

倪 土, 李 刚, 修伟明, 等. 磷高效转基因水稻对潮土无机磷形态的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(8): 1551–1556.

NI Tu, LI Gang, XIU Wei-ming, et al. Effects of P-efficient transgenic rice (OsPT4) on inorganic phosphorus fractions of fluvo-aquic soil[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(8): 1551–1556.

磷高效转基因水稻对潮土无机磷形态的影响

倪 土¹, 李 刚¹, 修伟明¹, 魏琳琳¹, 侯萌瑶^{1,2}, 杨殿林¹, 赵建宁^{1*}

(1. 农业部环境保护科研监测所, 农业部产地环境质量重点实验室/天津市农业环境与农产品安全重点开放实验室, 天津 300191; 2. 东北农业大学资源与环境学院, 哈尔滨 150030)

摘 要: 为探究磷高效转基因水稻种植对潮土不同形态无机磷的影响, 采用完全随机设计的方法分析了在施磷和不施磷条件下, 磷高效转基因水稻 OsPT4、磷高效突变体水稻 PHO2 及非转基因亲本日本晴 (Nipponbare) 在分蘖期、孕穗期、灌浆期、成熟期的种植土壤中无机磷组分特征差异。结果表明: 在两种施肥处理下, 同一生长期 OsPT4 和 PHO2 的土壤全磷含量与日本晴无显著差异, 同一生长期的 PHO2 土壤有效磷含量、无机磷总量、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 含量均显著低于日本晴, OsPT4 的土壤 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 含量在灌浆期和成熟期均显著低于日本晴。不施磷条件下, OsPT4 土壤 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 含量在灌浆期、成熟期显著低于日本晴, 在施磷和不施磷条件下, 同一生长期的 OsPT4 土壤 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 含量与日本晴无显著差异。与对照相比, 磷高效转基因水稻 OsPT4 强化了对 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 、 Fe-P 这 4 种植物有效性高的无机磷形态的吸收利用, 但未对土壤全磷含量造成显著影响。由于仅分析了第一年的种植土壤, 水稻磷高效基因的表达对土壤不同无机磷形态以及全磷含量产生的效应还有待于进一步调查研究。

关键词: 磷高效转基因水稻; 全磷; 速效磷; 无机磷形态

中图分类号: S511 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2017)08-1551-06 doi:10.11654/jaes.2017-0126

Effects of P-efficient transgenic rice (OsPT4) on inorganic phosphorus fractions of fluvo-aquic soil

NI Tu¹, LI Gang¹, XIU Wei-ming¹, WEI Lin-lin¹, HOU Meng-yao^{1,2}, YANG Dian-lin¹, ZHAO Jian-ning^{1*}

(1. Key Laboratory of Original Agro-Environment Quality, Ministry of Agriculture/Tianjin Key Laboratory of Agro-Environment and Agro-product Safety, Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture, Tianjin 300191, China; 2. College of Resource and Environmental Science, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: High phosphorus (P)-efficiency rice has great potential to take up phosphorus from soil, which may influence soil inorganic phosphorus fractions. We designed an experiment with a completely random design and two phosphorous application rates (0 and 15 g·m⁻²) to identify the variation characteristics of inorganic phosphorus fractions in the soil of high P-efficiency transgenic rice (OsPT4), P-efficient mutant rice (PHO2), and non-transgenic parental OsPT4 (Nipponbare) in different growing seasons. Under the two phosphorous application rates, no significant difference was observed in total soil phosphorus among OsPT4, PHO2, and Nipponbare during the same growing periods. However, the contents of available phosphorus, inorganic phosphorus, $\text{Ca}_8\text{-P}$, and Al-P of PHO2 were significantly lower than those of Nipponbare during the corresponding growing period ($P < 0.05$). At the filling stage and maturing stage, the contents of $\text{Ca}_8\text{-P}$ and Al-P of OsPT4 were significantly lower than those of Nipponbare under the same P application rate, and the content of $\text{Ca}_2\text{-P}$ in the soil of OsPT4 was significantly lower than that of Nipponbare under no P application ($P < 0.05$). Under the two treatments, the contents of $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ for OsPT4 showed no significant difference from that of the soil of Nipponbare at the same growing stage ($P < 0.05$). The absorptive capacities for plant-available P fractions (i.e. $\text{Ca}_2\text{-P}$, $\text{Ca}_8\text{-P}$, Al-P , and Fe-P) in the soil of high P-efficiency rice were higher than those in the soil of Nipponbare. Planting high P-efficient transgenic rice exerted no significant effect on total soil phosphorus. However, the effects of P-efficient transgenic rice on soil inorganic phosphorus fractions and total phosphorus should be surveyed further, on a longer time scale.

Keywords: P-efficient transgenic rice; soil total phosphorus; available phosphorus; inorganic phosphorus fractions

收稿日期: 2017-01-27

作者简介: 倪 土 (1988—), 女, 吉林舒兰人, 硕士研究生, 研究方向为转基因生物生态安全。E-mail: nitunitu123@126.com

* 通信作者: 赵建宁 E-mail: zhaojn2008@163.com

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31301855)

Project supported: The National Natural Science Foundation of China (31301855)

磷是植物生长发育三大营养元素之一,植物所需的磷素主要来自土壤中的无机磷^[1]。无机磷可占到农田土壤全磷含量的60%~80%^[2],其含量及有效性受作物生理活动的影响^[3]。土壤中无机磷的形态较多,不同磷效率作物对不同形态无机磷的活化吸收效率也不同^[4]。相比于常规作物品种,磷高效转基因作物可从土壤中吸收较多的磷素,从而满足自身生长发育^[5]。

磷高效转基因水稻 OsPT4 是将磷酸盐转运蛋白 Pht1 家族成员 *OsPT4* 基因导入日本晴获得的超表达材料,其在水培条件下正常供磷时,根部全磷含量平均增加 10%~20%,地上部平均增加 36%~50%^[6],盆栽试验表明磷高效转基因水稻 OsPT4 的单株总磷积累量高于亲本水稻日本晴 4.01%^[7]。有研究表明磷高效基因型小麦 CD1158-7 也具有较高的磷素吸收和累积能力,对难溶性无机磷 Ca-P、Al-P 和活性有机磷的活化吸收能力强于磷低效基因型,二者的根际土壤磷组分特征存在显著差异^[8]。于崧^[9]利用盐碱土种植耐盐碱转甜菜碱醛脱氢酶基因(*BADH*)大豆,发现转基因大豆无机磷、有效磷含量在花期均显著高于非转基因亲本黑农 35。由此推断,磷高效转基因水稻也可能影响到土壤中不同无机磷形态的转化平衡及生物有效性。

目前,有关养分高效转基因作物生态安全的研究报道较少,磷高效转基因水稻对土壤磷形态的影响更是不得而知。本研究采用小区试验探讨了磷高效转基因水稻 OsPT4 和磷高效突变水稻 PHO2 及非转基因亲本日本晴在分蘖期、孕穗期、灌浆期和成熟期土壤不同形态无机磷含量的差异特征,分析了磷高效转基因水稻 OsPT4 在施磷和不施磷条件下对土壤中不同形态无机磷含量的影响,以期对磷高效转基因水稻的土壤养分安全风险提供理论依据和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试水稻品种:磷高效转基因水稻 OsPT4、磷高效突变体水稻 PHO2 及其非转基因亲本水稻日本晴(Nipponbare),均由南京农业大学资源与环境学院植物营养分子生物学实验室提供。

1.2 试验方案

试验在农业部环境保护科研监测所网室内进行。种植小区为混凝土结构,内部长、宽、高均为 1 m,土壤采自天津市津南区未种植过作物的荒地。供试土壤理化性质如下:pH 8.21,有机质 24.55 g·kg⁻¹,全氮 0.96 g·kg⁻¹,全磷 1.19 g·kg⁻¹。

水稻种子于 2014 年 5 月 20 日播种在育秧苗盘,7 月 1 日移苗至 1 m² 水泥池,每池 30 株。每个品种设不施磷和施磷 15 g·m⁻² 两种处理(磷源为 KH₂PO₄),每个处理 5 次重复。施用氮肥 20 g·m⁻²,氮源为尿素;钾肥 18 g·m⁻²,钾源为硫酸钾。氮肥 50% 用作基肥,50% 用作追肥,磷、钾肥全部作基肥施用。在水稻分蘖期(TS)、孕穗期(BS)、灌浆期(FS)和成熟期(MS)采集土样。用取土器紧贴水稻根部采集土壤,每个小区取样 3 点,混合后风干,将土块砸碎,去除石块后分成两份:一份研磨过 100 目筛,用于土壤全磷、无机磷组分含量测定;一份研磨过 20 目筛,用于土壤有效磷含量测定。

1.3 指标测定方法和数据分析方法

土壤全磷:H₂SO₄-H₂O₂ 消煮,钼锑抗比色法测定^[9]。

土壤有效磷:0.5 mol·L⁻¹ NaHCO₃ 提取,钼锑抗比色法测定^[9]。

土壤无机磷组分:0.25 mol·L⁻¹ NaHCO₃ 浸提 Ca₂-P; 继而 0.5 mol·L⁻¹ CH₃COONH₄ 浸提 Ca₈-P; 用 0.5 mol·L⁻¹ NH₄F 浸提 Al-P; 0.1 mol·L⁻¹ NaOH+0.1 mol·L⁻¹ 1/2 Na₂CO₃ 浸提 Fe-P; 用 0.3 mol·L⁻¹ Na₃C₆H₅O₇·2H₂O+Na₂S₂O₄ 浸提 O-P; 用 0.25 mol·L⁻¹ H₂SO₄ 浸提 Ca₁₀-P。均采用钼锑抗比色法测定^[9]。

所有数据用 Excel 2010 软件进行统计分析及柱状图的绘制。试验检测数据采用 SPSS 17.0 统计软件进行差异显著性分析,采用完全随机设计的单因素方差分析法(One-way ANOVA),多个均值间的差异性比较采用 Duncan 新复极差法。柱状图中用正偏差误差线表示标准误差。

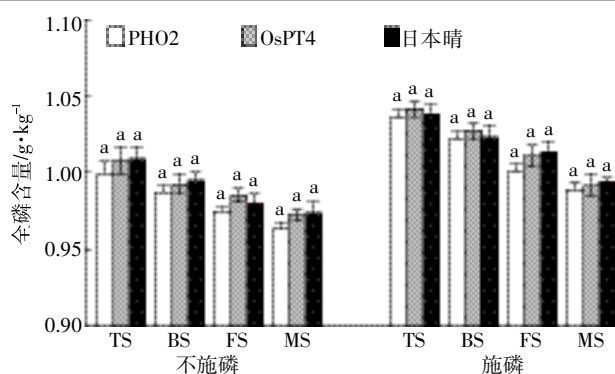
2 结果与分析

2.1 土壤全磷含量

在施磷和不施磷条件下,PHO2、OsPT4、日本晴 3 种水稻土壤全磷含量均表现为分蘖期>孕穗期>灌浆期>成熟期,同一水稻品种土壤全磷含量在灌浆期、成熟期均显著低于分蘖期,同一生长期的 3 种水稻土壤全磷含量无显著差异(图 1)。

2.2 土壤有效磷含量

两种施肥处理下,3 种水稻土壤有效磷含量均随生长期的推进而下降,PHO2、OsPT4 土壤有效磷含量低于日本晴。不施磷时,OsPT4 土壤有效磷含量在孕穗期、成熟期显著低于日本晴;施磷时,OsPT4 土壤有效磷含量在灌浆期、成熟期显著低于日本晴。PHO2 土壤有效磷含量在两种施肥处理下均显著低于同一生长期的日本晴(图 2)。



图中不同小写字母表示同一施磷处理下同一生育期不同水稻品种间差异显著性($P < 0.05$)。下同
Different letters mean the different significances($P < 0.05$) among different rices under the same P application treatment at the same growth stage. The same below

图 1 不同生育期水稻土壤全磷含量

Figure 1 Total phosphorus content in soils of rice plants at different growth stages

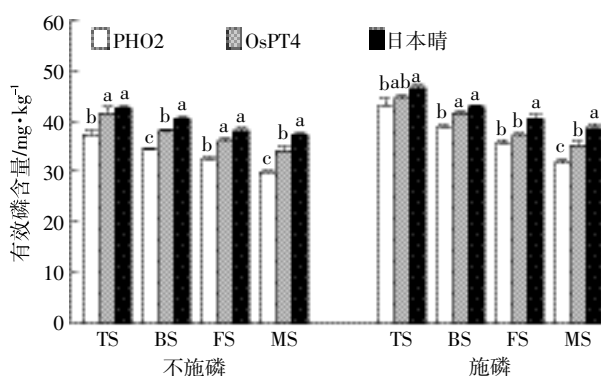


图 2 不同生育期水稻土壤有效磷含量

Figure 2 Available phosphorus content in soils of rice plants at different growth stages

2.3 土壤无机磷总量

不施磷时, OsPT4 土壤无机磷总量仅在灌浆期显著低于日本晴, 其余生育期与日本晴无显著差异; 施磷时, OsPT4 土壤无机磷总量在成熟期显著低于日本晴, 其余生育期虽低于日本晴, 但差异不显著。在施磷和不施磷条件下, PHO2 土壤无机磷总量在 4 个生育期均显著低于日本晴(图 3)。

2.4 土壤不同形态无机磷含量

在施磷和不施磷条件下, 3 种水稻在 4 个生育时期土壤无机磷各组分浓度一致表现为 $O-P > Ca_{10}-P > Ca_8-P > Al-P > Fe-P > Ca_2-P$, 各形态无机磷组成百分比最高的是 $O-P$ 和 $Ca_{10}-P$, 均达到 40% 左右, 占比最小的磷形态是 Ca_2-P , 仅为 2% 左右(图 4)。

3 种水稻土壤 Ca_2-P 含量与全磷、有效磷、无机磷含量的变化趋势一致, 即在两种施肥处理下均随水

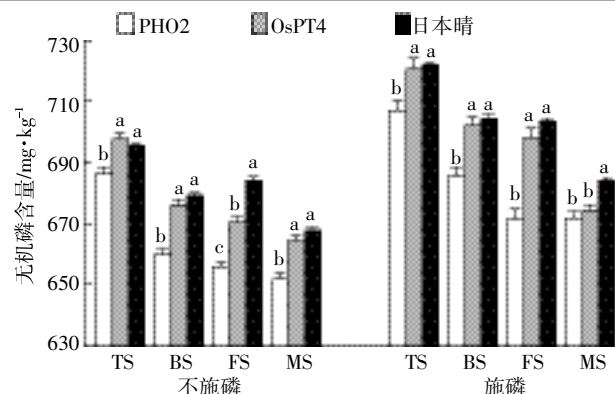


图 3 不同生育期水稻土壤无机磷总量

Figure 3 Inorganic phosphorus content in soils of rice plants at different growth stages

稻生长期的推进而下降(图 4A)。不施磷时, OsPT4 土壤 Ca_2-P 含量在灌浆期、成熟期显著低于日本晴, 在分蘖期、孕穗期与日本晴无显著差异; 施磷时, OsPT4 土壤 Ca_2-P 含量在孕穗期显著低于日本晴, 其他生长期则与日本晴无显著差异。

在两种施肥处理下, OsPT4 土壤 Ca_8-P 含量在孕穗期、灌浆期、成熟期低于日本晴, 在分蘖期高于日本晴; 在分蘖期、孕穗期差异不显著, 在灌浆期、成熟期差异显著; PHO2 土壤 Ca_8-P 含量在孕穗期、灌浆期、成熟期均显著低于日本晴(图 4B)。

在施磷和不施磷条件下, 3 种水稻土壤 $Al-P$ 含量均随水稻生长期的推进先上升再下降; OsPT4 土壤的 $Al-P$ 含量在灌浆期、成熟期显著低于日本晴, 在分蘖期、孕穗期差异不显著; 同一生长期的 PHO2 土壤 $Al-P$ 含量均显著低于日本晴(图 4C)。

OsPT4 土壤 $Fe-P$ 含量在两种施肥处理下均低于日本晴。不施磷时, OsPT4 土壤 $Fe-P$ 含量在孕穗期、成熟期显著低于日本晴; 施磷时, OsPT4 土壤 $Fe-P$ 含量在灌浆期、成熟期显著低于日本晴(图 4D)。

不施磷条件下, OsPT4 土壤 $O-P$ 含量在灌浆期显著低于日本晴, 在分蘖期、孕穗期、成熟期与日本晴没有显著差异; 施磷条件下, 4 个生长期 OsPT4 的土壤 $O-P$ 含量与日本晴均无显著差异(图 4E)。

3 种水稻土壤 $Ca_{10}-P$ 含量在两种施肥条件下均随着生长期的推进先下降再上升、随后又下降, 4 个生长期 OsPT4 的土壤 $Ca_{10}-P$ 含量与日本晴均无显著差异(图 4F)。

3 讨论

转基因作物的环境释放效应可能威胁到土壤生

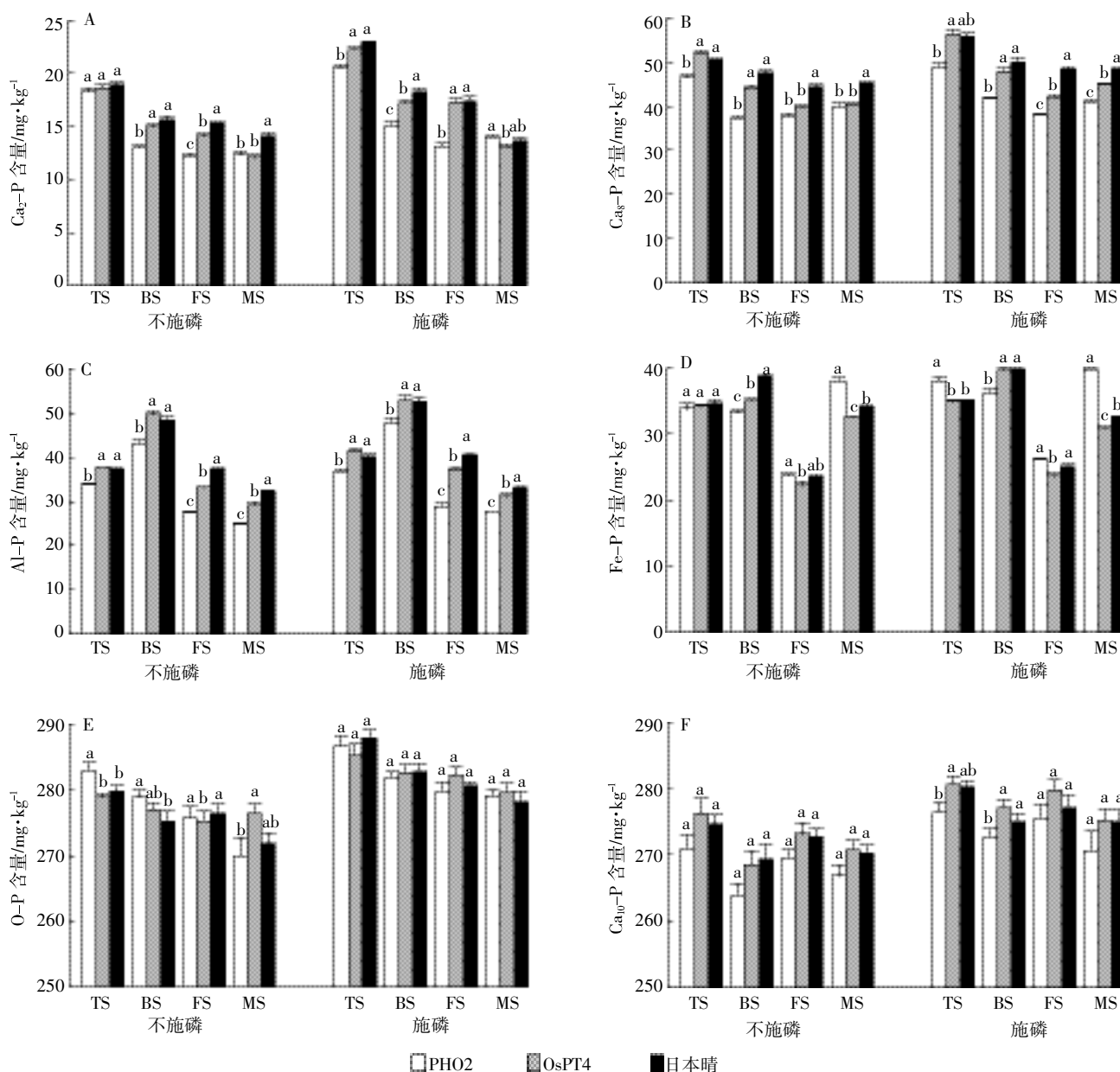


图4 不同生育期水稻土壤不同形态无机磷含量

Figure 4 Inorganic phosphorus fractions in soils of rice plants at different growth stages

态系统的稳定,对土壤养分的释放和有效性等产生影响^[10]。土壤全磷含量反映土壤磷库大小,作物对土壤磷素的吸收利用与土壤全磷下降关系密切^[11]。郑加为等^[12]发现转植酸酶基因(*phyA2*)玉米根际土壤全磷含量与非转基因亲本蠡玉35相比没有显著差异,吴凡等^[13]发现转酸性磷酸酶基因(*AtPAP15*)大豆对土壤全磷含量产生的影响与受体相比没有实质性的差别,本试验也发现同一生长期的PHO2、OsPT4与日本晴土壤全磷含量相比均没有显著差异。磷高效基因型水稻PHO2、OsPT4虽然对土壤磷素高效吸收,但与对照相比,在短期内可能不会对土壤磷库产生显著影响。

土壤有效磷含量反映土壤供磷水平^[14]。吴凡等^[13]发现转酸性磷酸酶基因大豆对土壤有效磷含量没有显著影响,侯文通等^[15]利用水稻土对转植酸酶基因(*phyA2*)玉米根际土壤有效磷含量的研究也未发现其与阴性对照有显著差异。但本研究发现OsPT4的土壤有效磷含量在个别生育期,尤其是成熟期显著低于日本晴,与上述研究有明显的不同。这可能是由于转酸性磷酸酶基因大豆通过增强酸性磷酸酶活性来提高对土壤中有机磷的活化利用^[16],未对转基因大豆根际土壤有效磷含量产生显著影响。转植酸酶基因玉米的单株磷积累量显著高于对照,其根系大量分泌植

酸酶,催化土壤中部分有机磷分解为有效磷,增加了对有机磷的利用,减缓了根际土壤有效磷的亏缺,导致转基因植株根际土壤有效磷含量与对照相比无显著差异^[15]。OsPT4 基因超量表达可编码大量原生质膜上的磷转运蛋白^[17],从而加强植株对土壤中磷酸根离子直接高效的吸收利用,导致土壤中有效磷浓度显著低于对照。低磷胁迫条件下,磷高效基因型甘蓝型油菜也拥有较强的磷素获取能力,与本研究的结果一致,磷高效基因型 97081 根际土壤的有效磷含量显著低于磷低效基因型 97009^[18]。

磷高效基因型甘蓝型油菜根际和非根际土壤的无机磷总量在施磷和不施磷条件下均低于磷低效基因型^[18]。本研究中除了不施磷时 OsPT4 土壤无机磷总量在分蘖期高于日本晴外,其他 3 个生育期以及在施磷条件下的 4 个生育期 OsPT4 土壤无机磷总量均低于日本晴,PHO2 土壤无机磷总量在 4 个生育期两种处理条件下均显著低于日本晴。这两个研究结果都说明磷高效基因型作物对土壤无机磷的活化吸收能力强于磷低效型或常规作物。

石灰性土壤的 6 种无机磷形态中 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 是有效磷源,对植物的有效性最高, $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 和 Fe-P 是植物的缓效磷源,对植物的有效性较低, O-P 、 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 是潜在磷源,植物较难吸收利用^[19]。本研究发现不施磷条件下,OsPT4 土壤 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 含量在灌浆期和成熟期显著低于日本晴, Fe-P 含量在孕穗期、成熟期也显著低于日本晴,说明 OsPT4 对 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 、 Fe-P 的吸收能力较强。这与蔡秋燕等^[20]对磷高效基因型野生大麦的研究一致,她发现磷高效基因型野生大麦活化吸收 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 的能力较强。梁宏玲等^[18]采用根箱试验进一步证明低磷胁迫下,磷高效基因型甘蓝型油菜在蕾薹期也具有较强的吸收积累磷素能力,对根际土壤 Al-P 和 Ca-P 的高效吸收更加显著。另外,本研究发现在施磷和不施磷条件下 4 个生育期 OsPT4 的土壤 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 含量与日本晴均无显著差异,蔡秋燕等^[20]对磷高效基因型野生大麦 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 含量的研究也证明了这个结果。虽然上述研究采用的土壤和作物各不相同,但研究结果基本一致,即在不施磷肥或土壤中磷素相对缺乏时,磷高效作物对有效磷源和缓效磷源的活化吸收能力强于磷低效品种或常规品种,磷高效作物种植土壤的有效磷源和缓效磷源会表现出更大的亏缺。杨慧等^[21]对比岩溶区的棕色石灰土不同形态无机磷组分含量发现: $\text{Ca}_{10}\text{-P}>\text{O-P}>\text{Fe-P}>\text{Al-P}>\text{Ca}_8\text{-P}>\text{Ca}_2\text{-P}$ 。杨毅等^[22]采用

石灰性褐土证明在不同施肥条件下,土壤中不同形态无机磷浓度表现为 $\text{Ca}_{10}\text{-P}>\text{O-P}>\text{Ca}_8\text{-P}>\text{Fe-P}>\text{Al-P}>\text{Ca}_2\text{-P}$ 。本研究在施磷和不施磷条件下,3 种水稻土壤在 4 个生育期无机磷组分含量均表现为 $\text{O-P}>\text{Ca}_{10}\text{-P}>\text{Ca}_8\text{-P}>\text{Al-P}>\text{Fe-P}>\text{Ca}_2\text{-P}$ 。尽管同为石灰性土壤,不同形态无机磷浓度高低顺序并不一致,但符合潜在磷源浓度>缓效磷源浓度>有效磷源浓度这一规律。

磷高效转基因水稻 OsPT4 在第一年种植就对土壤中的 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 、 Fe-P 产生了显著影响,但 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 、 Fe-P 含量占全磷比例很低,这 4 种磷组分含量在不同磷效率基因型水稻土壤之间的显著差异没有引起全磷含量的显著性差异。影响土壤中无机磷组分含量的因素还有很多,如土壤 pH 值、土壤有机质含量、气候条件、栽培措施等^[23],这些因素之间的互作也会对土壤无机磷组分含量产生影响。本研究仅是对第一年种植磷高效转基因水稻的土壤无机磷组分浓度进行的,要探究磷高效转基因水稻对土壤无机磷形态的影响还需要长期持续进行研究。

4 结论

在水稻 4 个生长期内,PHO2、OsPT4、日本晴土壤均为潜在磷源>缓效磷源>有效磷源,无机磷组分含量表现为 $\text{O-P}>\text{Ca}_{10}\text{-P}>\text{Ca}_8\text{-P}>\text{Al-P}>\text{Fe-P}>\text{Ca}_2\text{-P}$ 。

OsPT4 对土壤中有效磷源及缓效磷源 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 、 Fe-P 的吸收能力强于其亲本日本晴,但在提高土壤对植株磷素供应水平的同时未对土壤全磷含量造成显著影响,所以本研究不能判定磷高效转基因水稻 OsPT4 会对土壤磷素养分安全构成威胁。

参考文献:

- [1] 丁怀香,宇万太. 土壤无机磷分级及生物有效性研究进展[J]. 土壤通报, 2008, 39(3): 681-686.
DING Huai-xiang, YU Wan-tai. Review on soil inorganic-P fractionation and the influential factors on P bio-availability[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2008, 39(3): 681-686.
- [2] 孙桂芳,金继运,石元亮. 土壤磷素形态及其生物有效性研究进展[J]. 中国土壤与肥料, 2011(2): 1-9.
SUN Gui-fang, JIN Ji-yun, SHI Yuan-liang. Research advance on soil phosphorous forms and their availability to crops in soil[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2011(2): 1-9.
- [3] 陆海明. 土壤无机磷组成及有效性研究[D]. 扬州:扬州大学, 2003.
LU Hai-ming. Inorganic phosphorus in soil and its availability[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2003.
- [4] 张锡洲,阳显斌,李廷轩,等. 不同磷效率小麦对磷的吸收及根际土壤磷组分特征差异[J]. 中国农业科学, 2012, 45(15): 3083-3092.

- ZHANG Xi-zhou, YANG Xian-bin, LI Ting-xuan, et al. Characteristics of the phosphorus fractions in the rhizosphere among different phosphorus efficiency wheat cultivars[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(15):3083-3092.
- [5] Hu B, Zhu C, Li F, et al. *LEAF TIP NECROSIS1* plays a pivotal role in the regulation of multiple phosphate starvation responses in rice[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156:1101-1115.
- [6] 吴娜. 水稻磷转运蛋白 OsPT4 的生理功能鉴定[D]. 南京:南京农业大学, 2011.
- WU Na. Physiological functional identification of rice phosphate transporter OsPT4[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011.
- [7] 曹璇, 赵建宁, 李刚, 等. 磷高效转基因水稻磷效率特征分析[J]. 中国农学通报, 2015, 31(24):14-18.
- CAO Xuan, ZHAO Jian-ning, LI Gang, et al. Characteristics of P-efficiency of high-P efficiency transgenic rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(24):14-18.
- [8] 于崧. 转 *BADH* 基因大豆对盐碱土壤磷素转化的影响[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2013.
- YU Song. Effects of transgenic *BADH* soybean on the phosphorus transformation in saline-alkaline soil[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2013.
- [9] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京:中国农业科技出版社, 2000.
- LU Ru-kun. Analysis of soil agrochemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000.
- [10] Wang Z H, Ye Q F, Shu Q Y, et al. Impact of root exudates from transgenic plants on soil micro-ecosystems[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(3):373-375.
- [11] 曲均峰, 李菊梅, 徐明岗, 等. 长期不施肥条件下几种典型土壤全磷和 Olsen-P 的变化[J]. 植物营养与肥料学报, 2008, 14(1):90-98.
- QU Jun-feng, LI Ju-mei, XU Ming-gang, et al. Total-P and Olsen-P dynamics of long-term experiment without fertilization[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2008, 14(1):90-98.
- [12] 郑加为, 陈法军, 刘满强, 等. 转植酸酶玉米大田种植对根际土壤磷含量及组成的影响[J]. 土壤学报, 2014, 51(5):1111-1116.
- ZHENG Jia-wei, CHEN Fa-jun, LIU Man-qiang, et al. Effects of phytase transgenic corn on content and composition of phosphorus in rhizosphere soil under field conditions[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2014, 51(5):1111-1116.
- [13] 吴凡, 林桂潮, 吴坚文, 等. 转 *AtPAP15* 基因大豆种植对根际土壤养分及酶活性的影响[J]. 土壤学报, 2014, 50(3):600-608.
- WU Fan, LIN Gui-chao, WU Jian-wen, et al. Effects of planting *AtPAP15* transgenic soybeans transgenic soybeans on soil nutrients and enzyme activities in rhizosphere[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2014, 50(3):600-608.
- [14] 信秀丽, 钦绳武, 张佳宝, 等. 长期不同施肥下潮土磷素的演变特征[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(6):1514-1520.
- XIN Xiu-li, QIN Sheng-wu, ZHANG Jia-bao, et al. Dynamics of phosphorus in Fluvo-aquic soil under long-term fertilization[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2015, 21(6):1514-1520.
- [15] 侯文通, 杨俐苹, 白由路, 等. 转植酸酶基因玉米提高土壤磷素有效性初步研究[J]. 土壤通报, 2014, 45(3):654-658.
- HOU Wen-tong, YANG Li-ping, BAI You-lu, et al. The preliminary study on the effect of phosphorus of *PhyA2* transgenic Maize in soil[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2014, 45(3):654-658.
- [16] 马庆祥, 梁震. 植物高效利用磷机制的研究进展[J]. 应用生态学报, 2004, 15(4):712-716.
- MA Qing-xiang, LIANG Xia. Research advances in mechanism of high phosphorus use efficiency of plants[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(4):712-716.
- [17] Zhang F, Sun Y F, Pei W X, et al. Involvement of *OsPht1;4* in phosphate acquisition and mobilization facilitates embryo development in rice[J]. *The Plant Journal*, 2015, 82(4):556-569.
- [18] 梁宏玲, 石磊, 徐芳森, 等. 甘蓝型油菜不同磷效率基因型对土壤难溶性磷吸收利用的差异[J]. 中国油料作物学报, 2007, 29(3):297-301.
- LIANG Hong-ling, SHI Lei, XU Fang-sen, et al. The difference in uptake and utilization of soil insoluble phosphorous for various P efficient genotypes in *Brassica napus*[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2007, 29(3):297-301.
- [19] 沈仁芳, 蒋柏藩. 石灰性土壤无机磷的分布及其有效性[J]. 土壤学报, 1992, 29(1):80-86.
- SHEN Ren-fang, JIANG Bai-fan. Distribution and availability of inorganic phosphorus in calcareous soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 1992, 29(1):80-86.
- [20] 蔡秋燕, 张锡洲, 李廷轩, 等. 不同磷源对磷高效利用野生大麦根际土壤磷组分的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(11):3207-3214.
- CAI Qiu-yan, ZHANG Xi-zhou, LI Ting-xuan, et al. Effects of phosphorus sources on phosphorus fractions in rhizosphere soil of wild barley genotypes with high phosphorus utilization efficiency[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(11):3207-3214.
- [21] 杨慧, 曹建华, 孙蕾, 等. 岩溶区不同土地利用类型土壤无机磷形态分布特征[J]. 水土保持学报, 2010, 24(2):135-140.
- YANG Hui, CAO Jian-hua, SUN Lei, et al. Fractions and distribution of inorganic phosphorus in different land use types of Karst area[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2010, 24(2):135-140.
- [22] 杨毅, 赵文婷. 不同施肥制度对北方石灰性土壤无机磷形态影响研究[J]. 灌溉排水学报, 2015, 34(7):28-33.
- YANG Yi, ZHAO Wen-ting. Influence of inorganic phosphorus forms on calcareous soil under different fertilization systems in Northern China[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2015, 34(7):28-33.
- [23] 芦玉超. 大棚水旱轮作对土壤磷形态及有效性的影响[D]. 临安:浙江农林大学, 2013.
- LU Yu-chao. Greenhouse paddy-upland rotation affects the form and availability of soil phosphorus[D]. Lin'an: Zhejiang A&F University, 2013.