

磷肥对花生根系形态、生理特性及产量的影响

郑亚萍* 信彩云* 王才斌** 孙秀山** 杨伟强 万书波 郑永美 冯 昊
陈殿绪 孙学武 吴正锋

山东省花生研究所, 青岛 266100

摘要 采用池栽, 测定不同施磷量对花生(*Arachis hypogaea*)根系性状、生理特性及产量的影响。结果表明: (1)结荚中期, 根系总长度、体积、表面积及根尖数量均随施磷量的增加而增加, 在施磷30–90 kg·hm⁻²范围内, 施磷比不施磷4项指标分别增加3.5%–20.7%、9.3%–21.9%、9.7%–20.3%和12.6%–21.4%。特别是当施磷量超过60 kg·hm⁻²时, 上述4项指标均显著高于不施磷处理; 施磷可使根系中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT) 3种酶活性分别提高12.7%–20.6%、14.8%–36.8%和17.0%–41.8%, 丙二醛(MDA)含量降低8.4%–19.5%, 根系活力和可溶性蛋白含量分别提高10.4%–25.0%、29.2%–53.5%; 同时, 施磷可使单株根瘤数量和鲜重分别增加10.7%–21.7%和22.6%–35.6%。(2)收获期, 除MDA含量随施磷量的增加而增加, SOD、POD和CAT活性, 根系活力和可溶性蛋白含量均随施磷量增加而呈降低趋势, 但多数指标施磷与不施磷及不同施磷量之间差异不显著。造成这一现象的原因与施磷后花生荚果库容增大, 对光合产物需求量增加, 导致植株和根系营养不良, 加速衰老有关。(3)花生单株结果数、生物产量、经济系数、出米率及产量均随施磷量的增加而增加, 其中产量的增加主要是通过生物产量和经济系数协同提高来实现的。

关键词 花生, 磷肥, 生理特性, 根系形态, 产量

Effects of phosphorus fertilizer on root morphology, physiological characteristics and yield in peanut (*Arachis hypogaea*)

ZHENG Ya-Ping*, XIN Cai-Yun*, WANG Cai-Bin**, SUN Xiu-Shan**, YANG Wei-Qiang, WAN Shu-Bo, ZHENG Yong-Mei, FENG Hao, CHEN Dian-Xu, SUN Xue-Wu, and WU Zheng-Feng

Shandong Peanut Research Institute, Qingdao 266100, China

Abstract

Aim Phosphorus (P) is one of the most important nutritional elements required by plants. The objective of our study was to evaluate the effects of P fertilizer on root morphology, physiological characteristics and yield of peanut (*Arachis hypogaea*).

Methods Pool experiments were conducted to elucidate the influence of phosphorus application on peanut. The root system under different phosphorus levels (P-level) was analyzed using a WinRHIZO system to quantify root volume and morphology. The following parameters were determined for all treatments: root activity, catalase (CAT) activity, concentration of soluble protein and malondialdehyde (MDA). Yield was recorded during the harvest period and analyzed using SPSS 13.0.

Important findings During the pod-filling stage, the length, volume, surface area and tip numbers of root increased with increasing P-level. When P₂O₅ was applied at 30–90 kg·hm⁻², the above parameters increased by 3.5%–20.7%, 9.3%–21.9%, 9.7%–20.3% and 12.6%–21.4%, respectively, compared to the control (no P treatment) group. P-levels could affect enzyme activities. In P treatment group, the activity of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and CAT was increased by 12.7%–20.6%, 14.8%–36.8% and 17.0%–41.8%, respectively. Some other parameters could be influenced by P availability, including increased root activity, soluble protein content nodule number and fresh nodule weight. In contrast, MDA content was decreased by 8.4%–19.5% after the P treatment. In the harvesting stage, all parameters decreased with increasing P-level, except the MDA content. But for most parameters, there were no statistically significant differences among treatments. The number

收稿日期Received: 2013-02-26 接受日期Accepted: 2013-06-17

* 共同第一作者 Joint first authors

** 共同通讯作者 Co-author for correspondence (E-mail: caibinw@126.com)

of pods per plant, shelling percentage, economic coefficient and biological yield were enhanced with increasing P-level.

Key words peanut, phosphorus fertilizer, physiological characteristics, root morphology, yield

磷是植物生长发育不可缺少的主要营养元素, 既是作物体内重要有机化合物的组成成分 (Schachtman *et al.*, 1998; Abel *et al.*, 2002), 又以多种方式参与植物体内的生理过程 (Rausch & Bucher, 2002)。土壤磷素水平与农作物的生长密切相关, 且对水体环境质量也有很大影响 (Suh & Yee, 2011)。近 50 年来, 我国单位耕地面积的磷肥用量一直呈上升趋势, 尤其是 20 世纪 80 年代以后, 农田磷肥的持续投入使土壤有效磷含量明显增加 (Li *et al.*, 2011)。土壤磷素缺乏会导致农作物减产, 限制植物生长发育和结瘤固氮 (Sa & Israel, 1991), 但过量积累易增加土壤磷素流失风险, 导致周围地表水体富营养化。

现有研究表明, 缺磷时老叶片中的磷通过韧皮部运向新生叶片, 保证新生器官生长, 进而提高植株体内磷的再利用效率 (庞欣等, 1999)。缺磷时, 花生根系最先感受到胁迫, 并有较强的自我调节能力, 把地上部较多的光合产物分配到根系中, 以保证根系生长, 增大根系体积, 吸收更多的磷来满足生长需要 (曹丽霞等, 2009)。缺磷可显著降低花生百果重、单株果数、双仁饱果数及产量 (董晓霞等, 2008), 施磷能够增加花生叶片叶绿素和可溶性蛋白含量及光合速率 (周录英等, 2007), 提高根系干重、根系活力和根瘤数量 (王月福等, 2012), 进而提高荚果出米率、脂肪和蛋白含量 (魏志强等, 2002)。

目前, 有关磷肥对花生生长发育、荚果产量、营养代谢及光合作用的影响研究较多, 而对花生根系形态及生理特性的影响鲜见报道。根系是植株重要的器官, 与地上部器官的生长、产量形成及衰老进程有着密切的关系。为此, 本试验探讨了不同磷水平对花生根系形态、生理特性及产量等方面的影响, 以期对花生科学施磷提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验池制作

试验于 2010 年在山东省花生研究所莱西试验站进行。设立长、宽、深各为 1.2、1.1 和 0.6 m 的试验池, 池内填充含少量泥的河沙。泥河沙的速效磷含量为 $5.9 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。池栽填沙前将试验池的底及四

周用塑料大棚膜与周围土壤隔开, 切断池内外物质交流。将底部用打孔器均匀打三排孔, 每排 3 个, 共 9 个孔, 防止积水涝害。5 月 15 日播种, 每池播 4 行, 行距 27.5 cm, 穴距 20 cm, 每穴 2 粒种子, 9 月 15 日收获。供试花生品种‘花育 22’。生长季节内根据土壤水分情况定期定量补浇水分, 始终保持试验土壤处在适宜的水分条件下, 且各处理间相对一致。其他管理措施同当地高产田, 收获时测定植株农艺性状和荚果产量。

1.2 试验设计

试验磷用量以 P_2O_5 计, 设 4 个处理, 分别为: P1, $0 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$; P2, $30 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$; P3, $60 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$; P4, $90 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。根据试验池面积折算, 具体到每个试验池用量分别为: 0 g (P1)、4 g (P2)、8 g (P3) 和 12 g (P4)。其余营养元素各处理用量相同, 每个试验池具体用量分别为: 纯氮 12 g, K_2O 13 g, CaCl_2 6 g, MgSO_4 、 FeSO_4 、硼砂、 ZnSO_4 、 MnSO_4 和 CuSO_4 各 2 g, $\text{H}_8\text{MoN}_2\text{O}_4$ 1 g。为了使不同磷处理的氮和钾用量相同, 氮肥用尿素和 KH_2PO_4 调配, 钾肥用 KH_2PO_4 和 K_2SO_4 调配, 不同处理施肥量见表 1。单因素随机区组设计, 重复 4 次。

1.3 测定方法

1.3.1 根系形态与生理指标

于花生结荚中期 (8 月 3 号) 和收获前 2 次测定根系的形态和相关生理指标。

根系形态的测定: 每次选取 3 穴 (6 株), 将 0–25 cm 沙层内的根系全部挖出, 拣拾残落根系, 然后用流水缓缓冲洗干净, 冲洗时根系下方放置一个 100 目的筛子以防止脱落的根系被水冲走。然后用吸水

表 1 主要元素用量
Table 1 Main element rate ($\text{g}\cdot\text{pool}^{-1}$)

肥料 Fertilizer	处理 Treatment			
	P1	P2	P3	P4
KH_2PO_4	0	17.4	34.7	45.5
$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	0	0	0	6.5
K_2SO_4	21.8	13.5	5.1	0
$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$	25.7	25.7	25.7	22.7

纸吸干根系表面水分, 从中选出4株生长均匀一致的植株根系, 用WinRHIZO根系分析系统(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)测定根系形态。

生理指标测定: 超氧化物歧化酶(SOD)活性检测用NBT法(李合生, 2000), 过氧化物酶(POD)活性检测用愈创木酚法(华东师范大学生物系植物生理教研组, 1980), 过氧化氢酶(CAT)活性参照(Chance & Maehly, 1995)的方法, 丙二醛(MDA)含量测定采用赵士杰等(1994)改进的方法, 可溶性蛋白含量用考马斯亮蓝G-250法测定(李合生, 2000), 根系活力用TTC还原法测定(李合生, 2000)。

1.3.2 农艺性状与产量

收获时测定主要农艺性状, 以试验池为单位测定产量。

1.4 数据统计

统计分析软件SPSS 13.0, 作图工具Sigma-Plot 10.0。

2 结果和分析

2.1 对农艺性状和产量的影响

花生单株结果数、生物产量、经济系数、出米率及产量均随施磷量的增加而增加, P4处理多数情况下显著高于P1, 而P2和P3差异不显著(表2)。

2.2 对根系形态的影响

2.2.1 根系长度

结荚中期不同处理根系总长随施磷量的增加而增加, 施磷处理比不施磷处理根系总长增加3.5%–20.7%, P3和P4显著大于P1和P2, 而P3与P4、P2与P1差异不显著; 直径 ≤ 1 mm的根系长度不同处理的差异性与根系总长结果相似; 直径 > 1 mm的根, 施磷处理的根系长度显著大于不施磷处理P1。生育后期, 不同处理根系总长变化趋势与中期

相反, 随施磷量的增加而呈减少趋势, 不施磷的处理P1最高, 显著高于施磷处理, P4最低, 而P2和P3居中, 且二者差异不显著; 直径 ≤ 1 mm的根系长度不同处理的差异性与根系总长结果相似; 直径 > 1 mm的根, 所有处理差异不显著。表明根系总长度的差异主要由直径 ≤ 1 mm的根系长度决定(表3)。

2.2.2 根系体积

结荚中期, 根系总体积和直径 > 3 mm的根体积, P4处理显著高于P2和P1, 但与P3差异不显著, P2与P1差异未达显著水平; 直径 $1 < D \leq 3$ mm的根体积, 施磷显著高于不施磷, 且P4显著高于P2和P3; 直径 ≤ 1 mm的根系体积, 各处理间差异不显著。收获期, 根系总体积及不同直径根的根体积, 总体趋势是随施磷量的增加而增加或无明显变化, 但只有直径 ≤ 1 mm的根系体积, 施磷最高的处理P4显著低于不施磷处理P1。总体说来, 施磷对根系体积的影响较小(表3)。

2.2.3 根系表面积

结荚中期, 施磷可显著增加根系总表面积, 并随施磷量提高而增加, P2、P3和P4分别比P1根系总表面积增加9.7%、14.8%和20.3%。P4显著高于P2, 但与P3差异不显著。直径 ≤ 1 mm的根系表面积与施磷量的关系在不同处理间与根系总表面积趋势相似, 但P2与P1的差异未达到显著水平。而直径 > 3 mm的根系表面积只有P4与P1差异达到显著水平, 直径 $1 < D \leq 3$ mm的根系表面积不同处理间差异不显著。此结果表明, 施磷主要促进了直径 ≤ 1 mm的根系表面积及总表面积, 而对于直径 > 1 mm的根系表面积影响较小, 即施磷主要是增加了细根系的表面积。收获期, 根系总表面积及不同直径的根系表面积, 除直径 > 3 mm的外, 总体趋势是随施磷量

表2 不同磷水平对花生农艺性状和产量的影响

Table 2 Effect of different P levels on agronomy characteristics and yields of peanut

处理 Treatment	单株结果数 Pod number per plant	单株生物产量 Biological yield per plant (g)	经济系数 Economic coefficient	出米率 Shelling percentage (%)	产量 Yield (kg·hm ⁻²)
P1	9.8 ^b	30.0 ^b	0.49 ^b	64.3 ^c	3 643.0 ^b
P2	10.5 ^{ab}	31.6 ^{ab}	0.52 ^{ab}	68.0 ^b	3 947.2 ^b
P3	11.5 ^{ab}	33.0 ^{ab}	0.55 ^a	70.7 ^{ab}	4 174.1 ^a
P4	12.1 ^a	35.4 ^a	0.56 ^a	71.5 ^a	4 244.5 ^a

同行数据后不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Different small letters in each lines indicate significant differences at $p < 0.05$.

表3 不同磷水平对花生根系形态的影响

Table 3 Effects of different P levels on root morphology of peanut

性状(每株) Item (per plant)	根长(D)范围 Root length range (mm)	结荚中期 Middle of pod filling stage				收获期 Harvest stage			
		P1	P2	P3	P4	P1	P2	P3	P4
根系长度 Length of root (cm)	0 < D ≤ 1	1 831.8 ^b	1 879.9 ^b	2 203.5 ^a	2 184.6 ^a	1 627.0 ^a	1 342.1 ^{bc}	1 415.8 ^b	1 241.8 ^c
	1 < D ≤ 3	191.8 ^c	210.5 ^b	234.5 ^a	245.3 ^a	164.7 ^a	167.4 ^a	156.9 ^a	147.1 ^a
	D > 3	9.5 ^c	13.8 ^b	16.1 ^{ab}	17.2 ^a	8.2 ^a	10.3 ^a	9.7 ^a	10.7 ^a
	总和 Sum	2 033.1 ^b	2 104.1 ^b	2 454.1 ^a	2 447.0 ^a	1 799.9 ^a	1 519.8 ^{bc}	1 582.3 ^b	1 399.5 ^c
根系体积 Volume of root (cm ³)	0 < D ≤ 1	2.2 ^a	2.4 ^a	2.6 ^a	2.6 ^a	2.0 ^a	1.7 ^{ab}	1.6 ^{ab}	1.6 ^b
	1 < D ≤ 3	3.8 ^c	4.2 ^b	4.3 ^b	4.7 ^a	3.2 ^a	3.2 ^a	3.0 ^a	3.0 ^a
	D > 3	2.2 ^c	2.4 ^{bc}	2.6 ^{ab}	2.8 ^a	1.4 ^a	1.4 ^a	1.5 ^a	1.4 ^a
	总和 Sum	8.3 ^c	9.1 ^{bc}	9.5 ^{ab}	10.1 ^a	6.6 ^a	6.2 ^a	6.0 ^a	5.9 ^a
根系表面积 Surface area of root (cm ²)	0 < D ≤ 1	187.9 ^b	207.6 ^{ab}	219.7 ^a	224.2 ^a	163.3 ^a	144.9 ^{ab}	147.4 ^{ab}	133.4 ^b
	1 < D ≤ 3	85.9 ^a	91.6 ^a	91.0 ^a	97.1 ^a	80.4 ^a	65.1 ^{ab}	63.3 ^b	60.3 ^b
	D > 3	13.4 ^{bc}	15.8 ^b	19.1 ^b	24.3 ^a	11.3 ^b	12.0 ^{ab}	11.7 ^{ab}	14.4 ^a
	总和 Sum	287.2 ^c	315.0 ^b	329.8 ^{ab}	345.5 ^a	254.9 ^a	222.0 ^b	219.4 ^b	211.0 ^b
根尖数量 Tip numbers of root per plant	0 < D ≤ 1	2 798.1 ^b	3 153.0 ^a	3 176.5 ^a	3 399.9 ^a	2 604.8 ^a	2 590.0 ^a	2 294.5 ^a	2 295.5 ^a
	1 < D ≤ 3	56.0 ^b	60.0 ^{ab}	64.4 ^{ab}	65.4 ^a	29.2 ^a	23.4 ^a	21.0 ^a	14.3 ^a
	D > 3	3.5 ^a	3.4 ^b	5.0 ^a	5.0 ^a	1.5 ^a	1.6 ^a	1.4 ^a	0.8 ^a
	总和 Sum	2 857.5 ^b	3 216.4 ^a	3 245.9 ^a	3 470.3 ^a	2 666.3 ^a	2 627.3 ^a	2 339.3 ^a	2 326.0 ^a
单株根瘤数 Nodules number per plant		76.8 ^b	85.0 ^{ab}	93.5 ^a	90.0 ^{ab}	41.3 ^a	37.8 ^{ab}	30.5 ^{ab}	27.0 ^b
根瘤鲜重 Fresh weight of nodule per plant (g)		0.748 ^b	0.917 ^{ab}	1.042 ^a	1.014 ^a	0.240 ^a	0.283 ^a	0.243 ^a	0.221 ^a

同行数据后不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Different small letters in each lines indicate significant differences at $p < 0.05$.

的增加而减少(表3)。

2.2.4 根尖数量

结荚中期, 施磷可显著增加根尖总量及直径 ≤ 1 mm 根的根尖数量, 并有随施磷量提高而增加的趋势, 施磷处理比不施磷处理根尖总量及直径 ≤ 1 mm 的根尖数量分别增加 12.6%–21.4% 和 12.1%–20.5%, 但不同施磷量间的差异没有达到 5% 的显著水平; 直径 > 1 mm 根的根尖数量, 也有随施磷量提高而增加的趋势, 但低量施磷与不施磷及不同施磷量之间差异大多不显著。收获期时, 根尖总量和各个直径范围内的根尖数量无显著差异(表3)。

2.2.5 根瘤形成

根瘤数量与重量是衡量花生根瘤固氮能力强弱的重要指标。结荚中期, 单株根瘤数量和根瘤鲜重均随施磷量的增加而增加, 施磷可使根瘤数量增加 10.7%–21.7%, 根瘤鲜重增加 22.6%–35.6%, 但不同施磷量之间差异并不显著。收获期, 不施磷处理的根瘤数最多, 且随施磷量增加, 根瘤数目呈减少趋势, 施磷比不施磷处理根瘤数量减少 8.5%–34.6%; 根瘤鲜重在不同处理间无显著差异(表3)。

2.3 对根系活性氧代谢的影响

2.3.1 SOD、POD及CAT活性的影响

SOD活性在结荚中期随施磷量的增加而增加, P2、P3和P4分别比P1提高12.7%、15.9%和20.6%; P2与P3差异不显著。收获期, P2和P3处理较高, 显著高于P4, 但与P1差异不显著(图1A)。

POD活性在结荚中期随施磷量的增加而增加, 增幅14.8%–36.8%; P2与P1、P3与P4差异不显著, 但P3、P4显著高于P1和P2。收获期, POD活性随施磷量增加而降低, P1和P2两处理与P3和P4的差异达到显著水平(图1B)。

CAT活性在结荚中期不同处理间变化趋势与SOD、POD活性相似, 施磷比不施磷处理增加17.0%–41.8%, 但P3与P4差异不显著。收获期, CAT活性随施磷量的增加而减少, P1、P2与P3处理差异不显著, 但显著高于P4(图1C)。

2.3.2 对MDA含量的影响

结荚中期, MDA含量随施磷量增加而降低, 不施磷处理MDA含量显著高于施磷处理, P2与P3之间差异不显著, 但显著高于P4。收获期, 低磷处理

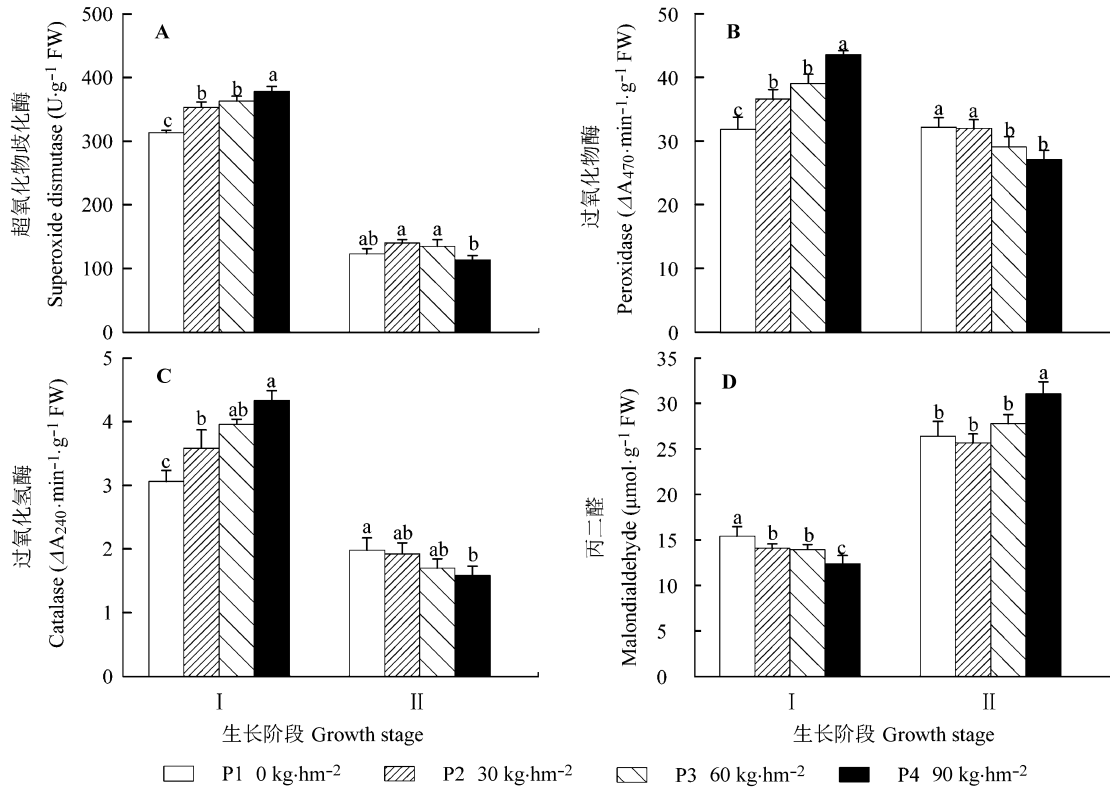


图1 不同磷水平对花生根系活性氧代谢的影响(平均值±标准偏差)。I, 结荚中期; II, 收获期。
Fig. 1 Effect of different P levels on active oxygen metabolism of peanut root (mean ± SD). I, middle of pod filling stage; II, harvest stage.

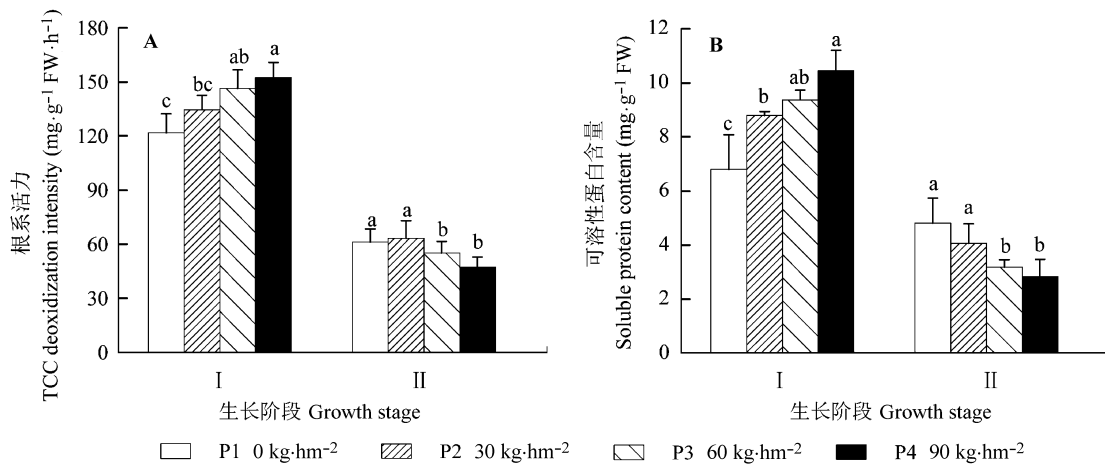


图2 不同磷水平对花生根系活力及可溶性蛋白含量的影响(平均值±标准偏差)。I, 生育中期; II, 收获期。
Fig. 2 Effect of different P levels on root activity and soluble protein content of peanut root (mean ± SD). I, middle growing stage; II, harvest stage. TTC, triphenyltetrazolium chloride.

(P2) MDA含量较低, 高磷处理(P4) MDA含量最高, 比P1高18.6%, 差异达显著水平(图1D)。

2.4 对根系活力和可溶性蛋白含量的影响

2.4.1 根系活力

根系活力是反映植株对养分吸收效率高低的

指标。结荚中期, 根系还原力随施磷量增加而增加, P2、P3和P4处理分别比P1提高10.4%、20.0%和25.0%, 无磷与施磷的不同处理间差异显著。收获期, 低磷(P2)处理的根系还原力最高, 显著高于P3和P4, 但与P1差异不显著(图2A)。

2.4.2 可溶性蛋白含量

结荚中期, 可溶性蛋白含量随施磷量的增加而增加, P₂、P₃和P₄分别比P₁提高29.2%、37.8%和53.5%, 且各处理间差异显著。收获期, 可溶性蛋白含量随施磷量的增加而减少, 降低幅度在15.7%–41.4%, 其中, 无磷与低磷(P₂)之间差异不显著, 但显著高于P₃和P₄ (图2B)。

3 讨论

3.1 施磷与产量及主要农艺性状

增施磷肥可以优化花生的各项农艺指标, 提高产量(Hippler *et al.*, 2011)。本试验结果表明, 花生单株结果数、生物产量、经济系数、出米率及产量均随施磷量的增加而增加, 说明施磷可以显著提高产量, 而增产原因一方面是提高总生物产量, 另一方面是提高经济系数, 而经济系数的提高是通过提高单株结果数和荚果饱满度这一途径来实现的。出米率是反映荚果饱满程度的一个重要指标, 花生荚果饱满度受单株结果数和冠层光合产物多寡的制约。本试验中, 施磷可以同时提高单株结果数和出米率, 表明施磷显著增加了冠层光合能力, 使得植株在增加单株果数的情况下仍可提高出米率。

3.2 施磷与根系形态

根系是花生营养吸收的主渠道, 根系发育好坏直接影响到地上部冠层的构建及最终产量的形成(万书波, 2003)。根系长度、体积、表面积及根尖数是反映根系发育好坏的主要形态指标(Batten, 1992)。现有研究表明, 磷供应水平与根系形态具有较好的相关性(Gahoonia *et al.*, 1997; Daram *et al.*, 1998; 廖红和严小龙, 2000)。施磷有助于作物根系发育, 从而接触到更大的土壤面积, 提高根系水势, 增强根系活力, 促进根系对水分、养分的吸收(曹爱琴和严小龙, 2001)。本试验结果表明, 施磷量对根系的影响, 在不同生育阶段表现出较大的差异。结荚中期, 根系总长度、体积、表面积及根尖数量均随施磷量的增加而呈现增加趋势, 表明施磷可以促进根系发育, 特别是当施磷量超过60 kg·hm⁻²时, 上述4指标均显著高于不施磷处理, 而当施磷量为30 kg·hm⁻²时, 只有根系表面积及根尖数量两项指标与不施磷处理达到显著水平, 表明这两项指标比根系长度和体积对磷肥的反应更敏感; 试验同时发现, 直径≤1 mm根的根系的长度、表面积及根尖数

量对施肥的变化趋势与根系总长度、表面积及根尖数量变化基本一致, 而直径1 < D ≤ 3 mm根的根系体积与根系总体积变化一致。这与这4个指标在不同根系直径内的范围分布有关, 根据本试验结果, 直径≤1 mm范围内根系的长度、表面积及根尖数量分别占各自总量的89.3%、64.9%和98.3%, 而直径1 < D ≤ 3 mm范围内的根系体积占根系总体积的49.5%。

收获期, 根系上述4项指标对磷不同用量的反应与结荚中期相反, 即随施磷量的增加而降低。造成这一现象的原因可能有两个方面, 第一, 与施磷改变了花生库源比有关。施磷后, 生育前、中期植株营养得到改善, 各器官发育健壮, 冠层光合能力强, 单株结果数增加, 从而使得生育后期根系需要吸收更多的营养充实荚果, 导致根系营养入不敷出, 加速了根系的衰老(下面要讨论的根系中有关衰老酶的变化趋势也证明了这一点), 导致部分根系衰老死亡并脱落, 所以出现了随施磷量增加4项指标反而减少的现象。以前的研究表明, 花生生育后期通过摘叶减源, 提高库源比会加速叶片衰老(王才斌等, 1992)。从本试验经济系数变化可知, 施磷可以显著提高经济系数, 即提高了荚果库的比例。因此, 生育后期提高库源比, 会加速植株整个营养体的衰老速率。第二, 与缺磷易延长花生生育期有关。现有研究表明, 适量增施磷肥会促进作物早熟, 而缺磷则推迟作物成熟期(北京农业大学, 1980)。

磷对花生根瘤的形成及发育有重要的促进作用。磷可以刺激根瘤菌的繁殖, 促使根瘤菌鞭毛运动, 从而增强根瘤菌的侵染能力, 增加有效根瘤(Sanginga, 2003; 王树起等, 2010), 提高植株根瘤固氮能力(Pereira & Bliss, 1987)。基施磷肥可显著改善豆科作物的单株根瘤数和根瘤鲜重(李富宽等, 2005)。本试验结果表明, 结荚中期, 随施磷量的增加, 花生单株根瘤数和根瘤鲜重都显著增加, 与以往研究结果一致。但收获期, 根瘤鲜重不同处理间无显著差异, 而根瘤数量随施磷量增加呈减少趋势, 其原因一是施磷花生生长发育后期根系衰老加快, 影响根瘤寿命, 二是地上部光合产物主要用于充实荚果, 而用于维持根瘤的碳水化合物量减少, 进而影响到根瘤发育。

3.3 施磷与活性氧代谢

植株的衰老与活性氧代谢密切相关, 衰老是植

物体内活性氧和自由基代谢失调的积累过程(严雯奕等, 2010)。SOD、POD、CAT是活性氧清除酶系统的重要保护酶,MDA含量高低可以反映细胞膜脂过氧化作用的强弱,这些都是衡量植物衰老的指标。本试验结果表明,在结荚中期,随施磷量的增加,根系的SOD、POD和CAT活性升高,MDA含量降低。此时,较高的保护酶活性可以及时清理植株体内的活性氧,降低过氧化水平,从而减轻膜伤害的程度,使植株保持较高的养分吸收效率,提高根系吸收矿质养分的能力。刘艳等(2012)报道,适量施氮可明显提高玉米保护酶活性,降低MDA含量,与本试验结果相似,即施肥可提高活性氧代谢水平。在收获期,由于施磷花生荚果发育好,库容大,根系中的营养物质更多转向荚果,导致根系的活力下降,SOD、POD和CAT活性降低,而活性氧的积累越来越多,细胞膜脂过氧化程度加重,MDA含量增多。所以,施磷处理反而出现根系早衰的迹象。

3.4 施磷与根系活力及可溶性蛋白含量

根系活力可反映植物根系吸收与代谢能力的强弱,其变化直接影响地上部的生长和最终产量(Daimon & Yoshoka, 2001),可溶性蛋白含量是反映作物器官氮代谢水平和生活力高低的一个重要指标(王才斌等, 2007)。因此,根系活力和可溶性蛋白含量都是反映根系代谢功能强弱的指标。现有研究(赵秀峰等, 2010; 习金根, 2009; 贺军军, 2009)显示,增施磷肥可以显著提高根系活力,但磷过高会抑制根系的生长与代谢。本试验中,结荚期随施磷量的增加,根系活力和可溶性蛋白含量均呈增加的趋势,表明施磷可显著促进根系的生理代谢功能。收获期,根系活力和可溶性蛋白含量对磷的反应趋势与结荚中期相反,随施磷量的增加呈下降趋势。这可能与不同处理间花生库源比不同有关,本试验中,随施磷量的增加生殖体增加显著,库源比提高,生育后期营养体内的物质大量转移到荚果,从而出现根系活力降低的现象。实际上,随着库源比的提高,不仅根系,地上部叶片等营养器官也出现同样的趋势(另文发表)。这一结果表明,施磷对植株的影响是一个复杂的过程,不同生育阶段对不同器官的效应存在一定差异。早衰是影响花生高产稳产和持续增产的主要因素之一,引起早衰的原因很多,其中高产花生生育前半期发育过快,生育后期生殖体对营养需求大,导致营养器官“入不敷出”是重要原

因之一(王才斌和万书波, 2011)。探讨库源比与花生衰老的关系及其技术对策,是未来花生栽培应该重视的一个课题。

4 结论

结荚中期,根系总长度、体积、表面积及根尖数量等形态指标,根系中活性氧清除酶系统保护酶活性、根系活力和可溶性蛋白含量等生理指标,单株根瘤数目和鲜重等根瘤固氮能力指标,除MDA含量外,均随施磷量的增加而提高,特别是施磷量较高的处理,显著高于不施磷处理,表明施磷可以增强花生生理代谢能力和清除植株活性氧机能,提高根系代谢能力。根系活力的提高促进了植株的生长发育,尤其是生殖体的发育,提高了库源比。虽然库源比的提高在生育后期对根系活力造成一定的影响,从产量形成的角度讲,这种影响是正效应的。生产中采取其他措施防止高产花生的早衰,是花生持续高产的重要途径。

基金项目 山东省农业重大应用技术创新课题“夏花生高产高效关键技术研究”、山东省科技发展计划(2012GGC02025)、青岛市公共领域科技支撑计划项目(12-1-3-28-nsh和11-2-3-28-nsh)和现代农业产业技术体系建设专项(CARS-14)。

参考文献

- Abel S, Ticconi CA, Delatorre CA (2002). Phosphate sensing in higher plants. *Physiologia Plantarum*, 115, 1–8.
- Batten GD (1992). A review of phosphorus efficiency in wheat. *Plant and Soil*, 146, 163–168.
- Beijing Agricultural University (1980). *Plant Physiology*. Agricultural Press, Beijing. (in Chinese) [北京农业大学(1980). 植物生理学. 农业出版社, 北京.]
- Cao AQ, Yan SL (2001). Adaptation of soybean root architecture under different P conditions. *Journal of South China Agricultural University*, 22(1), 92. (in Chinese with English abstract) [曹爱琴, 严小龙 (2001). 不同供磷条件下大豆根构型的适应性变化. 华南农业大学学报, 22(1), 92.]
- Cao LX, Chen GL, Dun HX, Zhang K (2009). Effect of phosphorus deficiency on root growth and root exudates of *Cucurbita ficifolia* B. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 24(5), 164–169. (in Chinese with English abstract) [曹丽霞, 陈贵林, 敦惠霞, 张轲 (2009). 缺磷胁迫对黑籽南瓜幼苗根系生长和根系分泌物的影响. 华北农学报, 24(5), 164–169.]
- Chance B, Maehly A (1995). Assay of catalase and peroxidase.

- In: Colowick SP, Kaplan NO eds. *Methods in Enzymology*. Academic Press, New York.
- Daimon H, Yoshioka M (2001). Responses of root nodule formation and nitrogen fixation activity to nitrate in a split-root system in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 187, 89–95.
- Daram P, Brunner S, Persson BL, Amrhein N, Bucher M (1998). Functional analysis and cell-specific expression of a phosphate transporter from tomato. *Planta*, 206, 225–233.
- Dong XX, Wei JL, Yang G, Li Y, Tian Y, Guan LS, Cui RZ (2008). Studies on limiting nutrient elements of spring peanut and distribution of nitrogen, phosphorus and potassium in different parts when lack of nutrients. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 24, 277–281. (in Chinese with English abstract) [董晓霞, 魏建林, 杨果, 李彦, 田叶, 管力生, 崔荣宗 (2008). 春花生养分限制因子与缺肥时花生体内氮磷钾的分配研究. 中国农学通报, 24, 277–281.]
- Gahoonia TS, Care D, Nielsen NE (1997). Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. *Plant and Soil*, 191, 181–188.
- He JJ, Lin ZM, Hua YG, Luo W, Lin QH (2009). Effect on roots growth of rubber at different phosphorous fertilizer levels. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, (1), 16–19, 30. (in Chinese with English abstract) [贺军军, 林钊沐, 华元刚, 罗微, 林清火 (2009). 不同施磷水平对橡胶树根系活力的影响. 中国土壤与肥料, (1), 16–19, 30.]
- Hippler FWR, Moreira M, Dias NMS, Hermann ER (2011). Native mycorrhizal fungi and phosphate doses in the development of peanut RUNNER IAC 886. *Revista Ciência Agronômica*, 42, 605–610.
- Li FK, Zhai GY, Shen YX, Liu XB, Jiang HX (2005). Effect of superphosphate application and rhizobia inoculation on growth and forage quality of *Medicago sativa* in the Yellow River Delta. *Acta Pratacultural Science*, 14(3), 87–93. (in Chinese with English abstract) [李富宽, 翟桂玉, 沈益新, 刘信宝, 姜慧新 (2005). 施磷和接种根瘤菌对黄河三角洲紫花苜蓿生长及品质的影响. 草业学报, 14(3), 87–93.]
- Li H, Huang G, Meng Q, Ma L, Yuan L, Wang F, Zhang W, Cui Z, Chen X, Shen X, Jiang R, Zheng F (2011). Integrated soil and plant phosphorus management for crop and environment in China. A review. *Plant and Soil*, 348, 157–167.
- Li HS (2000). *Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiment*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [李合生 (2000). 植物生理生化实验原理和技术. 高等教育出版社, 北京.]
- Liao H, Yan XL (2000). Adaptive changes and genotypic variation for root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency. *Acta Botanica Sinica*, 42, 158–163. (in Chinese with English abstract) [廖红, 严小龙 (2000). 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异. 植物学报, 42, 158–163.]
- Liu Y, Wang R, Hua LM, Xie ZJ (2012). Effect of N application rates on leaf senescence and protective enzyme system at later stage of maize. *Journal of Maize Sciences*, 20(2), 124–127. (in Chinese with English abstract) [刘艳, 汪仁, 华利民, 解占军 (2012). 施氮量对玉米生育后期叶片衰老与保护酶系统的影响. 玉米科学, 20(2), 124–127.]
- Pang X, Li CJ, Zhang FS (1999). Effect of P deficiency on translocation and redistribution of phosphate in intact plants of cucumber. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 5, 137–143. (in Chinese with English abstract) [庞欣, 李春俭, 张福锁 (1999). 缺磷胁迫对黄瓜体内磷运输及再分配的影响. 植物营养与肥料学报, 5, 137–143.]
- Pereira PAA, Bliss FA (1987). Nitrogen fixation and plant growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) at different levels of phosphorus availability. *Plant and Soil*, 104, 79–84.
- Plant Physiology Teaching and Research Group, Department of Biology, East China Normal University (1980). *Plant Physiology Experiment Instruction*. People's Education Press, Beijing. 169–176. (in Chinese) [华东师范大学生物系植物生理教研组 (1980). 植物生理学实验指导. 人民教育出版社, 北京. 169–176.]
- Rausch C, Bucher M (2002). Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. *Planta*, 216, 23–37.
- Sa TM, Israel DW (1991). Energy status and functioning of phosphorus-deficient soybean nodules. *Plant Physiology*, 97, 928–935.
- Sanginga N (2003). Role of biological nitrogen fixation in legume based cropping systems; a case study of West Africa farming systems. *Plant and Soil*, 252, 25–39.
- Schachtman DP, Reid RJ, Ayling SM (1998). Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology*, 116, 447–453.
- Suh S, Yee S (2011). Phosphorus use-efficiency of agriculture and food system in the US. *Chemosphere*, 84, 806–813.
- Wan SB (2003). *Peanut Cultivation in China*. Shanghai Scientific and Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [万书波 (2003). 中国花生栽培学. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Wang CB, Sun YH, Tao SX, Liang YY, Niu ZR, Zheng YP (1992). Study on relationship of source and sink in peanut. *Journal of Peanut Science*, (1), 11–15. (in Chinese with English abstract) [王才斌, 孙彦浩, 陶寿祥, 梁裕元, 牛振荣, 郑亚萍 (1992). 花生源库关系的研究. 花生学报, (1), 11–15.]

- Wang CB, Wan SB (2011). *Peanut Physiological Ecology*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [王才斌, 万书波 (2011). 花生生理生态学. 中国农业出版社, 北京.]
- Wang CB, Wu ZF, Cheng B, Zheng YP, Wan SB, Guo F, Chen DX (2007). Effect of continuous cropping on photosynthesis and metabolism of reactive oxygen in peanut. *Acta Agronomica Sinica*, 33, 1304–1309. (in Chinese with English abstract) [王才斌, 吴正锋, 成波, 郑亚萍, 万书波, 郭峰, 陈殿绪 (2007). 连作对花生光合特性和活性氧代谢的影响. 作物学报, 33, 1304–1309.]
- Wang SQ, Han XZ, Yan J, Li XH, Qiao YF (2010). Impact of phosphorus deficiency stress on root morphology, nitrogen concentration and phosphorus accumulation of soybean (*Glycine max* L.). *Chinese Journal of Soil Science*, 41(3), 644–650. (in Chinese with English abstract) [王树起, 韩晓增, 严君, 李晓惠, 乔云发 (2010). 缺磷胁迫对大豆根系形态和氮磷吸收积累的影响. 土壤通报, 41(3), 644–650.]
- Wang YF, Xu L, Zhao CX, Wang ML (2012). Effects of phosphorus application on nitrogen accumulation sources and yield of peanut. *Chinese Journal of Soil Science*, 43, 444–450. (in Chinese with English abstract) [王月福, 徐亮, 赵长星, 王铭伦 (2012). 施磷对花生积累氮素来源和产量的影响. 土壤通报, 43, 444–450.]
- Wei ZQ, Shi YX, Kong FM (2002). The effect of phosphorus deficiency stress on acid phosphatase in peanut. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 24(3), 44–46. (in Chinese with English abstract) [魏志强, 史衍玺, 孔凡美 (2002). 缺磷胁迫对花生磷酸酶活性的影响. 中国粮油学报, 24(3), 44–46.]
- Xi JG, Wu H, Liang MZ, Sun GM (2009). Effects of phosphorus on plant and root of sisal. *Guangdong Agricultural Sciences*, (11), 82–85. (in Chinese with English abstract) [习金根, 吴浩, 梁敏枝, 孙光明 (2009). 不同的磷水平对剑麻根系和植株生长的影响. 广东农业科学, (11), 82–85.]
- Xu L, Wang YF, Cheng X, Kang YJ, Wang ML (2009). Effects of phosphorus application on root growth and development and yield of peanut (*Arachis Hypogaea* L.). *Journal of Peanut Science*, 38, 32–35. (in Chinese with English abstract) [徐亮, 王月福, 程曦, 康玉洁, 王铭伦 (2009). 施磷对花生根系生长发育和产量的影响. 花生学报, 38, 32–35.]
- Yan WY, Ye SH, Dong YJ, Jin QS, Zhang XM (2010). Research progress related to plant leaf senescence. *Crops*, (4), 4–9. (in Chinese with English abstract) [严雯奕, 叶胜海, 董彦君, 金庆生, 张小明 (2010). 植物叶片衰老相关研究进展. 作物杂志, (4), 4–9.]
- Zhao SJ, Xu CC, Zou Q, Meng QW (1994). Improvements of method for measurement of malondialdehyde in plant tissues. *Acta Photophysiological Sinica*, 30(3), 207–210. (in Chinese with English abstract) [赵士杰, 许长成, 邹琦, 孟庆伟 (1994). 植物组织中丙二醛测定方法的改进. 植物生理学报, 30(3), 207–210.]
- Zhao XF, Wang WL, He DX (2010). Effects of phosphorus fertilizer application rates on root physiological and biochemical characteristics and grain protein content in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Triticeae Crops*, 30, 870–874. (in Chinese with English abstract) [赵秀峰, 王文亮, 贺德先 (2010). 施磷水平对小麦根系生理及籽粒蛋白质含量的影响. 麦类作物学报, 30, 870–874.]
- Zhou LY, Li XD, Tang X, Lin YJ, Li ZF (2007). Effects of different application amount of N, P, K fertilizers on physiological characteristics, yield and kernel quality of peanut. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2468–2474. (in Chinese with English abstract) [周录英, 李向东, 汤笑, 林英杰, 李宗奉 (2007). 氮、磷、钾肥不同用量对花生生理特性及产量品质的影响. 生态学报, 18, 2468–2474.]

责任编辑: 李凤民 责任编辑: 李敏