

豆科和非固氮植物氮磷利用效率的比较研究

彭昀月¹ 彭慧元^{1,2} 韩文轩^{1*}

(1. 中国农业大学 资源与环境学院/北京市有机农业与生物多样性重点实验室/

植物-土壤相互作用教育部重点实验室,北京 100193;

2. 贵州省生物技术研究,贵阳 550006)

摘要 为深入理解物种养分利用策略,服务于农作物的施肥管理,选择固氮植物大豆及非固氮植物苋菜和稗草为研究对象,同时选择另一试验的首蓿作为豆科植物的补充材料,利用温室施肥试验研究了固氮和非固氮植物氮(N)、磷(P)元素积累量与生长速率的关系以及 NUE 的差异。结果表明:豆科植物氮素利用效率在整个生育期显著低于非豆科植物;豆科植物苗期磷素利用效率高其后几个时期。固氮植物中氮磷积累量每增加一倍对应的总生长速率平均增加 0.5~0.7 倍(大豆 N:0.69,P:0.54;首蓿 N:0.52,P:0.53),显著低于非固氮植物总生长速率 2~3 倍的增加量(苋菜 N:2.75,P:2.23;稗草 N:2.87,P:2.10)。4 种植物氮磷 NUE 的差异,体现了固氮与非固氮植物在其生活史中不同的养分利用和分配方式,及不同的环境养分适应策略,但差异背后的生理机制仍需进一步的研究。此外,若要提高化肥利用效率,应在豆科植物生长初期少施氮肥,增施磷肥。

关键词 氮;磷;积累量;固氮植物;生长阶段;生长速率;养分利用效率

中图分类号 Q945.1

文章编号 1007-4333(2017)06-0048-08

文献标志码 A

The comparison of nitrogen- and phosphorus- use efficiency between legume and non-nitrogen-fixing plant

PENG Yunyue¹, PENG Huiyuan^{1,2}, HAN Wenxuan^{1*}

(1. Beijing Key Laboratory of Biodiversity and Organic Farming/Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, MOE/

College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. Guizhou Biotechnology Institute, Guiyang 550006, China)

Abstract Research on nutrient use efficiency (NUE) in plants with different nutrient use strategy, can assist the improvement of crop and fertilizer management. Two nitrogen-fixing species (*Glycine max* Merr. and *Medicago sativa* Linn.) and two non-nitrogen-fixing species (*Echinochloa crusgali* Beauv. and *Amaranthus mangostanus* Linn.) were taken as study materials to investigate nitrogen (N) and phosphorus (P) use efficiency (NNUE and PNUE) based on greenhouse fertilization tests. The results showed that; PNUEs of legume were higher at seedling stage than other stages; NNUEs of the two legumes were significantly lower than non-nitrogen-fixing plants across all stages. For every double increment of plant N and P accumulation, the total growth rate increased by 0.5-0.7 times (*G. max*, N:0.69, P:0.54; *M. sativa*, N:0.52, P:0.53) for legumes, which was significantly lower than that in non-nitrogen-fixing species (*A. mangostanus*, N:2.75, P:2.23; *E. crusgali*, N:2.87, P:2.10). The variances in NNUE and PNUE existed among these four plants reflect their differences in nutrient use strategies of these two categories of plant functional types (nitrogen-fixer vs. non-nitrogen-fixer) during their life cycles, although the underlying physiological mechanism is remain unclear. In conclusion, application of low N : P fertilizer ratio to legumes at early stages can make the most of cultivars nodulation and nitrogen fixation, and leading to higher fertilizer use efficiency.

Keywords nitrogen; phosphorus; accumulation; nitrogen-fixing plants; growth stage; growth rate; nutrient use efficiency

收稿日期: 2016-06-06

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41473068);国家级大学生创新训练项目(201510019057)

第一作者: 彭昀月, E-mail: pengyunyue@cau.edu.cn

通讯作者: 韩文轩, 教授, 博士生导师, 主要从事植物化学计量生态和功能属性研究, E-mail: hanwenxuan@cau.edu.cn

植物的养分利用效率(Nutrient use efficiency, NUE), 广义上指描述对植物具有潜在限制作用的养分, 如 N、P、K 等, 在体内转移分配等多种生理学过程及其与生长速率关系的术语^[1], 狭义上指吸收单位养分生产的有机物质质量^[2]。养分利用效率是表示植物生产力的重要指标^[3], 关于 NUE 的研究侧重限制性养分元素效率与植物环境适应性之间的关系。目前, 有关 NUE 的描述参数并无统一标准, 不同学者对于 NUE 概念的理解也有较大的差异^[3]。Shaver 等^[4]采用植物吸收土壤中单位有效养分后产生的干物质量来研究湿地植物营养状况; DeLucia 等^[5]则采用植物总干重和养分元素总含量之比及叶片干重与叶片养分元素的比值分别计算全株 NUE 和叶片 NUE; 或者还可以用植株全株生物量与养分积累量的比值来表示 NUE, 即植物全株养分浓度的倒数, 或是采用凋落物养分浓度的倒数等数值来表征 NUE^[6-7]。Berendse 等^[8]则提出 NUE 等于氮素生产力和氮素滞留时间的乘积。显而易见, 目前仍未对 NUE 的描述与计算标准达成共识, 但描述方式均围绕植株生物量、养分含量及生长时间等参数。生长速率也可以表征 NUE^[9], 绝对生长速率是指单位时间内植株的绝对生长量, 表示植物对生物量的累积量^[10]。因此生长速率和氮磷积累量之间的关系可直接表征 NUE。

不同物种、不同功能群植物在养分元素, 尤其是对 N、P 元素的利用上有明显差异, 且 NUE 受多种因素影响, 并有各自的适应策略^[9,11]。不同功能群植物在根系对养分元素的吸收特点、养分在植物体内运输途径和分配状况以及养分再吸收等方面的差异, 造成它们具有不同的 NUE^[12], 如: 有研究表明豆科植物氮利用效率普遍低于非豆科植物^[13]。

众所周知, 豆科植物是被子植物中分布最为广泛的三大科之一, 生存能力强, 生活环境复杂多样。豆科植物可以通过与固氮微生物共生进行生物固氮, 即豆科植物形成根瘤后, 根瘤菌将大气中的氮气还原成氨, 从而供应植物生长所需的氮素。对豆科作物施用大量氮肥会抑制根瘤的形成、妨碍结瘤固氮能力, 不利于氮元素的高效利用, 因此对于豆科作物应当少施或不施氮肥^[14-16]。

对于豆科植物与非豆科植物在养分利用方面的差异, 体现了不同类型植物在养分利用策略与环境适应性方面的不同^[9], 其中氮素与磷素的利用方式也不同。氮是植物体内蛋白质、核酸等的重要构成

元素, 促进光合作用和植物干物质积累^[17]。有研究认为, 相比于非豆科植物, 豆科植物叶片中的氮素含量更高, 但是氮素分配机制在光合系统内部却比较低效^[18-19], 因此导致豆科植物氮素 NUE 低于非豆科植物。磷是构成参与能量传递的高能化合物 ATP 的必需元素^[20], 可促进豆科植物根瘤形成, 直接提高根瘤的固氮能力^[21-22], 增加植株干物质积累^[23]。豆科植物对磷肥反应更为敏感, 主要根源在于其有结瘤固氮功能, 相对更容易受到 P 的限制; 且豆科作物是直根系, 根系大吸磷能力强^[24]。还有人认为施用磷肥可以调整氮磷比例, 使氮磷比高的豆科作物吸收磷素的竞争力更强^[25]。

现今针对豆科和非豆科植物养分利用效率差异的研究十分有限, 对二者机制的理解并不深入。本试验从植物生长的各阶段全株单位氮磷元素积累量增量的总生长速率增量的关系(式(1))着手, 通过比较分析大豆、苜蓿、苋菜、稗草 4 种植物, 研究固氮植物和非固氮植物之间 NUE 的差异, 旨在深入理解不同作物的养分利用策略, 从而为减少化肥资源投入、提高作物产量提供科学参考^[3]。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验材料采用大豆(豆科大豆属, 一年生草本, *Glycine max* Merr., 品种为单黄十三)、稗草(禾本科稗属, 一年生草本, *Echinochloa crusgali* Beauv.)、苋菜(苋科苋属, 一年生草本, *Amaranthus mangostanus* Linn., 品种为花红苋菜)3 种植物进行研究。紫苜蓿(豆科苜蓿属, 一年生草本, *Medicago sativa* Linn.), 其试验条件参见 Peng 等^[26]。

1.2 试验方法

试验在中国农业大学西校区科学园日光温室中进行。3 种植物每个阶段设置 5 个重复, 共 4 个阶段, 于 2015 年 4 月播种。取田间土壤风干后全部过 2 mm 筛、分装至盆中, 每盆装土 3.5 kg, 土壤有机质 11.98%, 有机碳 6.95%, 土壤全氮 0.227 mg/g, 全磷 0.424 mg/g。施基肥: 氮: 100 mg/kg(土), 磷、钾: 200 mg/kg(土), 氮肥采用 NH_4NO_3 , 磷肥和钾肥采用 NaH_2PO_4 和 KH_2PO_4 。植物种子经 1% 高锰酸钾(KMnO_4)浸泡 10 min 后冲洗干净放置于室温暗环境中催芽, 1~2 d 发芽后播种 7~12 棵苗, 1 周后间苗至 4~10 棵。采用称重法浇水, 每 2~

4 d 浇一次水,每次浇水至田间持水量的 70%。此后,根据不同植物生长情况分阶段收获,大豆、苋菜和稗草分为 4 个阶段。大豆收获时间分别为:苗期(4 月 28 日)、旺盛期(5 月 21 日)、开花结果期(6 月 20 日)、衰老期(7 月 11 日),分别出苗后 22、45、75 和 96 d;稗草收获时间分别为:旺盛期(5 月 3 日)、抽穗期(5 月 21 日)、衰老期(6 月 20 日)、死亡期(7 月 14 日),分别为出苗后 26、44、74 和 98 d;苋菜收获时间分别为:苗期(5 月 3 日)、旺盛期(6 月 1 日)、开花结果期(6 月 20 日)、衰老期(7 月 11 日),分别为出苗后 27、56、75 和 96 d。

1.3 测定指标及方法

分别收获植物地上及地下生物量,测量植物鲜重,放入烘箱 70 °C 烘干至恒重后称取干重。将烘干的样品粉碎后,最后采用硫酸-双氧水($\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$)湿法消煮,凯氏定氮法和钒钼黄比色法测定各器官样品的全氮、全磷含量。

1.4 NUE 的定义

本研究以幂函数 $y=kx^a$,或在双对数坐标系中以其线性形式 $Y=aX+b$,来描述植物生长速率 y 和氮磷积累量 x 之间的关系。其中 $b=\log_2(k)$, X 和 Y 分别为对数化的植株氮磷积累量和生长速率。

本研究以生长速率和氮磷积累量之间的关系来表征养分利用效率(NUE),具体来说,采用单位养分积累量的增量所导致的植株总生长速率增量来表示 NUE,即:

$\text{NUE} = \text{氮磷积累量每增加一倍对应的}$

$\text{总生长速率增长的倍数} = 2a - 1$ (1)

其中: a 为 $y=kx^a$ 关系中的幂指数,也即 $Y=aX+b$ 的斜率。

1.5 植株总生长速率 y 和总氮(磷) x 积累量的测算方法

植株总生长速率 $y = M_t/t$ (2)

植株总氮积累量 $x = \rho_N \times M_t$ (3)

植株总磷积累量 $x = \rho_P \times M_t$ (4)

其中: y 为植株总生长速率, g/d ; x 为植株总氮(磷)积累量($\text{g} \times 10^{-3}$); M_t 为 t 时期的全株干生物量, g ; t 为出苗天数, d ; ρ_N 、 ρ_P 分别为氮质量浓度, g/kg 和磷质量浓度, g/kg 。

1.6 数据分析

试验数据经处理后使之符合正态分布。在 SPSS 20.0 软件中利用 Levene's test 检验方差齐性,随后采用单因素方差分析法(one-way

ANOVA)和最小显著差异法(LSD)($P=0.05$)进行方差分析和多重比较,若有方差不齐则用 T2 Tamhane's test 进行多重比较。异速生长关系采用简约主轴回归(Reduced major axis regression, SMA)(即 Model Type II),在 R 3.2.2 软件中计算并绘图。

2 结果与分析

2.1 不同植物植株总生长速率随时间变化趋势

3 种一年生植物(大豆、苋菜和稗草)整个生长发育期的总生长速率都随时间先增加,在最后一个阶段降低(图 1)。所有阶段总生长速率大小依次是大豆、苋菜、稗草。各植物衰老期、死亡期生长速率均小于开花期,说明开花期植物处于生物量积累的最快速阶段。另外,除旺盛期外,大豆均比苋菜和稗草生长速率大,且差异显著($P<0.05$)。而多年生植物苜蓿的生长速率在整个发育时期均远低于其他 3 种植物,且呈增加趋势。

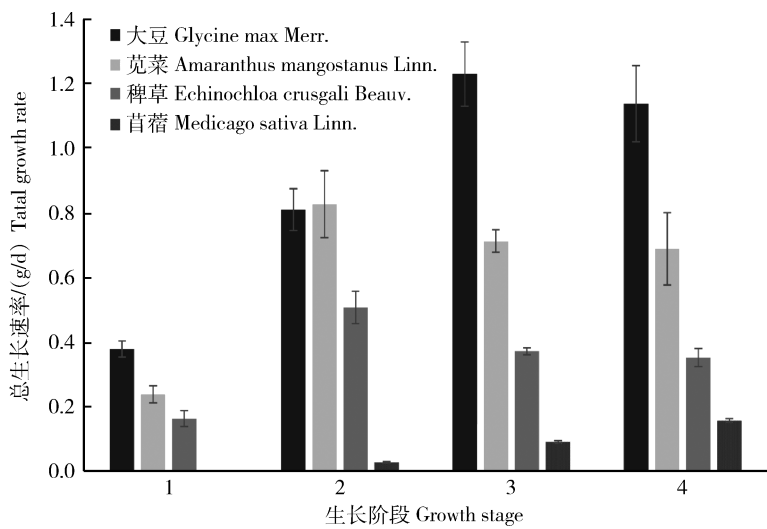
2.2 不同植物氮磷积累量随时间变化趋势

大豆氮积累量随时间增加呈快速上升趋势,苋菜、稗草氮积累量略有上升,但上升幅度明显小于大豆。大豆各阶段氮积累量均高于苋菜和稗草,且有显著差异($P<0.05$)(表 1)。各植物磷积累量的变化趋势与氮积累量趋势接近,在整个生育期呈上升趋势。除大豆苗期磷积累量较低外,其余各阶段均远高于苋菜和稗草,且各时期大豆与苋菜、稗草差异显著($P<0.05$)。

2.3 植株氮磷积累量与生长速率的关系

大豆、苋菜、稗草及苜蓿四种植物植株氮磷积累量均与总生长速率显著正相关($P<0.05$)。

在双对数坐标系中,大豆斜率值(a)显著低于苋菜和稗草这 2 种非固氮植物,而苋菜与稗草斜率则无明显差异($P>0.05$)(图 2)。说明在单位氮磷积累量下,固氮植物大豆生长速率增量低于非固氮植物苋菜和稗草,大豆养分利用效率低。课题组关于不同阶段养分变化研究的另一试验^[26],采用水培按照不同养分梯度来培养豆科植物苜蓿,其中苜蓿在 3 种不同施肥水平下(养分胁迫、适量、过量)的氮磷积累量与生长速率的关系的拟合直线的斜率十分接近(0.57~0.64),也与大豆的斜率(0.76~0.62)非常接近,却远低于非固氮植物(1.63~1.95)(表 2;图 2)。而截距的差异则体现在不同植物生物量积累速度上,大豆生物量积累速率(0.35~1.37 g/d)



第 1 阶段,大豆、苋菜、稗草距离出苗分别为 22、27 和 26 d;第 2 阶段,大豆、苋菜、稗草、苜蓿距离出苗分别为 45、56、44 和 67 d;第 3 阶段,大豆、苋菜、稗草、苜蓿距离出苗分别为 75、75、74、170;第 4 阶段,大豆、苋菜、稗草、苜蓿距离出苗分别为 96、96、98 和 251 d。
Stage 1,the days after sprouting of *G. max*,*A. mangostanus* and *E. crusgali* were 22,27 and 26 d, respectively; Stage 2, the days after sprouting of *G. max*,*A. mangostanus*,*E. crusgali* and *M. sativa* were 45,56,44 and 67 d, respectively; Stage 3, the days after sprouting of *G. max*,*A. mangostanus*,*E. crusgali* and *M. sativa* were 75,75,74 and 170 d, respectively; Stage 4, the days after sprouting of *G. max*,*A. mangostanus*,*E. crusgali* and *M. sativa* were 96,96,98 and 251 d, respectively.

图 1 4 种植物在 4 个生长阶段* 的总生长速率

Fig. 1 Total growth rates of the four experimental plants at four growth stages

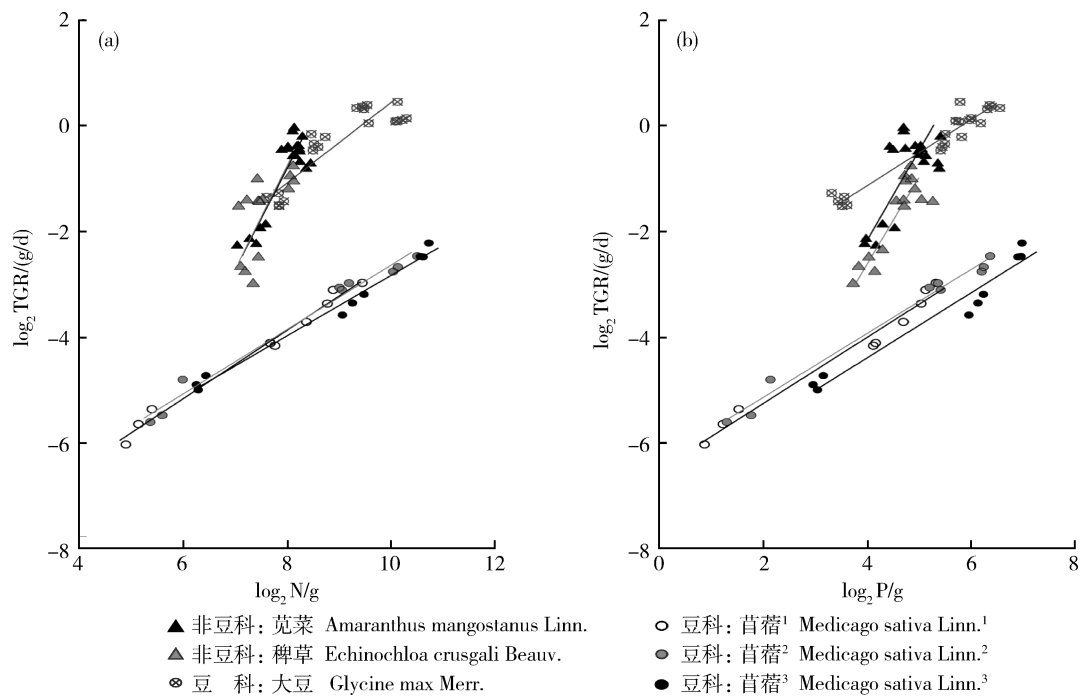
表 1 不同植物各阶段植株总氮磷积累量

Table 1 N and P accumulation of different plants at each stage

物种 Species	总氮积累量/g Total N accumulation			
	苗期 Seedling stage	旺盛期 Vigorous stage	开花期 Flowering stage	衰老期 Senescence
大豆 <i>Glycine max</i> Merr.	223.82±16.44 Aa	376.86±25.39 Ab	713.03±43.62 Ac	1 145.60±63.15 Ad
苋菜 <i>Amaranthus mangostanus</i> Linn.	164.37±20.92 Ba	260.06±15.39 Bb	288.33±9.85 Bc	317.18±19.05 Bd
稗草 <i>Echinochloa crusgali</i> Beauv.	N/A	154.18±14.22 Ca	247.08±44.24 Bb	162.97±19.05 Ca
苜蓿 <i>Medicago sativa</i> Linn.	55.35±3.41 a	N/A	468.89±21.14 b	1 107.50±54.67 c

物种 Species	总磷积累量/g Total P accumulation			
	苗期 Seedling stage	旺盛期 Vigorous stage	开花期 Flowering stage	衰老期 Senescence
大豆 <i>Glycine max</i> Merr.	11.28±0.80 Aa	46.69±4.98 Ab	82.65±6.99 Ac	57.75±4.70 Ad
苋菜 <i>Amaranthus mangostanus</i> Linn.	18.40±2.83 Ba	24.62±2.07 Bb	32.39±1.59 Bc	38.47±4.23 Bd
稗草 <i>Echinochloa crusgali</i> Beauv.	N/A	16.24±2.31 Ca	27.67±1.12 Bb	29.48±5.45 Cb
苜蓿 <i>Medicago sativa</i> Linn.	4.70±0.29 a	N/A	43.34±1.34 b	79.04±0.73 c

注:不同大写字母代表不同物种同一阶段的差异显著($P<0.05$),不同小写字母代表同一物种不同阶段的差异显著($P<0.05$)。N/A,因稗草生长过快未来得及取样、苜蓿试验设计目的不同,此处数据缺失。
Note:Different capital letters indicate significant differences among different species within a stage; different lowercase letters indicate significant differences among different stages within a species. N/A,no data because of missing the sampling time of *E. crusgali* and the different experimental design for *M. sativa*.



TGR,总生长速率;N,氮积累量;P,磷积累量。

TGR,total growth rate;N,nitrogen accumulation;P,phosphorus accumulation.

图 2 植株养分积累量与总生长速率的关系:(a)植株总氮积累量 vs 总生长速率;(b)植株总磷积累量 vs 总生长速率

Fig. 2 Relationship between nutrient accumulation and the total growth rate of the plants;
(a) N accumulation vs Total growth rate;(b) P accumulation vs Total growth rate

表 2 植株养分积累量与总生长速率直线拟合

Table 2 Linear fitting of nutrient accumulation and total growth rate

物种 Species	氮 N					磷 P				
	下限		上限	<i>b</i>	<i>R</i> ²	下限		上限	<i>b</i>	<i>R</i> ²
	<i>a</i>	Lower limit	Upper limit			<i>a</i>	Lower limit	Upper limit		
大豆 <i>Glycine max</i> Merr.	0.76**	0.60	0.96	−7.13	0.77	0.62**	0.55	0.70	−3.61	0.94
苜蓿 ¹ <i>Medicago sativa</i> Linn. ¹	0.64**	0.58	0.71	−9.00	0.99	0.62**	0.54	0.71	−6.48	0.98
苜蓿 ² <i>Medicago sativa</i> Linn. ²	0.61**	0.54	0.69	−8.68	0.98	0.60**	0.54	0.67	−6.32	0.99
苜蓿 ³ <i>Medicago sativa</i> Linn. ³	0.57**	0.51	0.63	−8.50	0.99	0.61**	0.51	0.74	−6.82	0.95
苋菜 <i>Amaranthus mangostanus</i> Linn.	1.91**	1.51	2.42	−16.05	0.77	1.69**	1.20	2.39	−8.93	0.49
稗草 <i>Echinochloa crusgali</i> Beauv.	1.95*	1.23	3.11	−16.36	0.41	1.63**	1.22	2.19	−9.14	0.76

注:*, $P<0.05$; **, $P<0.01$ 。*a*,直线拟合 $y=ax+b$ 的斜率;*b*,直线拟合的截距。苜蓿¹、苜蓿²、苜蓿³ 来自另一试验,分别表示 3 种施肥条件[#]

Note: *, $P<0.05$; **, $P<0.01$. *a*, the slope of the linear fitting; *b*, the intercept of the linear fitting. The superscripts 1, 2 and 3 above *M. sativa*, which were from another experiment, indicated three levels of additional fertilizer, respectively[#].

显著大于苜蓿生长速率(0.02~0.22 g/d)($P<0.05$)。该研究说明豆科植物氮磷积累量每增加一倍对应的总生长速率增长的倍数平均值(大豆 N:0.69,P:0.54;苜蓿 N:0.52,P:0.53)显著低于非豆

科植物(苋菜 N:2.75,P:2.23;稗草 N:2.87,P:2.10);而且,3 种施肥条件的苜蓿的试验结果还表明,即使在养分环境不同的情况下该数值也很稳定,2 种豆科植物的养分利用效率都显著低于 2 种非豆

科植物。

3 讨 论

3.1 豆科与非豆科植物氮、磷利用效率的差异

本研究中,生长速率与元素积累量关系的斜率,即双对数尺度中单位元素积累增量的生长速率增量,可表征元素的积累对生物量的增加作用,该值越大,代表植物对该元素转换干物质质量的利用程度越高,即养分利用效率越高。该值能方便直观地表现不同植物类型 NUE 的大小。从图 2 明显看出,大豆和苜蓿氮磷元素利用效率低于非豆科植物苋菜和稗草,且差异显著。

Berendse 等^[8]提出 NUE 等于氮素生产力(NP)和氮素滞留时间(MRT)的乘积,NP 主要反映植物“迅速生长策略”,MRT 则主要反映“养分保持策略”^[13]。有人认为 NP 主要取决于光合氮利用效率^[27],Shinano 等^[18]则认为豆科植物把更多的氮素投入储存器官用于呼吸作用,致使豆科植物分配到光合系统的氮含量偏低,呼吸速率高而光合速率低,因此豆科植物干物质积累速率低,NP 低于非豆科植物。此结论与丛雪等^[28]的研究反枝苋的光合氮利用效率均显著高于大豆结论一致。MRT 主要取决于养分重吸收效率,两者呈显著正相关^[13],则豆科植物氮的 MRT 显著低于非豆科植物。有研究表明,由于豆科植物具有自生固氮功能,使得凋落物氮含量显著高于非豆科植物,氮素重吸收率远低于非豆科植物^[29-30]。综上,豆科植物 NP 与 MRT 均较非豆科植物低,因此必然导致豆科植物 NNUE 显著低于非豆科植物。

豆科植物由于根系可以分泌有机酸等物质,活化土壤中难溶态的磷^[31],因此豆科植物磷积累量高于非豆科植物,对土壤磷素的吸收率也高于非豆科植物,而有研究认为植物 NUE 与植株养分浓度成反比、植物养分吸收效率与利用效率成反比^[32,9],由此可解释本研究中豆科植物磷素利用效率低于非豆科植物的结果。

本研究采用绘制植株氮磷积累量和总生长速率的关系图来表征 NUE,可以直接从图中比较不同物种 NUE 的差异,简洁而直观。单位氮磷积累量增长倍数对应的总生长速率增长倍数可直接代表氮磷利用效率。不同功能型植物 NUE 不同,体现了植物在养分利用和分配方式的不同和差异化的环境适应策略。养分是干物质积累的基础,养分吸收速率

的提高是干物质积累速率提高的前提^[33]。因此,要想增加豆科氮磷利用效率而不减少豆科产量,最大限度发挥结瘤固氮功能,应当减少在豆科生长初期的氮肥供应,少施或不施氮肥,优先考虑增施磷肥^[16]。

3.2 大豆不同生长阶段磷素利用率差异分析

由图 1 可以得出,衰老期大豆磷积累和生长速率都略有降低,说明大豆生长后期磷元素利用效率先升高后降低。图 2 表明,在氮积累量相同的情况下,苋菜和稗草的生长速率均大于大豆,表明大豆的氮素利用效率低于苋菜和稗草。磷积累量相同时,大豆在苗期磷积累量低,生长速率大于苋菜和稗草,而大豆从生长旺盛期到衰老期,磷积累量增高,生长速率低于苋菜和稗草。

大豆苗期磷积累量低于苋菜和稗草,而磷素利用率在苗期高于苋菜和稗草,而后都比非固氮植物低。可能是因为磷是植物合成 ATP 的必需元素,而大豆固氮是耗能过程,因此缺磷影响大豆的固氮能力^[34]。高磷浓度促进大豆根瘤形成和生长,提高磷素利用效率^[35-36]。在大豆生长初期根瘤具有固氮能力后,氮磷积累量是影响大豆生长和固氮能力的重要因素,若磷含量偏低会使大豆植株的生长受抑制,生物量降低^[37]。也有相关研究表明,苗期是大豆磷营养临界期^[38-39],苗期结固氮菌需磷量大,加上大豆直根系对磷素的吸收速率低,导致苗期磷元素供应不足,因此前期大豆磷素利用率较高。而后需磷量减少,通过转运、再吸收等生理过程使磷元素供应充足,因此磷素利用率先较非固氮植物高随后低于苋菜和稗草。该试验结论与吴冬婷等^[40]的研究结果一致,磷营养水平对大豆生育前期磷吸收利用的影响较大,苗期至旺盛期对磷素最敏感,而后减弱。因此,大豆苗期、旺盛期是磷元素供应的关键时期,在大豆苗期施用适当磷肥可达到提高大豆固氮能力及氮素利用效率的效果,增加产量^[16]。

4 结 论

本试验中的 2 种豆科植物养分利用效率都显著低于 2 种非豆科植物,氮磷积累量每增加一倍,非固氮植物总生长速率平均增加 2~3 倍,而豆科植物的总生长速率平均仅增加 0.5~0.7 倍,而且这种 NUE 指标似乎与环境养分条件无关。

因此相对于非固氮植物,可适当减少在豆科作物中氮磷肥的使用,尤其是少施氮肥。而苗期、旺盛

期需磷量较大,这两个时期是磷素供应的敏感时期,且我国多数土地缺磷,磷又是豆科植物结瘤固氮的一个关键限制因子,因此在大豆、苜蓿等豆科农作物管理中可以在种植前期重视磷肥的施用,以期在同等或更低肥力供应水平下增加氮、磷利用效率,最终增加产量,更科学高效地管理豆科农作物。

目前对于不同阶段和不同类型植物养分利用差异的研究甚少,今后可进行更多相关研究分析,深入讨论生长速率与养分积累的异速生长指数,尤其还应当增加对农作物各生长发育时期养分利用和需求特点的研究以及磷元素在豆科植物固氮过程中的功能作用,供需结合,对今后农作物的高产管理有巨大贡献的同时还能减少施肥量,科学合理施肥。

致谢:感谢张美霞在试验和数据分析中以及刘思凝、杨思琪、赵旭剑和陈娇在试验中的帮助。感谢中科院北京植物所陈雅涵博士和另一位匿名评委的宝贵建议,进一步提高了论文的可读性。本研究由国家自然科学基金(41473068)和国家级大学生创新训练项目(201510019057)支持下完成。

参考文献 References

- [1] Kost J A, Boemer R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida* [J]. *Oecologia*, 1985, 66: 602-606
- [2] Gerloff G C. Plant efficiencies in the use of nitrogen, phosphorus and potassium[C]. In: Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. New York: Cornell University Agriculture Experimental Station, 1976: 161-169
- [3] 吴鹏飞, 马祥庆. 植物养分高效利用机制研究进展[J]. 生态学报, 2009, 29(1): 427-437
Wu P F, Ma X Q. Research advances in the mechanisms of high nutrient use efficiency in plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1): 427-437 (in Chinese)
- [4] Shaver G R, Melilb J M. Nutrient budgets of marsh plants efficiency concepts and relation to availability[J]. *Ecology*, 1984, 65: 1491-1510
- [5] DeLucia E H, Schlesinger W H. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants [J]. *Ecology*, 1991, 72: 51-58
- [6] Chapin F S. III. The mineral nutrition of wildplant[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980(11): 233-260
- [7] Vitousek P M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency[J]. *The American Naturalist*, 1982, 119: 553-572
- [8] Berendse F and Aerts R. Nitrogen use efficiency: A biologically meaningful definition? [J]. *Functional Ecology*, 1987, 1(3): 293-296
- [9] 苏波, 韩兴国, 黄建辉, 渠春梅. 植物的养分利用效率(NUE)及植物对养分胁迫环境的适应策略[J]. 生态学报, 2000, 20(2): 335-343
Su B, Han X G, Huang J H, Qu C M. The nutrient use efficiency (NUE) of plants and its implications on the strategy of plant adaptation to nutrient-stressed environments[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(2): 335-343 (in Chinese)
- [10] 王德利. 植物生态场导论[M]. 长春: 吉林科学技术出版社, 1994
Wang D L. *Introduction to Plant Ecological Field* [M]. Changchun: Jilin Science and Technology Press, 1994
- [11] Han W X, Chen Y H, Zhao F J, Tang L Y, Jiang R F and Zhang F S. Floral, climatic and soil pH controls on leaf ash content in China's terrestrial plants[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2011: 1-7
- [12] Abrahamson W G, Caswell H. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrient in plants[J]. *Ecology*, 1982, 63(4): 982-991
- [13] 袁志友. 农牧交错区主要植物的氮素利用效率[D]. 北京: 中国科学院研究生院(植物研究所), 2004
Yuan Z Y. Nutrient use efficiency of main plants in an agro-pastoral ecotone of northern China [D]. Beijing: Institute of Botany, the Chinese Academic Sciences, 2004 (in Chinese)
- [14] Osborne S L, Riedell W E. Starter nitrogen fertilizer impact on soybean yield and quality in the Northern Great Plains[J]. *Agronomy Journal*, 2006, 98: 1569-1574
- [15] 董守坤, 龚振平, 祖伟. 氮素营养水平对大豆氮素积累及产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(1): 65-70
Dong S K, Gong Z P, Zu W. Effects of nitrogen nutrition levels on N-accumulation and yields of soybean[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2010, 16(1): 65-70 (in Chinese)
- [16] 严君, 韩晓增, 丁娇, 王影. 东北黑土区大豆生长、结瘤及产量对氮、磷的响应[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(2): 318-325
Yan J, Han X Z, Ding J, Wang Y. Responses of growth, nodulation and yield of soybean to different nitrogen and phosphorus fertilization management [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2014, 20(2): 318-325 (in Chinese)
- [17] 王晓伟, 闫超, 万涛, 马春梅, 龚振平, 董守坤. 施氮水平对大豆光合作用及产量的影响[J]. 作物杂志, 2011(2): 49-52
Wang X W, Yan C, Wan T, Ma C M, Gong Z P, Dong S K. Effects of Nitrogen Application on Yield and Photosynthesis in Soybean[J]. *Crops*, 2011(2): 49-52 (in Chinese)
- [18] Shinano T, Osaki M, Tadano T. Comparison of growth efficiency between rice and soybean at the vegetative growth stage[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1995, 41(3): 471-480
- [19] 朱军涛, 李向义, 张希明, 林丽莎, 杨尚功. 塔克拉玛干沙漠南缘豆科与非豆科植物的氮分配[J]. 植物生态学报, 2010, 34(9): 1025-1032
Zhu J T, Li X Y, Zhang X M, Lin L S, Yang S G. Nitrogen allocation and partitioning within a leguminous and two non-leguminous plant species growing at the southern fringe of China's Taklamakan Desert [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(9): 1025-1032 (in Chinese)

- [20] 董钻.大豆产量生理[M].2版.北京:中国农业出版社.2012
Dong Z. *Soybean Yield and Physiology* (II) [M]. Beijing: China Agriculture Press,2012 (in Chinese)
- [21] Israel D W. Investigation of the Role of Phosphorus in Symbiotic DinitrogenFixation[J]. *Plant Physiology*, 1987, 84 (3):835-40
- [22] Gentili F, Huss-Danell K. Local and systemic effects of phosphorus and nitrogen on nodulation and nodule function in *Alnus incana* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54 (393):2757-2767
- [23] 乔振江,蔡昆争,骆世明.低磷和干旱胁迫对大豆植株干物质积累及磷效率的影响[J].生态学报,2011,31(19):5578-5587
Qiao Z J, Cai K Z, Luo S M. Interactive effects of low phosphorus and drought stress on dry matter accumulation and phosphorus efficiency of soybean plants [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(19):5578-5587 (in Chinese)
- [24] 赵伯善,李生秀,李世清.豆科与非豆科作物对磷肥反应差异根源之探讨[J].干旱地区农业研究,1995,13(2):45-56
Zhao B S, Li S X, Li S Q. The causes of the differences of legume and non-legume crop responses to P fertilizers [J]. *Agricultural research in the arid areas*, 1995, 13(2):45-56 (in Chinese)
- [25] 陶勤南.以磷增氮的生物学基础及其应用方式[J].中国农业科学,1964,5(1):33-37
Tao Q N. The biological basis and its application in the usage of phosphorus to increase nitrogen [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1964, 5(1):33-37 (in Chinese)
- [26] Peng H Y, Chen Y H, Yan Z B, Han W X. Stage-dependent stoichiometric homeostasis and responses of nutrient resorption in *Amaranthus mangostanus* to nitrogen and phosphorus addition [J]. *Scientific Report*, 2016, 6, 37219; doi: 10. 1038/srep37219
- [27] Garnier E, Gobin O, Poorter H. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant [J]. *Annals of Botany*, 1995, 76: 667-672
- [28] 丛雪,吴岩,鲁萍,徐宁彤,梁慧,田秋阳,王鹏,张东旭.氮素波动对反枝苋和大豆最大净光合速率和光合氮利用效率的影响[J].作物杂志,2013(1):73-77
Cong X, Wu Y, Lu P, Xu N T, Liang H, Tian Q Y, Wang P, Zhang D X. The effects of nitrogen fluctuation on the maximum net photosynthetic rate and photosynthetic nitrogen use efficiency of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) and soybean (*Glycine max*) [J]. *Crops*, 2013 (1): 73-77 (in Chinese)
- [29] Killingbeck K T, Whitford W G. Nutrient resorption in shrubs growing by design, and by default in Chihuahuan Desert arroyos [J]. *Oecologia*, 2001, 128(3):351-359
- [30] Quested H M, Cornelisse H C N, Press M C, Callaghan T V, Aerts R, Trosien F, Riemann P, Gwynn-Jones D, Kondratyuk A, Jonason S E. Decomposition of sub-arctic plants with differing nitrogen economies: A functional role for hemiparasites [J]. *Ecology*, 2003, 84(12):3209-3221
- [31] Li L, Li S M, Sun J H, Zhou L L, Bao X G, Zhang H G, Zhang F S. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus deficient soils [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(27):11192-6
- [32] 申建波,张福锁,毛达如.植物矿质营养的生态意义[J].生态农业研究,1997,5(2):11-14
Sheng J B, Zhang F S, Mao D R. The ecological significance of mineral nutrition in plants [J]. *Ecoagriculture Research*, 1997, 5(2):11-14 (in Chinese)
- [33] 宋海星,李生秀.玉米生长量、养分吸收量及氮肥利用率的动态变化[J].中国农业科学,2003,36(1):71-76
Song H X, Li S X. Dynamics of nutrient accumulation in maize plants under different water and N supply conditions [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(1):71-76 (in Chinese)
- [34] Sa T M, Israel D W. Energy status and functioning of phosphorus-deficient soybean nodules [J]. *Plant Physiology*, 1991, 97(3):928-35.
- [35] 丁洪,李生秀.磷素营养与大豆生长和共生固氮的关系[J].西北农业大学学报,1998,26(5):67-70
Ding H, Li S X. The Relation of phosphorous nutrition to growth and symbiotic nitrogen fixation of soybean cultivars [J]. *Acta Universitatis Agriculturae Boreali-Occidentalis*, 1998, 26(5):67-70 (in Chinese)
- [36] 苗淑杰,乔云发,韩晓增.大豆结瘤固氮对磷素的需求[J].农业系统科学与综合研究,2006,22(4):276-282
Miao S J, Qiao Y F, Han X Z. Requirement of phosphorous for soybean cultivars nodulation and nitrogen fixation [J]. *System sciences and comprehensive studies in agriculture*, 2006, 22 (4):276-282 (in Chinese)
- [37] 苗淑杰,乔云发,韩晓增,王树起.缺磷对已结瘤大豆生长和固氮功能的影响[J].作物学报,2009,35(7):1344-1349
Miao S J, Qiao Y F, Han X Z, Wang S Q. Effects of phosphorus deficiency on growth and nitrogen fixation of soybean after nodule formation [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35 (7): 1344-1349 (in Chinese)
- [38] Israel D W. Symbiotic dinitrogen fixation and host-plant growth during development of and recovery from phosphorus deficiency [J]. *Physiologia Plantarum*, 1993, 88 (2):294-300
- [39] 张彦丽,贾健辉,蔡赫,谷思玉.大豆苗期磷效率与其构成因素的分析[J].中国农学通报,2010,26(13):104-108
Zhang Y L, Jia J H, Cai H, Gu S Y. Analysis of the phosphorus efficiency soybean seedling and its components [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, 26 (13): 104-108 (in Chinese)
- [40] 吴冬婷,张晓雪,龚振平,马春梅,张磊.磷素营养对大豆磷素吸收及产量的影响[J].植物营养与肥料学报,2012,18(3):670-677
Wu D T, Zhang X X, Gong Z P, Ma C M, Zhang L. Effects of phosphorus nutrition on P absorption and yields of soybean [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2012, 18(3):670-677 (in Chinese)