

doi: 10.11838/sfsc.1673-6257.23341

磷和外源生长素对澳洲坚果幼苗排根发生及其磷素利用的影响

覃潇敏, 潘浩男, 环秀菊, 周春衡, 何铄扬, 王文林, 郑树芳, 丁家东, 覃振师*

(广西南亚热带农业科学研究所, 广西 龙州 532415)

摘要: 通过水培试验, 探讨磷素和外源生长素对澳洲坚果幼苗排根产生量与生理特性及其磷素利用的影响。结果表明, 与正常供磷处理 (P_N) 相比, 低磷处理 (P_L) 下澳洲坚果幼苗排根数量显著增加 73.94%, 也显著促进排根和非排根有机酸的分泌以及增强酸性磷酸酶活性, 并且有机酸分泌量增加主要以柠檬酸和苹果酸为主。外源生长素萘乙酸 (NAA) 的施用也显著增加了低磷和正常供磷处理下澳洲坚果幼苗排根数量, 显著促进根系 (排根和非排根) 有机酸的分泌, 同样以柠檬酸和苹果酸分泌增加为主; 而生长素极性运输抑制剂萘基邻氨基甲酸 (NPA) 施用后则抑制了排根的产生及根系有机酸的分泌。此外, 低磷处理下, 施用 NAA 后澳洲坚果幼苗排根和非排根酸性磷酸酶活性也分别显著增强了 13.70% 和 30.50%, 而 NPA 施用后排根和非排根酸性磷酸酶活性则分别显著降低 20.67% 和 25.98%。本试验条件下, 低磷和施用生长素通过促进澳洲坚果幼苗排根形成及其生理特性改变, 增加澳洲坚果幼苗的磷素吸收。

关键词: 磷素; 生长素; 澳洲坚果; 排根; 磷含量

磷素对植物生长发育有着至关重要的作用^[1], 但是土壤中磷素的可利用性很低, 尤其是我国南方的酸性红壤。在农业生产中, 往往通过增施化学磷肥来提高作物产量^[2], 但是过度施用磷肥导致生产成本增加和生态环境污染加剧^[3-4]。同时, 磷的不可再生性导致全球磷资源匮乏问题日益突出^[5]。因此, 充分发挥植物自身高效利用磷资源的生物学潜力, 对实现磷资源高效利用、减少磷肥损失具有重要的意义。

植物已经形成了一系列适应性的机制来适应土壤缺磷及提高磷素的吸收利用, 如根系形态和生理可塑性改变^[6-7]。尤其是一些植物能够形成排根来适应土壤缺磷, 提高植物对磷素的有效吸收^[8-9]。如白羽扇豆在低磷胁迫下形成大量排根, 通过极大地增加磷吸收面积和分泌大量有机酸、酸性磷酸酶等, 提高对磷素的吸收^[10-11]。另外, 有关白羽扇豆的研究还发现, 不论供磷与否, 外源生长素施用均能够诱导白羽扇豆排根的形成^[12]。以上研究均表明, 磷和生长素对植物排根形成具有重要调控作用。

澳洲坚果 (*Macadamia integrifolia* M. Tetraphylla) 是一种原产于澳大利亚昆士兰与新南威尔士亚热带雨林的龙眼科果树, 其对缺磷具有强烈的根系形态和生理反应。前期的研究已表明, 在缺磷土壤中, 澳洲坚果形成大量排根, 并通过其分泌大量有机酸活化土壤中难溶性磷, 提高磷的吸收利用^[13-14]。但是磷和生长素如何影响澳洲坚果排根形成与生理特性及其对磷素的利用, 目前尚不清楚。本研究通过水培试验, 探讨磷和外源生长素对澳洲坚果幼苗排根发生及其酸性磷酸酶与有机酸分泌的影响, 揭示澳洲坚果在低磷条件下排根的适应性生理功能, 为澳洲坚果磷素高效利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验条件及材料

试验条件: 水培试验在广西南亚热带农业科学研究所的人工气候箱内完成, 条件设定为光照时间 (白天/夜晚为 16 h/8 h), 昼夜温度 28℃/20℃, 光照强度为 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 相对湿度为 60% ~ 80%。

供试材料: 挑选大小基本一致、品种为“H2”的澳洲坚果种子于 2021 年 9 月 10 日播种于沙床, 直至种子生根长出叶片, 于 10 月 25 日挑选长势基本一致的幼苗, 先将幼苗根用清水漂洗干净, 再用 75% 乙醇溶液消毒杀菌、蒸馏水漂洗, 最后移栽于水培装置中。

收稿日期: 2023-06-03; 录用日期: 2023-08-05

基金项目: 广西农业科学院基本科研业务专项项目 (桂农科 2023 YM08, 桂农科 2023YM21, 桂农科 2023YM22)。

作者简介: 覃潇敏 (1989-), 副研究员, 博士, 主要从事间作系统养分利用与病害控制。E-mail: qinxiaomin89@163.com。

通讯作者: 覃振师, E-mail: 18378151635@163.com。

1.2 试验设计

水培试验设 P 浓度为 0.05 mmol/L (低磷, 用 P_L 表示)、0.5 mmol/L (正常供磷, 用 P_N 表示), 以及外源添加生长素萘乙酸 (NAA) 和生长素极性运输抑制剂萘基邻氨甲酰苯甲酸 (NPA) 的 P_L +NAA、 P_N +NAA、 P_N +NPA、 P_L +NPA, 共 6 个处理, 每个处理 4 个重复, 完全随机排列, 每 7 d 改变水培箱的位置。营养液组成参照 Yoshida 配方, 试验中磷浓度用 KH_2PO_4 调配, 低磷处理损失的钾元素以 KCl 补充, pH 值调节至 5.0 ~ 5.5, 每 7 d 更换营养液 1 次。通过系列浓度 (10^{-6} ~ 10^{-10} mol/L) 试验确定营养液中加入的 NAA 或 NPA 的最适宜浓度为 1×10^{-8} mol/L。

1.3 样品采集

培养 10 个月后, 每个处理随机选取 6 株幼苗, 统计其排根数; 同时采集澳洲坚果植株根系与叶片, 清洗干净, 烘干粉碎, 测定植株样品磷含量。

根系分泌物的收集: 参照肖晓明等^[13]的方法收集。先将澳洲坚果幼苗整个根系用自来水清洗干净, 再用根系分泌物收集液冲洗 3 次, 然后将澳洲坚果幼苗根系分为非排根和排根 2 个部位收集根系分泌物, 在光照下收集 4 h 后, 取约 10 mL 收集液, 加入 2 滴微生物抑制剂, 最后置于 -80°C 冰箱冷冻保存备用。

1.4 测定项目与方法

植株全磷含量: $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮, 钒钼黄比色法测定^[15]。

酸性磷酸酶活性: 参照 Cameron 等^[16]的方法。

根系分泌物中有机酸含量的测定: 采用高效液相色谱 (HPLC) 法。采用 Agilent 1200 高效液相色谱仪, 色谱条件: 色谱柱为 Synergi 4u Hydro-RP 80A 色谱柱 (250 mm \times 4.6 mm ID), 流动相为 10 mmol/L 的磷酸二氢钾溶液 (pH 2.45), 柱温 35°C , 流速 1.0 mL/min, 进样量 10 μL , 检测波长 214 nm, 分析时间 10 min。根据已知标准品的保留时间和吸收光谱来鉴别有机酸的种类。

1.5 数据统计分析

数据采用 Excel 2010 进行平均数与标准差的计算以及绘制柱状图, 并用 SPSS 20.0 进行单因素方差分析 ANOVA (LSD 法, $\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 澳洲坚果幼苗植株体内磷含量的变化

如图 1 所示, 磷素对澳洲坚果植株磷吸收具

有显著的影响。与低磷 (P_L) 处理相比, 正常供磷 (P_N) 处理的澳洲坚果幼苗叶片磷含量显著增加 23.17%, 根系磷含量显著增加 12.17%。NAA 或 NPA 的施用也显著影响低磷和正常供磷澳洲坚果植株的磷含量。其中, P_L +NAA 处理的澳洲坚果幼苗叶片和根系磷含量较 P_L 处理分别显著提高 17.11% 和 8.18%, 而 P_L +NPA 处理的叶片和根系磷含量则较 P_L 处理分别显著降低 9.59% 和 9.34%; P_N +NAA 处理的澳洲坚果幼苗叶片和根系磷含量较 P_N 处理分别显著提高 10.20% 和 10.26%, 而 P_N +NPA 处理的叶片磷含量较 P_N 处理显著降低 8.93%, 而根系磷含量下降不明显。此外, P_L +NAA 处理的澳洲坚果幼苗叶片和根系磷含量与 P_N 处理无明显差异。

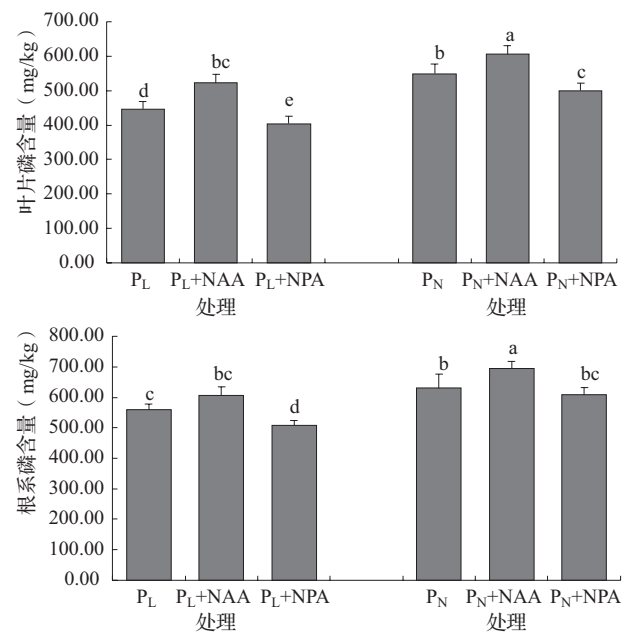


图 1 磷和生长素对澳洲坚果幼苗叶片和根系磷含量的影响
注: 不同小写字母表示不同处理下植株磷含量差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 澳洲坚果幼苗排根产生的差异

从图 2 中可以看出, 缺磷显著促进澳洲坚果幼苗排根的形成。与正常供磷 (P_N) 处理相比, 低磷 (P_L) 处理的澳洲坚果幼苗排根数量显著增加 73.94%。另外, NAA 或 NPA 的施用对澳洲坚果幼苗排根的产生也有显著影响。其中, 低磷 (P_L) 处理下, 施用 NAA 处理的澳洲坚果幼苗排根数量显著增加 16.19%, 而施用 NPA 处理的排根数量显著减少 26.32%, 且在 P_L +NAA 处理下澳洲坚果排根数量最多; 正常供磷 (P_N) 处理下, 施用 NAA 处理的澳洲坚果幼苗排根数量也显著增加 23.24%, 而施用 NPA 处理的排根数量也显著减少 26.76%。

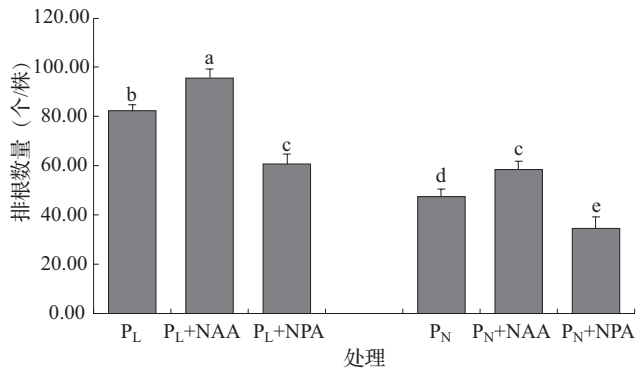


图2 磷和生长素对澳洲坚果幼苗排根数量的影响

注: 不同小写字母表示不同处理下排根数量差异显著 ($P < 0.05$)。

2.3 澳洲坚果幼苗根系酸性磷酸酶活性的变化

如图3所示, 缺磷显著影响了澳洲坚果幼苗排根和非排根酸性磷酸酶的活性。与正常供磷 (P_N) 处理相比, 低磷 (P_L) 处理的排根酸性磷酸酶活性显著提高 47.79%, 非排根酸性磷酸酶活性显著提高 53.07%。同时, NAA 或 NPA 的施用也显著影响低磷条件下澳洲坚果幼苗排根和非排根酸性磷酸酶的活性, 其中 P_L +NAA 处理的排根和非排根酸性磷酸酶活性较 P_L 处理分别显著提高 13.70% 和 30.50%, 而 P_L +NPA 处理的排根和非排根酸性磷酸酶活性较 P_L 处理分别显著降低 20.67% 和 25.98%; 在正常供磷 (P_N) 处理下, 无论是施用 NAA 还是 NPA 均对澳洲坚果幼苗排根和非排根酸性磷酸酶的

活性无显著影响。此外, 澳洲坚果幼苗排根酸性磷酸酶活性远高于非排根。

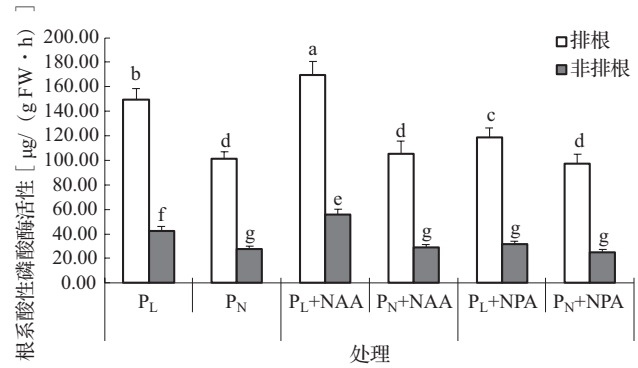


图3 磷和生长素对澳洲坚果幼苗根系酸性磷酸酶活性的影响

注: 不同小写字母表示不同处理下根系酸性磷酸酶活性差异显著 ($P < 0.05$)。

2.4 澳洲坚果幼苗根系有机酸种类及分泌量的变化

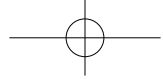
澳洲坚果幼苗根系有机酸分泌特征如表1所示, 磷和生长素施用均显著改变了澳洲坚果幼苗根系有机酸的分泌量。与正常供磷 (P_N) 处理相比, 低磷 (P_L) 处理的排根和非排根有机酸分泌总量分别显著增加 59.93% 和 112.00%。同时, P_L +NAA 处理的排根和非排根有机酸分泌总量较 P_L 处理分别显著增加 30.87% 和 22.59%, 而 P_L +NPA 处理的排根和非排根有机酸分泌总量较 P_L 处理分别显著降低 28.51% 和 41.11%; P_N +NAA 处理的排根和非排

表1 磷和生长素对澳洲坚果幼苗根系分泌有机酸的影响

[$\mu\text{g}/(\text{g FW} \cdot \text{h})$]

| 处理 | 排根 | | | | | |
|------------|----------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|
| | 柠檬酸 | 苹果酸 | 草酸 | 酒石酸 | 乳酸 | 有机酸总量 |
| P_L | 46.94 ± 3.91b | 13.83 ± 0.91b | 3.46 ± 0.31a | 1.27 ± 0.18a | 0.11 ± 0.02a | 65.61 ± 3.63b |
| P_L +NAA | 62.29 ± 3.59a | 18.41 ± 0.62a | 3.66 ± 0.28a | 1.31 ± 0.13a | 0.20 ± 0.02a | 85.87 ± 3.78a |
| P_L +NPA | 34.52 ± 2.64cd | 7.97 ± 0.17c | 3.31 ± 0.15a | 1.11 ± 0.12a | — | 46.90 ± 2.54c |
| P_N | 31.34 ± 1.95d | 6.69 ± 0.38d | 2.11 ± 0.12b | 0.89 ± 0.04b | — | 41.02 ± 1.69d |
| P_N +NAA | 36.93 ± 2.72c | 7.87 ± 0.43c | 2.19 ± 0.14b | 0.91 ± 0.04b | 0.08 ± 0.02a | 47.98 ± 3.33c |
| P_N +NPA | 25.46 ± 1.55e | 4.64 ± 0.29e | 2.08 ± 0.13b | 0.86 ± 0.05b | — | 33.04 ± 1.32e |
| 处理 | 非排根 | | | | | |
| | 柠檬酸 | 苹果酸 | 草酸 | 酒石酸 | 乳酸 | 有机酸总量 |
| P_L | 15.89 ± 0.98b | 6.16 ± 0.13b | 1.67 ± 0.13a | 0.42 ± 0.03ab | — | 24.14 ± 0.97b |
| P_L +NAA | 19.34 ± 0.60a | 8.01 ± 0.18a | 1.78 ± 0.16a | 0.47 ± 0.03ab | — | 29.59 ± 0.55a |
| P_L +NPA | 7.93 ± 0.25d | 4.22 ± 0.13c | 1.61 ± 0.13a | 0.46 ± 0.03ab | — | 14.22 ± 0.18c |
| P_N | 7.15 ± 0.42d | 3.14 ± 0.15d | 0.69 ± 0.03b | 0.40 ± 0.03b | — | 11.39 ± 0.49d |
| P_N +NAA | 9.36 ± 0.51c | 4.15 ± 0.15c | 0.77 ± 0.02b | 0.43 ± 0.03ab | — | 14.72 ± 0.66c |
| P_N +NPA | 5.63 ± 0.33e | 1.99 ± 0.08e | 0.65 ± 0.05b | 0.41 ± 0.04b | — | 8.67 ± 0.23e |

注: 同列不同小写字母表示不同处理下根系有机酸分泌量差异显著 ($P < 0.05$)。



根有机酸分泌总量较 P_N 处理也分别显著增加 16.95% 和 29.24%，而 P_N+NPA 处理的排根和非排根有机酸分泌总量也较 P_N 处理分别显著降低 19.45% 和 23.83%。另外，排根部位有机酸分泌总量远大于非排根部位。

澳洲坚果幼苗排根分泌物中检测到了柠檬酸、苹果酸、草酸、酒石酸以及乳酸 5 类有机酸，其中柠檬酸的分泌量最高，其次是苹果酸、草酸与酒石酸，而仅在 P_L 、 P_L+NAA 及 P_N+NAA 处理中检测到乳酸。与正常供磷 (P_N) 处理相比，低磷 (P_L) 处理的排根分泌物中柠檬酸含量显著提高 49.78%，苹果酸含量显著提高 106.73%，草酸含量显著提高 64.24%，酒石酸含量显著提高 43.61%。同时， P_L+NAA 处理的排根分泌物中柠檬酸含量较 P_L 处理显著提高 32.70%，苹果酸含量显著提高 33.14%；但是， P_L+NPA 处理的排根分泌物中柠檬酸含量较 P_L 处理显著降低 26.47%，苹果酸含量显著降低 42.40%。 P_N+NAA 处理的排根分泌物中柠檬酸含量也较 P_N 处理显著提高 17.83%，苹果酸含量也显著提高 17.59%；而 P_N+NPA 处理的排根分泌物中柠檬酸含量较 P_N 处理显著降低 18.76%，苹果酸含量显著降低 30.64%。此外，无论低磷还是正常供磷处理下，NAA 或者 NPA 对澳洲坚果幼苗排根分泌物中草酸与酒石酸含量均无显著影响。

与排根一样，澳洲坚果幼苗非排根分泌物中检测到柠檬酸、苹果酸、草酸及酒石酸 4 类有机酸，其中柠檬酸的分泌量最高，其次是苹果酸，草酸与酒石酸相对较少，而且各有机酸分泌量均低于排根部位。与正常供磷 (P_N) 处理相比，低磷 (P_L) 处理的非排根分泌物中柠檬酸、苹果酸及草酸含量分别显著提高 122.18%、96.49% 和 140.38%，而酒石酸含量无明显变化。同时， P_L+NAA 处理的非排根分泌物中柠檬酸与苹果酸含量较 P_L 处理分别显著提高 21.67% 和 29.96%，而 P_L+NPA 处理的非排根分泌物中柠檬酸与苹果酸含量较 P_L 处理分别显著降低 50.11% 和 31.48%。此外， P_N+NAA 处理的非排根分泌物中柠檬酸与苹果酸含量也较 P_N 处理分别显著提高 30.89% 和 32.31%，而 P_N+NPA 处理的非排根分泌物中柠檬酸与苹果酸含量也较 P_N 处理分别显著降低 21.34% 和 36.66%。同样，无论低磷还是正常供磷处理下，添加 NAA 或者 NPA 对澳洲坚果幼苗非排根分泌物中草酸与酒石酸含量均无显著影响。

3 讨论

3.1 磷和生长素对澳洲坚果排根形成的影响

植物对土壤中磷养分的高效获取主要依赖于根系形态的高度可塑性，如根长、根表面积及侧根数量增加等^[17-18]。但是，一些植物在缺磷或低磷条件下根系的一个特别的可塑性变化是产生大量的排根。如白羽扇豆与山龙眼科植物等，低磷胁迫下根系会形成大量的排根，极大地增加吸收磷的面积^[19-20]。澳洲坚果作为一种典型的山龙眼科植物，根系主要是由多级侧根组成，具有强大的适应低磷的能力^[21]。杜建斌^[22]的研究结果发现，土壤中低磷水平能促进澳洲坚果根系排根的形成，而高磷水平则会抑制排根的产生。岳海等^[23]研究也表明，低磷条件下，澳洲坚果根系排根数量显著增加，而高磷供应则抑制澳洲坚果排根的产生。本研究结果也发现，与正常供磷相比，低磷条件下澳洲坚果根系排根数量显著增加，说明低磷能够诱导澳洲坚果根系形成排根，这与前人的研究结果一致。

生长素是参与低磷下植物根系发育的最重要激素之一，在植物排根的发生与发育过程中起着重要作用^[24]。Wang 等^[10]研究结果发现，不论供磷与否，添加外源生长素 (NAA) 能够显著增加白羽扇豆排根的数量，而施加生长素极性运输抑制剂 (TIBA) 则抑制排根的形成。朱毅勇等^[25]研究也发现，施用生长素能够增加白羽扇豆排根数量，而生长素极性运输抑制剂 (NPA) 施用后排根数量显著下降。本试验中也发现，无论低磷还是正常供磷处理下，外源施用生长素显著增加澳洲坚果幼苗根系排根数量，而施用生长素极性运输抑制剂 NPA 则显著抑制澳洲坚果幼苗根系排根的产生。NPA 是抑制生长素极性运输的一种化学物质，其抑制澳洲坚果排根形成的现象，与前人在白羽扇豆^[25]中的研究结果基本一致。可见，生长素在澳洲坚果排根发育过程中起着至关重要的作用。

3.2 磷和生长素对澳洲坚果根系生理特性的影响

除了根系形态上的改变外，根系在生理上的可塑性改变也是植物适应缺磷环境的另一个重要机制，如有机酸的大量分泌、酸性磷酸酶活性增强和质子释放增加等根际过程^[26-28]。现有研究已表明，大豆^[29]、玉米^[30]等植物在低磷胁迫下其根系均可以向介质中分泌大量的有机酸。在白羽扇豆中，低磷诱导形成的排根通过分泌大量的有机酸和酸性

磷酸酶等根系分泌物来活化和利用土壤中难溶性磷,从而促进植株的磷吸收^[9, 31]。本试验结果也发现,与正常供磷相比,低磷处理显著提高了根系有机酸的分泌总量,其中排根分泌物中以柠檬酸、苹果酸、草酸、酒石酸以及乳酸5类有机酸为主和非排根分泌物中以柠檬酸、苹果酸、草酸及酒石酸4类有机酸为主,均以柠檬酸分泌量最大,其次是苹果酸,并且排根的有机酸分泌量远高于非排根部位,说明低磷胁迫改变了澳洲坚果植株体内的碳代谢过程,进而影响了根系的有机酸分泌。此外,根系酸性磷酸酶分泌的增加也是植物适应低磷胁迫的普遍反应之一^[32-33]。本试验中,与正常供磷相比,低磷处理显著增强了澳洲坚果幼苗排根和非排根酸性磷酸酶的活性,并且排根的酸性磷酸酶活性也远高于非排根部位,说明低磷胁迫能够显著促进澳洲坚果幼苗根系分泌酸性磷酸酶,这与在白羽扇豆^[31]中的研究结果基本一致。

已有研究表明,生长素在植物根系对缺磷适应中起着极其重要的作用^[24]。在白羽扇豆中,生长素 NAA 的施用显著增加了供磷和缺磷水平下排根的柠檬酸分泌量,同时也提高了缺磷白羽扇豆排根和非排根酸性磷酸酶活性^[12]。本研究中,不管磷素供应水平如何,生长素 NAA 的施用显著提高了澳洲坚果幼苗根系有机酸的分泌总量,而施用生长素极性运输抑制剂 NPA 则显著降低了根系有机酸的分泌总量。其中,施用 NAA 均显著提高澳洲坚果幼苗排根和非排根柠檬酸与苹果酸的分泌量,而 NPA 的施用则抑制了排根和非排根柠檬酸和苹果酸的分泌。此外,在低磷处理下,施用 NAA 也显著提高澳洲坚果幼苗排根和非排根酸性磷酸酶的活性,而 NPA 的施用则显著降低排根和非排根酸性磷酸酶的活性。综上研究结果表明,低磷和生长素通过促进澳洲坚果根系形成排根及其有机酸和酸性磷酸酶的分泌,提高了澳洲坚果幼苗磷素的吸收。

4 结论

与正常供磷处理相比,低磷处理显著促进澳洲坚果幼苗排根的形成,显著增加了根系(排根和非排根)有机酸的分泌,也显著增强了根系(排根和非排根)酸性磷酸酶的活性。无论低磷还是正常供磷处理下,施用外源生长素(NAA)也显著促进了澳洲坚果幼苗排根的形成,增加了根系(排根和非排根)有机酸的分泌,而生长素极性运输抑制剂

(NPA)的施用则抑制了排根的形成及根系有机酸的分泌。此外,施用 NAA 显著增强了低磷处理下澳洲坚果幼苗根系(排根和非排根)酸性磷酸酶活性,而 NPA 的施用则显著降低了根系酸性磷酸酶活性。综上说明,低磷和生长素通过促进澳洲坚果根系形成排根及其有机酸与酸性磷酸酶的分泌,提高澳洲坚果幼苗的磷素吸收。

参考文献:

- [1] Gutiérrez-Alanís C, Ojeda-Rivera D, Yong-Villalobos L, et al. Adaptation to phosphate scarcity: Tips from Arabidopsis roots [J]. Trends in Plant Science, 2018, 23 (8): 721-730.
- [2] 侯云鹏, 王立春, 李前, 等. 覆膜滴灌条件下基于玉米产量和土壤磷素平衡的磷肥适用量研究 [J]. 中国农业科学, 2019, 52 (20): 3573-3584.
- [3] Jiao X, Lyu Y, Wu X, et al. Grain production versus resource and environmental costs: towards increasing sustainability of nutrient use in China [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67 (17): 4935-4949.
- [4] Gong H Q, Meng F L, Wang G H, et al. Toward the sustainable use of mineral phosphorus fertilizers for crop production in China: From primary resource demand to final agricultural use [J]. Science of the Total Environment, 2022, 804: 150183.
- [5] Johnston A E, Poulton P R, Fixen P E, et al. Phosphorus: its efficient use in agriculture [J]. Advances in Agronomy, 2014, 123: 177-228.
- [6] Wen Z H, Li H B, Shen J B, 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] 刘春花, 谢富, 宋岩, 等. 植物生长及生理生化特性对低磷胁迫的响应研究进展 [J]. 江西农业学报, 2020, 32 (2): 71-75.
- [8] Lambers H, Shane M W, Cramer M D, et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits [J]. Annals of Botany, 2006, 98 (4): 693-713.
- [9] Tomasi N, Kretschmar T, Espen L, et al. Plasma membrane H⁺-ATPase-dependent citrate exudation from cluster roots of phosphate-deficient white lupin [J]. Plant Cell and Environment, 2009, 32 (5): 465-475.
- [10] Wang Z, Rahman A B M M, Wang G, et al. Hormonal interactions during cluster-root development in phosphate-deficient white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 177: 74-82.
- [11] Meng Z B, You X D, Suo D, et al. Root-derived auxin contributes to the phosphorus-deficiency-induced cluster-root formation in white lupin (*Lupinus albus*) [J]. Physiologia Plantarum, 2013, 148 (4): 481-489.
- [12] 唐宏亮, 申建波, 张福锁, 等. 磷和外源生长素对白羽扇豆

- (*Lupinus albus* L.) 根形态和生理特性的影响 [J]. 中国科学, 2013, 43 (3): 201-212.
- [13] 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.
- [14] 岳海, 何双凌, 耿建建, 等. 澳洲坚果低磷适应特征分析 [J]. 西部林业科学, 2020, 49 (1): 65-72.
- [15] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 268-270.
- [16] Cameron W S P, Margaret E J, Carl M R, et al. Functional significance of dauciform roots: exudation of carboxylates and acid phosphatase under phosphorus deficiency in *Caustis blakei* (Cyperaceae) [J]. *New Phytologist*, 2006, 170 (3): 491-500.
- [17] 柯野, 谢璐, 蓝林, 等. 甘蔗幼苗对难溶性磷的吸收及其根系对低磷胁迫的响应 [J]. 广西植物, 2019, 39 (12): 1673-1680.
- [18] 刘允熙, 罗佳佳, 雷健, 等. 柱花草磷高效种质筛选及根系形态对低磷胁迫的响应分析 [J]. 草地学报, 2021, 29 (5): 876-883.
- [19] Lambers H, Raven J A, Shaver G R, et al. Plant nutrient acquisition strategies change with soil age [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, 23: 95-103.
- [20] Wang Z, Shen J, Ludewig U, et al. A re-assessment of sucrose signaling involved in cluster-root formation and function in phosphate-deficient white lupin (*Lupinus albus*) [J]. *Physiologia Plantarum*, 2015, 154 (3): 407-419.
- [21] 陈菁, 陆超忠, 石伟琦, 等. 澳洲坚果根系分布特点 [J]. 热带农业科学, 2017, 37 (6): 26-29.
- [22] 杜建斌. 澳洲坚果山龙眼根发育及磷素生理效应研究 [D]. 重庆: 西南农业大学, 2005.
- [23] 岳海, 李国华, 陈丽兰, 等. 不同供磷水平下澳洲坚果幼苗排根发生及其磷素利用 [J]. 中国生态农业学报, 2010, 18 (4): 753-757.
- [24] Gilbert G A, Knight J D, Vance C P, et al. Proteoid root development of phosphorus deficient lupin is mimicked by auxin and phosphonate [J]. *Annals of Botany*, 2000, 85 (6): 921-928.
- [25] 朱毅勇, 曾后清, 董彩霞, 等. 缺磷条件下白羽扇豆排根发育与生长素及 miR164 的关系 [J]. 西北植物学报, 2010, 30 (2): 317-322.
- [26] O'Sullivan J B, Plozza T, Stefanelli D, et al. Elevated CO₂ and phosphorus deficiency interactively enhance root exudation in *Lupinus albus* L [J]. *Plant and Soil*, 2021, 465 (1): 1-15.
- [27] Wang A J, Fang Y, Liu S, et al. Root morphology and rhizosphere acid phosphatase activity in legume and graminoid species respond differently to low phosphorus supply [J]. *Rhizosphere*, 2021, 19: 100391.
- [28] 胡亚楠, 陈奶莲, 张辉, 等. 低磷胁迫下不同杉木家系根系 H⁺ 流动态变化 [J]. 森林与环境学报, 2020, 40 (2): 113-118.
- [29] 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.
- [30] 黄爱纓, 代先祝, 王三根, 等. 低磷胁迫对玉米自交系苗期根系分泌有机酸的影响 [J]. 西南大学学报 (自然科学版), 2008 (4): 73-77.
- [31] Neumann G, Massonneau A, Martinoia E, et al. Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupin [J]. *Planta*, 1999, 208 (3): 373-382.
- [32] 张丽梅, 郭再华, 张琳, 等. 缺磷对不同耐低磷玉米基因型酸性磷酸酶活性的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21 (4): 898-910.
- [33] 黄杰, 张郎织, 邢玉芬, 等. 低磷胁迫对崖州硬皮豆生长及酸性磷酸酶活性的影响 [J]. 草地学报, 2021, 29 (7): 1462-1468.

Effects of phosphorus and exogenous auxin on cluster root production and phosphorus utilization of macadamia seedlings

QIN Xiao-min, PAN Hao-nan, HUAN Xiu-ju, ZHOU Chun-heng, HE Xian-yang, WANG Wen-lin, ZHENG Shu-fang, DING Jia-dong, QIN Zhen-shi* (Guangxi South Subtropical Agricultural Science Research Institute, Longzhou Guangxi 532415)

Abstract: A hydroponic experiment was conducted to investigate the effects of phosphorus and exogenous auxin on production number of cluster root, physiological characteristics and phosphorus utilization of macadamia seedlings. The results showed that, compared with normal levels of phosphorus supply, low phosphorus treatment significantly increased the number of cluster root in macadamia seedlings by 73.94%, and promoted the exudation of organic acids and enhanced acid phosphatase activity in cluster and non-cluster roots, and the increase in organic acid exudation was mainly dominated by citric and malic acids. The application of Naphthylacetic acid (NAA) also significantly increased the number of cluster root in macadamia seedlings under low and normal phosphorus treatments, and significantly promoted the exudation of organic acids in roots (cluster and non-cluster roots), and which mainly increased the exudation of citric and malic acids; while the application of Naphthyl o-carbamoylbenzoic acid (NPA) inhibited the generation of cluster root and the exudation of organic acids from roots. In addition, application of NAA also significantly increased the acid phosphatase activity in cluster and non-cluster roots of macadamia seedlings by 13.70% and 30.50% under low phosphorus treatment, while NPA application significantly decreased the acid phosphatase activity by 20.67% and 25.98%, respectively. In this experiment, low phosphorus and auxin application increased the phosphorus uptake of macadamia seedlings by promoting the cluster root formation and changing its physiological characteristics.

Key words: phosphorus; auxin; macadamia; cluster root; P content