

大豆磷胁迫响应研究进展

董薇^{1,2}, 练云², 余永亮², 王树峰², 杨红旗², 王庭峰², 梁慧珍²

(1. 郑州大学 生物工程系, 河南 郑州 450001; 2. 河南农业科学院 经济作物研究所/国家大豆改良中心郑州分中心, 河南 郑州 450002)

摘要:磷是影响植物生长和发育的重要大量元素之一。土壤中有效磷含量很低,限制了大豆生长,在磷胁迫下大豆会产生一系列适应性的变化。大豆如何适应低磷胁迫环境和高效吸收利用土壤中有限的有效磷已经成为当前的研究热点。文章综述了低磷胁迫下,大豆植株形态、生理生化指标的变化,基因水平的差异表达和磷胁迫下 mRNA 的表达,并对大豆对磷胁迫响应研究方向作了分析与展望,以期为大豆耐低磷研究及磷高效大豆品种改良提供理论依据和新思路。

关键词:大豆;低磷胁迫;根系

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-9841(2012)01-0135-06

Advances in Low Phosphorus Stress on Soybean

DONG Wei^{1,2}, LIAN Yun², YU Yong-liang², WANG Shu-feng², YANG Hong-qi², WANG Ting-feng², LIANG Hui-zhen²

(1. Department of Bioengineering, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001; 2. Zhengzhou Branch of National Soybean Improvement Center, Institute of Cereal and Oil Crops, Henan Academy of Agriculture Sciences, Zhengzhou 450002, Henan, China)

Abstract: Phosphorus (P) is one of the major element in the process of plant growth and development. The lower soil effective phosphorus content seriously limited soybean growth. Under phosphorus stress, soybean will produce a series of adaptive physiological changes. This paper reviewed the physiological, biochemical changes, differences in gene expression and mRNA expression of soybean under low phosphorus stress. We hope for providing a theory basis on studying the mechanism of low P adaptation and selecting of P-efficient soybean variety.

Key words: Soybean; Low phosphorus stress; Roots;

大豆 (*Glycine max*) 富含蛋白质和油脂,是供给粮食和动物饲料的重要农作物之一。磷是大豆生长和发育的必需元素,通常以磷酸盐形式被植物吸收。土壤中虽然含磷总量较高,但多以固态磷形式存在,植物难以吸收,土壤溶液中的有效磷浓度约为 $2 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$,比植物组织中有效磷浓度 ($5 \sim 20 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 低几个数量级^[1]。根据调查,世界上超过 30% 的耕地需要施用磷肥来满足作物生长需求^[2]。磷是不可再生资源,当前的估算显示易开采的磷酸盐将在 2060 年耗尽^[3]。提高作物对土壤中有效磷和所施磷肥的吸收和利用,对作物生长以及环境资源的可持续发展至关重要。

大豆在低磷胁迫环境中不但吸收不到足够的磷素,还会抑制大豆根瘤的生长,降低大豆的固氮量^[2]。不同大豆品种对低磷胁迫的响应不同^[4],如果能发掘大豆自身利用磷素的潜力,改良现有品种的磷营养性状,选育出磷高效大豆品种,可以有效缓解土壤缺磷问

题对大豆生产的不利影响。文章综述了大豆在低磷胁迫下植株形态、生理生化指标的变化,基因水平的差异表达和磷胁迫下 mRNA 的表达,以期为大豆耐低磷研究及磷高效大豆品种改良提供理论依据。

1 植物的低磷胁迫反应

植物进化出了不同的适应策略,以改善其吸收、利用和再活化磷。植物感受土壤中有效磷的浓度偏低并传导低磷信号,通过一系列的信号传导,启动或者增强植物体内与磷获得相关基因的表达,从而使植物在结构形态和生理生化过程中产生一些适应性的改变,包括根系形态结构的变化,生理生化循环代谢的改变以及与菌类共生等,最大限度吸收和利用有效磷。

低磷胁迫下植物根系生长发达,植物激素参与了根形态结构的改变,使根系表面积增加,包括抑制主根生长和促进侧根发生^[5]。蔗糖也参与了低磷胁迫下根

收稿日期:2011-09-30

基金项目:引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)资助项目(2011-G1-13);河南省科技创新杰出人才计划(114200510002);转基因生物新品种培育科技重大专项(2011ZX08004-005)。

第一作者简介:董薇(1985-),女,在读硕士,研究方向为作物遗传育种。E-mail:hezixiaowei@163.com。

通讯作者:梁慧珍(1968-),女,研究员,博士,主要从事大豆遗传育种工作。E-mail:lhzh6666@163.com。

毛增加,但对于抑制主根生长的作用不明显^[6-7]。低磷条件下的植物细胞内细胞分裂素含量显著降低,外源施加可以降低磷饥饿诱导基因(AtIPS1、AtACP5、AtPT1和At4)的表达,但对根毛的形成没有影响^[8]。乙烯在低磷胁迫反应机制中也起到一定的作用^[9]。植物在低磷胁迫下的光合作用也受到很大影响,在许多作物中,低磷胁迫会造成光合速率的下降、叶绿素(Chl)荧光参数改变、Rubisco活性降低^[10-12]和碳水化合物分配的改变。在缺磷初期光合作用产物碳水化合物会倾向于根部分配,严重缺磷时植株代谢紊乱,使可溶性碳水化合物合成及运输受阻^[13]。酸性磷酸酶、RNA酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)和高亲和性磷转运蛋白在植物耐低磷胁迫中起着重要的作用,在低磷胁迫下,植物增强这些基因的表达,使土壤中有有机磷分解增加^[14]。植物根系还会在低磷胁迫时分泌一些有机酸到土壤中,土壤pH值下降,保证了根系胞外酶活性^[15],溶解一些难溶的固态磷,提高根系周围有效磷含量。

2 低磷胁迫对大豆形态性状的影响

低磷胁迫使植物改变根系形态和结构,由于植物的根系在土壤中,研究根部表型就变得非常困难。土壤中磷浓度低时,植株根系长度、根系表面积和根系吸收的生物量都会影响植物吸收磷的效率,其中植物根系直径对植物吸收磷的影响较小。在研究中通常把根长、根表面积作为筛选磷高效基因型大豆的重要指标,把根生物量作为辅助的筛选指标^[16]。

低磷胁迫使大豆品种间磷效率有很大差异,磷高效品种无论在根系对磷的吸收还是利用上远远超过磷低效品种。低磷胁迫下,大豆根长、根表面积和根体积均比正常磷营养时增加,初生根的延伸降低,侧根数量和根毛密度均有增加,缩短了磷离子扩散到植物根的距离并扩大根系的吸收面积^[17]。在低磷胁迫条件下,植物叶片光合作用同化的营养物质优先向根系特别是根尖分配,致使植株根系干物质分配比例变大^[18],这一变化被认为是植物对低磷胁迫适应性反应的标志。低磷胁迫植株与磷充足植株相比,相对地上部分干重、相对根系干重、相对地上部分磷浓度和相对根系磷浓度所受影响较大,变异系数也较大,指标间相关系数呈显著或极显著的正相关^[19]。低磷胁迫使大豆植株对磷的吸收降低,增加了磷利用效率^[4]。大豆根的长度、

表面积和体积与磷吸收效率呈显著的负相关,与磷利用效率呈显著的正相关^[20]。低磷显著促进大豆主根伸长,特别是延长大豆主根的根尖至最新侧根之间的距离,主根伸长是源于低磷迫使主根伸长区的分化发生延迟;低磷对主根的促进作用没有受到亚磷酸盐的影响^[21]。磷的有效性能调节菜豆根系的向地性,使基根的平均生长角度变小,不同基因型之间有显著差异^[22]。

低磷胁迫对豇豆地上的影响大于对根系的影响^[23]。低磷胁迫会导致大豆叶片变小,且发育延迟。低磷胁迫下,大豆的株高无明显变化,变异系数仅为9.07%,与其它指标的相关性没有达到显著水平^[19]。

3 低磷胁迫下大豆生理生化变化

3.1 低磷胁迫下酶的变化

植物在逆境条件下会产生膜脂过氧化反应和保护酶,包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、氧化物酶(POD)等酶活性的变化^[24]。磷高效大豆可以在低磷胁迫下高效利用磷素,提高保护酶(SOD、CAT和POD)活性并且降低 O_2^- 的产生速率,降低细胞的膜透性,而磷低效品种的自我保护能力较弱^[25]。

低磷胁迫下,植物体内酸性磷酸酶的活性呈上升趋势^[26]。在菜豆的研究中发现,叶部和根部酸性磷酸酶活性的提高是由于合成了新酸性磷酸酶同工酶Pv-PAP3^[27]。缺磷条件下,可诱导酸性磷酸酶的活性显著升高。反之,酶活性显著降低。

与磷正常植株相比,缺磷植株光合速率和蒸腾速率均下降,并且缺磷会使气孔变小,气孔密度减小。大豆在低磷和干旱双重胁迫下,大豆叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和气孔限制值降低,胞间 CO_2 浓度上升;低磷和干旱胁迫处理中大豆叶面积减少、叶绿素含量降低,而磷高效大豆品种这种变化最小。说明缺磷和长期干旱能使大豆叶绿素降解,加上叶面积的减少,导致了大豆光合叶面积和光能吸收减少,影响光合作用合成有机物^[26]。

植株内活性氧清除酶的量过少或活性太低时,会造成植株内活性氧积累,产生的氧化导致植物产生不可修复的损伤。磷胁迫会导致叶绿体产生 O_2^- ,膜脂内不饱和脂肪酸产生过氧化作用,在过氧化作用发生中又会产生 O_2^- ,如此循环,最终叶绿体被迫改变片层膜体结构,光系统活性减弱,光合磷酸化解偶联,叶绿

体膜受到严重伤害,最终造成大豆叶片光合作用受到抑制^[28]。

当植物受到环境胁迫时,体内分泌的可溶性糖和脯氨酸含量均提高^[29-30]。可溶性糖可能是胁迫初期大豆植株内主要的渗透调节物质,而脯氨酸则在胁迫后期起主要作用,2种渗透调节物质协同作用,提高植物对逆境的抗性^[31]。

3.2 低磷胁迫下有机酸的变化

大豆根系在低磷条件下主要向外界分泌苹果酸、柠檬酸、反丁烯二酸等有机酸,乙酸分泌减少^[32-33]。低分子量的有机酸可以促进大豆植株内磷的吸收和积累,同时,大豆根系的分泌物也促进部分难溶状态的磷素向可溶状态的磷素转化^[34]。低磷胁迫均会导致不同基因型植株大豆根系向介质中分泌 H^+ 和有机酸,同时还会诱导大豆根系加速生长,土壤中高氮对低磷处理有机酸的分泌有促进作用,表明磷和氮对大豆根系分泌有机酸存在交互作用^[33,35]。低磷胁迫处理使作物体内 IAA 含量增加。脱落酸(ABA)受低磷胁迫的影响较小。低磷胁迫处理对 APX 活性,叶片细胞膜透性及 CAT、POD 活性和 H_2O_2 含量有很大影响^[36]。大豆叶片中也观察到过蔗糖合成增加的现象^[37]。大豆根系中蔗糖含量在缺磷的条件下高于磷充足条件^[38]。

磷高效大豆品种适应低磷胁迫的生理机制之一是促进子叶有机磷的水解和转运^[39]。有研究证实了当植物受到环境胁迫时质膜 H^+ -ATPase 的表达量上升、酶活性升高、 V_{max} 提高等特点^[40]。张洁等^[41]验证了大豆根系质膜 H^+ -ATPase 基因表达量的增加可能与适应低磷胁迫的逆境有关。

4 低磷胁迫下基因水平的研究

低磷胁迫引起体内激素的变化进而导致基因水平的响应。许多蛋白,如 RNase、酸性磷酸酶、磷转运子、植素酶和 PEPCase 基因均受低磷胁迫的诱导表达,根部细胞周期蛋白基因 *cyclAt* 的表达受根系 IAA 浓度的提高诱导,促进了根系细胞分裂从而加速了根的延伸。

miRNA 是在真核生物中发现的一类内源性的具有调控功能的非编码 RNA,大小长约 16~29 个核苷酸,逆境胁迫下,植物体诱导或下调相关 miRNA 表达,于转录后水平通过介导靶 mRNA 降解或翻译抑制调控基因表达,参与植物逆境生理调节和适应,miRNA 是真核细胞基因表达的重要调控因子。目前,对低磷胁迫

的研究在一定程度上揭示了 miRNA 低磷响应机制,但其详细调控机制仍不明确。在白羽扇豆基因组中发现,*LaPT1* 的表达受低磷胁迫诱导且具有组织特异性,该基因只在低磷胁迫下排根中有高水平表达,而在其它根系中不表达^[42]。植物对环境中的磷含量比较敏感,能够调节自身基因表达,有研究表明拟南芥、大豆中都有应答磷缺失的 MYB 转录因子^[43-44],*MYB62* 是拟南芥基因组中的一个 R2R3 类型的 MYB 类转录因子,在缺磷情况下,该基因在叶片中特异表达,并通过参与赤霉酸的生物合成响应缺磷应答^[45]; *OsPTF1* 是在水稻中发现的一个磷饥饿诱导参与耐低磷的转录因子,编码 bHLH 类蛋白,该基因在磷饥饿条件下在根中被诱导表达,在叶中是组成型表达^[46]。

对植物耐低磷胁迫研究是为了找到并克隆与磷高效有关目的基因,目前虽然在其它作物如水稻、小麦以及豆科模式生物拟南芥中取得了一些进展,但大豆方面的报道很少,而在大豆磷效率相关性状在 QTL 定位方面的报道较多,在科丰一号和南农 1138-2RIL 群体中,低磷和适磷条件下检测到位于 F 连锁群上的 7 个 QTL,高磷条件下分别检测到 3 个和 12 个加性 QTL,另外还定位到 12 对和 7 对互作 QTL^[47-48]。从耐低磷品种南农 94-156 和磷敏感品种博高的重组自交系中定位了 7 个 QTL,并进一步定位了苗期 34 个和花期 2 个加性 QTL^[49-51]。从 2 个磷效率差异较大品种 BD2 和 BX10 重组自交系中检测到 31 个 QTL 位点,定位于 5 个连锁群上^[52]。黄兰兰搜集了已报道的大豆磷效率相关的 96 个 QTL,将其整合到大豆的公共遗传图谱 soymap2 上,发现 D1b-2 和 G-2 与大豆磷吸收及利用效率和多个干重性状相关,D2-1 与大豆磷含量和多个干重性状相关。这些 QTL 两侧标记可以为大豆磷效率分子标记的辅助选择提供依据^[53]。

李喜焕等克隆了磷高效相关转录因子基因 *GmPTF1* (bHLH 类) 和 *GmPHR1* (MYB 类),超表达转基因拟南芥的耐低磷试验表明,基因具有提高拟南芥在低磷条件下的耐低磷能力的作用^[54-55]。另外有研究指出超量表达的基因 *MtPAP1* 和 *AtPAP15* 可以分别提高转基因拟南芥和大豆对外界有机磷的利用能力^[56-57]。

5 展望

近年来对豆科植物适应低磷胁迫机制的研究越来越多,特别是模式生物磷转运的分子机理。豆科植物

磷胁迫应答的研究中也用到代谢组学和蛋白质组学相结合的方法。Hernandez 等利用 GS-TOF-MS 分别对低磷和正常磷的豆科植物的根部进行了代谢的分析比较,并对一系列与低磷胁迫有关的代谢产物做了鉴定,氨基酸、多元醇和糖类等很多代谢产物在低磷胁迫时含量升高^[58]。随着分子生物学、生物化学、遗传学和基因组学的发展和相互结合,越来越多的植物 miRNA 得到预测和验证,在现有 DNA 和 microRNA 芯片、图位克隆和全基因组测序等技术的基础上研究开发新的技术方法,一定能更透彻的研究出大豆对低磷胁迫的响应机制,通过传统育种方法和现代分子生物学技术相结合的手段,鉴定和筛选大豆耐低磷种质资源、寻找低磷胁迫响应的重要性状及关键基因、探明大豆耐低磷的分子调控机制,改善大豆磷素代谢循环,解决由土壤有效磷缺乏而带来的农业生产问题,培育作物磷高效吸收利用型品种。

参考文献

- [1] Schachtman D P, Robert R J, Ayling S M. Phosphorus uptake by plants; from soil to cell[J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(2): 447-453.
- [2] 王树起, 韩晓增, 乔云发, 等. 缺磷胁迫对大豆根瘤生长和结瘤固氮的影响[J]. *大豆科学*, 2009, 28(6): 1000-1003. (Wang S Q, Han X Z, Qiao Y F, et al. Nodule growth, nodulation and nitrogen fixation in soybean (*Glycine max* L.) as affected by P deficiency stress[J]. *Soybean Science*, 2009, 28(6): 1000-1003.)
- [3] Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource[J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 423-447.
- [4] 李青松. 大豆磷高效品种的筛选及磷高效的生理机制研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2006: 4-6. (Li Q S. Study on screening of soybean cultivars with high phosphorus efficiency and its physiological mechanism[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2006: 4-6.)
- [5] López-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sanchez-Calderon L, et al. An auxin transport independent pathway is involved in phosphate stress-induced root architectural alterations in *Arabidopsis*. Identification of *BIG* as a mediator of auxin in pericycle cell activation[J]. *Plant Physiology*, 2005, 137(2): 681-691.
- [6] Jain A, Poling M D, Karthikeyan A S, et al. Differential effects of sucrose and auxin on localized phosphate deficiency-induced modulation of different traits of root system architecture in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(1): 232-247.
- [7] Karthikeyan A S, Varadarajan D K, Jain A, et al. Phosphate starvation responses are mediated by sugar signaling in *Arabidopsis* [J]. *Planta*, 2007, 225(4): 907-918.
- [8] Martin A C, Del PoZo J C, Iglesias J, et al. Influence of cytokinins on the expression of phosphate starvation responsive genes in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2000, 24(5): 559-567.
- [9] Borch K, Bouma T J, Lynch J P, et al. Ethylene: a regulator of root architectural responses to soil phosphorus availability [J]. *Plant Cell & Environment*, 1999, 22(4): 425-431.
- [10] Sawada S, Igarashi T, Miyashi S. Effects of phosphate nutrition on photosynthesis, starch and total phosphorus levels in single rooted leaf of dwarf bean [J]. *Photosynthetica*, 1983, 17(4): 484-490.
- [11] 李绍长, 胡昌浩, 龚江, 等. 低磷胁迫对磷不同利用效率玉米叶绿素荧光参数的影响[J]. *作物学报*, 2004, 30(4): 365-370. (Li S C, Hu C H, Gong J, et al. Effects of low phosphorus stress on the chlorophyll fluorescence of different phosphorus use efficient maize (*Zea mays* L.) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(4): 365-370.)
- [12] 潘晓华, 刘水英, 李锋, 等. 低磷胁迫对不同水稻品种叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J]. *中国水稻科学*, 2003, 17(1): 597-601. (Pan X H, Liu S Y, Li F, et al. Effect of low-phosphorus stress on membrane lipid peroxidation and protective enzyme activities in rice leaves of different cultivars [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2003, 17(1): 597-601.)
- [13] 李志洪, 陈丹, 孙晓秋. 缺磷对不同基因型玉米根系分泌有机酸以及活化难溶性磷的影响[J]. *植物生理学通报*, 1999, 35(6): 455-457. (Li Z H, Chen D, Sun X Q. Effects of phosphorus deficiency on excretion of organic acids for different maize genotypes and mobilization of undissolved phosphorus [J]. *Plant Physiology Communications*, 1999, 35(6): 455-457.)
- [14] Wu P, Ma L, Hou X, et al. Phosphate starvation triggers distinct alteration of genome expression in *Arabidopsis* roots and leaves [J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(3): 1260-1271.
- [15] Li D, Zhu H, Liu K, et al. Purple acid phosphatases of *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277: 27772-27781.
- [16] 张彦丽. 不同磷效率大豆基因型根形态构型对低磷胁迫的响应[J]. *中国农学通报*, 2010, 26(14): 182-185. (Zhang Y L. Response of low-phosphorus stress on root morphology and architecture of soybean genotype with different phosphorus efficiency [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, 26(14): 182-185.)
- [17] Ma Q F, Renge Z. Phosphorus acquisition and wheat growth are influenced by shoot phosphorus status and soil phosphorus distribution in a split-root system [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(2): 266-271.
- [18] Hill J O, Simpson R J, Moore A D, et al. Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition [J]. *Plant Soil*, 2006, 286: 7-19.
- [19] 张彦丽, 贾健辉, 赵月琪, 等. 大豆苗期耐低磷筛选指标的研究[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(10): 5506-5507, 5510. (Zhang Y L, Jia J H, Zhao Y Q, et al. Study on the screening index for low phosphorus tolerance at seedling stage [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*,

- 2010,38(10):5506-5507,5510.)
- [20] 王树起,韩晓增,李晓慧,等. 缺磷胁迫下的大豆根系形态特征研究[J]. 农业系统科学与综合研究,2010,26(2):192-196. (Wang S Q, Han X Z, Li X H, et al. Root morphology of soybean (*Glycine max* L.) under Phosphorus deficiency stress[J]. System Sciences and Comprehensive Studies in Agriculture, 2010, 26(2): 192-196.)
- [21] 刘鹏,周国权,严小龙,等. 低磷对大豆主根伸长生长的影响[J]. 植物生理学通讯,2008,44(4):726-728. (Liu P, Zhou G Q, Yan X L, et al. Effects of low phosphorus on taproot elongation of soybean [*Glycine max*(L.) Merr.] [J]. Plant Physiology Communications, 2008, 44(4): 726-728.)
- [22] 廖红,严小龙. 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异[J]. 植物学报,2000,42:158-163. (Liao H, Yan X L. Adaptive changes and genotypic variation for root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency[J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42: 158-163.)
- [23] 曹翠玲,毛圆辉,曹朋涛,等. 低磷胁迫对豇豆幼苗叶片光合特性及根系生理特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2010,16(6):1373-1378. (Cao C L, Mao Y H, Cao P T, et al. Effect of phosphorous stress on photosynthesis rate and root physiological characteristic of cowpea seedlings[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2010, 16(6): 1373-1378.)
- [24] Bowler C, Van Montagu M, Inze D. Super oxide dismutase and stress tolerance [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 83-116.
- [25] 吴俊江,刘丽君,钟鹏,等. 低磷胁迫对不同基因型大豆保护酶活性的影响[J]. 大豆科学,2008,27(3):437-441. (Wu J J, Liu L J, Zhong P, et al. Effects of low phosphorus stress on activities of cell defense enzymes of different P-efficiency soybean[J]. Soybean Science, 2008, 27(3): 437-441.)
- [26] 钟鹏,吴俊江,刘丽君,等. 低磷和干旱胁迫对不同基因型大豆光合生理特性的影响[J]. 大豆科学,2009,28(5):806-810. (Zhong P, Wu J J, Liu L J, et al. Effects of phosphorus deficiency and drought stress on photosynthetic characters in different genotypic soybeans[J]. Soybean Science, 2009, 28(5): 806-810.)
- [27] Liang C Y, Tian J, Lam H M, et al. Biochemical and molecular characterization of PvPAP3, a novel purple acid phosphatase isolated from common bean enhancing extracellular ATP utilization[J]. Plant Physiology, 2010, 152(2): 854-865.
- [28] 李志刚,董丽杰,宋书宏,等. 磷素和干旱胁迫对大豆叶片活性氧和保护酶系统的影响[J]. 作物杂志,2007(6):35-37. (Li Z G, Dong L J, Song S H, et al. Phosphorus and drought stress impact on soybean leaves of reactive oxygen species and protective enzymes [J]. Crops, 2007(6): 35-37.)
- [29] Ahmed C B, Rouina B B, Boukhris M. Changes in water relations, photosynthetic activity and proline accumulation in one year old olive trees (*Olea europaea* L. cv. Chemlali) in response to NaCl salinity[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2008, 30(4): 553-560.
- [30] Elsheery N I, Cao K F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2008, 30(6): 769-777.
- [31] 黄雪琳,李艳英,董登峰,等. 低磷和铝毒胁迫对大豆渗透调节的比较[J]. 广西农业科学,2009,40(3):238-241. (Huang X L, Li Y Y, Dong D F, et al. Comparison on osmoregulation of soybean in response to phosphorus deficiency and aluminum toxicity[J]. Guangxi Agricultural Sciences, 2009, 40(3): 238-241.)
- [32] 申建波,张福锁,毛达如. 磷胁迫下大豆根分泌有机酸的动态变化[J]. 中国农业大学学报,1998,3(增刊):44-48. (Shen J B, Zhang F S, Mao D R. Soybean root dynamics of organic acids secretion on phosphorus stress [J]. Journal of China Agricultural University, 1998, 3 (Sup.): 44-48.)
- [33] 张振海,陈琰,韩胜芳,等. 低磷胁迫对大豆根系生长特性及分泌 H^+ 和有机酸的影响[J]. 中国油料作物学报,2011,33(2):135-140. (Zhang Z H, Chen Y, Han S F, et al. Effect of P deficiency stress on soybean root system and its secretion of H^+ and organic acid [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2011, 33(2): 135-140.)
- [34] 王树起,韩晓增,严君,等. 低分子量有机酸对大豆磷积累和土壤无机磷形态转化的影响[J]. 生态学杂志,2009,28(8):1550-1554. (Wang S Q, Han X Z, Yan J, et al. Effects of low molecular weight organic acids on P accumulation in soybean (*Glycine max* L.) and inorganic P form transformation in soil [J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(8): 1550-1554.)
- [35] 苗淑杰,乔云发,刘晓冰. 氮磷比对大豆生物学性状和根系分泌有机酸量的影响[J]. 中国生态农业学报,2011,19(3):593-596. (Miao S J, Qiao Y F, Liu X B. Effect of nitrogen/phosphorus ratio on biological characteristics and organic acid exudation in soybean roots [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2011, 19(3): 593-596.)
- [36] 黄雪琳,李艳英,董登峰. 低磷和铝毒胁迫对大豆活性氧代谢的影响[J]. 西南农业学报,2009,22(3):615-620. (Huang X L, Li Y Y, Huang D F. Comparison of reactive oxygen metabolism in response to phosphorus deficiency and aluminum toxicity in two contrasting soybean genotypes [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2009, 22(3): 615-620.)
- [37] Plaxton W C, Carswell M C. Metabolic aspects of phosphate starvation in plants [A]. In: Lerner H R. Plant Responses to Environmental Stresses. Phytohormones to Genome Reorganization [M]. New York: Marcel Dekker, 1999: 349-372.
- [38] Cakmak I, Hengeler C, Marschner H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants [J]. Journal of Experimental Botany, 1994, 45(9): 1251-1257.
- [39] 梁翠月,廖红,严小龙,等. 酸性磷酸酶参与大豆子叶磷转运和利用[J]. 植物生理学报,2011,47(1):69-74. (Liang C Y, Liao H, Yan X L, et al. Involvement of acid phosphatase in phosphorus mobilization and utilization in cotyledons of soybean (*Glycine max* L.) [J]. Plant Physiology Communications, 2011, 47(1): 69-74.)

- [40] 许征宇,狄廷均,朱毅勇,等. 水稻根系细胞膜 H^+ -ATPase 对缺磷的反应[J]. 植物营养与肥料学报,2008,14(2):221-226. (Xu Z Y, Di T J,Zhu Y Y,et al. Response of plasma membrane H^+ -ATPase of rice roots to the P deficiency[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science,2008,14(2):221-226.)
- [41] 张洁,张晓红,张振海,等. 半定量 RT-PCR 法检测低磷胁迫下大豆根系质膜 H^+ -ATPase 基因的表达[J]. 河北农业大学学报,2009,32(4):53-56. (Zhang J,Zhang X H,Zhang Z H,et al. Expression of plasma membrane H^+ -ATPase in soybean root by semi RT-PCR systems under low phosphorus stress[J]. Journal of Agricultural University of Hebei,2009,32(4):53-56.)
- [42] Liu J,Stone C U,Li A,et al. A phosphate transporter with enhanced expression in proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. Plant and Soil,2001,237(2):257-266.
- [43] 杨文杰,杜海,方芳,等. 大豆两个 MYB 转录因子基因的克隆及表达分析[J]. 中国农业科学,2008,41(4):961-970. (Yang W J,Du H,Fang F,et al. Cloning and characterization of two new MYB transcription factor genes from soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica,2008,41(4):961-970.)
- [44] Chen Y H,Yang X J,He K,et al. The MYE transcription factor superfamily of *Arabidopsis*:expression analysis and phylogenetic comparison with the rice MYB family[J]. Plant Molecular Biology,2006,60(1):17-24.
- [45] Devaiah B N,Madhuvanthy R,Karthikeyan A S,et al. Phosphate starvation responses and gibberellic acid biosynthesis are regulated by the MYB62 transcription factor in *Arabidopsis*[J]. Molecular Plant,2009,2(1):43-58.
- [46] Yi K K,Wu Z C,Zhou J,et al. *OsPTF1*, a novel transcription factor involved in tolerance to phosphate starvation in rice[J]. Plant Physiology,2005,138(4):2087-2096.
- [47] Li Y D,Wang Y J,Tong Y P,et al. QTL mapping of phosphorus deficiency tolerance in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Euphytica,2005,142:137-142.
- [48] 耿雷跃,崔士友,张丹,等. 大豆磷效率 QTL 定位及互作分析[J]. 大豆科学,2007,26(4):460-466. (Geng L Y,Cui S Y,Zhang D,et al. QTL mapping and epistasis analysis for P-efficiency in soybean [*Glycine max*(L.)][J]. Soybean Science,2007,26(4):460-466.)
- [49] 崔世友,耿雷跃,孟庆长,等. 大豆苗期耐低磷性及其 QTL 定位[J]. 作物学报,2007,33(3):378-383. (Cui S Y,Geng L Y,Meng Q C,et al. QTL mapping of phosphorus deficiency tolerance in soybean (*Glycine max* L.) during seedling stage[J]. Acta Agronomica Sinica,2007,33(3):378-383.)
- [50] Zhang D,Cheng H,Geng L Y,et al. Detection of quantitative trait loci for phosphorus deficiency tolerance at soybean seedling stage[J]. Euphytica,2009,167:313-322.
- [51] Zhang D,Liu C,Cheng H,et al. Quantitative trait loci associated with soybean tolerance to low phosphorus stress based on flower and pod abscission[J]. Plant Breeding,2009,129(3):243-249.
- [52] Liang Q,Cheng X H,Mei M T,et al. QTL analysis of root as related to phosphorus efficiency in soybean[J]. Annals of Botany,2010,106:223-234.
- [53] 黄兰兰,钟开珍,马启彬,等. 基于 Meta 分析的大豆磷效率相关 QTL 的整合[J]. 中国油料作物学报,2011,33(1):025-032. (Huang L L,Zhong K Z,Ma Q B,et al. Integrated QTLs map of phosphorus efficiency in soybean by Meta-analysis[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2011,33(1):025-032.)
- [54] 李喜焕. 大豆品种资源耐低磷鉴定及相关转录因子基因 *GmPTF1* 的克隆[D]. 保定:河北农业大学,2008:50-51. (Li X H. Identification of low phosphorus tolerance varieties and cloning of transcription factor gene *GmPTF1* in soybean[D]. Baoding:Agricultural University of Hebei,2008:50-51.)
- [55] 王运杰. 大豆 MYB 转录因子 *GmPHR1* 的基因克隆与功能研究[D]. 保定:河北农业大学,2010:37-38. (Wang Y J. Molecular cloning and function analysis of MYB transcription factor *GmPHR1* in soybean[D]. Baoding:Agricultural University of Hebei,2010:37-38.)
- [56] Wang X R,Wang Y X,Tian J,et al. Overexpressing *AtPAP15* enhances phosphorus efficiency in soybean[J]. Plant Physiology,2009,151:233-240.
- [57] Xiao K,Katagi H,Harrison M,et al. Improved phosphorus acquisition and biomass production in *Arabidopsis* by transgenic expression of a purple acid phosphatase gene from *M. truncatula* [J]. Plant Science,2006,170(2):191-202.
- [58] Hernandez G,Ramirez M,Valdes-Lopez O,et al. Phosphorus stress in common bean:root transcript and metabolic responses[J]. Plant Physiology,2007,144(2):752-767.