL 灭菌水。反应条件如下: 95℃、30 s, 60℃、5 s, 72℃、34 s, 40 个循环。



将收获后的两株植株按茎、叶分装,放入烘箱 105℃ 杀青 30 min,然后 65℃ 下烘干至恒重,测量地上部干重。从移栽后第 72 d 番茄进入成熟期,分批采集小区全部地上部鲜果,测定产量,每批次采集的果实按单果重选取 20 个,测定鲜重,烘干测定干重,计算含水量和果实干重。烘干后的植株和果实样品用粉碎机粉碎,过 2 mm 筛,浓硫酸-双氧水法消煮,钼黄显色法测定消煮液磷浓度。地上部磷吸收量计算方式:磷吸收量 (mg/株)=地上部干重 (g/株)×地上部磷浓度 (%)×1000^[18]。

1.3 数据分析

利用 SPSS 25.0 进行单因素方差分析,比较移栽后第 15、30、45 d 施磷水平对番茄地上部生长和根系形态(总根长和比根长)、根际生理特征(有机酸分泌)和土壤解磷微生物(编码 *phoD*、*phoC*

和 *pqqC* 基因的解磷微生物丰度)属性的影响以及番茄成熟期茎、叶、果实干物重和磷吸收之间的差异 ($P \leq 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同施磷量对番茄产量的影响

由表 1 可知,与 T_0 处理相比, $T_{0.8P}$ 和 T_P 处理显著提高了地上部番茄的产量, $T_{0.5P}$ 处理番茄地上部茎、叶、果实干物重以及总干物重与 T_0 处理之间无显著差异。 $T_{0.5P}$ 处理番茄地上部磷集中分布于叶和茎, T_P 处理叶、茎、果实磷含量均匀。与 T_0 相比, $T_{0.5P}$ 和 $T_{0.8P}$ 处理显著提高了成熟期番茄地上部总磷含量。 $T_{0.8P}$ 处理番茄地上部磷吸收总量以及叶片磷含量显著高于 T_P 处理, $T_{0.5P}$ 处理番茄地上部叶片和果实磷吸收量显著低于 $T_{0.8P}$ 处理。

表 1 不同施磷量对成熟期番茄地上部叶、茎、果实重和磷吸收的影响

指标	器官	T_0	$T_{0.5P}$	$T_{0.8P}$	T_P
鲜重 (t/hm ²)	果	10.8 ± 1.6b	14.7 ± 1.4ab	15.6 ± 1.2a	15.0 ± 1.0a
干重 (kg/hm ²)	叶	1347 ± 137aA	1581 ± 330aA	1621 ± 238aA	1466 ± 211aA
	茎	1217 ± 130aA	1682 ± 211aA	1342 ± 136aA	1318 ± 185aA
	果	526 ± 79bB	651 ± 53abB	763 ± 51aB	768 ± 48aB
	总计	3091 ± 266a	3915 ± 491a	3726 ± 318a	3552 ± 384a
磷吸收量 (kg/hm ²)	叶	5.4 ± 0.5bA	5.8 ± 1.5bAB	7.2 ± 0.4aA	4.9 ± 0.4bA
	茎	4.4 ± 0.7bA	7.8 ± 0.2aA	7.1 ± 0.8aA	5.0 ± 0.8bA
	果	2.5 ± 0.2bB	3.0 ± 0.3bB	3.9 ± 0.2aB	4.1 ± 0.2aA
	总计	12.3 ± 1.1c	16.6 ± 1.4ab	18.2 ± 0.9a	14.0 ± 1.2bc

注:不同小写字母分别表示相同器官不同处理之间指标差异显著 ($P \leq 0.05$),不同大写字母分别表示相同处理下叶、茎、果实之间指标差异显著 ($P \leq 0.05$)。

2.2 不同施磷量对番茄生物量和磷吸收的影响

如图 1 所示,与 T_0 处理相比, $T_{0.5P}$ 处理提高第 30 d 磷吸收量以及第 45 d 番茄磷吸收量和生物量, $T_{0.8P}$ 提高了第 15、30 d 的生物量以及磷吸收量, T_P 处理提高了第 15 d 的生物量以及第 45 d 的磷吸收量。第 15 d 时, $T_{0.8P}$ 和 T_P 处理番茄生物量显著高于 $T_{0.5P}$ 处理,然而第 45 d 时, $T_{0.5P}$ 处理番茄生物量高于 T_P 处理,提高了 16.3%。

2.3 不同施磷量对番茄根系形态特征的影响

由图 2 所示,与 T_0 处理相比, $T_{0.5P}$ 处理促进了第 15、30、45 d 番茄根长密度的增加,提高了第 30、45 d 根系比根长; $T_{0.8P}$ 降低了第 15 d 番茄根

系比根长,促进第 30 d 的番茄根长密度; T_P 处理促进了第 30 d 的番茄根长密度和比根长。移栽后第 45 d, $T_{0.5P}$ 处理番茄比根长高于 T_P 处理,而 $T_{0.8P}$ 处理番茄根长密度和比根长与 T_P 处理一致。移栽后第 15、30 和 45 d, $T_{0.5P}$ 处理番茄比根长显著高于 $T_{0.8P}$ 处理。

2.4 不同施磷量对番茄有机酸影响

由图 3 所示,与 T_0 处理相比, $T_{0.5P}$ 处理提高了移栽后第 30、45 d 有机酸的含量,其相对增加量分别为 16.0%、29.4%。移栽后第 45 d, $T_{0.8P}$ 处理番茄根际有机酸含量高于 T_0 处理, $T_{0.5P}$ 处理番茄根际有机酸含量显著高于 $T_{0.8P}$ 和 T_P 处理。

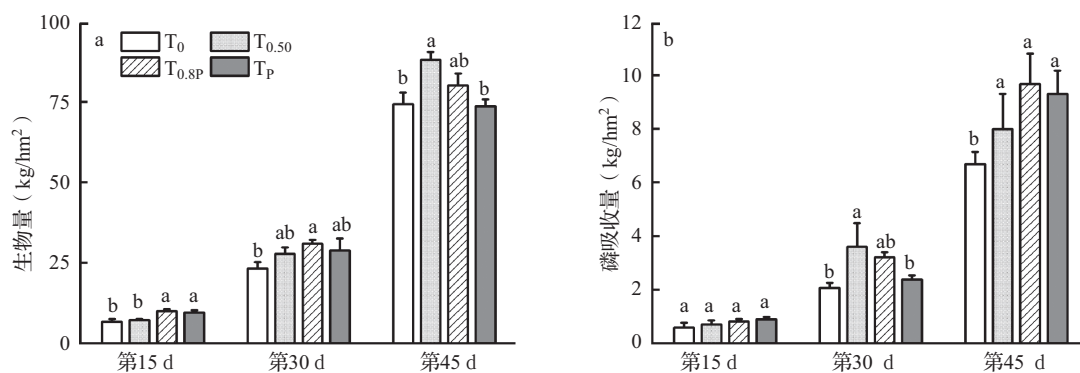
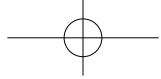


图1 不同施磷量对移栽后第15、30和45 d番茄地上部生物量(a)和磷吸收量(b)的影响

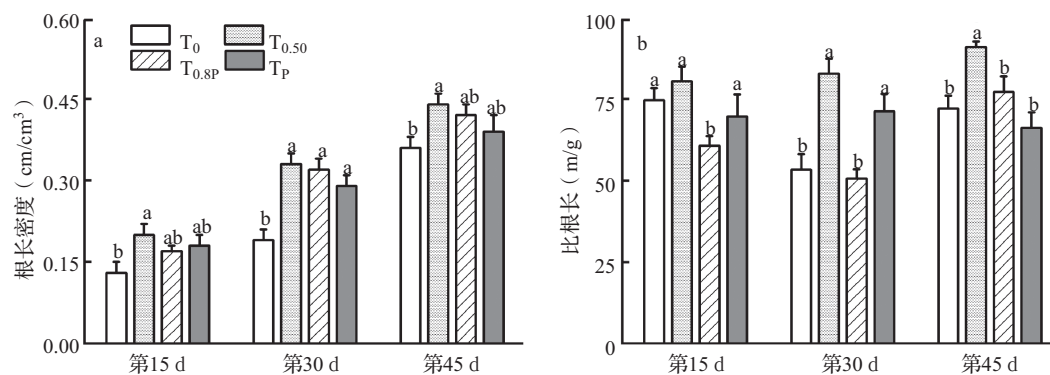
注:不同小写字母表示第15、30、45 d不同磷水平之间指标差异显著($P \leq 0.05$)。下同。

图2 不同施磷量对移栽后第15、30和45 d番茄根长密度(a)和比根长(b)的影响

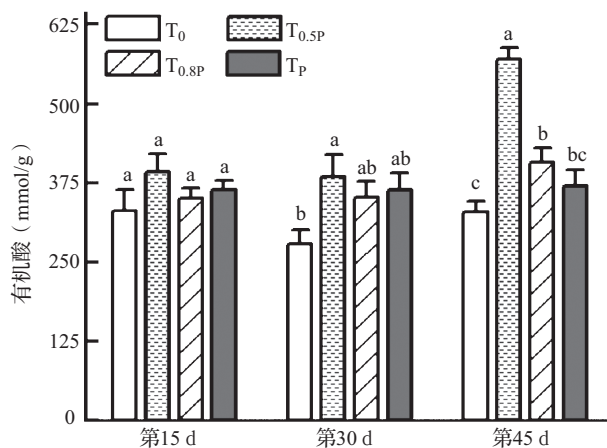


图3 不同施磷量对番茄移栽后第15、30、45 d番茄有机酸的影响

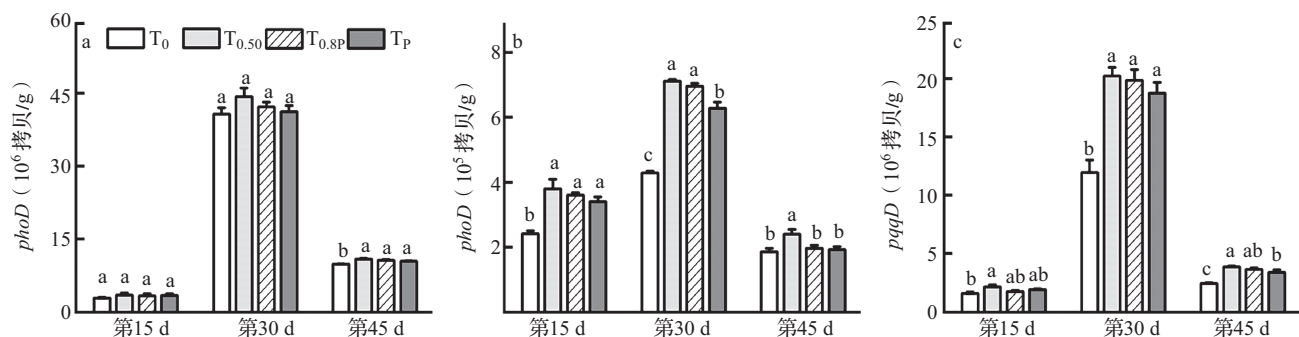
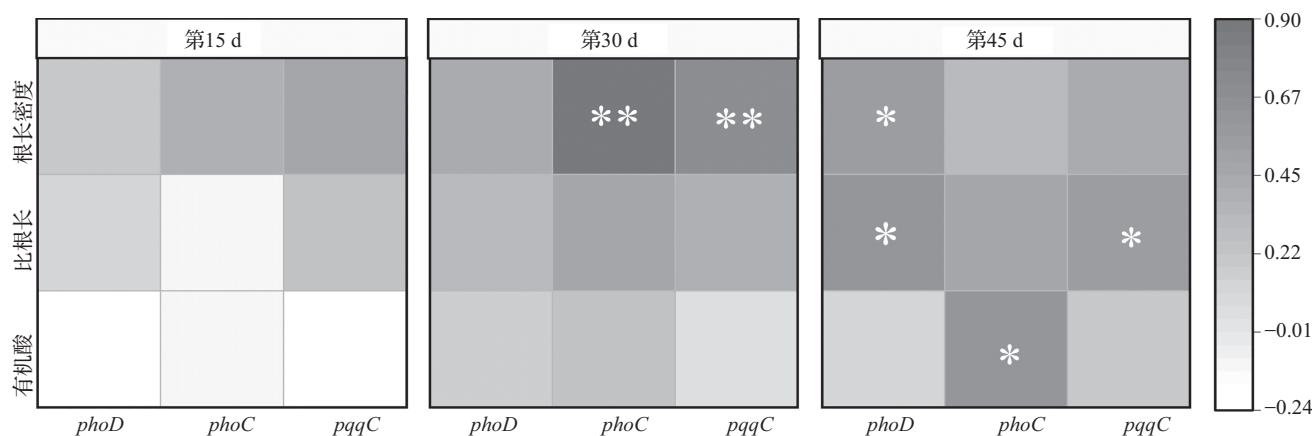
2.5 不同施磷量对土壤解磷微生物相对丰度的影响

由图4所示,与T₀处理相比,T_{0.5P}、T_{0.8P}和T_P处理提高了第15 d *pqqC* 基因拷贝数、第30 d *phoC*、

pqqC 基因拷贝数以及第45 d *phoD*、*pqqC* 基因拷贝数。番茄移栽后第30 d,T_{0.5P}和T_{0.8P}处理 *phoC* 基因拷贝数显著高于T_P处理,分别增加了11.7%、9.7%。第45 d,T_{0.5P}处理下 *phoC* 基因拷贝数显著高于T_{0.8P}、T_P处理,*pqqC* 基因拷贝数T_{0.5P}处理显著高于T_P处理。

2.6 根系特征与土壤解磷微生物特征的相关性

如图5所示,番茄移栽后第15 d根系特征与土壤解磷微生物特征无显著性差异,移栽后第30 d,编码 *phoC*、*pqqC* 基因的微生物丰度与根长密度呈显著的正相关($P < 0.01$)。第45 d,编码 *phoD* 基因的微生物丰度与番茄根长密度($P = 0.013$)、比根长($P = 0.031$)呈显著正相关,编码 *phoC* 基因的微生物丰度与根际有机酸的含量呈显著正相关($P = 0.011$),而编码 *pqqC* 基因的微生物丰度与番茄根系比根长呈显著正相关($P = 0.034$)。

图4 不同施磷量对番茄移栽后第15、30、45 d土壤解磷微生物 *phoD* (a)、*phoC* (b) 和 *pqqC* (c) 基因丰度的影响图5 移栽后第15、30、45 d番茄根系特征与编码 *phoD*、*phoC* 和 *pqqC* 基因的解磷微生物的相关性分析

注: * 和 ** 分别表示在 $P \leq 0.05$ 和 $P \leq 0.01$ 水平番茄根系特征与编码 *phoD*、*phoC* 和 *pqqC* 基因的解磷微生物显著相关。

3 讨论

减施磷肥 50% ($T_{0.5P}$) 时番茄磷吸收与施肥处理无显著差异, 减施化学磷肥 20% ($T_{0.8P}$) 与常规施肥相比显著促进番茄地上部总磷吸收 (表 1)。上述研究结果表明集约化高投入设施番茄种植体系具有减施磷肥的潜力, 适量减施化学磷肥, 可以在一定程度上促进番茄产量的增加^[19-20]。本研究条件下减施化学磷肥 20% ($T_{0.8P}$) 提高了地上部总磷的吸收量, 然而大量的磷集中分布于番茄的茎、叶, 对果实的磷吸收没有显著影响 (表 1), 这说明番茄茎、叶储存的磷资源仍然有巨大的可利用潜力, 合理的根际调控措施可以通过促进磷从茎、叶向果实的转运, 在保障果实磷营养的基础上, 降低磷肥施用量。减施 50% ($T_{0.5P}$) 时, 尽管番茄总磷吸收与常规施肥 (T_P) 相比并未显著下降, 但是果实的产量出现明显的降低 (表 1), 这可能是由于减施化学磷肥 50% 造成移栽后第 30、

45 d 番茄磷胁迫 (图 2、3), 导致果实磷营养降低。尽管高投入设施番茄种植体系具有减施化学磷肥 20%~50% 的潜力, 但仍需详细的研究以探明最适化肥施用量。

作物协调根系形态和根际生理过程响应土壤磷环境的变化, 以达到高效吸收磷的目的^[1, 21-22]。土壤解磷微生物通过调控有机态磷和难溶性无机磷的活化, 促进作物对土壤累积态磷的吸收和利用^[23]。与不施肥 (T_0) 相比, 合理的化学磷肥施用可以促进根系的生长、有机酸的分泌和解磷微生物的增生以促进地上部磷的吸收 (图 2、3、4)。移栽后第 15、30 d 的番茄幼苗可探索的土体空间有限, 导致减施化学磷肥 50% ($T_{0.5P}$) 处理番茄地上部磷吸收量以及根系的生长量显著低于常规施肥 (图 1、2)。然而, 减施化学磷肥 20% 即 $T_{0.8P}$ 处理较高的土壤有效磷库满足了根系磷的吸收以及地上部磷的利用 (图 1、2)。因此, 前期作物幼苗生长期, 由于根系土体扩展能力有限, 土壤有效磷库的补给是



保障地上部生长的重要措施。

番茄移栽后第 30 和 45 d, 减施化学磷肥 20% ($T_{0.8P}$) 处理番茄根系长度、比根长、根际有机酸分泌以及解磷微生物丰度与常规施磷处理无显著差异, 这表明土壤有效磷库充足, 能保障番茄地上部生长。适量的磷资源供应可以有效降低根系生物量的分配, 这可能是减施磷肥 20% 处理成熟期番茄地上部磷吸收较常规施肥处理增加的重要原因^[24]。减施化学磷肥 50% ($T_{0.5P}$) 与常规施肥相比, 移栽后第 45 d 番茄根系比根长显著增加, 根际有机酸含量显著提升 (图 2、3)。比根长增加意味着单位根重下总根长或者细根分支增加, 而细根的增生有助于作物吸收磷效率的提高, 同时有利于提高养分在根内的横向运输效率^[1, 11]。细根以及有机酸分泌的增加, 在增强作物对有效磷资源觅食范围的基础上, 促进难溶性无机磷向植物根系能够直接吸收利用的有效态磷的转化, 从而提高植株磷吸收能力。与常规施肥相比, 减施化学磷肥 50% ($T_{0.5P}$) 激发了第 30、45 d 土壤中编码 *phoC* 和 *pqqC* 解磷微生物的生长 (图 4)。根系的增生以及有机酸的分泌的增强可能是作物调控根系磷吸收策略以响应低磷环境的结果^[6]。低磷条件下快速的细根周转以及有机酸分泌的增加, 为微生物提供了有效的碳源, 提高根际微生物的生物量和解磷微生物菌落的丰度, 促进难溶性磷资源的溶解与活化 (图 5)^[25]。同时, 土壤解磷微生物对难溶性磷的活化, 提高了土壤磷生物有效性, 磷生物有效性的增加会诱导细根增生^[4, 6]。因此, 减施化学磷肥有助于促进作物细根的增生以及根际有机酸的分泌, 刺激土壤解磷微生物的增生, 提高作物磷吸收效率以及土壤微生物磷活化的能力, 保证作物地上部生长, 提高磷利用效率 (表 1、2, 图 2)。

本研究通过不同施磷条件下植物根系形态和生理特征与土壤微生物磷周转的共变关系阐明了减施化学磷肥对番茄根系生长、土壤解磷微生物以及作物磷吸收的调控作用。减施磷肥 50% 时 (植株处于缺磷状态), 土壤中编码 *phoD*、*phoC* 和 *pqqC* 基因的解磷微生物丰度与根长密度、比根长以及有机酸呈显著正相关, 表明土壤解磷微生物通过活化作用, 释放土壤累积态磷, 提高磷的有效性, 诱导植物改变根系形态特征与生理过程适应土壤磷有效性的变化, 从而提高磷的吸收利用。与常规施肥相比, 减施化学磷肥 20% 时, 土壤的有效磷库是作

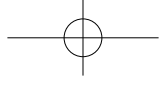
物生长的保障; 减施化学磷肥 50% 时, 根系磷吸收以及微生物活化磷能力的发挥促进磷肥利用效率的提高。尽管设施蔬菜种植体系有减施磷肥的潜力, 但是, 减施磷肥驱动作物磷高效利用的机制依赖于磷肥减施的相对强度。当减施量较小时, 可能无法充分发挥根系利用磷的潜力以及微生物活化磷的能力, 而过量减磷容易造成作物缺磷胁迫, 即使作物会调控根系 / 根际 - 微生物过程缓解磷胁迫, 仍然存在抑制作物产量的风险^[26-27]。因此, 在保障作物产量的同时, 最大化根系 / 根际磷吸收潜力以及微生物磷的活化能力, 是探索高投入设施蔬菜种植体系磷肥减施潜力的理论基础。

4 结论

在高投入设施番茄种植体系, 与常规施肥量相比, 减磷 20% 可以通过保障有效磷库的补给, 保障作物生长。减施化学磷肥 50% 时, 可以在充分发挥根系磷吸收效率的同时, 强化解磷微生物对土壤累积态磷的活化能力, 提高磷肥利用效率, 促进化肥减施。充分挖掘根系磷吸收效率协同解磷微生物活化磷的能力是促进高投入蔬菜种植体系化肥减施的重要机制。

参考文献:

- [1] Shen J, Yuan L, Zhang J, et al. Phosphorus dynamics: from soil to plant [J]. *Plant Physiology*, 2011, 156: 997-1005.
- [2] Abel S. Phosphate scouting by root tips [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 39: 168-177.
- [3] Chien P S, Chiang C P, Leong S J, et al. Sensing and signaling of phosphate starvation: from local to long distance [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59: 9.
- [4] Lynch J P. Root phenotypes for improved nutrient capture: an underexploited opportunity for global agriculture [J]. *New Phytologist*, 2019, 223: 548-586.
- [5] Kramer-Walter K R, Laughlin D C. Root nutrient concentration and biomass allocation are more plastic than morphological traits in response to nutrient limitation [J]. *Plant and Soil*, 2017, 416: 539-550.
- [6] Wen Z H, Li H B, Shen Q, et al. Trade-offs among root morphology, exudation and mycorrhizal symbioses for phosphorus - acquisition strategies of 16 crop species [J]. *New Phytologist*, 2019, 223 (2): 882-895.
- [7] Wang Y L, Lambers H. Root-released organic anions in response to low phosphorus availability: recent progress, challenges and future perspectives [J]. *Plant and Soil*, 2019, 447 (1-2): 135-156.



- [8] Luo G W, Sun B, Li L, et al. Understanding how long-term organic amendments increase soil phosphatase activities: insight into *phoD*- and *phoC*- harboring functional microbial populations [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 139: 107632.
- [9] Klaus A, Jarosch, Ashlea L, et al. Characterisation of soil organic phosphorus in NaOH-EDTA extracts: a comparison of ^{31}P NMR spectroscopy and enzyme addition assays [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 91: 298-309.
- [10] Cao N, Zhi M L, Zhao W Q, et al. Straw retention combined with phosphorus fertilizer promotes soil phosphorus availability by enhancing soil P-related enzymes and the abundance of *phoC* and *phoD* genes [J]. Soil and Tillage Research, 2022, 220: 105390.
- [11] Bai X, Gao J, Wang S, et al. Excessive nutrient balance surpluses in newly built solar greenhouses over five years leads to high nutrient accumulations in soil [J]. Agriculture Ecosystems and Environment, 2019, 288: 106767.
- [12] Ding Z, Jia S, Wang Y, et al. Phosphate stresses affect ionome and metabolome in tea plants [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 200: 30-39.
- [13] Shen J B, Rengel Z, Tang C, et al. Role of phosphorus nutrition in development of cluster roots and release of carboxylates in soil-grown *Lupinus albus* [J]. Plant and Soil, 2003, 248 (1-2): 199-206.
- [14] Olsen S R, Cole R V, Watanabe F S, et al. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate [M]. Washington D C: US Government Printing Office, United States Department of Agriculture Circular, 1954: 939.
- [15] Sakurai M, Wasaki J, Tomizawa Y, et al. Analysis of bacterial communities on alkaline phosphatase genes in soil supplied with organic matter [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2008, 54 (1): 62-71.
- [16] Gaiero J R, Bent E, Fraser T D, et al. Validating novel oligonucleotide primers targeting three classes of bacterial non-specific acid phosphatase genes in grassland soils [J]. Plant and Soil, 2017, 7: 1-13.
- [17] Zheng B X, Hao X L, Ding K, et al. Long-term nitrogen fertilization decreased the abundance of inorganic phosphate solubilizing bacteria in an alkaline soil [J]. Scientific Reports, 2017, 7: 42284.
- [18] Johnson C M, Ulrich A. Analytical methods for use in plant analysis [M]. Berkeley, CA: University of California, Agricultural Experiment Station, 1959.
- [19] 李若楠, 武雪萍, 张彦才, 等. 减量施磷对温室菜地土壤磷素积累、迁移与利用的影响 [J]. 中国农业科学, 2017, 50 (20): 3944-3952.
- [20] 黄楠, 赵跃, 刘继培, 等. 减施磷肥对京郊设施番茄产量、品质及土壤有效磷的影响 [J]. 中国农学通报, 2018, 34 (16): 65-69.
- [21] Lambers H. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus; matching morphological and physiological traits [J]. Annals of Botany, 2006, 98 (4): 693-713.
- [22] Veneklaas E J, Stevens J, Cawthray G R, et al. Chickpea and white lupin rhizosphere carboxylates vary with soil properties and enhance phosphorus uptake [J]. Plant and Soil, 2003, 248: 187-197.
- [23] Bünemann E K, Oberson A, Liebisch F, et al. Rapid microbial phosphorus immobilization dominates gross phosphorus fluxes in a grassland soil with low inorganic phosphorus availability [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 51: 84-95.
- [24] Wen Z, Li H, Shen J, et al. Maize responds to low shoot P concentration by altering root morphology rather than increasing root exudation [J]. Plant and Soil, 2017, 416: 337-389.
- [25] Tang X Y, Placella S A, Dayde F, et al. Phosphorus availability and microbial community in the rhizosphere of intercropped cereal and legume along a P-fertilizer gradient [J]. Plant and Soil, 2016, 407: 119-134.
- [26] Spohn M, Widdig M. Turnover of carbon and phosphorus in the microbial biomass depending on phosphorus availability [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 113: 53-59.
- [27] Jorquera M A, Marcela T, Hernández, et al. Isolation of culturable phosphobacteria with both phytate-mineralization and phosphate-solubilization activity from the rhizosphere of plants grown in a volcanic soil [J]. Biology and Fertility of Soils, 2008, 44 (8): 1025.

Phosphorus fertilization influences dynamics in root and microbial traits and phosphorus acquisition in *Solanum lycopersicum*

HE Yi^{1, 2, 3}, GAO Wei³, RUAN Yun-ze³, CAI Shu-wei^{1, 2}, XU Si-xin^{1, 2}, ZHU Hai-tao^{1, 2}, ZHANG De-shan^{1, 2*}
(1. Institute of Ecological Environment Protection Research, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403; 2. Shanghai Scientific Observing and Experimental Station for Agricultural Environment and Land Conservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Shanghai Key Laboratory of Protected Horticultural Technology, Shanghai 201403; 3. College of Tropical Crops, Hainan University, Haikou Hainan 570228)

Abstract: Root morphological/exudation traits and growth of phosphorus-solubilizing bacterial in response to different levels of phosphorus fertilization are critical mechanisms for increasing phosphorus uptake efficiency of plants and saving fertilizer in intensive vegetable cropping system. Field experiment was conducted with *Solanum lycopersicum* (*S. lycopersicum*) with T_0 (no phosphorus fertilizer), $T_{0.5P}$ (100 kg/hm², reducing phosphorus fertilizer by 50% based on the conventional phosphorus application), $T_{0.8P}$ (160 kg/hm², reducing phosphorus fertilizer by 20% based on the conventional phosphorus application)

and T_p (200 kg/hm², the conventional phosphorus application). To elucidate mechanisms of phosphorus uptake under condition with reducing phosphorus fertilization, shoot biomass and phosphorus uptake as well as root morphological (root length density and specific length) and exudation traits (rhizosphere carboxylate content) of *S. lycopersicum* were measured at 15, 30 and 45 d after crops transplanting. The abundance of soil phosphorus-solubilizing bacterial functional genes (*phoD*, *phoC* and *pqqC*) were also quantified. Compared with conventional phosphorus application, reducing 50% phosphorus fertilization increased root specific length, rhizosphere exudation of carboxylates and the abundance of microbes encoding *phoC* and *pqqC* genes at 30 and 45 d after *S. lycopersicum* transplanting. There was a significant positive correlation between the abundance of *phoC* and *pqqC* genes in phosphorus solubilizing microorganisms and the specific root length and rhizosphere organic acid secretion of tomato roots. Reducing 20% phosphorus fertilization improved shoot phosphorus content of *S. lycopersicum* at maturity as compared with those with conventional phosphorus application. There was a high potential for reducing phosphorus fertilization in intensive vegetable cropping system. Maximizing the root morpho-physiological plasticity and stimulating growth of soil phosphate-solubilizing microbes are the most important processes for achieving high production and high phosphorus efficiency.

Key words: saving phosphorus fertilizer and enhancing efficiency; root morphological/physiological traits; phosphate-solubilizing microbes; vegetable cropping system; crop phosphorus nutrition