

大豆适应低磷胁迫的机理初探^{*}

王应祥 廖 红 严小龙^{**}

(华南农业大学植物营养遗传研究室, 根系生物学中心, 广州 510642)

摘要 通过营养液栽培试验研究大豆适应低磷胁迫的机理, 试图找出供试大豆在水培条件下对低磷胁迫下的适应性与田间表现的关系, 为快速选育磷高效品种提供具有参考价值的实验数据。结果表明: 在水培条件下, 大豆在磷效率方面存在着显著的基因型差异。在总体磷效率(以生物量为标准)方面和磷吸收效率(整株含磷量)方面, 结果与田间试验表现基本一致。BX10和GD1属于磷高效对磷不敏感基因型, BD2属于磷低效对磷不敏感基因型, BX11和GD2属于磷低效对磷敏感基因型, BD1属于磷高效对磷敏感基因型, GD3和GD4表现不稳定。从磷的利用效率(单位磷所产生的生物量)来看, 基因型间没有显著差异。说明即使在水培条件下, 磷利用效率对大豆总体磷效率贡献也不大, 大豆总体磷效率主要是由吸收效率决定的。与田间反应不同的是, 水培条件下磷吸收效率高的基因型, 具有较长的根长与较大的根表面积。说明在介质有效磷分布均匀的条件下, 根形态性状对磷吸收效率起一定的作用。

关键词 大豆; 磷效率; 根形态; 营养液栽培

中图分类号 S 565. 101 文献标识码 A 文章编号 1000-9841(2003)03-0208-05

作物磷效率的可能机制有两方面, 即根系吸收利用磷的能力(吸收效率)和作物体内对磷同化代谢的能力(代谢效率)^[1]。在田间条件下, 由于磷在土壤中易被固定而难以移动, 植物对土壤中磷的吸收主要依靠根系吸收其周围所接触到的土壤有效磷^[2]。因此, 根系的许多指标(如根长、根质量、根吸收面积等)与磷吸收有着密切的关系, 可以以此作为作物吸磷效率的一个指标^[3, 4]。但是, 在介质有效磷分布均匀的条件下(如营养液栽培条件下), 根形态性状是否对磷吸收效率起作用还有待研究。

本研究通过水培试验探讨了8种大豆基因型耐低磷的差异, 分析植株生长指标(包括干重、地上部和地下部磷含量等)和部分根系形态学指标(总根长、根表面积)来探讨大豆磷效率的基因型差异。试图找出供试大豆在水培条件下对低磷胁迫下的适应性与田间表现的关系, 为快速选育磷高效品种提供具有参考价值的实验数据。

1 材料与方法

1.1 试验作物

供试大豆包括不同来源的8个基因型。其中4个基因型是由本课题组从广东省收集和选育出来的品系: 广东1号(GD1), 广东2号(GD2), 广东3号(GD3), 广东4号(GD4); 同时选用2个巴西基因型作比较: 巴西10号(BX10)和巴西11号(BX11); 此外还采用了当地普遍栽种的两个基因型: 本地1号(BD1)和本地2号(BD2)作为对照。

1.2 试验方法

本试验采用营养液栽培方法。营养液设两个磷处理: 高磷(1 mM P)和低磷(0 mM P), 其它营养元素(化合物)的含量为(mmol/L): 4.5 KNO₃, 1.2 NH₄NO₃, 3.6 Ca(NO₃)₂, 3.0 MgSO₄, 1.2 K₂SO₄, 1.2 (NH₄)₂SO₄。微量元素为(μ mol/L): 1.5 H₃BO₃, 4.5 MnSO₄, 4.5 ZnSO₄, 1.5 CuSO₄, 0.4 (NH₄)₆Mo₇O₂₄和90 Fe-EDTA。每个处理重复4次。处理间和处理内均采用随机排列法。

试验于2002年3月15日在华南农业大学网室

^{*} 收稿日期: 2002-11-04

基金项目: 本研究由美国麦氏基金会(McKnight Foundation)以及广东省科技计划项目(B504)资助。

^{**} 通讯作者: xlyan@scau.edu.cn

作者简介: 王应祥, (1977-), 男, 华南农业大学植物营养学专业在读研究生。

及实验室内进行。种子发芽前用自来水浮选法去掉瘪粒, 留下饱满的种子用 10% 的双氧水表面消毒 3 分钟, 然后播于石英砂中, 分高低磷处理, 用 1/4 营养液浇灌。当种子萌发到两片子叶刚展开时, 小心将均匀一致的幼苗从石英砂中取出, 用 1/4 营养液轻轻冲洗, 然后小心均匀的按排列号将幼苗移至准备好的定植板上, 每孔一株, 每箱定植 8 株幼苗, 水培箱盛有 8L pH5.8 的营养液, 大豆生长阶段, 每天测定 pH 值, 并调至 5.8 左右(调酸度用 1N KOH 和 1N H₂SO₄)。每 10 天换一次营养液。大豆移苗后 26 天收获。地上部测量生物量, 磷测定采用干灰化, 钼锑抗比色法(Murphy et al., 1963)。根收获测其生物量及磷含量, 并用扫描仪扫描后, 再经计算机图像分析软件 WIN RHIZO (Regent Ins Inc, Canada)计算总根长和表面积。

本实验所有数据均用 Microsoft Excel 2000 进行计算和统计软件 SAS 进行方差分析(用 Duncan 法进行检验, $\alpha=0.05$)。

2 结果与讨论

2.1 供试大豆基因型在不同磷处理下的营养生长状况

缺磷严重影响大豆植株的生长, 高磷处理时不同大豆基因型地上部生物量明显高于低磷处理时的地上部生物量。而根部生物量则正好相反, 低磷处理的根部生物量却明显高于高磷处理的根部生物量, 差异极显著。说明在低磷胁迫下, 植株的地上部生长会受到抑制, 但根系却因低磷刺激而生长加快以适应低磷胁迫。

从根冠比来看, 低磷条件下供试各基因型根冠比较高磷时有所增加, 说明在低磷状态下都有根冠比增加、强化根系吸收功能的特征。但根冠比在低磷条件下基因型间没有明显差异, 故根冠比变化与磷效率的关系不稳定, 不能作为判定磷效率的一个指标。在低磷胁迫下耐低磷基因型能吸收更多的磷或高效利用植株体内磷以满足光合作用和光合产物转运等方面对磷的需要, 从而获得较高的生物量。BX10 在高低磷下的生物量相差不大, 说明 BX10 是耐低磷且对磷不敏感的基因型, 而 BD2 在高低磷下生物量都较低, 说明 BD2 是磷低效且对磷不敏感的基因型。方差分析结果表明: 地上部、根部生物量磷处理间和基因型间都存在极显著差异。但是根冠比在磷水平间达到极显著差异, 基因型间没有显著差异。

表 1 大豆地上部、根部生物量(g/株)和根冠比

Table 1 Shoot biomass root biomass (g/plant) and root/shoot of eight soybean genotypes at two P levels in nutrient solution culture

基因型 Genotype	地上部生物量 Shoot biomass		根部生物量 Root biomass		根冠比 Root/shoot	
	LP	HP	LP	HP	LP	HP
BX11	0.728 bc	1.768 cd	0.22 bc	0.235 a	0.313 a	0.133 a
BX10	0.938 ab	1.108 e	0.298 a	0.153 abc	0.321a	0.141 a
GD1	0.888 abc	2.393 ab	0.233 ab	0.190 abc	0.396 a	0.078 b
BD1	0.533 c	1.208 de	0.150 c	0.113 c	0.294 a	0.091 b
BD2	1.150 a	1.908 bc	0.255 ab	0.150 bc	0.221a	0.077 b
GD2	0.945 ab	2.503 a	0.210 bc	0.225 ab	0.225 a	0.089 b
GD3	0.963 ab	1.960 abc	0.210 bc	0.148 bc	0.235 a	0.074 b
GD4	0.950 ab	1.918 bc	0.225 ab	0.180 abc	0.250 a	0.092 b
F 值 F value						
基因型 Genotype	6.47 * *		2.62 * *		0.87 * *	
磷水平 P level	133.97 * *		13.59 *		44.57 * *	

注: 表中括号外数据为 4 次重复的平均值, 同一处理不同大豆基因型间相互比较, 采用 Duncan 法。每一列数据的末尾具有相同字母表示差异不显著($\alpha=0.05$)。ns: 不显著; *, $0.05>P>0.01$; **, $0.01>P>0.001$ 。

Note: Each value was the mean of four replicates. Means with same small letter (capital letter) are not significantly different at 0.05 level of probability using Duncan's Multiple Range Test.

ns: not significant; *, $0.05>p>0.01$; **, $0.01>p>0.001$.

2.2 不同基因型大豆总体磷效率

营养液供磷状况严重影响大豆植株的吸磷量,高磷处理时,不同大豆基因型高磷处理植株吸磷量显著高于低磷处理时的吸磷量(表2)。高磷下 BD1 和 GD2 植株的吸磷量最高;而 BX10 和 BD2 号的磷吸收量最低,与其它基因型间差异极显著。低磷下 BX10 和 GD1 的磷吸收量最高, BD2 最低。BX10 与 BD2、BX11 和 GD2 之间差异极显著。方差分析结果也表明:地上部、根部磷吸收量和整株磷含量在磷处

理间和基因型间都存在极显著差异(表2)。磷利用率是指单位磷合成干物质质量。从磷利用效率来看,在低磷条件下,各基因型大豆的磷利用效率都普遍提高,说明在缺磷逆境中各种不同基因型大豆在利用效率上都有一定的适应能力,但不同基因型间在磷利用率方面没有显著差异。

2.3 大豆磷效率的基因型差异评价

磷效率一般是指在介质中磷有效浓度较低时植物正常生长的能力。但是不同植物、同一植物不同

表2 植株磷吸收量(mg/株)和磷利用效率(kg/g)

Table 2 P uptake(mg/plant) and P utilization efficiency(kg/g) of 8 soybean genotypes at two P levels in nutrient solution culture								
品种 Genotype	地上部吸磷量 shoot P uptake		根部吸磷量 root P uptake		整株吸磷量 total P uptake		磷利用效率 P utilization efficiency	
	LP	HP	LP	HP	LP	HP	LP	HP
BX11	1.259ab	14.814c	0.338bc	3.423ab	1.647b	18.237ab	0.583a	0.110bc
BX10	1.723ab	10.596e	0.531a	2.854abc	2.254a	13.450c	0.560a	0.093c
GD1	1.547ab	19.261ab	0.449ab	3.177ab	1.996ab	22.428a	0.570a	0.115ab
BD1	0.935b	10.177e	0.278c	1.843c	1.213c	12.020c	0.583a	0.111abc
BD2	1.849a	15.007c	0.438ab	1.649c	2.287a	16.656ab	0.617a	0.124ab
GD2	1.604ab	19.720a	0.381bc	3.697a	1.985ab	23.417a	0.595a	0.116ab
GD3	1.814a	14.329cd	0.415abc	2.214c	2.229a	16.543ab	0.526a	0.127a
GD4	1.819a	15.520bc	0.415abc	2.725abc	2.234a	18.245ab	0.558a	0.114ab
F 值 F value								
基因型 Genotype	6.95 **		3.27 **		6.33 **		0.57 **	
磷水平 P level	771.14 **		237.78 **		756.56 **		1094.20 **	

注:表中括号外数据为四次重复的平均值;括号内数据为四次重复的标准误;同一处理不同大豆基因型间相互比较,采用 Duncan 法。每一列数据的末尾具有相同字母表示差异不显著($\alpha=0.05$)。ns: 不显著; *: $0.05>P>0.01$; **: $0.01>P>0.001$ 。
Note: Each value was the mean of four replicates. Means with same small letter (capital letter) are not significantly different at 0.05 level of probability using Duncan's Multiple Range Test.
ns: not significant; *: $0.05>p>0.01$; **: $0.01>p>0.001$.

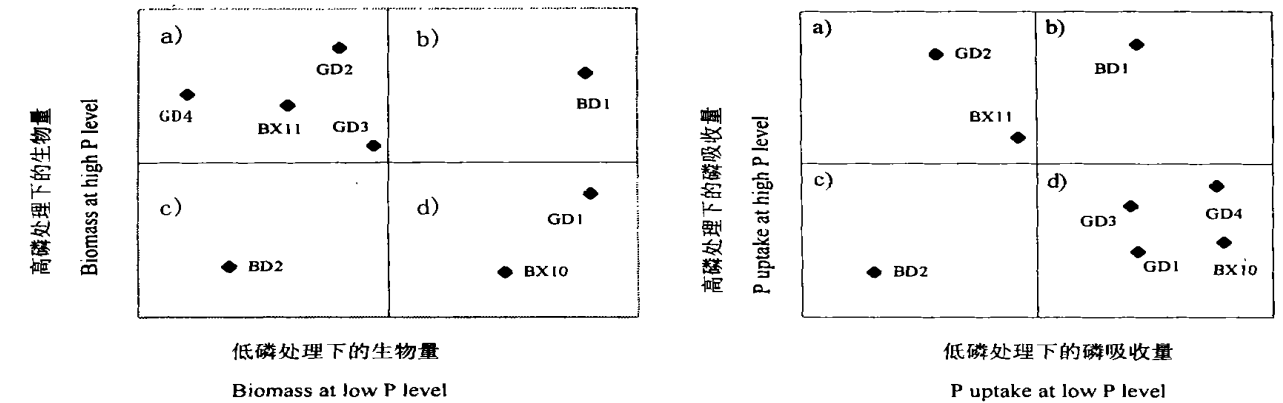


图1 供试大豆总磷效率的评价。总磷效率共分为4种类型,a)低效,敏感型;b)高效,敏感型;c)低效,不敏感型;d)高效,不敏感型;

Fig. 1 Characterization of total P efficiency in the 8 tested soybean genotypes. a) low efficiency, high responsive a) low efficiency, high responsive; b) high efficiency, high responsive; c) low efficiency, low responsive; d) low efficiency, low responsive

基因型在耐低磷特性方面存在着较大的遗传变异。在植物营养学中, 植物磷营养的高效基因型是指该基因型能利用生长介质中单位有效养分而生产出高于对照基因型的生物量^[3], 也就是说, 在等量胁迫的条件下, 养分效率高的基因型应是那些能取得相对较高产量的基因型^[6]。

本文采用 Lynch (1998)^[7] 所介绍的方法将这 8 个大豆基因型进行分类(图 1 和图 2)。从总体磷效率和磷吸收效率两方面来看, 供试基因型 BX11 和 GD2 属于低效敏感基因型, 一般对磷肥敏感的大豆品种耐低磷能力较差, 生产上这类基因型更应注意磷肥的施用。但 BD1 属于磷高效敏感基因型, 这种类型基因型在遗传改良上更有价值, 因它们对不同磷素营养环境有着更为广泛的适应性。因此, 进一步挖掘这类基因型意义重大。BD2 属于低效不敏感基因型, BX10 和 GD1 属于高效不敏感基因型, GD3 和 GD4 表现不稳定。

表 3 大豆总根长(cm/株)、总表面积(cm²/株)

Table 3 Total root length(cm/plant) and total root surface(cm²/plant) of soybean at two P levels in nutrient solution culture

品种 Genotype	根长 Root length		根表面积 Root surface	
	HP	LP	HP	LP
BX11	2681.95(406.93)	1518.61(419.78)	495.16(57.16)	344.23(87.71)
BX10	2653.03(234.51)	1221.04(210.29)	520.55(31.27)	244.98(49.43)
GD1	2113.11(518.92)	1120.05(187.83)	412.83(113.02)	215.67(11.56)
BD1	2198.50(542.00)	1496.29(303.56)	415.02(131.17)	302.94(46.17)
BD2	2451.76(657.89)	1227.37(325.13)	388.88(101.18)	231.45(53.03)
GD2	1945.72(535.10)	1502.41(440.91)	373.42(81.24)	317.20(90.62)
GD3	1529.89(394.09)	1105.34(163.27)	291.22(81.23)	214.60(33.49)
GD4	2295.72(286.83)	1497.94(245.99)	415.83(68.23)	289.89(64.96)
F 值 F value				
基因型 Genotype	1.79 * *		2.64 *	
磷水平 P level	83.32 * *		58.28 * *	

注: 表中括号外数据为 4 次重复的平均值; 括号内数据为 4 次重复的标准误。ns: 不显著; *: 0.05> P> 0.01; * *: 0.01> P> 0.001。
Note: Each value was the mean of four replicates with standard error in the parenthesis. ns: not significant; *: 0.05> p> 0.01; * *: 0.01> p> 0.001.

低磷处理下也表现出较小的根表面积。

根系形态发育影响着作物的生长及对磷的吸收, 发达的根系对植株地上部的生长有着极其重要的作用。磷在土壤中的移动性很小, 它主要借助扩散方式迁移到根表^[2]。越来越多的试验也证明, 根形态(如根长、根表面积等)与植物磷吸收效率有关, 它们在多种豆科作物上(如菜豆、柱花草)反应出与作物磷效率具有较好的相关关系^[3]。

本试验结果也符合上述观点。如较耐低磷的 BX10 在低磷处理下根长和根表面积明显高于其它

磷利用效率也常用来评价基因型耐低磷能力的决定性指标, 它指的是植物吸收到体内的单位磷所能产生的产量。本试验得出大豆基因型间的磷利用效率差异不显著, 而基因型间磷吸收效率存在极显著差异。因此, 说明即使在水培条件下大豆磷利用效率对大豆整体磷效率贡献也不大, 大豆的整体磷效率主要是由吸收效率决定的。也正好与田间试验结果相一致。

2.4 与大豆营养生长及磷效率有关的部分根形态指标

由表 3 可以看出, 低磷胁迫刺激根系的生长, 根长和表面积都表现出低磷处理下的都高于高磷处理下的根长和根表面积。与田间试验不同的是, 根长在基因型间差异不显著, 而在磷水平间差异极显著, 而根系表面积在基因型间及磷水平间均达到极显著差异。如较耐低磷的 BX10 在低磷处理下根长和根表面积明显高于其它几个基因型, 而磷低效的 BD2

几个基因型, 而磷低效的 BD2 低磷处理下也表现出较小的根表面积。说明在本试验条件下, 根长和根表面积对磷效率的影响很大。即在介质有效磷分布均匀的营养液栽培条件下, 根表面积仍是影响植物磷效率高低的一个决定性因素, 可以作为磷高效基因型筛选的重要指标。由此可推断植株根系总长和表面积的变化与磷效率有关, 可以推测大豆在感受到低磷信号后, 会及时调运地上部的光合产物到地下部以促进根系的伸长和数量增多, 进而增加根系的养分吸收表面积, 以满足其在缺磷条件下对磷素

的需求,植物根长和表面积也可以看作对环境营养吸收的重要根形态指标,根长增长可增加与土壤的接触面积,特别是对移动性较小的元素来说更为重要。这样在相同的胁迫情况下能具有更大的根长和吸收面积,从而具有较高的磷效率。故在磷缺乏的土壤中能够获得高产有着重要的意义。

本试验中根形态因素对磷效率的贡献与田间试验结果不同。原因可能是,田间环境对磷吸收的影响因素很多,比如土壤肥力分布不均匀等。因此在田间条件下,根系的空间造型和分布(即根构型)对磷吸收有较大的影响,而形态参数起不了关键性的作用。

参 考 文 献

1 严小龙,廖红,杨茂.根构型分析技术在豆科作物磷效率研究中的

- 应用[J]. 中国农业科技导报, 1999, 1:40—4.
- 曹爱琴,严小龙.不同供磷条件下大豆根构型的适应性变化[J]. 华南农业大学学报, 2000, 22(1): 21.
- 张福锁,林翠兰.植物磷营养基因型差异的机理.土壤与植物营养研究新动态(第一卷)[M]. 北京:北京农业大学出版社, 1992, 23—30.
- Gerloff G C, Gabelman W H. Genetic basis of inorganic plant nutrition. In: Encyclopedia of Plant Physiology (Lauchli A and Bieleski R L eds)[M]. Berlin: Springer-verlag, 1983, p453—480.
- Bhat K S, Nye P H. Diffusion of phosphate to plant roots in soil I. Quantitative autoradiography of the depletion zone[J]. Plant and Soil, 1973, 38:161—175.
- Gerloff, G. C. Intact plant screening for tolerance of nutrient—deficiency stress[J]. Plant Soil, 1987, 99: 3—16.
- Lynch J. The role of nutrient—efficient crops in modern agriculture [J]. Journal of Crop Production, 1998, 1(2): 241—264.

PRELIMINARY STUDIES ON THE MECHANISMS OF SOYBEAN IN ADAPTATION TO LOW P STRESS

Wang Yingxiang Liao Hong Yan Xiaolong

(Laboratory of Plant Nutritional Genetics, Root Biology Center, South China
Agricultural University, Guangzhou, 510642)

Abstract A nutrient solution experiment with eight soybean genotypes was carried out to study the mechanisms of soybean further in adaptation to low P stress and to elucidate the relationship between these adaptive responses in the field and in nutrient solution culture so as to provide valuable experimental data for rapid genetic improvement of P efficiency in soybean. The results indicated that there was significant genotypic variation in P efficiency among the eight soybean genotypes tested. Based on the overall P efficiency (defined as biomass) and P acquisition efficiency (defined as P content), the results generally resemble those in the field experiment. Genotype BX10 and GD1 were P efficient but non—responsive; genotype BD2 was P inefficient and non—responsive; genotype BX11 and GD2 were P inefficient but responsive; genotype BD1 was P efficient and responsive; the other genotypes, GD3 and GD4 were unstable in the performance. Moreover, there was no significant genotypic variation in P utilization efficiency (defined as biomass produced per unit P content) among the eight soybean genotypes, indicating that P utilization efficiency contributes less than P uptake efficiency to overall P efficiency of soybean even under hydroponic conditions. Therefore, the overall P efficiency of soybean was mostly determined by P acquisition efficiency even in nutrient solution culture. Differing from that in the field experiment, the P—efficient genotypes had relatively longer root length and larger root surface area in nutrient solution culture. This indicates that root morphological traits mainly affect P acquisition efficiency under conditions with uniform distribution of available P in the growth medium.

Key words Soybean; Phosphorus efficiency; Root morphology; Nutrient solution culture