

磷有效性对大豆碳代谢的生理调控及基因型差异

赵 静, 刘嘉儿, 严小龙, 廖 红

(华南农业大学 根系生物学研究中心, 广东 广州 510642)

摘要:在营养液栽培条件下,以7个磷效率不同的大豆基因型为材料,研究了磷有效性对大豆碳代谢的生理调控及基因型差异.结果表明:低磷胁迫显著改变了大豆地上部、地下部碳分配.在低磷胁迫条件下大豆净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率、根呼吸、地上部生物量和总叶面积显著降低,这种现象在磷低效基因型中表现更为明显.此外,低磷胁迫还显著提高了大豆光合磷效率和根部生物量,其中磷高效基因型的光合磷效率和生物量增加更为明显.

关键词:碳代谢; 磷胁迫; 磷效率; 大豆

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1001-411X(2010)03-0001-04

Physiological Regulation of Phosphorus Availability on Soybean Carbon Metabolism and Genotypic Variations

ZHAO Jing, LIU Jia-er, YAN Xiao-long, LIAO Hong

(Root Biology Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: The present study elucidated the physiological regulation of phosphorus (P) availability on soybean carbon metabolism and their genotypic variations using 7 soybean genotypes contrasting in P efficiency in hydroponics. The results showed that low P availability significantly changed carbon allocation between shoots and roots. And net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration, transpiration rate, root respiration, shoot biomass and total leaf area are significantly decreased under low P conditions, especially in P-inefficient genotypes. But low P availability significantly increased photosynthetic P use efficiency and root biomass in soybean. Among which, P-efficient genotypes had much greater increases of photosynthetic P use efficiency and root biomass by P deficiency.

Key words: carbon metabolism; phosphorus deficiency; phosphorus efficiency; soybean

作物碳代谢是其生长和经济产量形成的基础,受很多因素的影响^[1-3]. 磷素作为作物生长发育的必需营养元素之一,不仅是作物体内许多重要化合物的组成成分,而且还以多种途径参与各种代谢过程,在产量和品质形成过程中起着重要的作用. 低磷胁迫会影响作物碳代谢,表现在低磷影响了作物的碳同化过程,如低磷可通过影响氮向 Rubisco 的分配或

抑制 Calvin 循环中几种关键酶的活性等. Jacob 等^[4]发现低磷处理下, C_3 植物向日葵叶片的 Rubisco 活性、叶绿体基质 RuBP 浓度与 RuBP 结合位点的比例显著降低,其光合作用受到影响,而 C_4 植物玉米则由于 RuBP 的再生和利用受到限制从而导致光合作用降低. 同时,低磷胁迫改变了植物碳分配过程,缺磷环境可在一定程度上促进根系的发育,径级较小

收稿日期: 2009-10-29

作者简介: 赵 静(1977—),女,讲师,博士;通信作者: 廖 红(1968—),女,教授,博士, E-mail: hliao@scau.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金(30771293)

的根系得到较多的碳^[5]. 但这两方面报道相对独立, 缺乏系统的研究. 土壤缺磷是限制大豆生长的主要障碍因子之一^[6-7]. 已有的研究表明不同磷效率的大豆基因型对低磷胁迫的适应性不同^[8]. 本文通过营养液栽培试验, 系统地研究了7个磷效率不同的大豆基因型, 在碳同化与碳分配两方面受不同供磷条件的影响及其基因型差异, 从而探讨磷有效性、磷效率对大豆碳代谢的生理调控及其基因型差异.

1 材料与方法

1.1 材料

以磷效率不同的7个大豆基因型为试验材料. 其中本地2号为磷低效基因型, 为广东博罗本地品种, 其余均为磷高效基因型^[8], 其中中华春1号、华春2号、华夏1号、华夏3号由华南农业大学育成, 桂夏1号是由广西玉米研究所杂交选育而成的夏大豆, 巴西10号为从巴西引进的大豆品种.

1.2 方法

选择饱满的种子用 ϕ 为10%的双氧水消毒1 min, 然后将种子播到已用1/4Hoagland营养液充分润湿的石英砂中. 3 d后, 选取均匀的种苗移栽至1/2Hoagland营养液. 本研究设2个磷处理, 分别为低磷($0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ KH}_2\text{PO}_4$)和高磷($0.125 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ KH}_2\text{PO}_4$), 4次重复. 磷处理14 d后采样, 用于各项指标的测定. 种植期间通气, 保持营养液的pH在5.8~6.0之间. 大豆幼苗生长期间的平均温度为日间28℃、夜间19℃, 相对湿度为80%, 每天光照时间为12 h.

净光合速率、气孔导度和蒸腾速率采用红外气体分析仪(LI-6400, Li-Cor公司, 美国)测定, 测定时

间为08:00—10:00. 根部呼吸速率的测定运用 CO_2 分析仪(EGM-4, PP Systems公司, 英国).

叶部可溶性磷浓度的测定: 剪取面积为 $2 \text{ cm} \times 3 \text{ cm}$ 的叶片, 加0.5 mL蒸馏水研磨, 提取液加入1.5 mL的离心管中, 再0.5 mL蒸馏水洗涤研钵, 洗涤液也加入相应离心管, 10 000 r/min的转速离心3 min. 吸取上清液200 μL (低磷处理)或50 μL (高磷处理)加入试管中, 加500 μL 钼锑抗显色剂, 加双蒸水定容到5 mL, 显色30 min后, 在波长700 nm处比色. 光合磷效率计算如下: 光合磷效率 = 净光合速率/叶部可溶磷浓度.

1.3 数据分析

本试验所有数据均用Microsoft Excel 2000 (Microsoft Company)进行平均数和标准差计算, 并利用SAS(SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)统计软件进行单因素方差和Duncan's多重比较分析.

2 结果与分析

2.1 磷有效性对大豆生长的影响及其基因型差异

低磷显著地抑制了大豆植株地上部生长($F_{\text{磷处理}} = 677.20^{***}$). 在低磷处理下, 7个供试大豆基因型的地上部生物量和总叶面积均远远低于其在高磷处理下的地上部生物量和总叶面积. 磷效率不同的基因型对低磷的反应差异显著(表1). 磷低效的基因型本地2号在低磷下的地上部生物量和总叶面积均显著低于其他6个高效基因型.

低磷能够促进大豆根部生长($F_{\text{磷处理}} = 13.21^{***}$). 在低磷处理下, 7个大豆基因型的根部生物量都显著高于其在高磷处理下的根部生物量. 且磷低效基因型本地2号的根部干质量显著低于其他6个磷高效基因型(表1).

表1 磷有效性对大豆生长影响及其基因型差异¹⁾

Tab. 1 Effects of P availability on soybean growth and their genotypic variations

基因型	地上部生物量/(g·株 ⁻¹)		总叶面积/(cm ² ·株 ⁻¹)		根部生物量/(g·株 ⁻¹)	
	低磷	高磷	低磷	高磷	低磷	高磷
本地2	0.48 ± 0.04	1.45 ± 0.02	99 ± 8	357 ± 18	0.20 ± 0.01	0.18 ± 0.01
华春1号	0.59 ± 0.03	1.94 ± 0.11	134 ± 5	500 ± 19	0.27 ± 0.02	0.27 ± 0.02
华春2号	0.63 ± 0.02	1.78 ± 0.11	114 ± 2	405 ± 12	0.29 ± 0.02	0.23 ± 0.04
华夏1号	0.79 ± 0.07	1.75 ± 0.13	150 ± 16	421 ± 49	0.34 ± 0.02	0.26 ± 0.04
华夏3号	0.73 ± 0.02	1.79 ± 0.13	155 ± 9	416 ± 34	0.33 ± 0.01	0.29 ± 0.02
桂夏1号	0.72 ± 0.01	1.82 ± 0.07	154 ± 5	461 ± 6	0.34 ± 0.01	0.28 ± 0.03
巴西10号	0.53 ± 0.02	1.19 ± 0.09	112 ± 4	291 ± 34	0.24 ± 0.02	0.19 ± 0.02
F	10.51 ^{***}	6.86 ^{***}	7.87 ^{***}	5.81 ^{***}	8.98 ^{***}	2.59 [*]

1) F为不同大豆基因型在同一磷水平下单因素方差分析的结果, *, ***分别表示差异达0.05、0.001的显著水平.

2.2 磷有效性对大豆光合性状的影响及基因型差异

净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率是反映植株光合特性的相关指标. 表 2 的数据表明,磷有效性显著影响了大豆光合性状. 低磷处理 14 d 后,叶片的净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度

和蒸腾速率显著下降,并且磷效率不同的大豆基因型其植株光合性状对磷有效性的反应也不同. 磷低效基因型本地 2 号的叶片净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率均显著低于其他磷高效大豆基因型.

表 2 磷有效性对大豆光合性状的影响及其基因型差异
Tab.2 Effects of P availability on soybean photosynthetic characters and their genotypic variations

基因型	净光合速率/		气孔导度/		胞间 CO ₂ 浓度/		蒸腾速率/	
	(μmol · m ⁻² · s ⁻¹)		(mmol · m ⁻² · s ⁻¹)		(μmol · mol ⁻¹)		(μmol · m ⁻² · s ⁻¹)	
	低磷	高磷	低磷	高磷	低磷	高磷	低磷	高磷
本地 2	5.7 ± 0.8	12.3 ± 0.7	32 ± 4	66 ± 4	281 ± 6	312 ± 12	1.8 ± 0.6	3.6 ± 0.6
华春 1 号	6.8 ± 0.9	12.0 ± 0.4	50 ± 5	68 ± 6	219 ± 8	296 ± 24	2.8 ± 0.6	3.7 ± 0.5
华春 2 号	7.6 ± 0.2	12.9 ± 0.5	44 ± 3	79 ± 3	282 ± 11	276 ± 16	2.4 ± 0.4	4.1 ± 0.5
华夏 1 号	8.5 ± 1.1	11.1 ± 0.8	50 ± 8	58 ± 5	280 ± 16	316 ± 8	2.8 ± 0.7	3.3 ± 0.7
华夏 3 号	7.9 ± 0.2	12.5 ± 0.7	54 ± 6	73 ± 5	262 ± 25	289 ± 17	3.0 ± 0.5	4.3 ± 0.8
桂夏 1 号	7.8 ± 0.4	12.2 ± 0.8	60 ± 2	76 ± 3	218 ± 8	273 ± 12	3.7 ± 0.5	4.5 ± 0.9
巴西 10 号	9.4 ± 0.2	12.5 ± 0.6	60 ± 5	71 ± 2	260 ± 21	300 ± 1	3.5 ± 0.7	4.6 ± 0.1
F	3.49 *	0.70 ^{ns}	3.62 *	2.95 *	1.07 ^{ns}	1.24 ^{ns}	3.78 *	0.44 ^{ns}

1) F 为不同大豆基因型在同一磷水平下单因素方差分析的结果, * 表示差异达 0.05 的显著水平, ns 表示差异不显著.

2.3 磷有效性对大豆光合磷效率、根呼吸的影响及基因型差异

光合磷效率反映了植物单位磷进行光合作用的能力大小^[9]. 从图 1 可以看出,低磷处理显著提高了植株的光合磷效率($F_{磷处理} = 4.2^{***}$). 在低磷条件下,大豆光合磷效率存在着显著的基因型差异($F_{基因型} = 5.42^{***}$). 磷低效基因型本地 2 号在低磷下增加的光合磷效率显著低于其他磷高效基因型,说明在缺磷的环境条件下,大豆磷高效基因型能更有效地利用自身的有限磷营养进行光合作用,增加碳的同化.

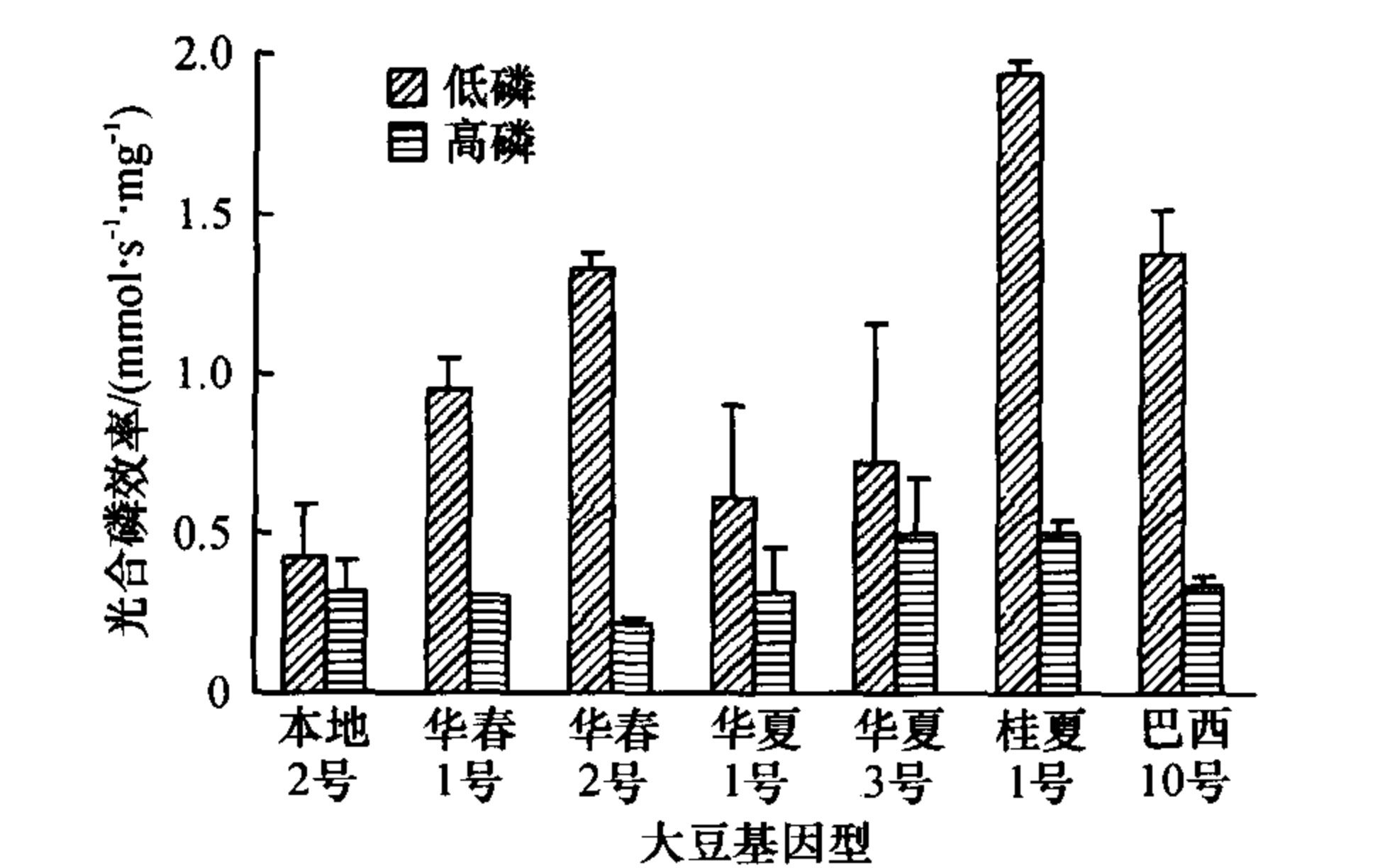


图 1 磷有效性对大豆光合磷效率的影响及基因型差异
Fig.1 Effects of P availability on soybean photosynthetic P efficiency and their genotypic variations

2.4 磷有效性对大豆根部呼吸速率的影响及基因型差异

低磷处理显著抑制了大豆的根呼吸速率($F_{磷处理} = 466.30^{***}$),但不同磷效率基因型之间的差异不显著($F_{基因型} = 2.33$). 说明不同磷效率大豆基因型在碳分配方面的主要差别不是根呼吸消耗的分配.

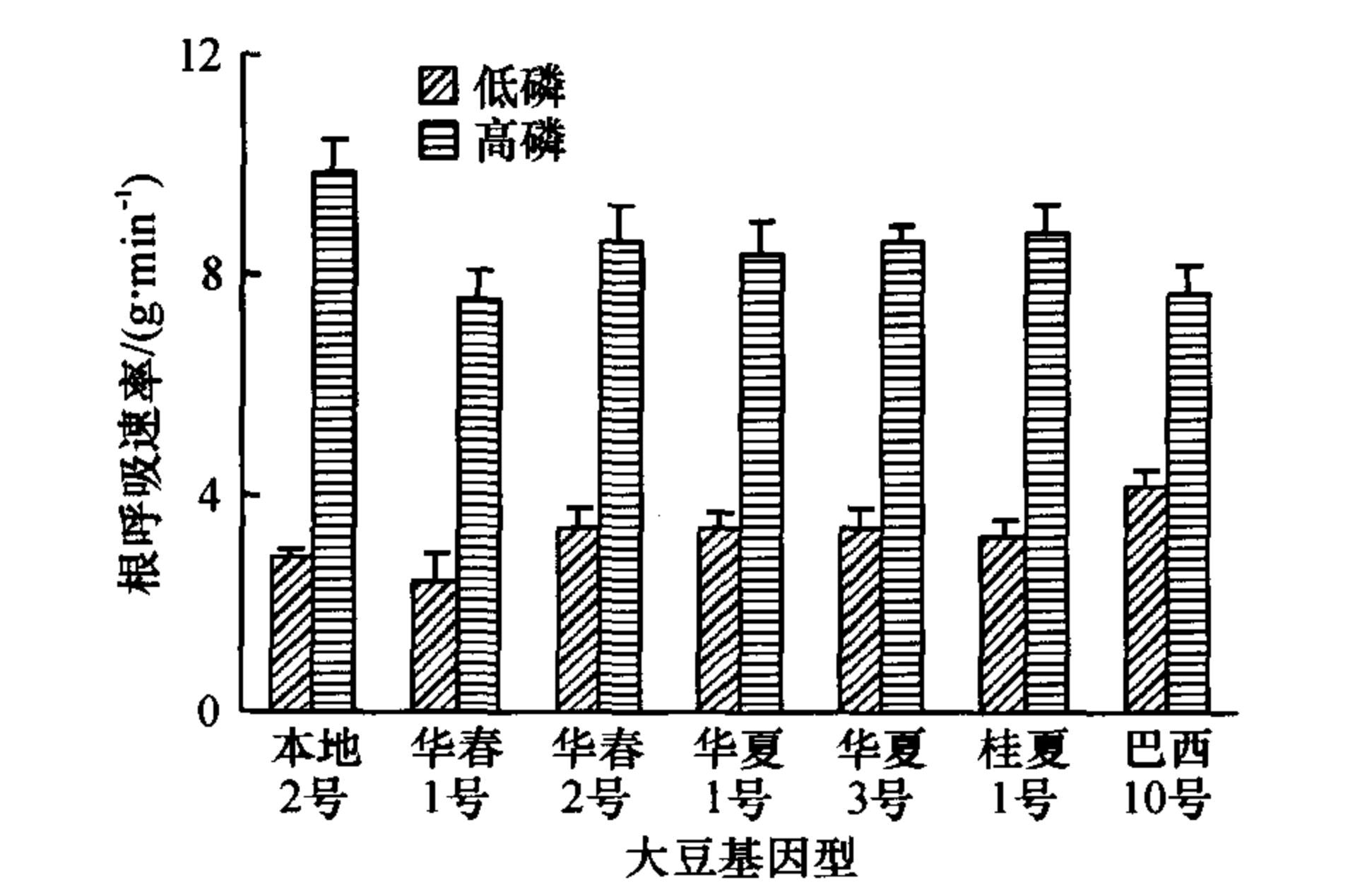


图 2 磷有效性对大豆根呼吸速率的影响及基因型差异
Fig.2 Effects of P availability on soybean root respiration rate and their genotypic variations

3 讨论

光合作用是作物干物质生产的重要生理基础,较高的光合产物积累量是作物获得高产的前提. 植物在生长过程中,细胞中的磷浓度与光合速率密切

相关. 当体内磷浓度稳定时, 光合速率不受外界磷供应影响; 但当外界磷供应不足而导致体内磷浓度过低时, 叶片的光合速率显著降低, 严重限制光合固定的总碳量, 最终导致生物量的减少^[10]. 本试验结果表明, 大豆在低磷处理 14 d 后, 叶片的光合速率显著下降. 缺磷还导致叶片气孔导度、蒸腾速率显著下降, 但对胞间 CO₂ 浓度影响不显著. 前人的研究表明, 植物碳分配在地上部与地下部之间存在着功能性平衡 (Functional equilibrium), 植物会根据土壤养分胁迫的程度, 主动调节其在地上部、地下部分配的格局, 达到内部的碳 - 营养平衡^[11]. 生长介质中磷的有效性也会影响植物碳分配, 导致植物地上部生物量减少, 根冠比上升^[9]. 本试验结果表明, 低磷处理显著降低了大豆的根呼吸速率. 低磷处理下的植株, 其根冠比是高磷处理的 3 倍左右. 可见, 在磷胁迫下, 植物将合成的碳主要用于根部的生长, 从而增大根系的表面积, 加强对磷的吸收, 以适应低磷胁迫环境^[12].

本试验结果还表明, 大豆碳代谢受磷胁迫的影响具有极显著的基因型差异. 在低磷处理下, 磷高效的大豆基因型有着较高的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率以适应低磷胁迫. 光合磷效率反映的是单位磷进行光合作用的能力^[9]. 作物可以通过提高低磷胁迫下单位磷进行光合作用的能力, 来抵御低磷胁迫所导致的影响. 本研究表明, 在磷胁迫下, 磷高效大豆基因型具有更高的光合磷效率, 表明磷高效大豆基因型能更充分利用体内的磷进行光合作用, 合成碳水化合物, 这可能是其适应低磷胁迫的机制之一. 磷有效性对大豆碳代谢生理调控的基因型差异, 对于选育磷高效大豆基因型、遗传改良大豆耐低磷适应性、提高大豆产量具有重要的价值.

参考文献:

[1] 曹国军, 杜立平, 李刚, 等. 不同钾素营养水平对春玉米

碳代谢的影响[J]. 玉米科学, 2008, 16(4): 46-49.

- [2] 宋柏权, 刘丽君, 董守坤, 等. 大豆不同碳代谢产物含量变化研究[J]. 大豆科学, 2009, 28(4): 655-658.
- [3] 王琪, 徐程扬. 氮磷对植物光合作用及碳分配的影响[J]. 山东林业科技, 2005(5): 59-62.
- [4] JACOB J, LAWLOR D W. Dependence of photosynthesis of sunflower and maize leaves on phosphate supply, ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase-oxygenase activity, and ribulase 1, 5-bisphosphate pool size[J]. Plant Physiology, 1992, 98: 801-807.
- [5] 王庆仁, 李继云, 李振声. 植物高效利用土壤难溶态磷研究动态及展望[J]. 植物营养与肥料学报, 1998, 4(2): 107-116.
- [6] 严小龙, 张福锁. 植物营养遗传学[M]. 北京: 农业出版社, 1997.
- [7] 徐青萍, 罗超云, 廖红, 等. 大豆不同品种对磷胁迫反应的研究[J]. 大豆科学, 2003, 22(2): 108-114.
- [8] ZHAO Jing, FU Jia-bing, LIAO Hong, et al. Characterization of root architecture in an applied core collection for phosphorus efficiency of soybean germplasm[J]. Chinese Science Bulletin, 2004, 49: 1611-1620.
- [9] LIAO Hong, YAN Xiao-long. Seed size is closely related to phosphorus efficiency and photosynthetic phosphorus efficiency of common beans[J]. Journal of Plant Nutrition, 1999, 22(5): 877-888.
- [10] FREDEEN A L, RAO I M, TERRY N. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*[J]. Plant Physiology, 1989, 89: 225-230.
- [11] BROUWER R. Functional equilibrium: Sense or nonsense[J]. Netherlands Journal of Agricultural Science, 1983, 31: 335-348.
- [12] RAGHOTHAMA K G. Phosphate acquisition[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 665-693.

【责任编辑 周志红】