中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture
中文核心期刊
中国科技核心期刊
中国精品科技期刊
百种中国杰出学术期刊
中国科学引文数据库源刊

柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响

靳琇，陈浩婷，石玉，白龙强，侯雷平，张毅

引用本文:
靳, 陈浩婷, 石玉, 等. 柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(7): 1159−1170.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200953

(向下翻页，阅读全文)

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同碱敏感水稻品种根系对碱胁迫的生理响应策略

Physiological response strategies of roots of different alkali−tolerant rice varieties to alkali stress

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(7): 1171−1184 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200979

基于FvCB模型的盐胁迫下紫花苜蓿幼苗光合特性的研究

Photosynthetic characteristics of alfalfa seedlings under salt stress based on FvCB model

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(3): 540−548 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200501

盐碱复合胁迫对水稻种子发芽的影响

Effects of mixed saline−alkali stress on germination of rice

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(4): 566−574 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190750

柠檬酸对不同施肥处理灰漠土遗留磷的活化特征

Citric acid−mediated mobilization of legacy phosphorus in fertilized grey desert soil

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(12): 1941−1948 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200474

红豆和白扁豆种子萌发和生长对盐胁迫的 响应及其生理机制

Response of seed germination and physiological mechanism of Vigna angularis and Dolichos lablab to salt stress

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(8): 1218−1225 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190227

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.200953

靳琇, 陈浩婷, 石玉, 白龙强, 侯雷平, 张毅. 柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(7): 1159−1170

JIN X, CHEN H T, SHI Y, BAI L Q, HOU L P, ZHANG Y. Effect of citric acid seed priming on the growth and physiological characteristics of tomato seedlings under low phosphorus stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2021, 29(7): 1159−1170

柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响*

靳 琇, 陈浩婷, 石 玉, 白龙强, 侯雷平, 张 毅**

(山西农业大学园艺学院/山西省设施蔬菜提质增效协同创新中心 太谷 030801)

摘 要: 本试验以‘中杂 9 号’番茄为试材, 采用砂培法, 设置对照(0.66 mmol·L^{-1})、轻度缺磷(0.44 mmol·L^{-1})、重度缺磷(0.22 mmol·L^{-1})和无磷(0 mmol·L^{-1}) 4 个磷浓度, 研究了柠檬酸(7.5 mmol·L^{-1})浸种对低磷胁迫下番茄种子萌发、幼苗生长及生理特性的影响, 旨在阐明柠檬酸浸种缓解番茄低磷胁迫的生理机制。结果表明: 与蒸馏水浸种相比, 不同浓度柠檬酸浸种引发显著提高了番茄发芽率、发芽势、发芽指数, 最佳浓度为 7.5 mmol·L^{-1}。与对照相比, 低磷胁迫下番茄幼苗生长受到严重抑制, 丙二醛(MDA)、活性氧(O_2^-、H_2O_2)含量显著升高, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性显著减低; 可溶性蛋白、可溶性糖及甜菜碱含量显著升高, 渗透势降低; 而柠檬酸浸种引发明显促进了番茄幼苗的生长, 增加了生物量的积累; 提高了番茄中抗氧化酶活性, 降低了 MDA 和活性氧的积累, 减轻了番茄幼苗的氧化胁迫; 显著提高了有机酸、可溶性糖等的含量, 缓解了渗透势的下降; 显著提高了番茄幼苗中的磷含量, 缓解了植株的低磷胁迫症状。综上所述, 柠檬酸浸种引发通过缓解低磷胁迫对番茄造成的氧化损伤, 提高磷素吸收, 维持正常生长代谢, 从而增强番茄幼苗对低磷胁迫的抵抗能力。

关键词: 番茄; 低磷胁迫; 种子引发; 柠檬酸; 抗氧化系统; 渗透调节

中图分类号: S641.2 开放科学码(资源服务)标识码(OSID):

Effect of citric acid seed priming on the growth and physiological characteristics of tomato seedlings under low phosphorus stress*

JIN Xiu, CHEN Haoting, SHI Yu, BAI Longqiang, HOU Leiping, ZHANG Yi**

(College of Horticulture, Shanxi Agricultural University / Collaborative Innovation Center for Improving Quality and Efficiency of Facilities Vegetables, Taigu 030801, China)

Abstract: To explore the effects of seed priming with citric acid on tomato seed germination, seedling growth and physiological characteristics under low phosphorus stress, ‘Zhongza 9’ was cultured in sand at four phosphorus concentrations: control (0.66 mmol·L^{-1}), mild phosphorus deficiency (0.44 mmol·L^{-1}), severe phosphorus deficiency (0.22 mmol·L^{-1}), and non-phosphorus (0 mmol·L^{-1}). The tomato seeds were soaked in citric acid (7.5 mmol·L^{-1}), and the seed germination, seedlings growth and physiological characteristics were examined. This experiment aimed to clarify the physiological mechanisms of

* 山西省重点研发计划重点项目(201903D211011, 201703D211001)资助

** 通信作者: 张毅, 研究方向为设施园艺。E-mail: harmony1228@163.com
靳琇, 研究方向为设施蔬菜栽培生理。E-mail: xiaojinyuboer@163.com

收稿日期: 2020-11-29 接受日期: 2021-03-13

* This study was supported by the Shanxi Province Key R&D Plan (201903D211011, 201703D211001).

** Corresponding author, E-mail: harmony1228@163.com

Received Nov. 29, 2020; accepted Mar. 13, 2021

citric acid seed priming in alleviating low phosphorus stress in tomatoes. The results showed that, compared with seed soaking in distilled water, the different concentrations of citric acid seed soaking significantly increased the germination rate, germination potential, and germination index; the optimal concentration was 7.5 mmol·L^{-1}. Compared with the control, tomato seedling growth under low phosphorus stress was severely inhibited; the malondialdehyde (MDA) and reactive oxygen species (O_2^-, H_2O_2) contents significantly increased; and the superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) activities significantly decreased. The soluble protein, soluble sugar, and betaine contents significantly increased, and the osmotic potential was low. The seed priming with citric acid significantly promoted tomato seedling growth, increased biomass accumulation, increased the activities of antioxidant enzymes, reduced the accumulation of MDA and reactive oxygen species, and reduced the oxidative stress in tomato seedlings. It also significantly improved the organic acid and soluble sugar contents, alleviated osmotic potential decline, increased the phosphorus content, and lessened the symptoms of low phosphorus stress. In summary, priming tomato seeds with citric acid alleviated the oxidative damage caused by low phosphorus, improved the absorption efficiency of phosphorus, maintained normal growth and metabolism, and enhanced the resistance of tomato seedlings to low phosphorus stress.

Keywords: Tomato; Low phosphorus stress; Seed priming; Citric acid; Antioxidant system; Osmotic regulation

磷(P)是植物生长所必需的大量元素之一[1-2]。虽然土壤中磷含量很高，但其往往难以移动，植物可以吸收利用的有效磷含量低，作物易表现为“遗传性磷缺乏”现象[3-4]。过量施用磷肥可以缓解植物缺磷现象，但会加剧磷矿资源的短缺，还易引发地下水富营养化等农业生态环境问题[5]。因此，开展作物磷高效利用机理及调控机制研究对农业可持续发展具有重要意义。

柠檬酸作为一种重要的低分子量有机酸，参与植物的许多生理代谢过程，对植物耐寒性、耐旱性、抗重金属胁迫、抗养分胁迫能力等具有重要作用[6-8]。磷供应不足通常会导致作物根系分泌大量的低分子量有机酸(如草酸、柠檬酸等)被用来促进植物根系对磷的吸收，这是一种植物遭受逆境胁迫的适应性反应机制[9-11]。据报道，低磷胁迫显著促进了玉米(*Zea mays*)、水稻(*Oryza sativa*)等植物根系柠檬酸的分泌[12-13]。在白羽扇豆(*Lupinus albus*)和大豆(*Glycine max*)中，低磷胁迫同时促进了柠檬酸和苹果酸的分泌[14-15]；在大麦(*Hordeum vulgare*)中难溶性无机磷活化能力强的基因型分泌的柠檬酸较多，表明柠檬酸的分泌是活化以及利用难溶性无机磷的重要机制[16]。植物根系主动或被动地分泌低分子量有机酸可以显著促进土壤磷素的释放，其中柠檬酸活化磷素的效果最好，这一过程是主动分泌的过程，消耗能量，会减少植株的生物量，所以研究外源添加柠檬酸对提高磷肥利用率，减少磷肥施用量具有重要意义[17-18]。宋超等[19]的研究表明，低分子量柠檬酸浸种处理对荞麦(*Fagopyrum esculentum*)种子的发芽率、发芽势、发芽速率以及胚轴长度都有显著的促进作用，进而达到促进幼苗的根系生长效果。外源施用有机酸能够提高养分胁迫下土壤中大豆和白羽扇豆的根系活力，增加根系的总表面积和总长度，从而增强根系吸收和利用养分的能力[14-15]。王志颖[20]的研究表明，加入外源柠檬酸之后，与单铝处理相比根系中柠檬酸的分泌显著增加，从而减轻植物的毒害。外源柠檬酸不仅能够提高土壤中有效磷含量，而且能够通过根系形态的改善截获更多的养分，并通过根系生理功能的改变增强养分吸收，促进植物生长。

番茄(*Solanum lycopersicum*)是我国栽培最广泛的蔬菜之一。在低磷条件下，番茄的主要特征表现是植株矮小，叶面积小，茎、叶呈现紫红色；短期缺磷胁迫下叶背紫红色，叶片小并伴有褐色斑点，长期缺磷会导致叶脉呈深紫色，老叶变黄、开花结果期延迟[3,21]。经过浸种引发的种子可以提高萌发速率、幼苗整齐度、减少生产成本，还可以提高植株苗期抗逆性[22-23]。因此，本试验采用柠檬酸浸种引发的方法，以‘中杂 9 号’番茄为试材，筛选柠檬酸浸种引发的适宜浓度，种子萌发后采用砂培法，设置不同供磷水平，研究柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响，以探讨利用有机酸缓解番茄幼苗低磷胁迫的可行性，旨在为低磷条件下柠檬酸对番茄在抗逆高效栽培中的应用提供一定理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本试验于 2018 年 9 月—2019 年 9 月在山西农业大学园艺站进行。试验材料为‘中杂 9 号’番茄品种(从中国农业科学院蔬菜花卉研究所购入)。

1.1.1 种子萌发试验

选取籽粒饱满、大小均匀、无破损的番茄种子，洗净后置于 55 ℃水浴锅中温汤浸种 15 min 杀死表面病菌，使用蒸馏水(对照)和不同浓度柠檬酸溶液(2.5 mmol·L^{-1}、5 mmol·L^{-1}、7.5 mmol·L^{-1}、

10 mmol·L^{-1}、12.5 mmol·L^{-1}、15 mmol·L^{-1})于 28 ℃黑暗环境下浸种 8 h。在直径 9 cm 的培养皿中铺两层滤纸, 将番茄种子整齐规律地摆放在滤纸上(保证每个种子都有充足的空间), 每个处理 3 次重复, 每个重复 50 粒种子, 在温度 28 ℃、湿度 70%的恒温培养箱中进行催芽。每天定时补充相应溶液 3 mL 以确保培养环境的湿润, 8 d 结束发芽试验。用 30% HNO_3 将每个处理的 pH 调至 6.0±0.2。

1.1.2 苗期试验

根据不同浓度柠檬酸溶液浸种对番茄种子萌发试验的结果, 选取柠檬酸浓度为 7.5 mmol·L^{-1}。将发芽种子播于装有石英砂的育苗盘中, 每盘播 50 (5×10)粒发芽种子。根据日本山崎番茄配方(正常磷浓度为 0.66 mmol·L^{-1}), 选择 4 个供磷水平(正常 P 浓度, 0.66 mmol·L^{-1}; 无磷, 0 mmol·L^{-1}; 轻度缺磷, 0.44 mmol·L^{-1}; 重度缺磷, 0.22 mmol·L^{-1}), 从幼苗生长至第 1 真叶起开始进行不同处理, 定时定量浇灌营养液(pH 调至 6.0±0.2)。

本试验设置 8 个处理, 分别为: 蒸馏水浸种+正常 P 0.66 mmol·L^{-1} (CK)、柠檬酸浸种+P 0.66 mmol·L^{-1} (CK+A)、蒸馏水浸种+P 0 mmol·L^{-1}(P0)、柠檬酸浸种+P 0 mmol·L^{-1}(P0+A)、蒸馏水浸种+P 0.22 mmol·L^{-1} (P1)、柠檬酸浸种+P 0.22 mmol·L^{-1}(P1+A)、蒸馏水浸种+P 0.44 mmol·L^{-1} (P2)、柠檬酸浸种+P 0.44 mmol·L^{-1} (P2+A)。在 P0 处理幼苗老叶叶背出现发紫(35 d)时取样, 进行各项指标的测定。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 种子萌发指标

种子萌发试验中, 当胚根突破种皮 2 mm 时计算为萌发。每 6 h 统计 1 次发芽数, 第 3 d 计算发芽势, 第 8 d 终止番茄种子萌发试验, 计算番茄种子的发芽率、发芽势、发芽指数、发芽速率。

$$发芽率=发芽种子数/供试种子数\times100\% \quad (1)$$

$$发芽势=前6\,d发芽种子数/供试种子总数\times100\% \quad (2)$$

$$发芽指数=\sum(第t日发芽数/对应的天数) \quad (3)$$

$$发芽速率=\sum(第t日发芽数\times对应的天数)/发芽粒数 \quad (4)$$

1.2.2 生长指标

苗期试验 35 d 时, 测定番茄幼苗的株高、茎粗、植株地上部及地下部干鲜重; 根系活力采用 TTC 还原法进行测定[24]; 根系形态指标采用根系扫描仪(MRS-9600TFU2L, 上海)测定; 叶绿素含量采用 80%丙酮浸提法测定[24]。

1.2.3 生理指标

苗期试验 35 d 时, 取样测定各生理指标。丙二醛(MDA)含量采用 2-硫代巴比妥酸法测定[24]; 酶液提取参考 Gong 等[25]的方法, $O_2^{\cdot-}$、H_2O_2 含量, SOD、POD 活性的测定参考石玉[26]的方法, CAT 活性的测定参考 Noctor 等[27]的方法, 1 min 内转化 1 μmol 底物所需的酶量为 1 个活力单位(U)。甜菜碱含量参照刑静[28]的方法测定; 有机酸含量采用酸碱滴定法测定[24]; 可溶性糖含量采用硫酸-苯酚法测定[24]; 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝染色法测定[24]; 总游离氨基酸含量采用茚三酮法测定[24]; 渗透势使用渗透仪(Vapor Pressure Osmometer 5520, USA)进行测定[29]。磷含量采用 H_2SO_4-H_2O_2 消化法消煮, 消化液用钼锑抗比色法测定[30]。

1.3 数据分析

试验数据采用 SPSS 21.0 统计软件进行方差分析, 用 Duncan's 新复极差法进行多重比较(P<0.05), 用 Microsoft Excel 2016 对数据作图, 图中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 不同浓度柠檬酸浸种对番茄种子萌发指标的影响

由图 1 可以看出, 与蒸馏水浸种相比, 不同浓度的柠檬酸浸种均提高了种子的发芽率、发芽势和发芽指数。其中, 7.5 mmol·L^{-1} 柠檬酸浸种处理效果最为显著, 该浓度浸种引发下发芽率和发芽指数比蒸馏水浸种下显著提高 32.97%和 102.25%, 发芽势为对照的 11 倍。各处理的发芽速率与对照相比差异不显著。说明对于番茄种子发芽率、发芽势、发芽指数, 柠檬酸浸种引发浓度以 7.5 mmol·L^{-1} 最佳。

2.2 柠檬酸浸种引发对低磷下番茄幼苗生长的影响

由表 1 可知, 与轻度缺磷(P2)处理相比, 无磷处理(P0)显著降低了地上部的鲜重(P<0.05), 降幅为 83.35%, 但地上部干重无显著变化。无磷、重度缺磷(P1)、轻度缺磷处理下番茄幼苗地上部干重和鲜重与对照相比显著降低(P<0.05)。柠檬酸浸种处理下植株地上部、地下部干鲜重均有所上升。其中, 重度缺磷下, 柠檬酸浸种后地上部鲜重和地上部干重分别显著增加 18.39%和 63.64% (P<0.05); 轻度缺磷下, 柠檬酸浸种后地上部鲜重和地上部干重分别显著增加 19.93%和 66.67% (P<0.05)。

正常供磷水平(CK)、重度缺磷(P1)、轻度缺磷(P2)下, 柠檬酸浸种显著增加了番茄幼苗的株高和茎粗(P<0.05)。重度缺磷水平下柠檬酸浸种(P1+A)的番茄幼苗株高增长最显著, 增幅为 36.57%; 轻度缺磷水平下柠檬酸浸种后(P2+A)番茄幼苗茎粗增长最显著, 增幅为 21.69%。

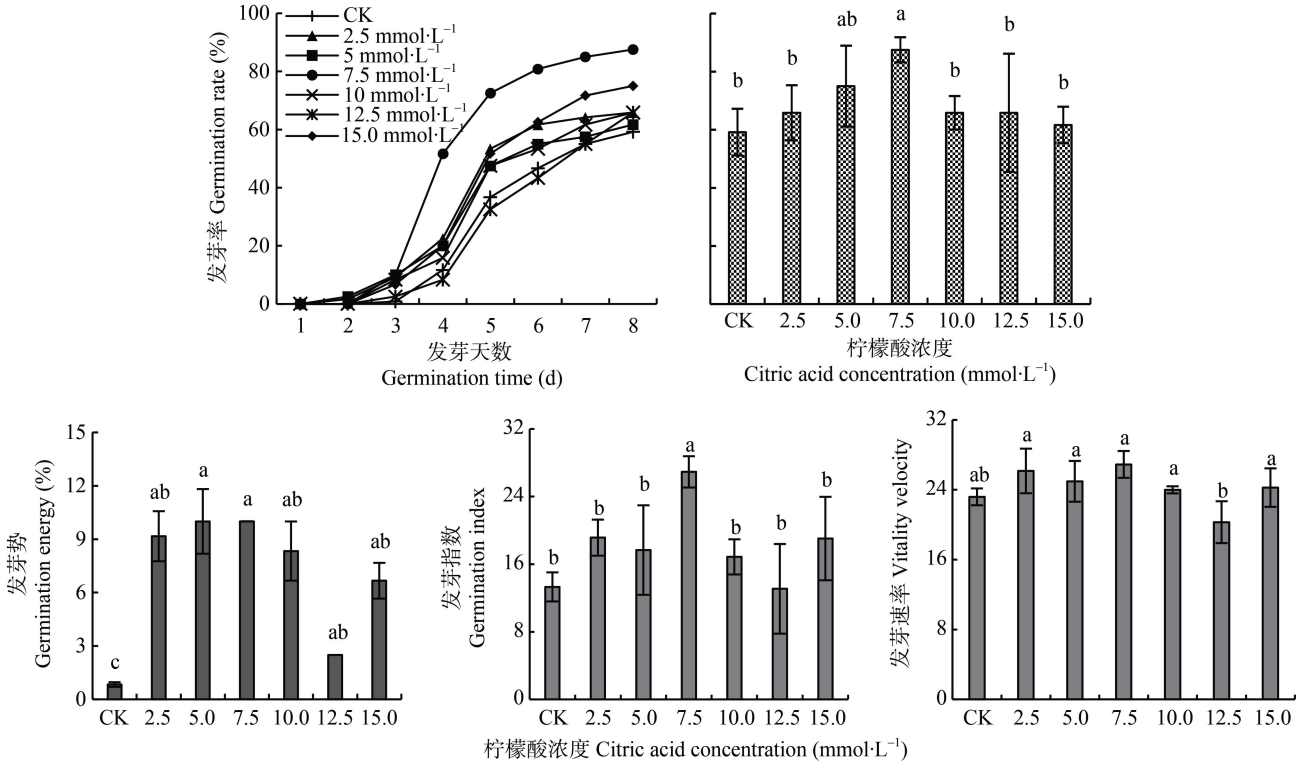

图 1 不同浓度柠檬酸浸种引发对番茄种子萌发指标的影响

Fig. 1 Effects of seed priming with different concentrations of citric acid on seeds germination indexes of tomato

CK: 蒸馏水浸种。不同小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05)。CK: soaking seeds in distilled water. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments (P<0.05).

表 1 柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗形态指标的影响

Table 1 Effects of seeds priming with citric acid on morphological indexes of tomato seedlings under low phosphorus stress

处理 Treatment	单株鲜质量 Fresh weight per plant (g)		单株干质量 Dry weight per plant (g)		株高 Plant height (cm)	茎粗 Stem diameter (mm)	总根长 Total root length (cm)	总根系表面积 Total root surface area (cm^2)
	地上部 Shoots	地下部 Roots	地上部 Shoots	地下部 Roots				
CK	3.38±0.28b	0.38±0.03ab	0.22±0.02b	0.02±0.01bc	22.56±0.23b	3.59±0.21b	243.06±20.50b	73.70±10.13b
CK+A	4.58±0.29a	0.42±0.04ab	0.25±0.02a	0.02±0.01f	26.61±1.25a	4.00±0.08a	319.89±14.36a	120.72±9.32a
P0	1.57±0.02e	0.22±0.02ab	0.13±0.01de	0.02±0.01a	13.84±0.48e	2.60±0.08g	138.06±4.87e	17.98±2.59ef
P0+A	1.73±0.03e	0.34±0.04b	0.15±0.01d	0.01±0.01ef	14.34±0.57de	2.71±0.06ef	159.78±9.31d	24.57±0.28de
P1	2.61±0.18d	0.22±0.03ab	0.11±0.01e	0.02±0.01a	15.02±0.34d	2.73±0.01ef	197.96±6.51c	28.46±1.03de
P1+A	3.09±0.05c	0.28±0.00a	0.18±0.02c	0.03±0.01b	20.51±0.91c	3.07±0.09c	221.88±18.92b	38.55±6.00c
P2	2.91±0.08c	0.24±0.02b	0.12±0.02e	0.01±0.01de	19.60±0.65c	2.84±0.08d	65.61±3.42f	8.28±1.28f
P2+A	3.49±0.08b	0.34±0.03ab	0.2±0.01b	0.02±0.01cd	22.68±0.48b	3.45±0.18b	120.34±7.36e	16.49±2.32ef

CK: 对照(P 浓度为 0.66 mmol·L^{-1}); P0: 无磷(P 浓度为 0 mmol·L^{-1})处理; P1: 重度缺磷(P 浓度为 0.22 mmol·L^{-1})处理; P2: 轻度缺磷(P 浓度为 0.44 mmol·L^{-1})处理; A: 7.5 mmol·L^{-1} 柠檬酸浸种。同列数据后标不同小写字母表示各处理间差异显著(P<0.05)。CK: control (with P concentration of 0.66 mmol·L^{-1}); P0: non-phosphorus (with P concentration of 0 mmol·L^{-1}); P1: severe phosphorus deficiency (with P concentration of 0.22 mmol·L^{-1}); P2: mild low phosphorus deficiency (with P concentration of 0.44 mmol·L^{-1}); A: soaking seed in 7.5 mmol·L^{-1} citric acid. Different lowercase letters in each column indicate significantly difference (P<0.05).

与对照相比，无磷(P0)、重度缺磷(P1)、轻度缺磷(P2)处理下番茄幼苗的根长、根系表面积均有不同程度显著降低(P<0.05)。P0、P2 处理下，柠檬酸浸种后植株的根长分别显著提高 15.73%和 83.42% (P<0.05)，根系表面积有所增加但未达显著水平。重度缺磷处理下柠檬酸浸种后(P1+A)植株根长和根系表面积与 P1 显著提高 12.08%和 35.45% (P<0.05)。

由图 2 可以看出，与对照相比，无磷(P0)、缺磷(P1、P2)处理均显著降低了番茄幼苗的根系活力(P<0.05)，经过柠檬酸浸种引发后根系活力显著增强(P<0.05)。其中，柠檬酸浸种下无磷(P0+A)处理的植株根系活力增加最显著，是 P0 的 2.14 倍；柠檬酸浸种下重度缺磷(P1+A)处理与 P1 相比，增幅达

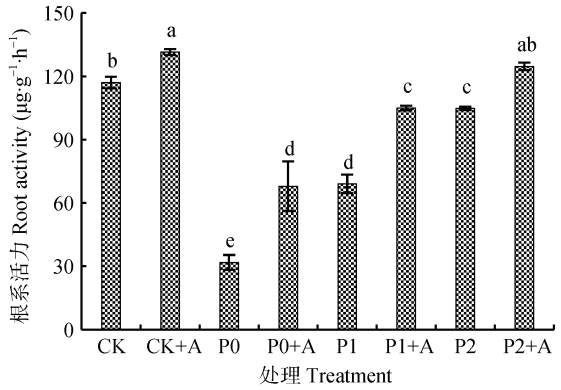

图 2　柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗根系活力的影响

Fig. 2　Effect of seeds priming with citric acid on root activity of tomato seedlings under low phosphorus stress

CK: 对照(P 浓度为 0.66 mmol·L^{-1}); P0: 无磷(P 浓度为 0 mmol·L^{-1})处理; P1: 重度缺磷(P 浓度为 0.22 mmol·L^{-1})处理; P2: 轻度缺磷(P 浓度为 0.44 mmol·L^{-1})处理; A: 7.5 mmol·L^{-1} 柠檬酸浸种。不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。CK: control (with P concentration of 0.66 mmol·L^{-1}); P0: non-phosphorus (with P concentration of 0 mmol·L^{-1}); P1: severe phosphorus deficiency (with P concentration of 0.22 mmol·L^{-1}); P2: mild phosphorus deficiency (with P concentration of 0.44 mmol·L^{-1}); A: soaking seed in 7.5 mmol·L^{-1} citric acid. Different lowercase letters indicate significantly difference (P<0.05).

52.16%; 柠檬酸浸种下轻度缺磷(P2+A)处理与 P2 相比, 增幅达 19.02%。

由表 2 可知, 与对照相比, 缺磷(P1、P2)胁迫下番茄的叶绿素 a (Chl a)、总叶绿素(Chl a+b)含量显著下降(P<0.05), 叶绿素 b (Chl b)、类胡萝卜素(Car.) P1 处理下显著下降(P<0.05), P2 处理下有所下降但差异不显著。与无磷、缺磷胁迫相比, 柠檬酸浸种后植株叶片的叶绿素含量均显著提高(P<0.05), 其中柠檬酸浸种重度缺磷(P1+A)处理下 Chl a、Chl b、Car.和 Chl a+b 分别显著增加 10.79%、13.30%、29.20%、11.40%; 柠檬酸浸种轻度缺磷(P2+A)处理下 Chl a 显著增加 11.53%; 柠檬酸浸种无磷(P0+A)处理下 Chl a、Chl b、Car.和 Chl a+b 分别显著增加 16.26%、12.00%、194.94%和 15.47%。

2.3　柠檬酸浸种引发对低磷下番茄幼苗抗氧化系统的影响

由图 3A 可知, 与对照相比, 无磷、低磷处理下番茄幼苗中丙二醛(MDA)含量都显著升高。不同供磷水平下, 柠檬酸浸种使无磷(P0+A)、重度缺磷(P1+A)、轻度缺磷(P2+A)处理较蒸馏水浸种处理下叶片 MDA 含量分别显著降低 15.95%、12.94%和 10.70% (P<0.05), 根系 MDA 含量分别显著降低 39.55%、23.26%和 6.82% (P<0.05)。

如图 3B 所示, 与对照相比, 无磷、重度缺磷处理番茄幼苗叶片 O_2^- 含量显著增加(P<0.05), 无磷、重度缺磷和轻度缺磷处理番茄根系 O_2^- 含量显著增加(P<0.05)。柠檬酸浸种下无磷处理(P0+A)相比无磷处理番茄幼苗叶片 O_2^- 含量显著降低 27.16% (P<0.05), 轻度缺磷处理(P2+A)处理根系 O_2^- 含量显著降低 51.48%(P<0.05)。

如图 3C 所示, 与对照相比, 无磷、重度缺磷、轻度缺磷胁迫下番茄幼苗叶片 H_2O_2 含量显著增加(P<0.05), 无磷处理下根系 H_2O_2 含量显著增加(P<0.05)。柠檬酸浸种后无磷处理(P0+A)比无磷处理番茄幼苗叶片和根系 H_2O_2 含量分别显著降低 35.50%和 26.24% (P<0.05), 轻度缺磷处理(P2+A)叶片 H_2O_2 含量显著降低 35.87% (P<0.05)。

表 2　柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗叶绿素的影响

Table 2　Effect of seeds priming with citric acid on chlorophyll contents in tomato seedlings under low phosphorus stress

处理 Treatment	叶绿素 a Chl a (mg·g^{-1})	叶绿素 b Chl b (mg·g^{-1})	类胡萝卜素 Carotenoid (mg·g^{-1})	总叶绿素 Chl a+b (mg·g^{-1})	叶绿素 a/b Chl a/b
CK	16.27±0.08c	4.58±0.22b	1.43±0.17ab	20.85±0.21c	3.56±0.18bcd
CK+A	18.17±0.15a	5.19±0.11a	1.53±0.06ab	23.37±0.26a	3.50±0.05cd
P0	7.75±0.05h	1.75±0.06f	0.33±0.04d	9.50±0.03h	4.42±0.19a
P0+A	9.01±0.04g	1.96±0.01e	0.97±0.02c	10.97±0.03g	4.60±0.03a
P1	12.98±0.03f	3.61±0.05d	1.13±0.02c	16.58±0.03f	3.60±0.05bc
P1+A	14.38±0.1e	4.09±0.07c	1.46±0.18ab	18.47±0.14e	3.52±0.06bcd
P2	15.52±0.04d	4.62±0.2b	1.39±0.04b	20.14±0.2d	3.36±0.15d
P2+A	17.31±0.05b	4.66±0.04b	1.58±0.02ab	21.96±0.04b	3.72±0.04b

CK: 对照(P 浓度为 0.66 mmol·L^{-1}); P0: 无磷(P 浓度为 0 mmol·L^{-1})处理; P1: 重度缺磷(P 浓度为 0.22 mmol·L^{-1})处理; P2: 轻度缺磷(P 浓度为 0.44 mmol·L^{-1})处理; A: 7.5 mmol·L^{-1} 柠檬酸浸种。同列数据后不同小写字母表示各处理间差异显著(P<0.05)。CK: control (with P concentration of 0.66 mmol·L^{-1}); P0: non-phosphorus (with P concentration of 0 mmol·L^{-1}); P1: severe phosphorus deficiency (with P concentration of 0.22 mmol·L^{-1}); P2: mild low phosphorus deficiency (with P concentration of 0.44 mmol·L^{-1}); A: soaking seed in 7.5 mmol·L^{-1} citric acid. Different lowercase letters in each column indicate significantly difference (P<0.05).

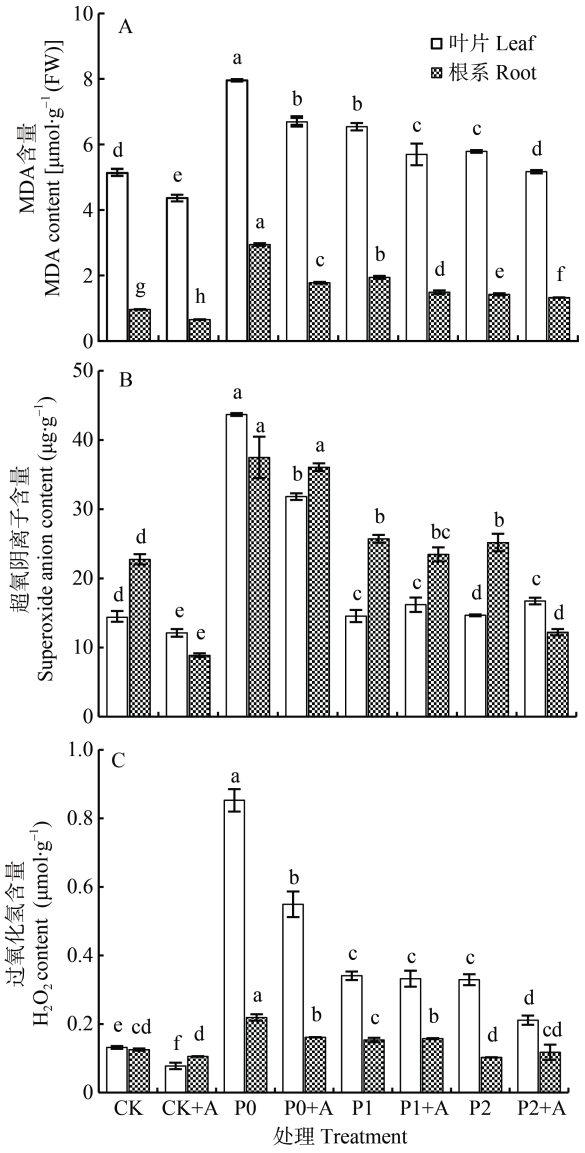

图 3 柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗丙二醛(MDA)、超氧化阴离子(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)含量的影响

Fig. 3 Effect of seeds priming with citric acid on malondialdehyde (MDA), superoxide ion (O_2^-), and H_2O_2 contents of tomato seedlings under low phosphorus stress

CK: 对照(P 浓度为 0.66 mmol·L^{-1}); P0: 无磷(P 浓度为 0 mmol·L^{-1})处理; P1: 重度缺磷(P 浓度为 0.22 mmol·L^{-1})处理; P2: 轻度缺磷(P 浓度为 0.44 mmol·L^{-1})处理; A: 7.5 mmol·L^{-1} 柠檬酸浸种。不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。CK: control (with P concentration of 0.66 mmol·L^{-1}); P0: non-phosphorus (with P concentration of 0 mmol·L^{-1}); P1: severe phosphorus deficiency (with P concentration of 0.22 mmol·L^{-1}); P2: mild low phosphorus deficiency (with P concentration of 0.44 mmol·L^{-1}); A: soaking seed in 7.5 mmol·L^{-1} citric acid. Different lowercase letters indicate significantly difference (P<0.05).

如表 3 所示, 蒸馏水浸种下, 对照中番茄幼苗叶片、根系中的 SOD、POD、CAT 活性最低, 随着供磷水平的降低, 酶活性显著升高(P<0.05)。重度缺磷和无磷处理, 柠檬酸浸种下番茄幼苗叶片、根系中的 SOD、POD、CAT 活性均显著下降; 轻度缺磷处理下, 柠檬酸浸种使番茄幼苗叶片和根系中的 SOD 活性有所下降但不显著(P>0.05), CAT、POD 活性均显著升高(P<0.05)。与蒸馏水浸种相比, 无磷处理下, 柠檬酸浸种显著降低了番茄幼苗叶片和根系的 SOD 活性, 降幅分别为 39.93%和 13.06% (P<0.05); 重度缺磷下, 柠檬酸浸种显著降低了番茄幼苗叶片和根系的 SOD 酶活性, 降幅分别为 16.36%和 18.44% (P<0.05)。无磷处理下, 与蒸馏水浸种相比, 柠檬酸浸种下番茄幼苗叶片和根系的 POD 分别显著降低 24.77%和 59.32% (P<0.05)。与蒸馏水浸种相比, 无磷处理下, 柠檬酸浸种的番茄幼苗叶片、根系 CAT 活性显著降低 39.06%和 66.30% (P<0.05)。

2.4 柠檬酸浸种引发对低磷下番茄幼苗渗透调节系统的影响

如图 4 所示, 与对照相比, 无磷、缺磷胁迫下番茄幼苗叶片和根系的渗透势显著降低(P<0.05)。与单独无磷、重度缺磷、轻度缺磷处理相比, 柠檬酸浸种引发下均显著提高了叶片的渗透势, 增幅分别为 36.61%、7.78%和 7.69% (P<0.05)。无磷胁迫下番茄幼苗根系有机酸含量有所增加, 但未达显著水平(P>0.05)。柠檬酸浸种后, 重度缺磷处理(P1+A)番茄根系有机酸含量显著降低 70.37% (P<0.05), 轻度缺磷处理(P2+A)有机酸含量显著升高 54.30% (P<0.05)。与对照相比, 无磷、缺磷条件下番茄叶片和根系可溶性蛋白含量显著提高(P<0.05)。柠檬酸浸种后, 无磷和重度缺磷处理叶片可溶性蛋白含量分别显著降低 4.90%、5.75% (P<0.05)。轻度缺磷下, 柠檬酸浸种显著提高叶片可溶性蛋白含量, 增幅为 8.79% (P<0.05), 而根系可溶性蛋白含量显著降低 6.86% (P<0.05)。与对照相比, 无磷、缺磷胁迫显著提高了番茄幼苗叶片和根系可溶性糖含量(P<0.05)。无磷处理下, 柠檬酸浸种后番茄幼苗的叶片、根系可溶糖含量显著提高 15.72%和 18.81% (P<0.05); 重度缺磷、轻度缺磷处理, 柠檬酸浸种下番茄幼苗的叶片可溶性糖含量显著提高 14.16%和 19.13% (P<0.05), 根系可溶性糖含量显著提高 33.27%和 19.21% (P<0.05)。与对照相比, 无磷、低磷条件下番茄根系游离氨基酸含量显著升高(P<0.05)。无磷处理下柠檬酸浸种后番茄叶片和根系的游离氨基酸含量分别显著升高 51.62%和 34.09% (P<0.05), 重度缺磷处理下分别显著提高 14.44%和 19.89% (P<0.05); 轻度缺磷处理下, 叶片游离氨基酸含量变化不显著(P>0.05), 根系显著增加 20.25% (P<0.05)。

表 3　柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗抗氧化酶活性的影响

Table 3　Effect of seed priming with citric acid on antioxidant enzymes activities of tomato seedlings under low phosphorus stress

$U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$

处理 Treatment	叶片 Leaf			根系 Root		
	超氧化物歧化酶 SOD	过氧化氢酶 CAT	过氧化物酶 POD	超氧化物歧化酶 SOD	过氧化氢酶 CAT	过氧化物酶 POD
CK	10.80±0.32e	35.87±1.47f	367.70±5.23f	15.49±0.92e	13.91±0.86f	1929.98±38.16h
CK+A	21.09±10.29b	78.32±3.82a	984.32±27.03a	25.55±0.91a	55.73±0.77a	5674.12±34.27a
P0	23.24±30.29a	67.05±0.89b	562.67±2.34c	24.81±0.17ab	44.24±0.62b	5034.89±23.48b
P0+A	13.96±30.02d	40.86±0.92e	423.28±3.86e	21.57±0.07c	14.91±0.54f	2048.31±16.16g
P1	16.69±60.02c	50.89±0.04d	501.72±2.47d	24.03±0.27b	27.61±0.93d	3972.91±3.59d
P1+A	13.96±30.44d	41.64±1.49e	560.94±8.84c	19.60±0.56d	28.53±0.09d	3765.95±131.21e
P2	14.64±0.89d	41.45±0.12e	429.30±2.41e	21.39±0.13c	21.36±0.71e	3282.32±47.58f
P2+A	13.45±30.76d	54.01±1.86c	640.21±1.35b	20.48±0.71cd	33.99±1.33c	4584.88±104.88c

CK: 对照(P 浓度为 0.66 mmol·L^{-1}); P0: 无磷(P 浓度为 0 mmol·L^{-1})处理; P1: 重度缺磷(P 浓度为 0.22 mmol·L^{-1})处理; P2: 轻度缺磷(P 浓度为 0.44 mmol·L^{-1})处理; A: 7.5 mmol·L^{-1} 柠檬酸浸种。同列数据后标不同小写字母表示各处理间差异显著(P<0.05)。CK: control (with P concentration of 0.66 mmol·L^{-1}); P0: non-phosphorus (with P concentration of 0 mmol·L^{-1}); P1: severe phosphorus deficiency (with P concentration of 0.22 mmol·L^{-1}); P2: mild low phosphorus deficiency (with P concentration of 0.44 mmol·L^{-1}); A: soaking seed in 7.5 mmol·L^{-1} citric acid. Different lowercase letters in each column indicate significantly difference (P<0.05).

无磷、低磷胁迫使得番茄幼苗叶片和根系甜菜碱含量均显著增加(P<0.05)。同一供磷水平下, 与蒸馏水浸种相比, 柠檬酸浸种下番茄幼苗叶片和根系甜菜碱含量均显著降低, 其中无磷(P0+A)处理叶片中含量下降最显著, 降幅为 30.37% (P<0.05)。

2.5　柠檬酸浸种引发对低磷下番茄幼苗磷含量的影响

由图 5 可以看出, 无论在胁迫或非胁迫条件下, 相同供磷水平间比较, 柠檬酸浸种使番茄根系磷含量均显著增加(P<0.05)。柠檬酸浸种下, 重度缺磷胁迫(P1+A)和轻度缺磷胁迫(P2+A)下, 根系磷含量显著增加了 11.78%和 13.03% (P<0.05)。

3　讨论与结论

许多研究表明, 柠檬酸能通过配位基交换反应、络合反应、酸溶解作用等机制显著增加磷的溶解性, 促进植物对磷的吸收及运输, 最终提高植物对磷素缺乏和环境的耐受性[8,31]。外源柠檬酸可以提高磷的有效性, 其作用方式有以下 3 个方面: 柠檬酸直接刺激作物根系的生长, 增加侧根数及土壤根系的覆盖深度, 增加磷素的吸收; 柠檬酸可以改变土壤中微生物群落或影响作物根系分泌物, 主要是酸性磷酸酶的活性, 活化土壤中难溶性磷[32]; 柠檬酸根竞争吸附可以使活性中心对磷素吸附能力降低, 减少土壤固相对磷的吸附量[33]。因此在盆栽或大田试验中研究柠檬酸提高作物适应低磷胁迫的机制时, 难以区分是柠檬酸对植物的直接刺激, 还是柠檬酸作用于土壤微生态或磷素从而间接缓解植物胁迫的效应。针对这一可能出现的问题, 本试验采用柠檬酸浸种的方法, 在排除土壤、基质、微生物的干扰条件下, 采用砂培法, 以'中杂 9 号'番茄为试材, 设置不同供磷水平, 研究柠檬酸浸种对低磷胁迫下对番茄幼苗生长及生理特性的影响, 以探讨利用有机酸缓解番茄幼苗低磷胁迫的可行性。

柠檬酸对植物生长具有促进作用, 可增强对元素的吸收利用能力, 提高作物的抗性等功能[6]。且植物种子在萌发及幼苗生长时期对逆境环境十分敏感, 其生长和生理特性极易受到周围环境的影响[34]。庄正等[35]的研究发现, 低浓度外源低分子有机酸具有促进杉木(*Cunninghamia lanceolata*)种子萌发及幼苗生长的作用, 且对杉木幼苗无明显伤害; 而高浓度外源低分子有机酸对杉木幼苗伤害严重; 黄玉婷等[36]在对黑麦草(*Lolium perenne*)的研究中也有类似结果。本试验结果表明, 柠檬酸浸种引发对番茄种子的萌发特性同样表现为低促高抑的效应(图 1), 在种子催芽过程中, 柠檬酸处理下的培养皿后期出现发霉情况, 且浓度越高发霉越严重, 这是由于柠檬酸提供了充足碳源更适合霉菌的生长, 低浓度有机酸促进种子萌发的原因是增强了种子的抗氧化能力, 高浓度下种子的抗氧化系统遭到破坏, 具体作用机制还有待进一步研究。

由于土壤特定的理化性质, 施入土壤中的磷肥有 75%~90%被固定而不能被植物所利用[1,20]。当磷素供给量处于低水平时, 植株体内碳水化合物的合成将会受到影响, 并且细胞分裂受到阻碍, 从而使得作物生长速率下降[3]。有效磷缺乏已经成为限制

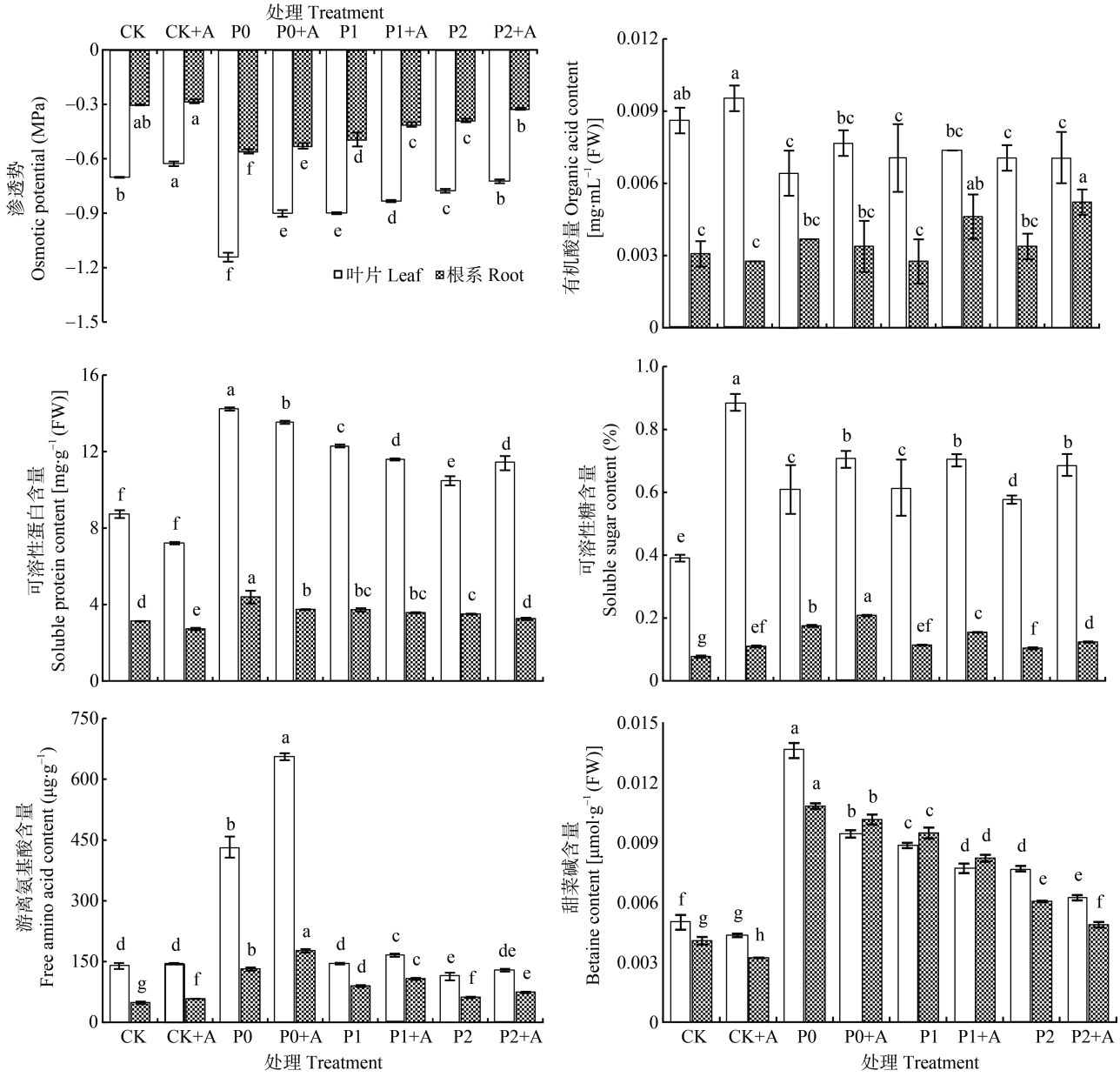

图 4 柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗渗透势及渗透调节物质含量的影响

Fig. 4 Effect of seeds priming with citric acid on osmotic potential and osmoregulation substances contents of tomato seedlings under low phosphorus stress

CK: 对照(P 浓度为 0.66 mmol·L^{-1}); P0: 无磷(P 浓度为 0 mmol·L^{-1})处理; P1: 重度缺磷(P 浓度为 0.22 mmol·L^{-1})处理; P2: 轻度缺磷(P 浓度为 0.44 mmol·L^{-1})处理; A: 7.5 mmol·L^{-1} 柠檬酸浸种。不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。CK: control (with P concentration of 0.66 mmol·L^{-1}); P0: non-phosphorus (with P concentration of 0 mmol·L^{-1}); P1: severe phosphorus deficiency (with P concentration of 0.22 mmol·L^{-1}); P2: mild low phosphorus deficiency (with P concentration of 0.44 mmol·L^{-1}); A: soaking seed in 7.5 mmol·L^{-1} citric acid. Different lowercase letters indicate significantly difference (P<0.05).

农作物生长, 甚至农业发展的主要因素, 植物经过长期环境影响, 形成了对低磷环境的一系列响应机制, 以确保在低磷环境中的正常生长[37]。Wang 等[38]发现, 低磷抑制油菜(*Brassica napus*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)和大麦根、茎的生长, 使根茎比下降, 生长受到严重阻碍, 甚至在处理前期出现叶片脱落的情况。本试验结果显示, 在低磷条件下番茄幼苗地上部干鲜重、地下部鲜重、株高、茎粗以及总根长、总根系表面积均显著降低(表 1), 说明番茄幼苗生长均受到不同程度的抑制。与轻度缺磷处理相比, 无磷处理显著降低了地上部的鲜重, 但增加了地上部的干重, 可能由于植物鲜重与含水量关系紧密, 而无磷造成了植物叶片萎蔫失水[39]。不同供磷处理下, 番茄幼苗根长、根系表面积在柠檬酸浸种处理后显著高于蒸馏水浸种; 无磷条件下, P0+A 处理的植株根系活力增加最显著, 是 P0 处理

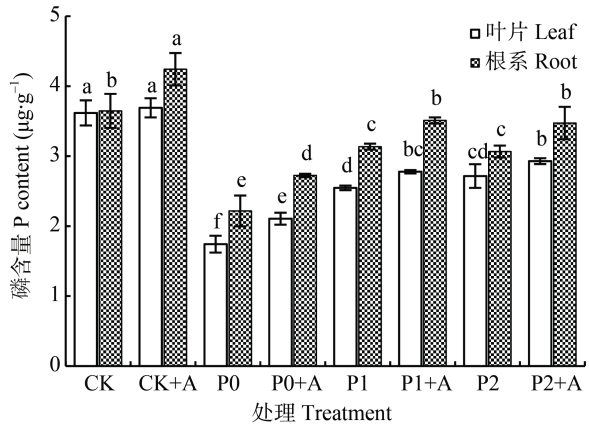

图 5　柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗磷含量的影响

Fig. 5　Effect of seeds priming with citric acid on phosphorus content of tomato seedlings under low phosphorus stress

CK: 对照(P 浓度为 0.66 mmol·L^{-1}); P0: 无磷(P 浓度为 0 mmol·L^{-1})处理; P1: 重度缺磷(P 浓度为 0.22 mmol·L^{-1})处理; P2: 轻度缺磷(P 浓度为 0.44 mmol·L^{-1})处理; A: 7.5 mmol·L^{-1} 柠檬酸浸种。不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。CK: control (with P concentration of 0.66 mmol·L^{-1}); P0: non-phosphorus (with P concentration of 0 mmol·L^{-1}); P1: severe phosphorus deficiency (with P concentration of 0.22 mmol·L^{-1}); P2: mild low phosphorus deficiency (with P concentration of 0.44 mmol·L^{-1}); A: soaking seed in 7.5 mmol·L^{-1} citric acid. Different lowercase letters indicate significantly difference (P<0.05).

的 2.14 倍, 这是由于柠檬酸作为种子引发液体处理幼苗时, 根系最先被影响且受影响程度比其他部分更加显著的原因[40]。作物根系有机酸的积累和释放是植物抵御低磷环境的重要生理机制[41]。本试验结果显示, 低磷胁迫下的番茄幼苗根系中的有机酸含量明显高于对照, 说明低磷胁迫下会促进根系释放有机酸, 以提高植株的磷素吸收; 并且柠檬酸浸种处理后显著提高了番茄幼苗根系中的有机酸含量及磷含量, 这是由于柠檬酸刺激番茄幼苗根系生长, 影响养分的吸收运输, 使其在低磷胁迫下能够维持正常生长[42]。这与龚芳芳等[43]在刺梨(*Rosa roxbunghii*)上的研究结果不同, 外源柠檬酸的施入明显降低了刺梨实生苗根系土壤中柠檬酸和草酸含量, 增加了苹果酸、酒石酸、乙酸和琥珀酸的含量, 可能与柠檬酸和草酸容易与土壤中的金属离子形成沉淀有关。叶绿素作为植物光合作用的重要物质基础, 含量可以作为衡量植物抗逆性的生理指标之一[44]。与低磷胁迫相比, 柠檬酸浸种处理后的番茄幼苗生物量、叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素、叶绿素总含量均有不同程度的上升, 李迟园[45]对玉米和马乐元等[41]对小冠花(*Coronilla varia*)的研究也取得了类似的结果, 这是因为柠檬酸可提高低磷胁迫下番茄幼苗根系中的磷含量, 从而提高叶绿素含量, 同时柠檬酸可保护非生物胁迫下的叶绿体结构, 延缓叶绿素的降解, 维持叶片中的叶绿素含量[44,46]。

正常情况下, 植物生长中各种反应能产生 O_2^-、H_2O_2 等活性氧物质, 但能被植物体内的酶促防御系统(SOD、POD、CAT)所清除, 两者达到平衡时就不会对植物产生任何伤害, 但逆境胁迫条件会破坏植物体内的这种平衡[41]。当植物处于低磷胁迫下, 体内会产生大量超氧自由基, 导致活性氧代谢失去平衡, 细胞组织的膜脂过氧化产物 MDA 含量上升, 从而对植物细胞造成一定的氧化伤害。郭天荣等[47]以水稻为试材探讨植物耐低磷能力与抗氧化酶系统的关系, 认为缺磷胁迫引起抗氧化酶系统活性升高, 是植物应对低磷胁迫的生理机制之一; 前人研究还发现低磷胁迫下, 番茄[48]和小麦[49]的叶片、根系中 MDA 含量会大幅增加, 增强保护酶活性。本试验研究结果发现, 无磷、缺磷胁迫下, 番茄幼苗的 MDA、O_2^-、H_2O_2 含量均显著升高。为了维持正常的生理状态, 植物体内的 3 种保护酶(SOD、POD、CAT)活性会升高, 共同作用清除 H_2O_2 和 O_2^-[49]; 与对照相比, 无磷和低磷胁迫使番茄幼苗的 SOD、POD、CAT 活性显著升高(表 3), 说明低磷胁迫可以诱发植株的氧化胁迫产生。宋金凤等[8]和米少艳等[50]的研究表明, 有机酸处理后, 长白落叶松(*Larix olgensis*)和小麦幼苗一直保持较高的 SOD 活性, 说明有机酸能提高植株对环境伤害的抵御能力。本试验研究结果显示, 低磷胁迫下, 柠檬酸浸种处理增强了番茄幼苗体内的抗氧化酶活性(表 3), 使其共同作用除去幼苗体内过量的活性氧, 减轻了膜脂过氧化作用和活性氧生成, 保护了细胞膜的结构完整, 从而提高番茄抵御低磷胁迫的能力。

植物在胁迫条件下快速积累渗透调节物质, 以维持细胞渗透势的平衡, 起到保护细胞适应逆境的作用[51]。可溶性蛋白, 可溶性糖和甜菜碱是作物重要的渗透调节物质, 可以增强细胞的持水能力、维持许多代谢关键酶原有的机能活性, 进而保持细胞膜在胁迫下的完整性, 保证植株能够正常生长[31]。黄玉婷等[36]的研究表明, 铝胁迫下黑麦草根系和茎叶中可溶性蛋白和可溶性糖含量显著升高, 是植株应对逆境环境的机制之一。本研究结果显示: 低磷胁迫下, 番茄幼苗叶片和根系中的可溶性蛋白、可溶性糖、游离氨基酸及甜菜碱含量增加, 表明低磷胁迫可以促进番茄幼苗体内渗透调节物质的合成以应对胁迫环境。Yao 等[52]对马尾松(*Pinus massoniana*)的研究表明, 外源柠檬酸显著提高了马尾松中可溶性蛋白及可溶性糖的含量, 增强了马尾松对渗透平

衡的调节能力。本研究结果显示，在相同供磷水平处理下，柠檬酸浸种与蒸馏水浸种相比，番茄幼苗叶片和根系中的可溶性糖显著增加，可能是由于柠檬酸浸种缓解低磷胁迫后植物需要大量能量，所以作为能源物质的可溶性糖被大量产生以恢复植物正常生长[52]。鄢盛尧等[53]在油菜上研究发现，与对照相比，加入外源柠檬酸后，油菜根系释放的总游离氨基酸含量升高，但脯氨酸含量显著下降，这说明各种氨基酸对逆境胁迫的响应并不相同[54]。本试验结果显示，与对照相比，低磷胁迫下，番茄幼苗叶片和根系中游离氨基酸含量无明显变化，可溶性蛋白、甜菜碱含量显著升高，这表明番茄幼苗可以通过调节不同渗透调节物质含量以减轻低磷胁迫对植物产生的伤害，在加入外源柠檬酸之后，番茄幼苗叶片和根系中的游离氨基酸含量升高，可溶性蛋白、甜菜碱含量均降低，与渗透势的变化趋势一致，这说明外源柠檬酸的加入可以协助番茄缓解低磷胁迫产生的不利影响，可溶性蛋白和甜菜碱含量降低的原因可能是因为柠檬酸浸种引发缓解了低磷胁迫对番茄幼苗的抑制作用，使植株细胞渗透物质含量恢复正常[55]，甜菜碱和可溶性蛋白可能是调控柠檬酸缓解番茄幼苗低磷胁迫的主导渗透调节物质。

综上所述，适宜浓度的柠檬酸浸种提高了番茄种子的萌发率，而其缓解番茄缺磷症状的原因可能在于柠檬酸浸种能引发根系有机酸的积累和分泌，使与阳离子结合的磷酸盐活化，促进了根系对磷的吸收；同时，柠檬酸浸种引发增强了番茄植株的抗氧化保护和渗透调节能力，缓解了低磷胁迫对植株的抑制效应。

参考文献 References

[1] 崔福星, 宋金凤, 朱道光, 等. 养分缺乏下外源有机酸对寒温带兴安落叶松幼苗吸收磷的影响[J]. 国土与自然资源研究, 2015, (5): 94–96
CUI F X, SONG J F, ZHU D G, et al. Effects of exogenous organic acids on phosphorus absorption of *Larix gmelinii* seedlings under nutrient deficiency[J]. Territory & Natural Resources Study, 2015, (5): 94–96

[2] ZHANG Y T, KIRIIWA Y, NUKAYA A. Influence of nutrient concentration and composition on the growth, uptake patterns of nutrient elements and fruit coloring disorder for tomatoes grown in extremely low-volume substrate[J]. The Horticulture Journal, 2015, 84(1): 37–45

[3] ZHU Q, WANG H, SHAN Y Z, et al. Physiological response of phosphorus-efficient and inefficient soybean genotypes under phosphorus-deficiency[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2020, 67(1): 175–184

[4] 沈玉芳, 李世清. 施肥深度对不同水分条件下冬小麦根系特征及提水作用的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2019, 47(4): 65–73
SHEN Y F, LI S Q. Effect of fertilization depth on root characteristics and hydraulic lift of winter wheat under different water treatments[J]. Journal of Northwest A & F University: Natural Science Edition, 2019, 47(4): 65–73

[5] HUANG J, XU C C, RIDOUTT B G, et al. Nitrogen and phosphorus losses and eutrophication potential associated with fertilizer application to cropland in China[J]. Journal of Cleaner Production, 2017, 159: 171–179

[6] 葛永红, 李灿婴, 朱丹实, 等. 采后柠檬酸处理对苹果青霉病的控制及其贮藏品质的影响[J]. 食品科学, 2014, 35(22): 255–259
GE Y H, LI C Y, ZHU D S, et al. Effect of postharvest citric acid treatment on controlling blue mould and preserving the quality of apple fruits during storage[J]. Food Science, 2014, 35(22): 255–259

[7] OBURGER E, KIRK G J D, WENZEL W W, et al. Interactive effects of organic acids in the rhizosphere[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(3): 449–457

[8] 宋金凤, 李锋, 王亚军, 等. 低温胁迫下外源有机酸对长白落叶松幼苗生理生化特性的影响[J]. 林业科学, 2012, 48(2): 89–95
SONG J F, LI F, WANG Y J, et al. Effects of exogenous organic acids on physiological and biochemical characteristics of *Larix olgensis* seedlings under low temperature stress[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(2): 89–95

[9] SINHAL V K, SRIVASTAVA A, SINGH V P. EDTA and citric acid mediated phytoextraction of Zn, Cu, Pb and Cd through marigold (*Tagetes erecta*)[J]. Journal of Environmental Biology, 2010, 31(3): 255–259

[10] TAGHIPOUR M, JALALI M. Effect of low-molecular-weight organic acids on kinetics release and fractionation of phosphorus in some calcareous soils of western Iran[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2013, 185(7): 5471–5482

[11] HU S X, JIANG F, HSIEH Y L. 1D lignin-based solid acid catalysts for cellulose hydrolysis to glucose and nanocellulose[J]. ACS Sustainable Chemistry & Engineering, 2015, 3(10): 2566–2574

[12] GAUME A, MÄCHLER F, DE LEON C, et al. Low-P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: Significance of root growth, and organic acids and acid phosphatase root exudation[J]. Plant and Soil, 2001, 228(2): 253–264

[13] YOKOSHO K, YAMAJI N, MA J F. An Al-inducible MATE gene is involved in external detoxification of Al in rice[J]. The Plant Journal, 2011, 68(6): 1061–1069

[14] NEUMANN G, MASSONNEAU A, LANGLADE N, et al. Physiological aspects of cluster root function and development in phosphorus-deficient white lupin (*Lupinus albus* L.)[J]. Annals of Botany, 2000, 85(6): 909–919

[15] LIAO H, WAN H Y, SHAFF J, et al. Phosphorus and aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance. Exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system[J]. Plant Physiology, 2006, 141(2): 674–684

[16] 田江, 梁翠月, 陆星, 等. 根系分泌物调控植物适应低磷胁

迫的机制[J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(5): 175–185
TIAN J, LIANG C Y, LU X, et al. Mechanism of root exudates regulating plant responses to phosphorus deficiency[J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(5): 175–185

[17] 洪常青, 聂艳丽. 根系分泌物及其在植物营养中的作用[J]. 生态环境, 2003, 12(4): 508–511
HONG C Q, NIE Y L. Effects of root exudates on plant nutrition[J]. Ecology and Environmnet, 2003, 12(4): 508–511

[18] 房福力. 柠檬酸对温室番茄土壤磷有效性的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2012
FANG F L. Effects of citric acid on phosphorus availability in greenhouse soil[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012

[19] 宋超, 王跃华, 赵钢, 等. 不同酸处理对苦荞种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 种子, 2015, 34(8): 79–82
SONG C, WANG Y H, ZHAO G, et al. Effect of soaking with different acid on seed germination and seedling growth of Tartary buckwheat[J]. Seed, 2015, 34(8): 79–82

[20] 王志颖. 有机酸和抑制剂对铝胁迫下油菜(*Brassica napus* L.)生长、生理和根系分泌物的调控研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2011
WANG Z Y. The regulation of organic acids and inhibitors to the growth, physiology and root exudates of rape (*Brassica napus* L.) under aluminum stress[D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2011

[21] KALAJI H M, OUKARROUM A, ALEXANDROV V, et al. Identification of nutrient deficiency in maize and tomato plants by *in vivo* chlorophyll a fluorescence measurements[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 81: 16–25

[22] 杨小环, 马金虎, 郭数进, 等. 种子引发对盐胁迫下高粱种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(1): 103–109
YANG X H, MA J H, GUO S J, et al. Effect of seed priming on *Sorghum* (*Sorghum bicolor* L.) seed germination and seedling growth under salt stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2011, 19(1): 103–109

[23] 牛晓雪, 牟萌, 李保华, 等. $FeSO_4$引发提高秦艽种子萌发的生理机制[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(12): 1828–1835
NIU X X, MU M, LI B H, et al. Physiological mechanism of $FeSO_4$ priming improvement of seed germination performances of *Gentiana macrophylla*[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(12): 1828–1835

[24] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006
WANG X K. Priniciples and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006

[25] GONG H J, ZHU X Y, CHEN K M, et al. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought[J]. Plant Science, 2005, 169(2): 313–321

[26] 石玉. 外源硅对番茄幼苗水分胁迫伤害的缓解效应及机理研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014
SHI Y. Study on alleviative effects of exogenous silicon on water stress-induced injury and the underlying mechanisms in tomato seedlings[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2014

[27] NOCTOR G, MHAMDI A, FOYER C H. Oxidative stress and antioxidative systems: recipes for successful data collection and interpretation[J]. Plant, Cell & Environment, 2016, 39(5): 1140–1160

[28] 邢静. 低钾胁迫对大豆生理代谢及根系衰老的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017
XING J. Effects of low potassium stress on soybean physiological metabolism and root senescence[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2017

[29] YIN L N, WANG S W, LI J Y, et al. Application of silicon improves salt tolerance through ameliorating osmotic and ionic stresses in the seedling of *Sorghum bicolor*[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(11): 3099–3107

[30] 苍晶. 植物生理学实验教程[M]. 北京: 高等教育出版社, 2010
CANG J. Experimental Course in Plant Physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2010

[31] ALOMO L, CLAASSEN N, JONES D L. Differential mobilization of P in the maize rhizosphere by citric acid and potassium citrate[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(4): 683–692

[32] 李隆. 间套作强化农田生态系统服务功能的研究进展与应用展望[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(4): 403–415
LI L. Intercropping enhances agroecosystem services and functioning: Current knowledge and perspectives[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(4): 403–415

[33] 谷端银, 王秀峰, 杨凤娟, 等. 纯化腐植酸对低氮胁迫下黄瓜幼苗生长及养分吸收的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(8): 2535–2542
GU D Y, WANG X F, YANG F J, et al. Effects of purified humic acid on growth and nutrient absorption of cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings under low nitrogen stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(8): 2535–2542

[34] 邓小红, 姬拉拉, 王锐洁, 等. 红豆和白扁豆种子萌发和生长对盐胁迫的响应及其生理机制[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019, 27(8): 1218–1225
DENG X H, JI L L, WANG R J, et al. Response of seed germination and physiological mechanism of *Vigna angularis* and *Dolichos lablab* to salt stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2019, 27(8): 1218–1225

[35] 庄正, 李艳娟, 刘青青, 等. 外源低分子有机酸对杉木种子萌发及幼苗抗氧化特性的影响[J]. 江西农业大学学报, 2017, 39(2): 302–311
ZHUANG Z, LI Y J, LIU Q Q, et al. Effect of exogenous low-molecular-weight organic acids on the seed germination and seedling antioxidant properties of *Cunninghamia lanceolata*[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2017, 39(2): 302–311

[36] 黄玉婷, 王栋麟, 张卫红, 等. 铝胁迫下柠檬酸对多年生黑麦草种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. 草原与草坪, 2019, 39(1): 54–59
HUANG Y T, WANG D L, ZHANG W H, et al. Effects of citric acid on germination and seedling physiological characteristics of perennial ryegrass under aluminum stress[J]. Grassland and Turf, 2019, 39(1): 54–59

[37] LÓPEZ-ARREDONDO D L, LEYVA-GONZÁLEZ M A, GONZÁLEZ-MORALES S I, et al. Phosphate nutrition: improving low-phosphate tolerance in crops[J]. Annual Review

of Plant Biology, 2014, 65(1): 95–123

[38] WANG Y L, ALMVIK M, CLARKE N, et al. Contrasting responses of root morphology and root-exuded organic acids to low phosphorus availability in three important food crops with divergent root traits[J]. AoB PLANTS, 2015, 7(10.1093): aobpla

[39] 李寿田, 韩建国, 毛培胜, 等. 水培修剪条件下渗透胁迫和磷对草地早熟禾生长的影响[J]. 西北农业学报, 2014, 23(1): 138–144
LI S T, HAN J G, MAO P S, et al. Effects of osmotic stress and phosphorus on growth of Kentucky bluegrass under hydroponic culture and mowing conditions[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2014, 23(1): 138–144

[40] 李琳琳, 刘建国, 燕鹏, 等. 不同外源酚酸化感物质组合对棉花种子萌发和幼苗生长的化感效应[J]. 生态科学, 2019, 38(6): 115–119
LI L L, LIU J G, YAN P, et al. Allelopathic effects of different combinations of phenolic acid allelochemicals on cotton seed germination and seedling growth[J]. Ecological Science, 2019, 38(6): 115–119

[41] 马乐元, 陈年来, 韩国君, 等. 外源水杨酸对干旱胁迫下小冠花种子萌发及幼芽生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2017, 28(10): 3274–3280
MA L Y, CHEN N L, HAN G J, et al. Effects of exogenous salicylic acid on seed germination and physiological characteristics of *Coronilla varia* under drought stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(10): 3274–3280

[42] 樊卫国, 龚芳芳. 外源草酸对钙质黄壤营养环境和刺梨苗生长及生理特性的影响[J]. 贵州大学学报: 自然科学版, 2019, 36(3): 1–8,14
FAN W G, GONG F F. Effects of exogenous oxalic acid on the nutrient environment of calcareous yellow soil and the growth, physiological characteristics of *Rosa roxburghii* seedlings[J]. Journal of Guizhou University: Natural Sciences, 2019, 36(3): 1–8,14

[43] 龚芳芳, 樊卫国. 外源柠檬酸对石灰性黄壤养分活化及刺梨实生苗养分吸收与生长的影响[J]. 中国农业科学, 2018, 51(11): 2164–2177
GONG F F, FAN W G. Effects of exogenous citric acids on nutrient activation of calcareous yellow soil and promotion effects of nutrient absorption and growth of *Rosa roxburghii* seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51(11): 2164–2177

[44] 王帅. 长期不同施肥对玉米叶片光合作用及光系统功能的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2014
WANG S. Effects of long-term different fertilization on photosynthesis and photosystem function in maize leaves[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2014

[45] 李迟园. 低磷土壤施用有机酸和根外施磷对玉米磷吸收及生长的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011
LI C Y. Effects of exogenous orangic acids and foliar spraying on phosphorus uptake and delveopment of maize (*Zea mays* L.) under P-limiting soil[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2011

[46] 曹艳玲, 曹嘉雯, 裴红宾. 硝酸镧浸种对低磷胁迫下红小豆幼苗生长的影响[J]. 种子, 2019, 38(5): 23–27
CAO Y L, CAO J W, PEI H B. Effects of seed soaking with lanthanum nitrate on growth of red adzuki bean seedling under low phosphorus stress[J]. Seed, 2019, 38(5): 23–27

[47] 郭天荣, 姚鹏程, 张子栋, 等. 铝毒和低磷胁迫下水稻幼苗抗氧化系统的响应[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(6): 653–657
GUO T R, YAO P C, ZHANG Z D, et al. Involvement of antioxidative defense system in rice seedlings exposed to aluminum toxicity and phosphorus deficiency[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2013, 27(6): 653–657

[48] 梁颖, 石玉, 靳琇, 等. 低磷胁迫下光质对番茄幼苗生长及生理抗性的影响[J]. 中国农学通报, 2020, 36(1): 56–61
LIANG Y, SHI Y, JIN X, et al. Effects of light quality on the growth and physiological resistance of tomato seedlings under low-phosphate stress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(1): 56–61

[49] 郑金凤, 董少鸣, 李成璞, 等. 低磷胁迫对小麦代换系保护酶活性和丙二醛含量的影响及染色体效应[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(6): 1366–1372
ZHENG J F, DONG S M, LI C P, et al. Effects of phosphorus deficiency stress on protective enzyme activities, MDA content and chromosome of wheat substitution lines[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2010, 16(6): 1366–1372

[50] 米少艳, 路斌, 张颖, 等. 小麦代换系幼苗根系对低磷胁迫的生理响应暗示的染色体效应[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(5): 1204–1211
MI S Y, LU B, ZHANG Y, et al. Chromosome control implied by the physiological responses of root in wheat substitution lines seedlings under phosphorus deficiency stress[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2016, 22(5): 1204–1211

[51] 龚丝雨, 梁喜欢, 杨帅强, 等. 低磷胁迫对不同磷效率基因型烟草苗期生长及生理特征的影响[J]. 核农学报, 2019, 33(6): 1217–1224
GONG S Y, LIANG X H, YANG S Q, et al. Effect on growth and physiological characteristics of tobacco genotypes with different P-efficiency at seedling stage under low-phosphorus stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(6): 1217–1224

[52] YAO H Y, ZHANG S N, ZHOU W Y, et al. The effects of exogenous malic acid in relieving aluminum toxicity in *Pinus massoniana*[J]. International Journal of Phytoremediation, 2020, 22(6): 669–678

[53] 鄢盛尧, 王月平, 王志颖, 等. 铝胁迫下外源有机酸对油菜根系分泌物特性的影响[J]. 广东农业科学, 2013, 40(11): 16–20
YAN S Y, WANG Y P, WANG Z Y, et al. Effects of the exogenous organic acids on rape root exudates characteristics under aluminum stress[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2013, 40(11): 16–20

[54] CUI Y N, XIA Z R, MA Q, et al. The synergistic effects of sodium and potassium on the xerophyte *Apocynum venetum* in response to drought stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 135: 489–498

[55] 郭妮, 刘亚敏, 周文颖, 等. 外源草酸缓解马尾松根系铝毒[J]. 浙江农业学报, 2019, 31(7): 1086–1095
GUO N, LIU Y M, ZHOU W Y, et al. Alleviation of aluminum stress by exogenous oxalic acid in root system of *Pinus massoniana* Lamb[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2019, 31(7): 1086–1095